

ISSN 1996–1499

**2026 №3**



# РОССИЙСКИЙ ЖУРНАЛ БИОЛОГИЧЕСКИХ ИНВАЗИЙ

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



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

## Содержание

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                      |     |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Александрович П.Е., Липинская Т.П.<br>РЕГИСТРАЦИЯ ВОЗМОЖНОГО ФАКТА АДОПЦИИ У ЧУЖЕРОДНОГО ВИДА МИЗИД<br><i>LIMNOMYSIS BENEDENI</i> (CRUSTACEA: MYSIDA)                                                                                                                                                                | 3   |
| Анатов Д.М.<br>ПРИРОДНЫЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ <i>PRUNUS ARMENIACA</i> L. (ROSACEAE) КАК ОБЪЕКТ<br>ВТОРИЧНОЙ ИНВАЗИИ ФИТОПАТОГЕНА <i>WILSONOMYCES CARPOPHILUS</i> (LEV.) ADASK.<br>(BOTRYOSPHAERIACEAE) В ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЯХ ГОРНОГО ДАГЕСТАНА                                                                               | 9   |
| Антонова Л.А., Вернослава М.И.<br>НОВЫЕ И РЕДКИЕ ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ-ЭФЕМЕРОФИТЫ ВО ФЛОРЕ ХАБАРОВСКОГО<br>КРАЯ И ЕВРЕЙСКОЙ АВТОНОМНОЙ ОБЛАСТИ                                                                                                                                                                            | 22  |
| Болтачева Н.А., Ревков Н.К., Подзорова Д.В., Гринцов В.А.<br>ВИДЫ-ВСЕЛЕНЦЫ В ЗООПЕРИФИТОНЕ СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БУХТЫ (ЧЁРНОЕ МОРЕ, КРЫМ)                                                                                                                                                                                 | 28  |
| Брякова М.А., Ляпков С.М.<br>ИЗМЕНЧИВОСТЬ ТЕМПОВ РОСТА ИНТРОДУЦИРОВАННОЙ НА КАМЧАТКУ ОЗЁРНОЙ ЛЯГУШКИ<br><i>PELOPHYLLAX RIDIBUNDUS</i> (PALLAS, 1771) (AMPHIBIA, RANIDAE) В ПЕРВЫЕ ГОДЫ<br>ПОСЛЕ МЕТАМОРФОЗА                                                                                                          | 44  |
| Виноградова Ю.К., Шелепова О.В., Галкина М.А., Майоров С.Р.<br>РОЛЬ ГИБРИДИЗАЦИИ В ИНВАЗИОННОМ УСПЕХЕ ВИДОВ РОДА <i>REYNOUTRIA</i> HOUTT.<br>(POLYGONACEAE) В ЕВРОПЕ: ИНТЕГРАЦИЯ ГЕНЕТИЧЕСКИХ И МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ДАННЫХ                                                                                               | 56  |
| Гордеев С.Ю., Гордеева Т.В., Зайцева С.В.<br>РОЛЬ КЛИМАТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ В ОСВОЕНИИ ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ НЕМОРАЛЬНЫМИ<br>ВИДАМИ PAPILIONOIDEA (LEPIDOPTERA)                                                                                                                                                             | 70  |
| Жерукова С.З., Шхагапсоев С.Х., Чадаева В.А.<br>ОСОБЕННОСТИ ФЕНОЛОГИЧЕСКИХ АДАПТАЦИЙ <i>AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA</i> L.<br>(ASTERACEAE) НА ЦЕНТРАЛЬНОМ КАВКАЗЕ                                                                                                                                                        | 82  |
| Коляда Н.А., Ефременко А.А., Кириченко Н.И.<br>АСПРОСТРАНЕНИЕ АБОРИГЕННОГО ТРУБКОВЁРТА <i>CYCNOTRACHELODES CYANOPTERUS</i><br>(MOTSCHULSKY, 1861) (COLEOPTERA, ATTELABIDAE) НА СЕВЕРОАМЕРИКАНСКОЙ РОБИНИИ<br><i>ROBINIA PSEUDOACACIA</i> НА ЮГЕ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ                                              | 95  |
| Курина Е.М.<br>ЧУЖЕРОДНЫЕ И НАТИВНЫЕ ВИДЫ ВЫСШИХ РАКООБРАЗНЫХ В УСТЬЕВЫХ УЧАСТКАХ<br>ПРИТОКОВ ВОДОХРАНИЛИЩ СРЕДНЕЙ И НИЖНЕЙ ВОЛГИ                                                                                                                                                                                    | 102 |
| Мальцев А.Н., Кораблёв М.П., Котенкова Е.В., Комаров В.Ю.<br>ОСОБЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ СЕРЫХ КРЫС ( <i>RATTUS</i><br><i>NORVEGICUS</i> , RODENTIA, MURINAE) В Г. МОСКВЕ                                                                                                                        | 114 |
| Полунина Ю.Ю., Герб М.А., Черная Э.Р.<br>ПЕРВАЯ НАХОДКА ПРЕСНОВОДНОЙ ГИДРОМЕДУЗЫ <i>CRASPEDACUSTA SOWERBII</i> LANKESTER,<br>1880 (CNIDARIA) В КАЛИНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ                                                                                                                                               | 129 |
| Пшегусов Р.Х., Чадаева В.А.<br>МОДЕЛИ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ <i>ALLIUM PARADOXUM</i> (M. VIEB.) G. DON (ALLIACEAE):<br>ОТ РЕДКОГО ВИДА НА КАВКАЗЕ ДО АГРЕССИВНОГО ИНВАЙДЕРА В ЕВРОПЕ                                                                                                                                      | 138 |
| Серёгин А.П., Ложникова О.О.<br>НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО ЧУЖЕРОДНЫМ РАСТЕНИЯМ САХАЛИНА                                                                                                                                                                                                                                        | 158 |
| Снегин Э.А., Сычёв А.А., Артемчук О.Ю., Снегина Е.А.<br>ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ЧУЖЕРОДНОГО ВИДА <i>HELIX POMATIA</i> LINNAEUS,<br>1758 (HELICIDAE) НА ЮГЕ СРЕДНЕРУССКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ ПО ДАННЫМ АНАЛИЗА<br>МИКРОСАТЕЛЛИТНЫХ ЛОКУСОВ                                                                        | 183 |
| Соколов С.Г., Воропаева Е.Л., Пикель К.В., Хасанов Ф.К., Петровский А.Б., Решетников А.Н.<br>ПАРАЗИТЫ ДВУХ ИНВАЗИОННЫХ ВИДОВ РЫБ – РОТАНА <i>PERCCOTTUS GLENII</i><br>(ACTINOPTERYGII: ODONTOBUTIDAE) И СЕРЕБРЯНОГО КАРАСЯ <i>CARASSIUS AURATUS</i><br>COMPLEX (ACTINOPTERYGII: CYPRINIDAE) – В ПРУДАХ ГОРОДА МОСКВЫ | 196 |



|                                                                                                                                                                                                                                                                                                              |     |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Сушко Г.Г., Лакотко А.А., Ткаченко А.С., Литвенкова И.А.<br>ОЦЕНКА ИЗМЕНЧИВОСТИ ВИДОВОГО СОСТАВА И РАЗНООБРАЗИЯ АССАМБЛЕЙ ЖУЖЕЛИЦ<br>(COLEOPTERA, CARABIDAE) В ПРОИЗВОДНЫХ СЕРООЛЬХОВЫХ ЛЕСАХ ( <i>ALNETUM INCANAE</i><br><i>AEGOPODIOSUM</i> ) С РАЗЛИЧНЫМ ПРОЕКТИВНЫМ ПОКРЫТИЕМ <i>SOLIDAGO CANADENSIS</i> | 208 |
| Тамулёнис А.Ю., Бесаева Е.А., Зуев Ю.А.<br>ЭКСПАНСИЯ АМЕРИКАНСКОГО СИГНАЛЬНОГО РАКА <i>PACIFASTACUS LENIUSCULUS</i> (DANA, 1852)<br>(ДЕКАРОДА: АСТАСИДАЕ) В ОЗЁРНО-РЕЧНУЮ СИСТЕМУ Р. ВУОКСА В ПРЕДЕЛАХ РОССИИ                                                                                                | 223 |
| Целищева Е.М.<br>ВСЕЛЕНИЕ АМЕРИКАНСКОЙ КОЛОВРАТКИ <i>KELLICOTTIA BOSTONIENSIS</i> (ROUSSELET, 1908)<br>(РОТИФЕРА: ВРАШНИОНИДАЕ) В БЕЛОХОЛУНИЦКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ<br>(КИРОВСКАЯ ОБЛАСТЬ)                                                                                                                        | 233 |
| Шайкевич Е.В., Патраман И.В.<br>ФИЛОГЕОГРАФИЯ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПОПУЛЯЦИИ АЗИАТСКОГО ТИГРОВОГО КОМАРА<br><i>AEDES ALBOPICTUS</i> (DIPTERA: CULICIDAE) В ДАГЕСТАНЕ                                                                                                                                              | 239 |
| Ясакова О.Н., Тёубова В.Ф.<br>МОРФОЛОГИЯ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ НОВОГО ДЛЯ ЧЁРНОГО И АЗОВСКОГО МОРЕЙ<br>ПЛАНКТОННОГО ВИДА ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ <i>CERATAULINA CF. DENTATA</i> HASLE IN<br>HASLE & SYVERTSEN, 1980. (BACILLARIOPHYCEAE, HEMIAULACEAE)                                                               | 248 |
| Fayyush G., Aleksanyan A., Hovhannisyan H., Khachatryan L., Janjughazyan K.<br>A SURPRISING CONCENTRATION OF ALIEN PLANT SPECIES IN A SINGLE LOCALITY IN ARMENIA                                                                                                                                             | 254 |
| Kflay Gebrehiwot, Ali Zeynu<br>SHARED PERCEPTIONS, SHARED SOLUTIONS: INTEGRATING HOUSEHOLD AND SCIENTIFIC<br>INSIGHTS FOR SUSTAINABLE MANAGEMENT OF THE INVASIVE <i>NELTUMA JULIFLORA</i> (SW.)<br>RAF. (FABACEAE: MIMOSOIDEAE) IN ETHIOPIA                                                                  | 257 |
| Maajid Mehraj, Tariq Ahmad, Irfan Rashid, Rayees Ahmad<br>BIOLOGY AND DEVELOPMENT COMPARISON OF <i>ALTICA HIMENSIS</i> (COLEOPTERA:<br>CHRYSOMELIDAE) ON BOTH INVASIVE ALIEN PLANT <i>RUMEX HASTATUS</i> AND NATIVE I<br>MPATIENS BALSAMINA IN KASHMIR HIMALAYA                                              | 260 |
| Lucas M. Molina, Leonel Luppi, Daniel Barrio<br>USE OF SPARTINA ALTERNIFLORA LOISEL. (GRAMINEAE) SALT MARSHES BY JUVENILE<br>FISHES: EFFECTS OF THE PRESENCE OF MAGALLANA GIGAS (THUNBERG, 1793)<br>ON DISTRIBUTION PATTERNS                                                                                 | 262 |
| Nabiallah Kheirabadia, Mehdi Ghodrati Shojaeia, Behrooz Abtahib, Nemat Mahmoudic, Sergey Vostokovd,<br>Aboulghasem Roohi<br>MNEMIOPSIS LEIDYI (CTENOPHORA: TENTACULATA) COMMUNITY STRUCTURE IN<br>THE SOUTHERN CASPIAN SEA: DECADAL CHANGES                                                                  | 268 |
| Huidrom Bablin Singh, Bhupendra Singh Adhikari<br>MNEMIOPSIS LEIDYI (CTENOPHORA: TENTACULATA) COMMUNITY STRUCTURE IN<br>THE SOUTHERN CASPIAN SEA: DECADAL CHANGES                                                                                                                                            | 272 |
| SOUFYANE EL CAIDI, ABDELKHALEQ FOUZI TAYBI, YOUNESS MABROUKI<br>THE FIRST DOCUMENTED RECORD OF WILD-ESTABLISHED ORNAMENTAL KOI CARP<br>MORPHOLOGICALLY CONSISTENT WITH <i>CYPRINUS RUBROFUSCUS</i> LACEPÈDE, 1803<br>(CYPRINIDAE, ACTINOPTERYGII) FROM MOROCCO AND NORTH AFRICA                              | 277 |

## РЕГИСТРАЦИЯ ВОЗМОЖНОГО ФАКТА АДОПЦИИ У ЧУЖЕРОДНОГО ВИДА МИЗИД *LIMNOMYSIS BENEDENI* (CRUSTACEA: MYSIDA)

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

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

e-mail: \*[pauline.alexandrovich@gmail.com](mailto:pauline.alexandrovich@gmail.com), \*\*[tatsiana.lipinskaya@gmail.com](mailto:tatsiana.lipinskaya@gmail.com)

Поступила в редакцию 03.04.2026 . После доработки 24.07.2026. Принята к публикации 13.08.2026

На створе р. Припять зафиксированы два случая ( $\approx 2,30\%$  от числа самок с выводком) наличия в марзупиуме одной самки *Limnomysis benedeni* (Czerniavsky, 1882) личинки более поздней стадии при одновременном присутствии личинок более ранней стадии; в одном случае «старшая» личинка имела нетипичную конфигурацию тела. Эти наблюдения могут соответствовать феномену адопции, однако носят вероятностный характер ввиду того, что основаны на анализе полевого материала, а не получены в экспериментальных условиях. В статье приведён обзор литературы по синхронности эмбрионального развития и феномену адопции у мизид, а также обсуждаются альтернативные объяснения полученных наблюдений.

**Ключевые слова:** Понто-Каспийский вид, биологические инвазии, марзупиум, река.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-3-03-08

### Введение

Родительская забота у мизид (Mysidae) реализуется через развитие эмбрионов и личинок в марзупиуме самки, сформированном оостегитами грудных конечностей. В норме развитие потомства в пределах одной выводковой сумки протекает синхронно, что обусловлено тесной связью эмбриогенеза с циклом линьки самки и внутримарзупиальными физиологическими процессами [Wittmann, 1978; Mauchline, 1980]. Личинки мизид проходят три основные стадии развития – эмбриональную, науплиоидную и пост-науплиоидную [San-Vicente et al., 2014], и в пределах одной кладки, как правило, находятся на одинаковом этапе онтогенеза. Нарушение этой синхронности описано как редкое явление. В литературе обсуждаются факторы, потенциально влияющие на развитие потомства (температура, паразиты, химические агенты), однако они, согласно опубликованным данным, воздействуют на кладку в целом, а не приводят к появлению единичной личинки, существенно опережающей остальных по стадии развития [Daly & Damkaer, 1986; McKenney et al., 1991; Fockedey et al., 2006; Ghekiere et al.,

2007; Ohtsuka et al., 2007; Allen et al., 2026]. Единственным известным исключением из правила синхронного развития является глубоководный вид *Spelaeomysis bottazzii* (Caroli, 1924) (отряд Stygiomysida), для которого описана сильная асинхронность развития молоди в пределах одной выводковой сумки, что, однако, нехарактерно для подавляющего большинства мизид [Wittmann et al., 2014].

Особый интерес вызывает явление адопции, которое наблюдается у некоторых морских видов мизид. Оно заключается в том, что самки захватывают и помещают в свои марзупиальные сумки личинок, вышедших из сумок других самок. Впервые детальное описание этого явления было представлено в 1978 г. Карлом Виттманном, который показал, что самки активно захватывают личинок, манипулируют ими с помощью грудных конечностей и помещают в марзупиум через переднюю или вентральную щель между оостегитами. Было отмечено, что введенные личинки нередко располагаются в сумке в нетипичной ориентации и впоследствии могут переориентироваться благодаря движению оостегитов [Wittmann, 1978]. В дальнейшем

это явление отмечалось у многих морских видов, включая случаи межвидовых взаимодействий [Mauchline, 1980; Wittmann, 1981; Sato & Murano 1994; Wortham-Neal & Price, 2002; Johnston & Ritz, 2005].

Экспериментальные данные из упомянутых работ показывают, что самки могут возвращать выпавшую молодь в марзупиум и проявлять замещающее поведение в случае потери части потомства. С экологической точки зрения целесообразной является адаптация личинок той же или более старшей стадии по сравнению с исходным выводком, поскольку линька самки вскоре после выпуска молодки делает принятие более молодых личинок неэффективной [Johnston & Ritz, 2005].

Следует подчеркнуть, что практически все документированные случаи адаптации относятся к морским видам мизид. Для вида *Limnomysis benedeni* (Czerniavsky, 1882), который может обитать как в солоноватоводных, так и в пресноводных экосистемах, подобные наблюдения в литературе отсутствуют.

*L. benedeni* является чужеродным видом для водных объектов Республики Беларусь; в настоящее время он широко распространён в бассейне рек Днепр и Припять и активно расселяется по водотокам, в том числе с участием водного транспорта [Семенченко и др., 2022]. На протяжении более 19 лет наблюдений (с первой регистрации *L. benedeni* в р. Припять в 2007 г. [Semenchenko et al., 2007]) в р. Припять других видов мизид не регистрировалось, что существенно упрощает интерпретацию внутривидовых взаимодействий в данной акватории.

В настоящей работе рассматривается полевой материал, собранный в августе 2025 г. в р. Припять, который может свидетельствовать о возможном случае адаптации у *L. benedeni* и требует обсуждения в контексте известных литературных данных.

Цель исследования – описать возможный факт адаптации (принятия) личинок у чужеродного вида *L. benedeni* в речной популяции р. Припять (август 2025) и найти альтернативные объяснения наличия личинок разного возраста в марзупиуме одной самки.

Задачами исследования было: 1) провести обзор литературных данных о синхрон-

ности эмбрионального развития и феномена адаптации у мизид; 2) проанализировать выявленные в природной популяции *L. benedeni* случаи состава выводка из асинхронно развивающихся личинок и оценить возможность их интерпретации как проявления внутривидовой адаптации.

## Материалы и методы

Материал собран в августе 2025 г. в среднем и нижнем течении р. Припять на створах: г. Микашевичи (52.203188 с.ш., 27.395787 в.д.), г. Туров (52.080421 с.ш., 27.825798 в.д.), г. Мозырь (52.024548 с.ш., 29.320438 в.д.), д. Конотоп Наровлянского района (51.764948 с.ш., 29.574193 в.д.) (рис. 1). Отбор проб осуществлялся гидробиологическим сачком по стандарту ISO 7828 в прибрежной зоне на глубине 0,5–0,7 м. Пробы фиксировались в этаноле сразу после сбора.

Всего проанализировано 350 особей *L. benedeni*, из которых 158 – самки. Личинки в марзупиуме обнаружены у 87 самок.

Каждый марзупиум вскрывали индивидуально в отдельной чашке Петри с использованием препаровальной иглы. Случайное попадание личинок из других образцов исключено. После извлечения из марзупиума личинок подсчитывали и измеряли; стадия развития определялась по морфологическим признакам (см. табл.) [San-Vicente et al., 2014]. Фотографирование проводили после извлечения личинок из сумки.

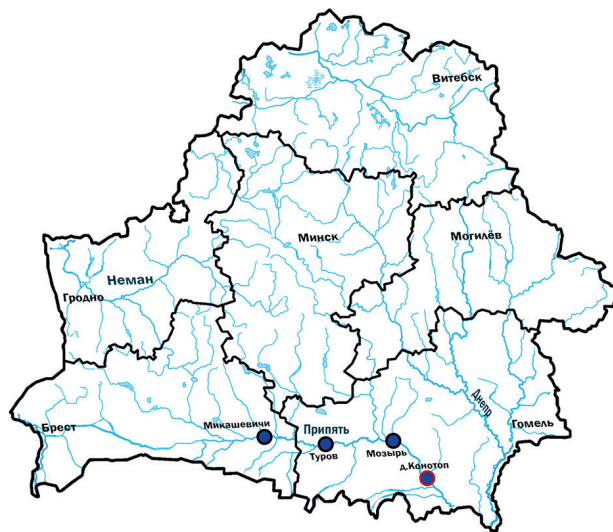


Рис. 1. Карта мест отбора проб мизид *L. benedeni* на р. Припять.



**Таблица.** Морфологические признаки стадий развития личинок мизид в марзупиуме, по San-Vicente et al., 2014

|                  |                                                                                                                                      |
|------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Эмбриональная    | Яйцеобразная, почти сферическая, окружена яйцевой оболочкой. Гранулы желтка распределены по всему эмбриону                           |
| Науплиодная      | Личинка обладает зачатками антеннул, антенн и мандибул, проявляется небольшая сегментация, завершающаяся появлением пигментации глаз |
| Пост-науплиодная | Перелинявшая личинка имеет глаза на стебельках, жабры и подвижные грудные придатки                                                   |

### Результаты и их обсуждение

Из 87 самок с личинками у двух особей (2,30% от числа самок с выводком) зарегистрировано наличие в пределах одного марзупиума личинки пост-науплиодной стадии при том, что остальные личинки находились на науплиодной стадии развития.

Обе особи с асинхронным по стадии развития составом выводка (самки № 1 и № 2) были отловлены на створе в окрестностях д. Конотоп Наровлянского района. Признаков массовой гибели или разложения личинок в этих двух сумках не выявлено.

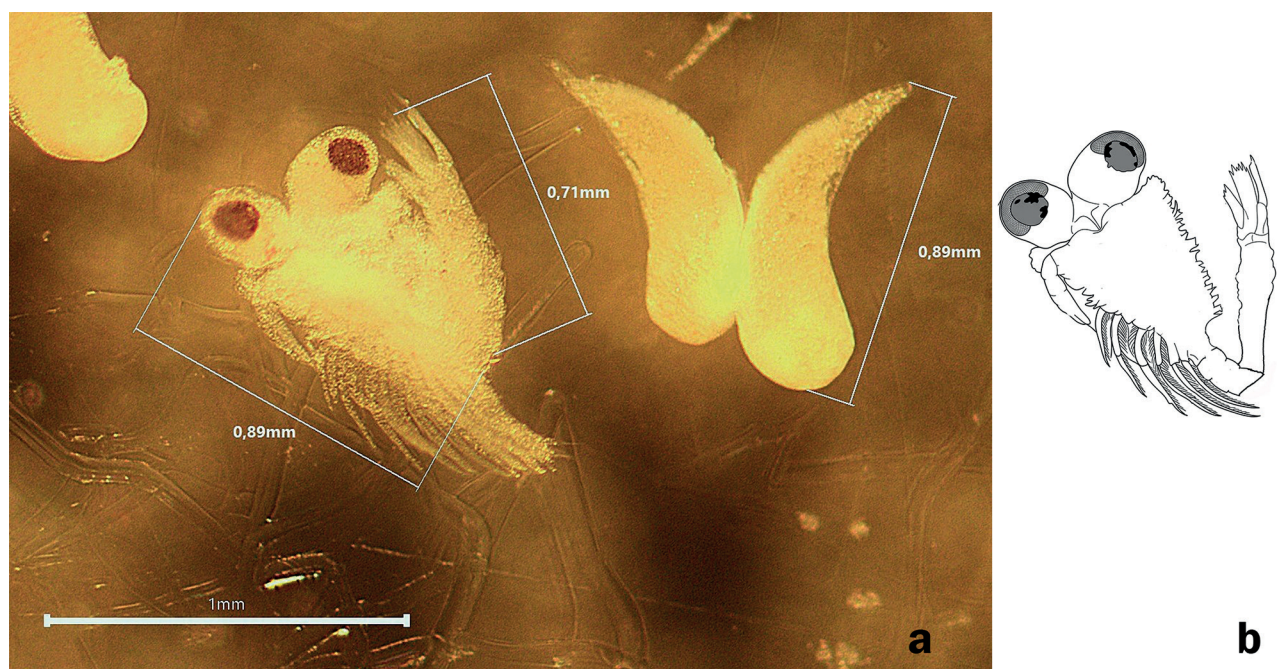
Дополнительно зафиксирован один случай обнаружения в сумке частицы минерального происхождения (песчинки) – эта особь (самка № 3) происходила из той же пробы в окрестности д. Конотоп Наровлянского рай-

она, но является отдельным экземпляром, не тождественным двум случаям с асинхронным составом выводков. Для ясности введены номера образцов и их морфометрические данные:

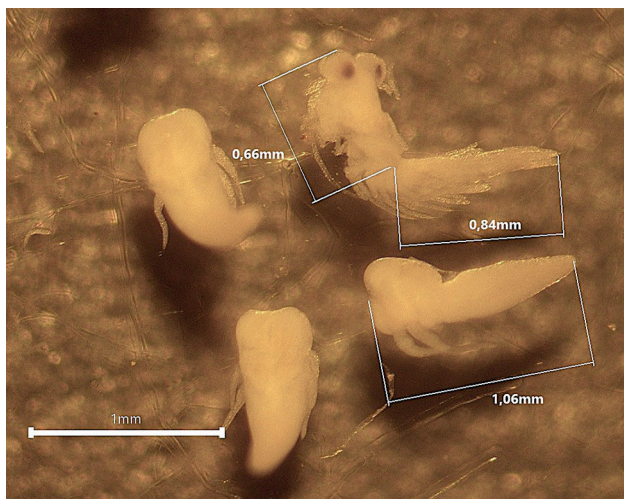
**самка № 1:** длина тела 5.7 мм; в марзупиуме – 10 личинок; 1 личинка пост-науплиодной стадии, размер ~1.6 мм (рис. 2); остальные 9 личинок – науплиодной стадии, размер ~0.9 мм.

**самка № 2:** длина тела 5.7 мм; в марзупиуме – 15 личинок; 1 личинка пост-науплиодной стадии, размер ~1.5 мм (рис. 3); 14 личинок – науплиодной стадии, размер ~1 мм.

**самка №3:** (отдельный экземпляр из той же пробы, содержащая песчинку): длина тела 6.4 мм; в марзупиуме – 7 личинок науплиодной стадии, размер 0.95 мм; среди личинок



**Рис. 2.** Старшая личинка из марзупиума самки №1 (*L. benedeni*): *a* – двухмерная микрофотография личинки, на изображении также видна одна из личинок науплиодной стадии из того же выводка; указаны измерения в мм; *b* – схема ориентации хвостовой части личинки, восстановленная по наблюдениям при вскрытии марзупиума  
*Примечание:* на микрофотографии изгиб по проекции может казаться направленным к роструму, но под биноклем чётко видно противоположное направление изгиба (как на схеме).



**Рис. 3.** Личинки из марзупиума самки *L. benedeni* № 2: одна пост-науплиодной и три науплиодной стадии; на изображении проставлены линейные размеры в мм.

зафиксирована минеральная частица (песчинка) – размером 0.87 мм (рис. 4).

В одном из случаев (самка № 1) личинка старшей стадии имела нетипичную пространственную конфигурацию тела (неестественный изгиб), отличающуюся от положения остальных личинок данного выводка, что отражено на рис. 2, *a*. На двумерной микрофотографии направление изгиба абдомена может визуальнo вводить в заблуждение, а сопутствующая схема (рис. 2, *b*) воспроизводит фактическую ориентацию тела, установленную при вскрытии марзупиума.



**Рис. 4.** Самка *L. benedeni* № 3 с песчинкой, обнаруженной среди личинок в марзупиуме: на изображении также показана одна личинка из данного выводка, приведены размеры в мм.

В остальных 85 случаях развитие личинок в пределах марзупиума было синхронным.

Выявленные случаи представляют интерес в связи с общепринятым представлением о синхронности развития потомства у мизид. Согласно литературным данным, асинхронность в пределах одной кладки для большинства видов нехарактерна и рассматривается либо как редкое исключение, либо как следствие воздействия неблагоприятных факторов, влияющих на выводок в целом [Mauchline, 1980; Wittmann et al., 2014].

Обнаружение в пределах одного марзупиума единственной личинки более старшей стадии при сохранении у остальных личинок признаков одной и той же стадии развития затрудняет объяснение наблюдаемого явления действием абиотических факторов (температуры, токсикантов) или паразитарного воздействия, поскольку, по опубликованным данным, подобные факторы обычно отражаются на всём выводке одновременно [Daly & Damkaer, 1986; McKenney et al., 1991; Fockedey et al., 2006; Ghekiere et al., 2007; Ohtsuka et al., 2007; Allen et al., 2026].

Версия о том, что данная личинка является единственной выжившей из более ранней кладки, также маловероятна. Это связано с тем, что самка линяет вскоре после того, как полностью выпустит молодь, а марзупиум обновляется одновременно с экзувием [Mauchline, 1980].

Дополнительным обстоятельством является обнаружение песчинки в марзупиуме одной из самок из того же створа. Экспериментальные наблюдения показывают, что марзупиум не является полностью изолированной структурой и допускает попадание мелких частиц и объектов извне [Wittmann, 1978].

Нетипичная конфигурация тела старшей личинки в одном из случаев согласуется с описаниями пространственной дезориентации личинок, введенных в марзупиум после их высвобождения из сумки другой самки, что было показано в экспериментальных работах по адаптации у мизид [Wittmann, 1978].

С учётом того что в р. Припять на протяжении 19 лет после первой регистрации отмечается присутствие только одного вида мизид



– *L. benedeni* [Semenchenko et al., 2007], межвидовая адопция в данном случае представляется маловероятной, что позволяет рассматривать наблюдаемое явление как потенциальный случай внутривидовой адопции.

Следует подчеркнуть, что представленные данные основаны на анализе полевого материала и не получены в условиях контролируемого эксперимента. В связи с этим интерпретация выявленных случаев как адопции носит вероятностный характер. Для проверки данной гипотезы планируется проведение экспериментальных исследований с искусственным высвобождением личинок и наблюдением за поведением самок *L. benedeni* в лабораторных условиях по аналогии с классическими экспериментальными работами, использованными в ранних статьях по адопции у мизид.

Таким образом, зарегистрированные в природной популяции *L. benedeni* случаи наличия личинок разных стадий в пределах одного марзупиума могут свидетельствовать о существовании механизма адопции и у данного пресноводного вида. Учитывая отсутствие подобных публикаций для *L. benedeni*, полученные данные представляют интерес как первое указание на возможное проявление данного поведенческого феномена в пресноводных условиях бассейна р. Припять.

### Выводы

В ходе исследования в природной популяции *L. benedeni* в р. Припять (350 проанализированных особей, 158 самок, 87 самок с личинками) выявлены два случая ( $\approx 2.30\%$  от числа самок с выводком) наличия в пределах одного марзупиума личинки более поздней стадии развития при одновременном присутствии личинок более ранней стадии.

Сопутствующие признаки – нетипичная конфигурация тела «старшей» личинки в одном из случаев и обнаружение минеральной частицы в марзупиуме отдельной самки из той же пробы – служат аргументом в пользу возможной внутривидовой адопции биологически правдоподобной.

Альтернативные объяснения, включая равномерное воздействие абиотических факторов или сохранение личинки от предыду-

щей кладки, в меньшей степени согласуются с установленными особенностями репродуктивной биологии мизид.

Вместе с тем представленные данные основаны на полевом материале и не получены в условиях контролируемого эксперимента, в связи с чем вывод о наличии адопции у *L. benedeni* носит вероятностный характер. Полученные результаты могут рассматриваться как первое указание на возможное проявление данного поведенческого феномена у *L. benedeni* в бассейне р. Припять и обосновывают необходимость проведения целенаправленных экспериментальных исследований для проверки выдвинутой гипотезы.

### Финансирование работы

Работа выполнена при финансовой поддержке БРФФИ в рамках проекта «Современный ареал и морфогенетическая структура популяций чужеродного вида мизид *Limnomysis benedeni* в бассейнах рек Днепра и Припяти» на 2026–2028 гг. (№ НИОКТР20261889).

### Благодарности

Авторы благодарны рецензентам, за помощь в улучшении текста статьи.

### Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

### Соблюдение этических стандартов

Данные исследования не требуют соблюдения этических стандартов.

### Литература

- Семенченко В.П., Липинская Т.П., Бычкова Е.И., Ризевский В.К. Инвазионные процессы в водных экосистемах Беларуси. Минск: Беларуская навука, 2022. 204 с.
- Allen D.S., Solomons K.S., Wiencek M.M., Kelly M.M., Sellin Jeffries M.K. Fish embryo and mysid tests as alternatives to standard fish tests for marine toxicity testing: a comparison of test sensitivity and exploration of additional endpoints // *Environmental Toxicology and Chemistry*. 2026. Vol. 45, no. 1. P. 114–125.
- Daly K.L., Damkaer D.M. Population dynamics and distribution of *Neomysis mercedis* and *Alienacanthomysis macropsis* (Crustacea: Mysidacea) in relation to the parasitic copepod *Hansenulus trebas* in the Columbia River estuary // *Journal of Crustacean Biology*. 1986. Vol. 6, no. 4. P. 840–857.

- Focke N., Mees J., Vincx M., Hostens K. Effect of salinity and temperature on the intra-marsupial development of the brackish water mysid *Neomysis integer* (Crustacea: Mysidacea) // *Marine Biology*. 2006. Vol. 148, no. 6. P. 1339–1356.
- Ghekiere A., Focke N., Verslycke T., Janssen C.R., Vincx M. Marsupial development in the mysid *Neomysis integer* (Crustacea: Mysidacea) to evaluate the effects of endocrine-disrupting chemicals // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2007. Vol. 66, no. 1. P. 9–15.
- Johnston N.M., Ritz D.A. Kin recognition and adoption in mysids (Crustacea: Mysidacea) // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 2005. Vol. 85, no. 6. P. 1441–1447.
- Mauchline J. The biology of mysids and euphausiids // *Advances in Marine Biology*. 1980. Vol. 18. P. 1–677.
- McKenney C.L. Jr., Hamaker T.L., Matthews E. Changes in the physiological performance and energy metabolism of an estuarine mysid (*Mysidopsis bahia*) exposed in the laboratory through a complete life cycle to the defoliant DEF // *Aquatic Toxicology*. 1991. Vol. 19, no. 2. P. 123–135.
- Ohtsuka S., Harada S., Shimomura M., Boxshall G.A., Yoshizaki R., Ueno D., Nitta Y., Iwasaki S., Okawachi H., Sakakihara T. Temporal partitioning: dynamics of alternating occupancy of a host microhabitat by two different crustacean parasites // *Marine Ecology Progress Series*. 2007. Vol. 348. P. 261–272.
- San-Vicente C., Guerao G., Olesen J. Lophogastrida and Mysida // *Atlas of Crustacean Larvae* / Eds. J.W. Martin, J. Olesen, J.T. Høeg. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2014. P. 199–205.
- Sato H., Murano M. Adoption of larvae escaped from the marsupium in four mysid species // *Mer (Tokyo)*. 1994. Vol. 32. P. 71–74.
- Semenchenko V., Razlutsky V., Vezhnovetz V. First record of the invasive Ponto-Caspian mysid *Limnomysis benedeni* Czerniavsky, 1882 from the River Pripyat, Belarus // *Aquatic Invasions*. 2007. Vol. 2, no. 3. P. 272–274.
- Wittmann K.J. Adoption, replacement, and identification of young in marine Mysidacea (Crustacea) // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 1978. Vol. 32, no. 3. P. 259–274.
- Wittmann K.J. Comparative biology and morphology of marsupial development in *Leptomysis* and other Mediterranean Mysidacea (Crustacea) // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 1981. Vol. 52, no. 2–3. P. 243–270.
- Wittmann K.J., Ariani A.P., Lagardère J.P. Orders Lophogastrida Boas, 1883, Stygiomysida Tchindonova, 1981, and Mysida Boas, 1883 (also known collectively as Mysidacea) // *Treatise on Zoology – Anatomy, Taxonomy, Biology. The Crustacea*. Vol. 4, part B. Leiden: Brill, 2014. P. 189–396.
- Wortham-Neal J.L., Price W.W. Marsupial developmental stages in *Americamysis bahia* (Mysida: Mysidae) // *Journal of Crustacean Biology*. 2002. Vol. 22, no. 1. P. 98–112.

## RECORDING A POSSIBLE CASE OF ADOPTION IN THE NON-NATIVE MYSID *LIMNOMYSIS BENEDENI* (CRUSTACEA: MYSIDA)

Alexandrovich P.<sup>\*</sup>, Lipinskaya T.<sup>\*\*</sup>

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

e-mail: <sup>\*</sup>[pauline.alexandrovich@gmail.com](mailto:pauline.alexandrovich@gmail.com), <sup>\*\*</sup>[tatsiana.lipinskaya@gmail.com](mailto:tatsiana.lipinskaya@gmail.com)

Two cases ( $\approx 2.30\%$  of females with broods) of *Limnomysis benedeni* (Czerniavsky, 1882) from the site of the Pripyat River were recorded in which a single female's marsupium contained a larva at a later stage of development while other larvae in the same marsupium were at an earlier stage; in one case the "older" larva had an atypical body configuration. These observations may correspond to the phenomenon of adoption, but are probabilistic in nature due to data origin. The article includes a literature review on the synchrony of embryonic development and the phenomenon of mysids' adoption, and alternative explanations for the observed patterns are also discussed.

**Keywords:** Ponto-Caspian species; biological invasions; marsupium; river.

# ПРИРОДНЫЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ *PRUNUS ARMENIACA* L. (ROSACEAE) КАК ОБЪЕКТ ВТОРИЧНОЙ ИНВАЗИИ ФИТОПАТОГЕНА *WILSONOMYCES CARPOPHILUS* (LEV.) ADASK. (BOTRYOSPHERACEAE) В ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЯХ ГОРНОГО ДАГЕСТАНА

© 2026 Анатов Д.М.<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Прикаспийский институт биологических ресурсов ДФИЦ РАН, Махачкала, 367000, Россия

<sup>2</sup>Горный ботанический сад ДФИЦ РАН, Махачкала, 367000, Россия

e-mail: [djalal@list.ru](mailto:djalal@list.ru)

Поступила в редакцию 31.10.2025. После доработки 30.05.2026. Принята к публикации 24.07.2026.

В работе приведены новые данные по распространению клостероспориоза (*Wilsonomyces carpophilus* (Lev.) Adask.) в природных ценопопуляциях абрикоса (*Prunus armeniaca* L.) Внутригорного Дагестана. Для оценки влияния основных абиотических факторов среды, воздействующих на распространение клостероспориоза у плодов и листьев, было проанализировано 468 деревьев из 17 ценопопуляций. Установлено, что плоды поражаются патогеном сильнее (3,2 балла), чем листья (1,3 балла). Выявлено, что высота над уровнем моря является основным лимитирующим фактором, способствующим усилению поражаемости патогеном. Отмечено влияние высотного уровня внутри речных бассейнов и с учётом экспозиций склонов. По итогам однофакторного дисперсионного и регрессионного анализов доказано влияние линейного вклада высотного градиента в общую дисперсию. Коэффициент детерминации подтвердил весомый вклад высотного уровня в поражаемость плодов клостероспориозом ( $r^2 = 25,8\%$ ) и слабый – для листьев ( $r^2 = 1,7\%$ ). Коэффициент линейной корреляции  $r_{xy}$  для плодов составил 0,51, для листьев – 0,13. Моделирование поражаемости плодов и листьев с учётом мультиколлинеарности показало высокий относительный вклад и положительную зависимость от количества осадков в тёплый период (bio18) на поражаемость плодов, а для листьев – отрицательную зависимость с минимальной температурой самого холодного месяца (bio6). Установлено, что экономическая эффективность выращивания абрикоса во Внутригорном Дагестане ограничена пределом до 1200 м над уровнем моря с учётом микроусловий, выше которого естественная поражаемость плодов значительно возрастает.

**Ключевые слова:** дикорастущий абрикос, *Wilsonomyces carpophilus* (Lev.) Adask.), высотный градиент, экспозиция, плоды, листья, Внутригорный Дагестан.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-3-09-21

## Введение

*Prunus armeniaca* L. (абрикос обыкновенный) – одна из важнейших плодовых культур в мире. В диком виде *P. armeniaca* произрастает в Центральной Азии, где основной его ареал сосредоточен на территориях Китая, Казахстана, Кыргызстана, Таджикистана и Афганистана [Абрикос, 1989; Mehlenbacher et al., 1991; Faust et al., 1998; Ledbetter, 2008; Zhebentyayeva et al., 2012; Tanwar et al., 2019; Bourguiba et al., 2020]. Наибольшие площади дикорастущего абрикоса за пределами первичного ареала приходятся на территорию Дагестана [Asadulaev, Anatov, 2019], что подчёркивает уникальность дагестанских цено-

популяций как изолированного фрагмента вторичного ареала вида.

Одной из причин, ограничивающих распространение абрикоса в горные районы Дагестана, является низкая устойчивость сортов и природных популяций к грибным патогенам. К одной из самых распространённых грибных болезней абрикоса относится клостероспориоз [Ноздрачева, Мелькумова 2007; Скворцов, Крамаренко, 2007].

Клостероспориоз (вызываемый преимущественно *Wilsonomyces carpophilus* (Lev.) Adask.) – одно из потенциально опасных заболеваний косточковых культур в мире, в том числе и в России (Северный Кавказ, Юг Рос-



сии, Поволжье, Южный Урал, Дальний Восток), где поражает преимущественно персик, нектарин, сливу и абрикос [Прах и др., 2015; Анатов, Османов, 2019; Мищенко, 2020; Дроник, 2020; Боровков и др., 2024; Шерстобитов, Колесова, 2025; Насонов и др., 2025]. Поражает практически все части растения: генеративные почки, плоды, листья, скелетные ветви и молодые побеги, что приводит к осыпанию завязей, ослаблению деревьев, снижению качества плодов и продуктивности [Ivanova et al., 2012; Голубев, 2019].

Таксономически *W. carpophilus* относится к группам грибов Dothideomycetes, Pleosporomycetidae, Pleosporales, Dothidotthiaceae [Marin-Felix et al., 2017]. Имеет ряд синонимов, таких как *Stigmina carpophila*, *Coryneum beijerinckii*, *Clasterosporium carpophilum*, *Thyrostroma carpophilum*, *Sciniatosporium carpophilum* и *Sporocadus carpophilus* [Adaskaveg et al., 1990; Ahmadpour et al., 2009]. Однако, по данным недавно составленной мультигенной филогении, *Wilsonomyces* рассматривается как отдельный род [Marin-Felix et al., 2017; Farooq et al., 2023].

Развитию болезни способствует умеренно тёплая  $+(20-26)^{\circ}\text{C}$  дождливая погода летом или просто периоды с высокой влажностью воздуха (выше 70%). Сохранению гриба зимой в виде мицелия и конидий способствуют поражённые участки побегов, камедь и трещины между чешуйками в почках. Жаркая сухая погода уменьшает инфицирование болезнями. Помимо основных генераций у патогена могут развиваться сопутствующие генерации в течение всего периода проявления болезни. Частота появления генераций зависит от температуры и влажности воздуха [Lalancette et al., 2012; Прах и др., 2015]. Для равнинной зоны Дагестана вероятность повреждения клястероспориозом абрикоса составляет 32,8% [Газиев, 2016], но в горных условиях выше 1100 м над уровнем моря это заболевание значительно сильнее поражает деревья как в культурных садах, так и в природных популяциях [Анатов и др., 2015].

Минимальная положительная температура, при которой возможно прорастание спор и заражение растений клястероспориозом,  $5-6^{\circ}\text{C}$ , а оптимальная температура для раз-

вития этого гриба находится в пределах  $19-26^{\circ}\text{C}$  [Батырханов, 2000]. Поэтому в условиях Дагестана первичное заражение растений абрикоса, видимо, происходит ещё в осенние месяцы и, особенно, во время зимних и весенних оттепелей.

Помимо внедрения инвазивных видов [Хусаинова и др., 2018] в последнее время отмечено, что клястероспориоз, прежде всего, серьёзная угроза для лесов диких сородичей косточковых культур [Ye et al., 2020]. В Дагестане это заболевание чаще всего поражает *P. armeniaca* и *P. persica*, реже *P. divaricata* и *P. domestica*. В годы, благоприятные для развития болезни, продуктивность абрикосовых деревьев может снижаться до 90% [Дементьева, 1962; Nabi et al., 2018]. При этом плоды дикорастущего абрикоса ценный источник питания для регионов его произрастания, и снижение урожайности может негативно влиять на продовольственную безопасность региона [Malik et al., 2010; Pinar et al., 2013].

Горный Дагестан представляет собой уникальную модельную территорию, где дикорастущий абрикос произрастает в широком диапазоне высот (600–1500 м над уровнем моря). Это создаёт естественный полигон для оценки влияния изменяющихся климатических факторов на динамику патогенной нагрузки в высотном градиенте. Несмотря на широкую распространённость *W. carpophilus*, пространственные закономерности его поражающей активности в естественных популяциях *Prunus armeniaca* остаются недостаточно изученными, особенно в условиях выраженного высотного климатического градиента.

Кроме того, в настоящее время отсутствует единый консенсус относительно статуса абрикоса, несмотря на его многовековую историю в регионе. С точки зрения классической ботаники абрикос является инвазивным видом для Северного Кавказа (пришельцем из Центральной Азии и Китая), и любое активное распространение «чужака» в дикой природе рассматривается как потенциальная угроза экосистеме. Например, в Кабардино-Балкарской и Чеченской республиках по критериям инвазивности абрикос отнесён ко второму статусу (виды, внедряющиеся в естественные и полустественные сообщества, а

также антропоценозы, не приводящие к полному изменению их состава) [Шхагапсоев и др., 2021; 2022]. В условиях Дагестана природные популяции абрикоса уже были сформированы к моменту активного изучения флоры ботаниками, а с учётом его важного экономического значения для республики он считается естественным элементом флоры, занимающим свою экологическую нишу. Отсюда следует, что клостероспориоз для абрикоса выступает естественным ограничителем его распространения и в высотном, и в широтном направлении.

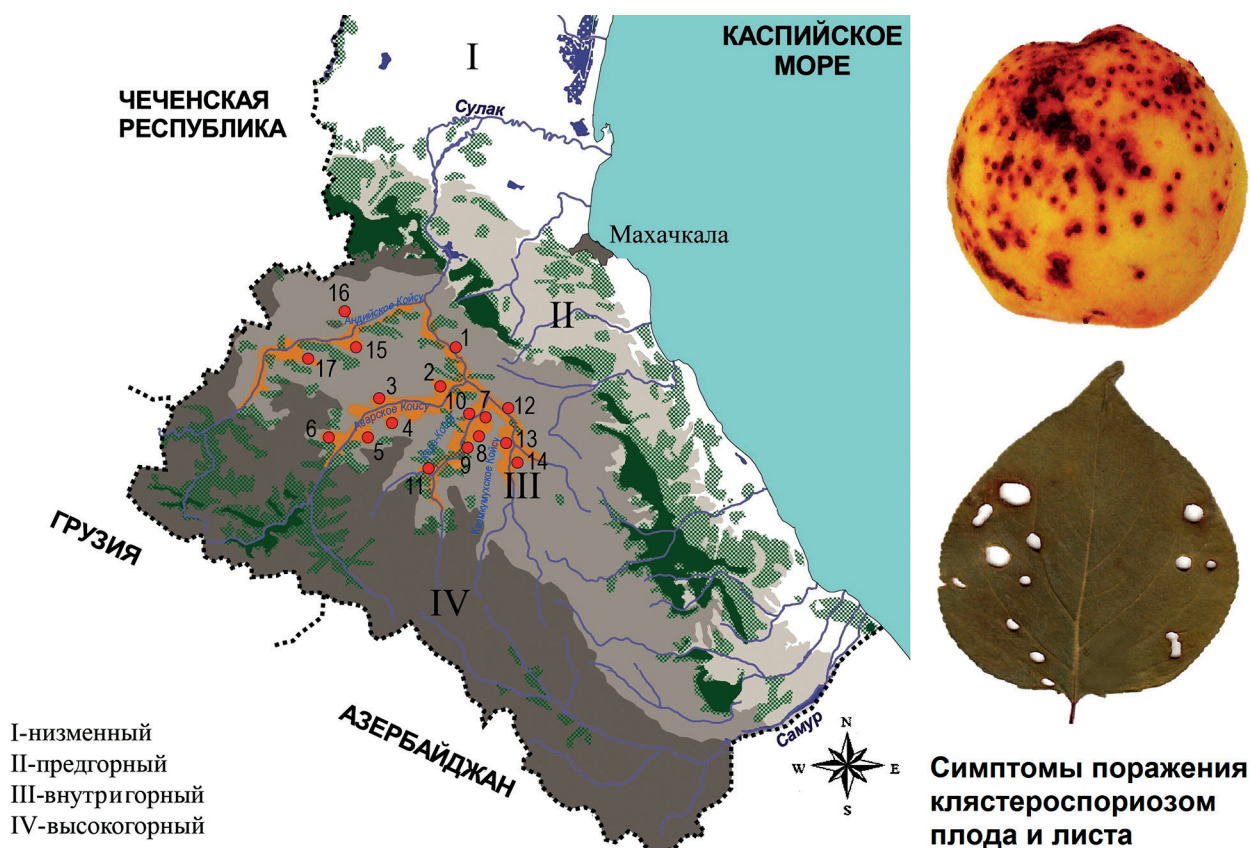
В этой связи определение основных закономерностей поражаемости клостероспориозом на примере природных популяций абрикоса представляет теоретический и прак-

тический интерес как для прогнозирования его дальнейшего распространения в Дагестане и возможной «инвазии» на сопредельные территории, так и при расширении культуры абрикоса.

Цель данного исследования – выявление закономерностей пространственного распределения поражаемости *Wilsonomyces carpophilus* в природных ценопопуляциях *Prunus armeniaca* и оценка роли высотного и климатического градиентов в формировании интенсивности заболевания.

## Материалы и методы

Основные симптомы заболевания на листьях: образование красновато-фиолетовой каймы с малиновым центром; в последую-



**Рис. 1.** Карта распространения природных популяций *P. armeniaca* L. и точки отбора проб: 1 – с. Майданское, 550–650 м над уровнем моря (42°36'07,7" с.ш.; 46°58'19,9" в.д.); 2 – с. Хариколо, 1150–1250 м (42°31'58,0" с.ш.; 46°50'41,7" в.д.); 3 – с. Могох, 1200–1300 м (42°29'20,9" с.ш.; 46°34'10,3" в.д.); 4 – с. Гоор-Хиндах, 1150–1300 м (42°26'17,3" с.ш.; 46°34'48,4" в.д.); 5 – с. Тлях, 1150–1300 м (42°23'31,4" с.ш.; 46°32'13,7" в.д.); 6 – с. Ратлуб, 1290–1450 м (42°21'23,8" с.ш.; 46°26'32,5" в.д.); 7 – с. Курми, 700–900 м (42°26'54,4" с.ш.; 47°02'6,9" в.д.); 8 – с. Салта, 900–1050 м (42°25'31,1" с.ш.; 47°00'49,9" в.д.); 9 – с. Н. Кегер, 1050–1200 м (42°24'37,1" с.ш.; 46°59'15,3" в.д.); 10 – с. Хварада, 1200–1350 м (42°28'4,6" с.ш.; 46°59'46,4" в.д.); 11 – с. Чарода, 1400–1450 м (42°16'32,6" с.ш.; 46°48'27,4" в.д.); 12 – с. Хаджалмахи, 750–850 м (42°26'44,7" с.ш.; 47°08'17,5" в.д.); 13 – с. Буртанимахи, 1000–1100 м (42°21'44,9" с.ш.; 47°09'42,5" в.д.); 14 – с. Кули-Балхар, 1400–1450 м (42°17'35,8" с.ш.; 47°13'24,2" в.д.); 15 – с. Амуши-Мушули, 950–1100 м (42°38'34,8" с.ш.; 46°29'34,8" в.д.); 16 – с. Ингиши, 1200–1350 м (42°47'28,0" с.ш.; 46°32'34,0" в.д.); 17 – с. Верхний Инхело 1350–1500 м (42°37'22,36" с.ш.; 46°20'0,62" в.д.).

щем поражённая ткань отмирает и выпадает, образуя отверстия, откуда и получило свое название – дырчатая пятнистость; сильно поражённые патогеном листья преждевременно осыпаются. Плоды абрикоса могут покрываться многочисленными мелкими красноватыми пятнами, затем они несколько увеличиваются в размерах, принимают форму выпуклых подушечек тёмно-коричневого цвета, при сильных поражениях образуют сплошную корку коросты (рис. 1). Особенно вредоносно осеннее заражение цветковых почек, которые к весне погибают [Ковалёв, 1970; Алейникова, 2011; Байжигитов, Хакимов, 2018].

Анализ поражаемости клястероспориозом плодов и листьев *Prunus armeniaca* L. в Горном Дагестане проводился на примере 17 ценопопуляций (ЦП) Внутригорного Дагестана с охватом бассейнов рек Аварское Койсу, Андийское Койсу, Кара-Койсу, Казикумухское Койсу (см. рис. 1). Оценка и анализ поражаемости природных популяций проводились по 18–30 деревьям из каждой ЦП, суммарный объём выборки составил 468 деревьев. Учёт клястероспориоза проводили по общепринятой методике в соответствии с нашими дополнениями [Программа и методика..., 1999; Анатов, Османов, 2019]. Для учёта поражаемости клястероспориозом проводился подсчёт по 10 листьям и плодам у каждого образца по следующей шкале: 0 – поражения нет; 1 – поражено до 1% поверхности (1–2 мелких пятна); 2 – поражено до 10% поверхности (до 4–6 мелких или 1–2 крупных пятна); 3 – поражено до 25% поверхности (до 6–8 мелких или 3–5 крупных пятен); 4 – поражено до 30% поверхности (до 10 мелких или 6–8 крупных пятен); 5 – поражено более 50% поверхности (многочисленные сливающиеся пятна).

Для оценки изменчивости поражаемости клястероспориозом абрикоса был проведён комплекс статистических методов анализа. Применялись методы описательной статистики (средние арифметические значения  $\bar{X}$  и их ошибок  $S_x$ , медианы  $Me$ , размаха). Оценка линейной зависимости изучаемых параметров от влияния учтённых факторов проводилась с применением множественного, однофакторного дисперсионного и регрессионного

анализа с разложением на компоненты дисперсии ( $\eta^2$ ) и коэффициенты детерминации ( $r^2$ ) с оценкой их долей влияния, в процентах [Снедекор, 1961; Плохинский, 1980, Щеглов, 2017].

В качестве показателей окружающей среды (предикторов) были взяты среднегодовая температура воздуха, сумма осадков за год, осадки в самый влажный и сухой период, среднемесячная минимальная температура самого холодного месяца, среднемесячная максимальная температура самого жаркого месяца, сумма активных температур выше 5°C, крутизна и экспозиция склонов из базы WorldClim v. 2.1 с пространственным разрешением 30 секунд [Fick, Hijmans, 2017, WorldClim, 2020], имеющие наиболее важное значение как абиотические факторы в распространении живых организмов [Hijmans et al., 2005].

Статистическая обработка данных и построение графиков осуществлены с использованием программного обеспечения Statistica v.13.3.

## Результаты и обсуждение

Сравнительная характеристика природных ценопопуляций абрикоса показала, что плоды поражаются значительно сильнее относительно листьев, в среднем это соотношение 3-кратное (табл. 1). Плоды поражаются в среднем на 3,2 балла в объединённой выборке, а листья – на 1,3 балла. Средний диапазон поражаемости между разными бассейнами рек составил для плодов 3,0–3,8 балла, для листьев 0,9–1,7 балла. Наибольшие различия проявляются при сравнении ценопопуляций. Минимально плоды и листья поражаются в окрестности селения Майданское (600 м над уровнем моря) (1,1 и 0,5 балла), максимально – в окрестности с. Ратлуб (1420 м) (4,6 и 2,2 балла соответственно).

По бассейнам рек наибольшая поражаемость наблюдается в ЦП Андийского Койсу, наименьшая – в ЦП Казикумухского Койсу. То есть отмечается некоторое возрастание с юго-востока на северо-запад, возможно, связанное с годовым выпадением осадков, и постепенное снижение в юго-восточном направлении. Например, авторы из Пакистана



**Таблица 1.** Описательная статистика поражаемости клястероспориозом плодов и листьев природных популяций абрикоса

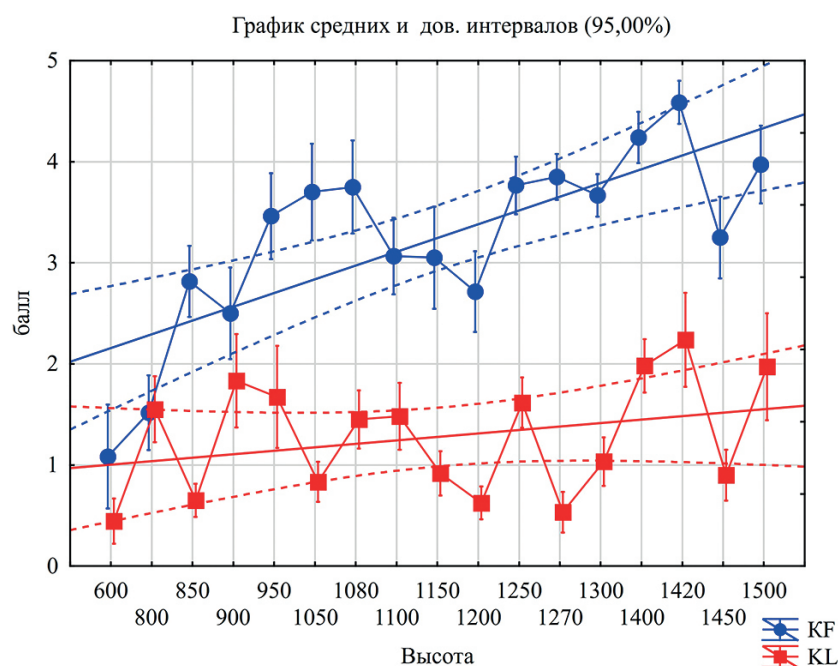
| Группы                 | N   | Плоды    |     |         | Листья   |     |         |
|------------------------|-----|----------|-----|---------|----------|-----|---------|
|                        |     | X±Sx     | Me  | Размах  | X±Sx     | Me  | Размах  |
| Аварское Койсу         |     |          |     |         |          |     |         |
| Майданское (600 м)     | 18  | 1.1±0.24 | 1.0 | 0.0–3.0 | 0.4±0.11 | 0.5 | 0.0–1.0 |
| Хариколо (1050 м)      | 30  | 3.7±0.23 | 4.0 | 0.0–5.0 | 0.8±0.10 | 1.0 | 0.0–2.0 |
| Могох (1150 м)         | 30  | 3.1±0.25 | 3.5 | 1.0–5.0 | 0.9±0.11 | 1.0 | 0.0–2.0 |
| Гоор-Хиндах (1200 м)   | 28  | 2.7±0.19 | 3.0 | 0.0–4.0 | 0.6±0.08 | 0.8 | 0.0–1.0 |
| Тлях (1270 м)          | 30  | 3.9±0.11 | 4.0 | 3.0–5.0 | 0.5±0.10 | 0.5 | 0.0–2.0 |
| Ратлуб (1420 м)        | 23  | 4.6±0.10 | 5.0 | 4.0–5.0 | 2.2±0.22 | 2.0 | 1.0–5.0 |
| Андийское Койсу        |     |          |     |         |          |     |         |
| Амуши (950 м)          | 26  | 3.5±0.21 | 3.8 | 1.0–5.0 | 1.7±0.24 | 1.0 | 0.0–4.0 |
| Ингиши (1250 м)        | 30  | 3.8±0.14 | 4.0 | 2.0–5.0 | 1.6±0.12 | 1.5 | 1.0–4.0 |
| В.Инхело (1400 м)      | 25  | 4.2±0.12 | 4.0 | 3.0–5.0 | 2.0±0.13 | 2.0 | 1.0–3.5 |
| Кара Койсу             |     |          |     |         |          |     |         |
| Курми (800 м)          | 30  | 1.5±0.18 | 1.3 | 0.0–4.0 | 1.6±0.16 | 1.0 | 0.0–3.0 |
| Салта (900 м)          | 30  | 2.5±0.22 | 3.0 | 0.0–4.5 | 1.8±0.23 | 1.8 | 0.0–4.5 |
| Н.Кегер (1080 м)       | 30  | 3.8±0.22 | 4.0 | 0.0–5.0 | 1.5±0.14 | 1.0 | 0.0–3.0 |
| Хварада (1300 м)       | 30  | 3.7±0.10 | 4.0 | 2.5–5.0 | 1.0±0.12 | 1.0 | 0.0–3.0 |
| Чарода (1500 м)        | 18  | 4.0±0.18 | 4.0 | 2.5–5.0 | 2.0±0.25 | 2.0 | 0.0–4.0 |
| Казикумухское Койсу    |     |          |     |         |          |     |         |
| Хаджалмахи (850 м)     | 30  | 2.8±0.17 | 3.0 | 0.5–4.0 | 0.7±0.08 | 1.0 | 0.0–1.0 |
| Бурганимахи (1100 м)   | 30  | 3.1±0.19 | 3.0 | 1.0–5.0 | 1.5±0.16 | 1.0 | 0.0–3.5 |
| Кули (1450 м)          | 30  | 3.3±0.20 | 3.5 | 1.0–5.0 | 0.9±0.12 | 1.0 | 0.0–3.0 |
| По бассейнам рек       |     |          |     |         |          |     |         |
| Казикумухское          | 90  | 3.0±0.11 | 3.0 | 0.5–5.0 | 1.0±0.08 | 1.0 | 0.0–3.5 |
| Кара-Койсу             | 138 | 3.0±0.12 | 3.0 | 0.0–5.0 | 1.5±0.08 | 1.0 | 0.0–4.5 |
| Аварское               | 159 | 3.3±0.11 | 3.5 | 0.0–5.0 | 0.9±0.07 | 1.0 | 0.0–5.0 |
| Андийское              | 81  | 3.8±0.10 | 4.0 | 1.0–5.0 | 1.7±0.10 | 2.0 | 0.0–4.0 |
| По экспозициям склонов |     |          |     |         |          |     |         |
| Северная               | 247 | 3.1±0.09 | 3.0 | 0.0–5.0 | 1.4±0.06 | 1.0 | 0.0–5.0 |
| Восточная              | 148 | 3.2±0.09 | 3.5 | 0.0–5.0 | 0.9±0.05 | 1.0 | 0.0–4.0 |
| Южная                  | 73  | 3.8±0.11 | 4.0 | 1.0–5.0 | 1.5±0.11 | 1.5 | 0.0–4.0 |
| Σ                      | 468 | 3.2±0.06 | 3.5 | 0.0–5.0 | 1.3±0.04 | 1.0 | 0.0–5.0 |

[Hussain et al., 2023) отмечают, что заболевание усиливается в направлении с востока на запад и с юга на север. Влияние экспозиций показало увеличение поражаемости на южных склонах. Данное обстоятельство объясняется тем, что средняя высота над уровнем моря произрастания ЦП на южных склонах выше, чем на северных и восточных, так как большинство ЦП на северных склонах находится в пределах 1200 м, а на южных – выше 1400 м. Из полученных данных заметен некоторый тренд увеличения поражаемости плодов с высотой над уровнем моря (рис. 2).

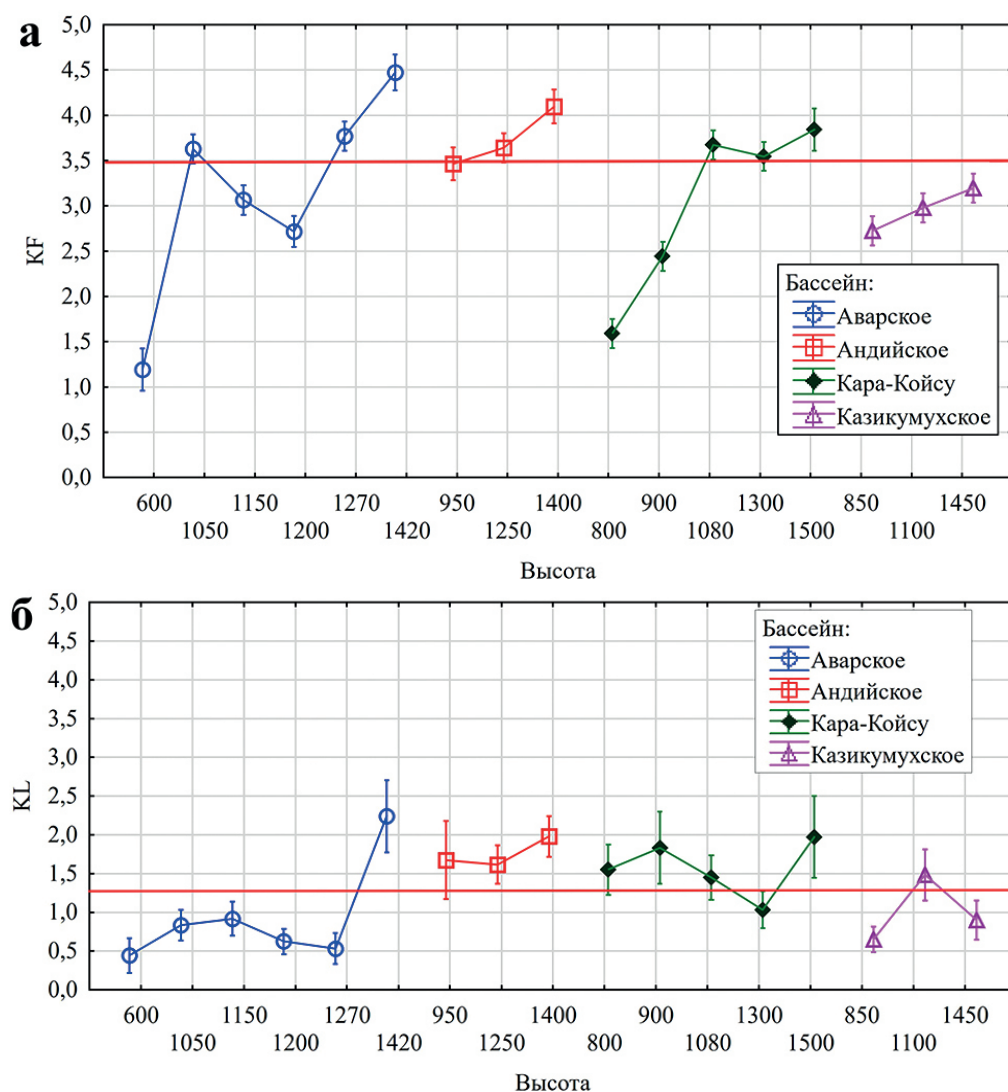
Наше исследование основных мест произрастания природных ЦП в Дагестане по климатическим параметрам показало, что количество осадков уменьшается с северо-запада на юго-восток [Anatov, 2025].

Для более точного подтверждения нашего предположения о роли высотного фактора в изменении поражаемости природных популяций абрикоса патогеном было сделано сопоставление вдоль высот внутри каждого речного бассейна (рис. 3).

Выявлено, что с высотой над уровнем моря поражаемость плодов клястероспорио-



**Рис. 2.** Визуализация поражаемости кластероспориозом плодов (KF) и листьев (KL) вдоль высотного уровня.



**Рис. 3.** Поражаемость кластероспориозом плодов (а) и листьев (б) природных популяций абрикоса по бассейнам рек. *Примечание:* здесь и далее красная горизонтальная линия показывает общепопуляционное среднее значение.

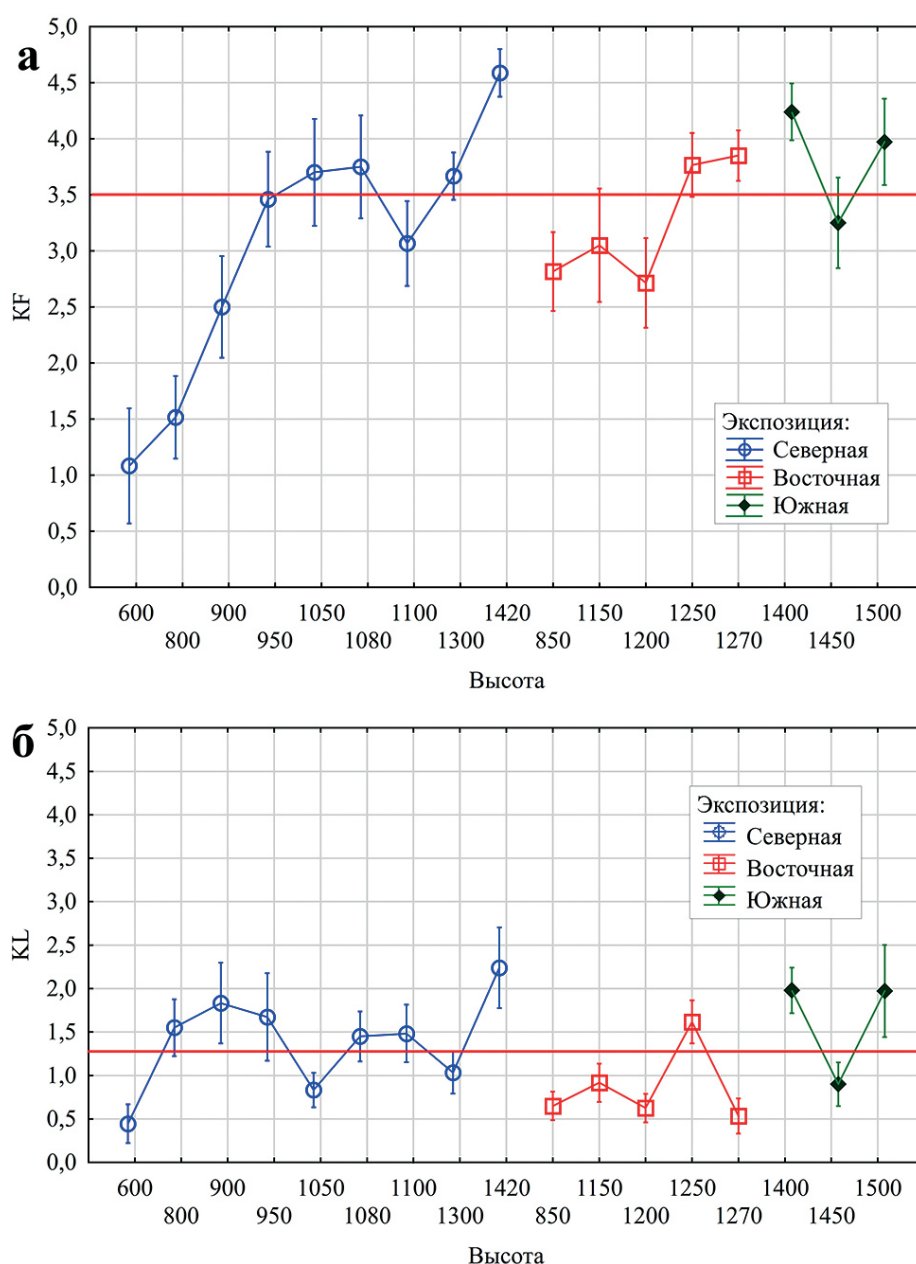
зом заметно возрастает (рис. 3, а), при этом чем выше перепад высот, тем сильнее контраст. Для листьев такая тенденция практически отсутствует (рис. 3, б).

Немаловажным фактором, усиливающим или ослабляющим действие высотного уровня, выступает экспозиция склона. Сравнение ценопопуляций абрикоса показало, что на плодах только на северных склонах наблюдается заметное влияние высот, это связано с объёмом выборки и наибольшим охватом в высотном направлении. Так, при возрастании высоты над уровнем моря на северных склонах (с 600 до 1400 м над уровнем моря) пора-

жаемость плодов увеличивается с 1,2 до 4,5 балла (рис. 4, а). Влияния экспозиций склонов на поражаемость листьев вдоль высотного уровня не было обнаружено (рис. 4, б).

Для подтверждения влияния факторов условий произрастания на поражённость клостероспориозом (экспозиций склонов, ЦП и эколого-географических единиц) был проведён трёхфакторный иерархический дисперсионный анализ (табл. 2). Проведённый анализ показал достоверное влияние всех учтённых факторов на самом высоком уровне значимости.

Разложение компонент дисперсии ( $\eta^2, \%$ ) по трём учтённым факторам показало, что



**Рис. 4.** Поражаемость клостероспориозом плодов (а) и листьев (б) абрикоса в зависимости от экспозиций склонов и высоты над уровнем моря.



**Таблица 2.** Трёхфакторный иерархический дисперсионный анализ поражаемости клястероспориозом плодов и листьев

| Факторы    | df  | Плоды  |       |        | Листья |       |        |
|------------|-----|--------|-------|--------|--------|-------|--------|
|            |     | SS     | F     | p      | SS     | F     | p      |
| ЭГЕ        | 3   | 38.01  | 12.98 | 0.0000 | 53.95  | 29.11 | 0.0000 |
| Экспозиция | 6   | 30.55  | 5.22  | 0.0000 | 26.69  | 7.20  | 0.0000 |
| ЦП         | 7   | 252.54 | 36.97 | 0.0000 | 51.42  | 11.89 | 0.0000 |
| Ошибка     | 451 | 440.11 |       |        | 278.66 |       |        |
| Всего      | 467 | 761.21 |       |        | 410.71 |       |        |

Примечание: df – степени свободы; SS – сумма квадратов; F – критерий Фишера; p – уровень достоверности.

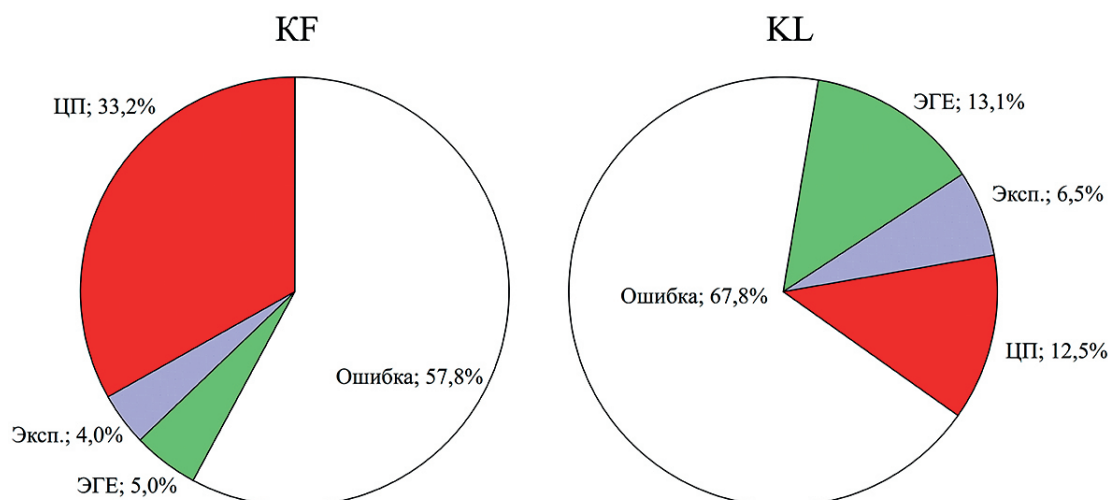
наибольшие различия в поражении плодов вносят межценотические различия (фактор ЦП), сила влияния которого составила 33,2%; влияние бассейнов рек (ЭГЕ) и экспозиций незначительно (рис. 5). Для листьев суммарное влияние факторов ниже, но влияние факторов ЭГЕ ( $\eta^2 = 13,1\%$ ) и ЦП (12,5%) в целом выше.

Оценка роли линейного вклада высотного градиента в общую дисперсию была проведена с помощью однофакторного дисперсионного и регрессионного анализа (табл. 3). Коэффициент детерминации подтвердил весомый вклад высотного уровня в поражаемость плодов клястероспориозом ( $r^2 = 25,8\%$ ) и слабый – для листьев ( $r^2 = 1,7\%$ ). Соответственно, расчетные параметры модели объясняют на 61,3% связь высотного фактора с общей дисперсией признака ( $r^2/\eta^2$ , %). Коэффициент корреляции  $r_{xy}$  для плодов составил 0,51, для листьев – 0,13. Таким образом, усиление поражаемости плодов клястероспориозом с высотой над уровнем моря доказано.

Наблюдаемое влияние факторов высотного уровня на поражаемость клястероспориозом и его неодинаковая реакция плодов и листьев натолкнула на необходимость проведения оценки влияния комплекса экологических факторов для подбора оптимальной модели регрессии.

По результатам множественного регрессионного анализа поражаемости клястероспориозом плодов были выделены три достоверных экологических предиктора с учётом мультиколлинеарности (табл. 4). Величина коэффициента детерминации ( $r^2$ ) показывает относительно высокий вклад количества осадков в тёплый период (bio18) на поражаемость плодов. Частные корреляции ( $r$ ) показывают положительный тренд поражаемости плодов с количеством осадков в тёплый период; отрицательный – с минимальной температурой самого холодного месяца (bio6) и экспозицией склонов (Aspect).

Для поражаемости листа, помимо отрицательной связи с минимальной температурой



**Рис. 5.** Компоненты дисперсии (в процентах) поражаемости клястероспориозом по факторам условий произрастания (ЦП); экспозиция (Эксп.); эколого-географические единицы (ЭГЕ).

**Таблица 3.** Результаты однофакторного дисперсионного и регрессионного анализа поражаемости клястероспориозом плодов и листьев в природных ценопопуляциях абрикоса по фактору высотного градиента

| Параметры            | Факторы | df  | SS     | F     | p     | $\eta^2, \%$ | $r^2, \%$ | $r_{xy}$ |
|----------------------|---------|-----|--------|-------|-------|--------------|-----------|----------|
| Дисперсионный анализ |         |     |        |       |       |              |           |          |
| Плоды                | Высота  | 16  | 321.10 | 20.57 | 0.000 | 42.2         |           |          |
|                      | Ошибка  | 451 | 440.11 |       |       |              |           |          |
|                      | Всего   | 467 | 761.21 |       |       |              |           |          |
| Листья               | Высота  | 16  | 132.05 | 13.36 | 0.000 | 32.2         |           |          |
|                      | Ошибка  | 451 | 278.66 |       |       |              |           |          |
|                      | Всего   | 467 | 410.71 |       |       |              |           |          |
| Регрессионный анализ |         |     |        |       |       |              |           |          |
| Плоды                | Высота  | 1   | 196.72 | 162.4 | 0.000 |              | 25.8      | 0.51     |
|                      | Ошибка  | 466 | 564.48 |       |       |              |           |          |
|                      | Всего   | 467 | 761.21 |       |       |              |           |          |
| Листья               | Высота  | 1   | 6.82   | 7.87  | 0.005 |              | 1.7       | 0.13     |
|                      | Ошибка  | 466 | 403.89 |       |       |              |           |          |
|                      | Всего   | 467 | 410.71 |       |       |              |           |          |

*Примечание:* df – степени свободы; SS – сумма квадратов; F – критерий Фишера; p – уровень достоверности;  $\eta^2$  – сила влияния фактора;  $r^2$  – коэффициент детерминации;  $r_{xy}$  – коэффициент корреляции между высотным уровнем и изучаемым признаком.

самого холодного воздуха, отмечены факторы: средняя температура наиболее сухого периода (bio9) и крутизна склона (Slope). Индекс VIF характеризовался значениями в пределах 1,46 для плодов и 2,99 для листьев, что показывает отсутствие мультиколлинеарности предикторов.

Полученная регрессионная модель с экологическими предикторами почти полностью совпадает с однофакторной моделью по вы-

сотному уровню, но показала улучшение линейной модели (табл. 5). Коэффициент детерминации ( $r^2$ ) составил 28,4% для плодов, что немного выше от модели с использованием однофакторной регрессии по высотному градиенту. Модель с учтёнными предикторами, полученная для листьев, значительно лучше, чем связь с высотным градиентом. Коэффициент детерминации ( $r^2$ ) для листьев составил 20,5%.

**Таблица 4.** Итоги множественного линейного регрессионного анализа поражаемости плодов и листьев по экологическим предикторам с учётом мультиколлинеарности

| Параметры | Модель   | B      | Ст. ош. | Beta   | Ст. ош. | p     | VIF  | $r^2, \%$ | $r_{xy}$ |
|-----------|----------|--------|---------|--------|---------|-------|------|-----------|----------|
| Плоды     | Св. член | -6.107 | 0.800   |        |         | 0.000 |      |           |          |
|           | bio18    | 0.021  | 0.003   | 0.320  | 0.046   | 0.000 | 1.43 | 21.0      | 0.46     |
|           | bio06    | -0.628 | 0.114   | -0.261 | 0.047   | 0.000 | 1.46 | 3.4       | -0.19    |
|           | Aspect   | -0.002 | 0.000   | -0.206 | 0.040   | 0.000 | 1.03 | 4.1       | -0.20    |
| Листья    | Св. член | -8.32  | 0.903   |        |         | 0.000 |      |           |          |
|           | bio06    | -1.244 | 0.119   | -0.704 | 0.067   | 0.000 | 2.64 | 5.6       | -0.24    |
|           | bio09    | 0.898  | 0.1     | 0.646  | 0.072   | 0.000 | 2.99 | 8.5       | 0.29     |
|           | Slope    | 0.045  | 0.007   | 0.282  | 0.046   | 0.000 | 1.25 | 6.4       | 0.25     |

*Примечание:* B – нестандартизированный регрессионный коэффициент, Beta – стандартизированный регрессионный коэффициент; Ст. ош. – стандартная ошибка; Св. член – свободный член; p – статистическая значимость модели; VIF – коэффициент инфляции дисперсии;  $r^2$  – коэффициент детерминации; r – частные корреляции между изучаемым предиктором и учтённым признаком.

**Таблица 5.** Множественный регрессионный анализ поражаемости клястероспориозом плодов и листьев в природных ценопопуляциях абрикоса по экологическим предикторам

| Переменные | Факторы       | df  | SS     | F     | p      | r <sup>2</sup> , % | r <sub>xy</sub> |
|------------|---------------|-----|--------|-------|--------|--------------------|-----------------|
| Плоды      | Регрессионная | 3   | 216.55 | 61.49 | 0.0000 | 28.4               | 0.53            |
|            | Ошибка        | 464 | 544.66 |       |        |                    |                 |
|            | Всего         | 467 | 761.21 |       |        |                    |                 |
| Листья     | Регрессионная | 3   | 84.29  | 39.94 | 0.0000 | 20.5               | 0.45            |
|            | Ошибка        | 464 | 326.42 |       |        |                    |                 |
|            | Всего         | 467 | 410.71 |       |        |                    |                 |

Примечание: df – степени свободы; SS – сумма квадратов; F – критерий Фишера; p – уровень достоверности; r<sup>2</sup> – коэффициент детерминации; r<sub>xy</sub> – коэффициент корреляции между высотным уровнем и изучаемым признаком.

### Заклучение

Проведённое сравнение ценопопуляций абрикоса по поражаемости клястероспориозом плодов и листьев выявило основные закономерности распространения этого заболевания. Установлено, что плоды поражаются патогеном сильнее, чем листья, и это соотношение в среднем 2–3-кратное. Так, средний балл поражённости абрикоса на общепопуляционном уровне составляет 3,2 балла, а листьев – 1,3 балла. Обнаруженные различия между ними могут быть обусловлены различным характером заражения плодов и листьев; так как генеративная стадия генетически детерминирована годовым циклом развития, то плоды абрикоса при заражении грибом сохраняются до созревания, не осыпаясь, а сильно заражённые листья могут осыпаться и за счёт постоянного обновления листвы; процент поражённых листьев и степень их поражения частично снижаются.

Отмеченное некоторое возрастание поражаемости патогеном ценопопуляций по Андийскому Койсу, возможно, связано с годовым выпадением осадков, уменьшающимся постепенно в восточном направлении, и/или с влиянием влажных воздушных масс, проникающих из Грузии через «Бежтинскую депрессию». Также, возможно, это дополняется относительной молодостью природных сообществ абрикоса в этом бассейне, из-за чего абрикос не сформировал более устойчивые к болезни ценопопуляции.

По итогам дисперсионного и регрессионного анализов установлено, что основным фактором, усиливающим поражаемость абрикоса в Дагестане, является высотный уровень

произрастания сообщества, и это влияние достоверно на самом высоком уровне значимости. Коэффициент корреляции r<sub>xy</sub> для плодов составил 0,51, для листьев – 0,13.

По результатам множественного регрессионного анализа поражаемости клястероспориозом плодов выделены три достоверных экологических предиктора с учётом мультиколлинеарности. Величина коэффициента детерминации (r<sup>2</sup>) показала высокий относительный вклад и положительную зависимость от количества осадков в тёплый период (bio18) на поражаемость плодов, а для листьев – отрицательную зависимость с минимальной температурой самого холодного месяца (bio6).

Таким образом, усиление поражаемости клястероспориозом является одним из лимитирующих факторов, ограничивающих распространение абрикоса в высотном направлении, что связано с уменьшением температур и возрастанием осадков. На основе анализа поражаемости абрикоса в высотном направлении можно утверждать, что рентабельное производство абрикоса в Дагестане ограничено высотой до 1100 м, выше которой естественная поражаемость значительно возрастает.

Полученные новые результаты анализа поражаемости абрикоса клястероспориозом углубляют понимание адаптивных изменений, происходящих в природных популяциях *Prunus armeniaca* L. вдоль высотного градиента, и могут быть использованы для прогнозирования дальнейшего распространения «инвазии» вида за пределы Дагестана, а также при расширении культуры абрикоса.

## Финансирование

Исследование было проведено в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ (темы № 125012300678-7 «Ботанические ресурсы и устойчивость лесных экосистем Восточного Кавказа» и № 125021302129-4 «Комплексная оценка состояния биологических ресурсов и мониторинг природных экосистем Дагестана»).

## Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

## Соблюдение этических стандартов

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

## Литература

- Абрикос / под ред. В.К. Смыкова. М.: Агропромиздат, 1989. 240 с.
- Алейникова Н.В. Особенности развития класстероспориоза и коккомикоза в современных условиях // Технологии, инновации. 2011. № 5. С. 40–43.
- Анатов Д.М., Османов Р.М. Оценка коллекции абрикоса Горного ботанического сада ДНЦ РАН по устойчивости к класстероспориозу (*Clasterosporium carpophilum* (Lev) Aderh.) в горных условиях Дагестана // Труды КубГАУ. 2019. № 80. С. 31–35.
- Анатов Д.М., Османов Р.М., Асадулаев З.М., Газиев М.А. Экологические и исторические аспекты разнообразия форм абрикоса в Горном Дагестане // Вестник Дагестанского государственного университета. 2015. Т. 30, вып. 1. С. 73–81.
- Байжигитов Ф.М., Хакимов А.А. Некоторые биоэкологические особенности возбудителей класстероспориоза и монилиоиза // Bulletin of Science and Practice. 2018. Т. 4. № 12. С. 268–272.
- Батырханов Ш.Г. Абрикос и персик Дагестана. Буйнакск, 2000. 78 с.
- Боровков А.К., Лукичева Л.А., Горина В.М., Соколовская Ж.С. Биологические особенности новых селекционных форм абрикоса в степной зоне Крыма // Труды Кубанского государственного аграрного университета. 2024. № 114. С. 89–94.
- Газиев М.А. Класстероспориоз на абрикосе в Низменном и Предгорном Дагестане // Ботанический вестник Северного Кавказа. 2016. № 2. С. 5–12.
- Голубев А.М. Создание устойчивых к болезням сортов абрикоса в Нижнем Поволжье // Плодоводство и ягодоводство России. 2019. Т. 59. С. 266–271.
- Дементьева М.И. Болезни плодовых культур. М.: Сельхозиздат, 1962. 240 с.
- Дроник А.А. Поражаемость класстероспориозом интродуцированных сортов вишни в засушливых условиях Северного Прикаспия // Теоретические и прикладные проблемы агропромышленного комплекса. 2020. № 1(43). С. 34–38.
- Ковалёв Н.В. Устойчивость абрикоса к класстероспориозу в связи с географическим и генетическим происхождением // В сб.: Абрикос: материалы научной конференции. Ереван, 1970. С. 169–174.
- Мищенко И.Г. Особенности развития класстероспориоза сливы в Краснодарском крае // Магарач. Виноградарство и виноделие. 2020. Т. 22, № 4(114). С. 350–354.
- Насонов А.И., Мищенко И.Г., Якуба Г.В. Культуральное разнообразие изолятов возбудителя класстероспориоза в насаждениях сливы домашней на юге России // Садоводство и виноградарство. 2025. № 1. С. 51–56.
- Ноздрачева Р.Г., Мелькумова Е.А. Грибные болезни абрикоса // Защита и карантин растений. 2007. № 12. С. 35–36.
- Плохинский Н.А. Алгоритмы биометрии. М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1980. 150 с.
- Прах С.В., Мищенко И.Г., Подгорная М.Е. Особенности развития возбудителя класстероспориоза и мониторинг сливовой плодовой гнили в сливовых насаждениях Краснодарского края // Плодоводство и виноградарство Юга России. 2015. № 35(05). С. 131–141.
- Программа и методика селекции плодовых, ягодных и орехоплодных культур / под ред. Е.Н. Седова, Т.П. Огольцовой. Орел: Изд-во ВНИИСПК, 1999. 606 с.
- Скворцов А.К., Крамаренко Л.А. Абрикос в Москве и Подмосковье. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. 188 с.
- Снедекор Д.У. Статистические методы в применении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии / пер. с англ. В.Н. Перегудова. М.: Сельхозиздат, 1961. 503 с.
- Хусаинова И.В., Ситпаева Г.Т., Бабаев И.В. и др. Чужеродная дендрофлора Алматинской области и оценка её инвазионности // Российский журнал биологических инвазий. 2023. Т. 16, № 4. С. 118–131.
- Шерстобитов В.В., Колесова М.А. Устойчивость сортов алычи селекции Майкопской опытной станции ВИР к грибным болезням // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2025. Т. 186, № 1. С. 202–209.
- Щеглов С.Н. Современные биометрические методы в сортоизучении // Современные методология, инструментальный анализ и отбор селекционного материала садовых культур и винограда: монография. Краснодар: СКФНЦСВир, 2017. С. 31–51.
- Шхагапсоев С.Х., Чадаева В.А., Шхагапсоева К.А. Чёрная книга флоры Кабардино-Балкарской Республики. Нальчик: Изд-во М. и В. Котляровых, 2021. 200 с.
- Шхагапсоев С.Х., Чадаева В.А., Тайсумов М.А., Шхагапсоева К.А. Чёрный список флоры Чеченской Республики // Российский журнал биологических инвазий. 2022. Т. 15, № 3. С. 186–200.
- Adaskaveg J., Ogawa J., Butler E. Morphology and ontogeny of conidia in *Wilsonomyces carpophilus*, causal



- pathogen of shot hole disease of *Prunus* species // Mycotaxon. 1990. Vol. 37. P. 275–290.
- Ahmadpour A., Ghosta Y., Javan-Nikkhah M., Fatahi R., Ghazanfari K. Isolation and pathogenicity tests of Iranian cultures of the shot hole pathogen of *Prunus* species, *Wilsonomyces carpophilus* // Australasian Plant Disease Notes. 2009. Vol. 4. P. 133–134.
- Anatov D.M. Analysis of spatial differentiation of natural populations of *Prunus armeniaca* L. in Dagestan using a complex of bioclimatic indicators // Biological Bulletin. 2025. Vol. 52. № 1 P. 89–98.
- Asadulaev Z.M., Anatov D.M. Spatial structure of *Prunus armeniaca* L. populations in the arid woodlands of Mountainous Dagestan // Arid Ecosystems. 2019. Vol. 9. № 2. P. 104–110.
- Bourguiba H., Scotti I., Sauvage C., Zhebentyayeva T. et al. Genetic structure of a worldwide germplasm collection of *Prunus armeniaca* L. reveals three major diffusion routes for varieties coming from the species' center of origin // Frontiers in Plant Science. 2020. Vol. 11. P. 638.
- Farooq M., Nabi A., Khursheed S. et al. Whole genome sequencing of *Wilsonomyces carpophilus*, an incitant of shot hole disease in stone fruits: insights into secreted proteins of a necrotrophic fungal repository // Molecular Biology Reports. 2023. Vol. 50. P. 4061–4071.
- Faust M., Suranyi D., Nyujto F. Origin and dissemination of apricot // Horticultural Reviews. 1998. Vol. 22. P. 225–267.
- Fick S., Hijmans R. WorldClim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas // International Journal of Climatology. 2017. Vol. 37. P. 1–14.
- Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G., Jarvis A. Very high-resolution interpolated climate surfaces for global land areas // International Journal of Climatology. 2005. Vol. 25. P. 1965–1978.
- Hussain A., Ali S., Muhammad M., Akram W., Hussain S.M., Dawar K. Spatial distribution and risk associated with shot hole disease in apricot (*Prunus armeniaca* L.) in Northern Pakistan // Archives of Phytopathology and Plant Protection. 2023. Vol. 56, no. 6. P. 433–451.
- Ivanova H., Kalocaiova M., Bolvansky M. Shot-hole disease on *Prunus persica* – the morphology and biology of *Stigmata carpophila* // Folia Oecologica. 2012. Vol. 39. P. 21–26.
- Lalancette N., McFarland K.A., Burnett A.L. Modeling sporulation of *Fusicladium carpophilum* on nectarine twig lesions: Relative humidity and temperature effects // Phytopathology. 2012. Vol. 102, no. 4. P. 421–428.
- Ledbetter C.A. Apricots // Temperate fruit crop breeding, germplasm to genomics / Ed. J.F. Hancock. Springer, 2008. P. 39–82.
- Malik S., Chaudhury R., Dhariwal O., Mir S. Genetic diversity and traditional uses of wild apricot (*Prunus armeniaca* L.) in high-altitude north-western Himalayas of India // Plant Genetic Resources: Characterization and Utilization. 2010. Vol. 8, no. 3. P. 249–257.
- Marin-Felix Y., Groenewald J., Cai L., Chen Q. et al. Genera of phytopathogenic fungi: GOPHY 1 // Studies in Mycology. 2017. Vol. 86. P. 99–216.
- Mehlenbacher S.A., Cociu V., Hough L.F. Apricots (*Prunus*) // Genetic Resources of Temperate Fruit and Nut Crops / Eds J.N. Moore, J.R. Ballington. Acta Horticulturae. 1991. Vol. 290. P. 63–109.
- Nabi A., Padder B., Dar M., Ahmad M. Morpho-cultural, pathological and molecular variability in *Thyrostroma carpophilum* causing shot hole of stone fruits in India // European Journal of Plant Pathology. 2018. Vol. 151. P. 613–627.
- Pinar H., Unlu M., Ercisli S. Determination of genetic diversity among wild grown apricots from Sakit valley in Turkey using SRAP markers // Journal of Applied Botany and Food Quality. 2013. Vol. 86, no. 1. P. 55–58.
- Tanwar B., Modgil R., Goyal A. Effect of detoxification on biological quality of wild apricot (*Prunus armeniaca* L.) kernel: Biological quality of detoxified wild apricot kernel // Journal of the Science of Food and Agriculture. 2019. Vol. 99. P. 517–528.
- WorldClim. WorldClim climate data base [Электронный ресурс] // WorldClim. 2020. <https://worldclim.org/data/worldclim21.html> (проверено 01.10.2025).
- Ye S., Jia H., Cai G., Tian C., Ma R. Morphology, DNA phylogeny, and pathogenicity of *Wilsonomyces carpophilus* isolate causing shot-hole disease of *Prunus divaricata* and *Prunus armeniaca* in wild-fruit forest of Western Tianshan Mountains, China // Forests. 2020. Vol. 11. P. 319.
- Zhebentyayeva T., Ledbetter C., Burgos L. et al. Apricot // Fruit Breeding. Handbook of Plant Breeding 8 / Eds M.L. Badenes, D.H. Byrne. N.Y.: Springer Science+Business Media, 2012. P. 415–458.

# NATURAL CENOPOPULATIONS OF *PRUNUS ARMENIACA* (L.) (ROSACEAE) AS AN OBJECT OF SECONDARY INVASION OF THE PHYTOPATHOGEN *WILSONOMYCES CARPOPHILUS* (LEV.) ADASK.) (BOTRYOSPHERACEAE) IN THE NATURAL CONDITIONS OF MOUNTAINOUS DAGESTAN

© 2026 Anatov D.M.<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Precaspian Institute of Biological Resources, Dagestan Federal Research Centre of the RAS, Makhachkala, 367000, Russia

<sup>2</sup> Mountain Botanical Garden, Dagestan Federal Research Centre of the RAS, Makhachkala, 367000, Russia  
e-mail: [djalal@list.ru](mailto:djalal@list.ru)

The new data on the spread of shot-hole disease (*Wilsonomyces carpophilus* (Lev.) Adask.) in apricot natural coenopopulations (*Prunus armeniaca* L.) of Intramountainous Dagestan are given. The influence of the main abiotic environmental factors affecting the spread of shot - hole disease was analyzed in fruit and leaves and assessed in 17 coenopopulations and 468 trees. It has been found that fruit are more highly injured by the pathogen (3.2 points) than leaves (1.3 points). As revealed, the altitude above sea level is the main limiting factor facilitating an increased pathogen infestation. The influence of the altitude level inside the river basins and taking into account the slope exposures is noted. Based on the results of one-way variance and regression analyses, the influence of the linear contribution of the altitude gradient to the overall variance has been proved. The coefficient of determination confirmed the significant contribution of the altitude level to the incidence of shot -hole disease in fruit ( $r^2=25,8\%$ ) and weak for leaves ( $r^2= 1,7\%$ ). The linear correlation coefficient  $r_{xy}$  for fruit was 0,51, for leaves 0,13. Modeling shot-hole disease of fruit and leaf damage taking into account multicollinearity showed a high relative contribution of precipitation during the warm period (bio18) to fruit injury, and a negative contribution for leaves with the minimum temperature of the coldest month (bio6). It is assumed that the cost effectiveness of apricot cultivation in Intramountainous Dagestan is limited to 1200 m above sea level, taking into account micro-conditions, above which the natural infectability of fruit increases significantly.

**Keywords:** wild apricot, *Wilsonomyces carpophilus* (Lev.) Adask.), high-altitude gradient, slope exposures, fruit, leaves, Intramountainous Dagestan.

# НОВЫЕ И РЕДКИЕ ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ-ЭФЕМЕРОФИТЫ ВО ФЛОРЕ ХАБАРОВСКОГО КРАЯ И ЕВРЕЙСКОЙ АВТОНОМНОЙ ОБЛАСТИ

© 2026 Антонова Л.А. \*, Вернослова М.И. \*\*

Институт водных и экологических проблем ДВО РАН, Хабаровск, 680000, Россия

e-mail: \*levczik@yandex.ru, \*\*mvernoslova@mail.ru

ORCID: \*0000-0003-3059-3305, \*\*0000-0002-8986-7326

Поступила в редакцию 31.03.2026. После доработки 17.07.2026. Принято к публикации 22.07.2026

Приведены сведения о 28 новых и редко встречающихся чужеродных видах эфемерофитах, 18 видов впервые приведены для флоры Хабаровского края и Еврейской автономной области, из них 8 видов ранее не указывались для флоры Российского Дальнего Востока. По вероятности дальнейшего расселения и натурализации виды распределены на три градации – N<sup>0</sup>, N<sup>1</sup>, N<sup>2</sup>. Пять видов характеризуются высокой вероятностью дальнейшего расселения (*Cota tinctoria*, *Hypericum perforatum*, *Lysimachia nummularia*, *Padus virginiana*, *Asparagus officinalis*) и со временем могут представлять угрозу аборигенным видам и экосистемам.

**Ключевые слова:** чужеродные виды, инвазионные виды, натурализация, новинки флоры, российский Дальний Восток.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-3-22-27

## Введение

В настоящее время чужеродная флора Хабаровского края и Еврейской автономной области (ЕАО) представлена 475 видами из 274 родов и 62 семейств [Антонова, 2017; Рубцова, Антонова, 2020]. В два последних десятилетия пополнение новыми видами идёт преимущественно за счёт ухода из культуры декоративных и лекарственных растений, которые начинают встречаться на пустырях, рудеральных местообитаниях, по обочинам дорог. Беженцами из культуры, или эргазиофитами, становятся как виды, давно культивируемые, так и новинки декоративных, почвопокровных, пищевых и лекарственных растений. Значительно реже новые виды являются результатом случайной интродукции. На первом этапе лаг-фазы многие из них являются эфемерофитами – чужеродными растениями, временно присутствующими на антропогенных и полустественных местообитаниях в течение одного, двух или более лет, не дающие диаспор [Баранова и др., 2018]. Одни виды в силу своих биологических особенностей не смогут преодолеть репродуктивный и природно-клима-

тический барьеры, а другие виды в перспективе такую возможность имеют. В связи с этим, несмотря на единичные находки и ограниченное распространение, мониторинг этой группы чужеродных видов очень важен, подтверждением тому является то, что большая часть самых агрессивных инвазионных видов изначально культивировалась как декоративные, пищевые и лекарственные растения [Виноградова и др., 2021].

## Материал и методика

В работе использованы результаты мониторинга чужеродного компонента флоры Хабаровского края и ЕАО за 2007–2025 гг. Цель исследования – выявление новых чужеродных видов первого этапа лаг-фазы на территории Хабаровского края и ЕАО и оценка их возможной успешной адаптации.

Чужеродные виды эфемерофиты по степени натурализации были разделены на три группы: N<sup>0</sup> – выросшие из семян или вегетативных органов растения, не способные к возобновлению на следующий год; N<sup>1</sup> – семенное возобновление или проникновение происходит не каждый год, у многолетников

размножение только вегетативное, произрастание локальное единичными экземплярами или небольшими группами; N<sup>2</sup> – дают потомство, но не закрепляются и не расселяются в течение нескольких лет, у многолетников размножение семенное и вегетативное, произрастание локальное [Крылов, Решетникова, 2009; Антонова, 2017].

Названия видов приведены по Plants of the World Online [POWO ..., 2026] а также Check-list of vascular plants of Asian Russia [Cherpinoga et al., 2024]. Гербарные образцы, подтверждающие находки, хранятся в Гербарии ИВЭП ДВО РАН (КНА). Все приведённые гербарные сборы принадлежат авторам (Л.А. – Антонова Л.А.; М.В. – Верносова М.И.). Виды, впервые приведённые для Российского Дальнего Востока (РДВ) обозначены двумя звездочками (\*\*), для Хабаровского края и ЕАО обозначены одной звездочкой (\*).

### Результаты и обсуждение

\**Achillea ptarmica* var. *multiplex* (Р. Renault) Heimerl – европейский вид. Многолетнее декоративное растение, давно и часто культивируется, надолго остаётся в местах бывшего выращивания. В центральных и южных районах Хабаровского края и ЕАО встречается на рудеральных местообитаниях. Редко, N<sup>1</sup>. Еврейская автономная область, окр. ст. Приамурская, откос железной дороги, разреженные травяно-кустарниковые заросли (48.524186 с.ш. 136.890465 в.д.). 02.09.2025. Л.А. КНА 15940.

\*\**Agastache foeniculum* (Pursh) Kuntze – североамериканский вид. В последние годы выращивается как многолетнее эфиромасличное, декоративное, медоносное растение. Редко, N<sup>2</sup>. Хабаровский край, Нанайский район, п. Славянка, разнотравный луг на крутом берегу реки Амур (49.469533 с.ш. 136.774982 в.д.). 25.07.2023. Л.А. КНА 16224; Хабаровский край, окр. г. Хабаровск, СНТ «Мукомол», мусорное место около дачного участка (48.316667 с.ш. 135.104167 в.д.). 15.08.2025. Л.А. КНА 15555.

\**Asparagus officinalis* L. – евразийский вид. Обычное декоративное многолетнее растение. Встречается по опушкам леса, в кустарниковых зарослях в дачных посёлках и

населённых пунктах в южных районах края. Редко, N<sup>2</sup>. Хабаровский край, Нанайский район, пос. Лидога, обочина дороги (49.508611 с.ш. 136.900833 в.д.). 20.07.2009. Л.А. КНА 13027.

\*\**Astrantia major* L. – западноевропейский вид. В последние годы изредка выращивается как декоративное растение, иногда дичает, но тенденций к расселению не проявляет. Очень редко, N<sup>0</sup>. Хабаровский край, г. Хабаровск, ул. Ленинградская, заброшенный газон (48.493002 с.ш. 135.082245 в.д.). 28.07.2016. Л.А. КНА 15770.

*Borago officinalis* L. – евразийско-средиземноморский вид. Новый чужеродный вид для северной части Хабаровского края. Широко выращивался до недавнего времени в южных районах края, изредка дичал. В настоящее время встречается редко на мусорных местах, недалеко от мест выращивания. Редко, N<sup>1</sup>. Хабаровский край, Аяно-Майский район, правый берег р. Мая, пос. Нелькан, под забором огорода (57.657191 с.ш. 136.169400 в.д.). 27.07. 2016. М.И. КНА № 14012.

\**Campanula persicifolia* L. – восточно-европейский вид. Выращивается как декоративное растение, изредка встречается на мусорных местах в дачных посёлках и на заброшенных клумбах в южных районах края. Очень редко, N<sup>1</sup>. Хабаровский край, окр. г. Хабаровск, СНТ «Золотая осень», опушка широколиственного леса около дачного участка (48.319572 с.ш. 135.110160 в.д.). 28.08.2024. Л.А. КНА 16223.

\*\**Cleome spinosa* Jacq. (*Tarenaya spinosa* (Jacq.) Raf.) – южноамериканский вид. Декоративное растение, изредка вырастает самосев на клумбах и газонах. Очень редко, N<sup>0</sup>. Хабаровский край, г. Хабаровск, парк «Динамо», около забора стадиона (48.482766 с.ш. 135.080906 в.д.). 05.09.2011. Л.А. КНА 15772.

*Convolvulus tricolor* L. – средиземноморский вид. Выращивается как декоративное растение, отдельные растения встречаются вне культуры. Очень редко, N<sup>0</sup>. Хабаровский край, г. Хабаровск, ул. Дикопольцева, заброшенный газон (48.488888 с.ш. 135.076111 в.д.). 21.07.2007. Л.А. КНА 14024.

*Coreopsis tinctoria* Nutt. – североамериканский вид. Давно выращивается как деко-



ративное растение, изредка встречается на вторичных местообитаниях. Редко, N<sup>1</sup>. Хабаровский край, г. Хабаровск, ст. Северная, сухой юго-западный склон вдоль железной дороги, разнотравный луг (48.518872 с.ш. 135.038736 в.д.). 21.08.2019. Л.А. КНА 13889.

*Cosmos sulphureus* Cav. – центральноамериканский вид. Декоративное растение, в последнее время выращивается всё чаще, изредка встречается одиночными растениями или небольшими группами вне культуры. Обнаружен севернее на 400 км от первоначальных находок. Очень редко, N<sup>1</sup>. Хабаровский край, Нанайский район, с. Елабуга, сухой склон на правом берегу р. Амур (48.802161 с.ш. 135.862315 в.д.). 09.08.2019. Л.А. КНА 13880.

*Cota tinctoria* (L.) J. Gay (*Anthemis tinctoria* L.) – европейско-средиземноморско-западноазиатский вид. Редко, N<sup>2</sup>. Хабаровский край, Ванинский район, окр. пос. Токи, обочина дороги (49.112293 с.ш. 140.325673 в.д.). 24.07.2025. М.И. КНА 15872, 15873. На РДВ как чужеродный встречается на Сахалине, Камчатке, в Амурской области [Баркалов и др., 1992].

*Eruca sativa* Mill. – европейско-средиземноморский вид. Выращивается как пищевое растение, в южных районах края изредка встречается на мусорных местах. Очень редко, N<sup>0</sup>. Хабаровский край, Хабаровский район, СНТ «Мукомол», мусорное место около дачного участка (48.316667 с.ш. 135.104167 в.д.). 15.08.2025. Л.А. КНА 15546.

*Euphorbia marginata* Pursh – североамериканский вид. Выращивается как декоративное растение, встречается единичными экземплярами по мусорным местам, во дворах, по обочинам тропинок и дорог. На самом юге Хабаровского края хорошо возобновляется самосевом и расселяется недалеко от мест выращивания [Антонова, 2018]. Севернее встречается значительно реже, единичными экземплярами. Очень редко, N<sup>1</sup>. Хабаровский край, Хабаровский район, ст. Садовая, обочина грунтовой дороги (48.314966 с.ш. 135.116168 в.д.). 06.07.2025. Л.А. КНА 16225.

*\*Glebionis coronaria* (L.) Tzvelev (*Chrysanthemum coronarium* L.) – средиземноморский вид. Выращивается как декоративное

растение, изредка уходит из культуры. Очень редко, N<sup>1</sup>. Хабаровский край, г. Хабаровск, травяно-кустарниковые заросли около гаражей за кинотеатром «Дружба». 25.08.2025. Л.А. КНА 15942. На РДВ как одичавшее отмечен в Приморском крае [Kozhevnikov et al., 2019].

*\*Hypericum perforatum* L. – евразийско-средиземноморский вид. Очень редко, N<sup>2</sup>. Хабаровский край, Нанайский район, 75 км трассы Лидога – Ванино, место стоянки машин, травяно-кустарниковые заросли на обочине дороги (49.399482 с.ш. 137.674733 в.д.). 25.06.2025. Л.А. КНА 15939.

*\*Linum perenne* L. – евро-сибирский вид. Выращивается как декоративное растение, изредка встречается вне культуры по рудеральным местообитаниям. Очень редко, N<sup>1</sup>. Еврейская автономная область, окр. ст. Приамурская, СНТ «Энтузиаст», мусорное место около дачного участка (48.517363 с.ш. 134.864757 в.д.). 18.08.2025. Л.А. КНА 15874.

*\*Lysimachia nummularia* L. – европейско-средиземноморский вид. Новое декоративное растение, которое выращивается всё чаще. Быстро разрастается за счёт укоренения ползучих побегов, вытесняя другие растения, особенно во влажных и тенистых местах, сорничает в посадках плодовых культур. Редко, N<sup>2</sup>. Хабаровский край, Хабаровский район, СНТ «Мукомол», сырая дорожка около дачного участка (48.316667 с.ш. 135.104167 в.д.). 15.08.2025. Л.А. КНА 15566; Хабаровский край, г. Хабаровск, Центральный район, территория ТЦ «Радость», травяно-кустарниковые заросли около лестницы (48.489545 с.ш. 135.083369 в.д.). 23.07.2018. Л.А. КНА 11419.

*\*Lysimachia punctata* L. – европейский вид. Многолетнее декоративное растение, изредка дичает недалеко от мест культивирования. Редко, N<sup>1</sup>. Хабаровский край, Хабаровский район, СНТ «Мукомол», мусорное место около дачного участка (48.316667 с.ш. 135.104167 в.д.). 15.08.2025. Л.А. КНА 15567.

*\*\*Neillia incisa* (Thunb.) S.H. Oh (*Stephanandra incisa* (Thunb.) Zabel). – восточноазиатский вид. Изредка используется как декоративное растение, в южных районах края может несколько лет расти в местах бывшего культивирования. Очень редко, N<sup>1</sup>.

Хабаровский край, г. Хабаровск, ул. Ленинградская, брошенная клумба (48.493777 с.ш. 135.077527 в.д.). 19.09.2022. КНА 13920.

\**Oxalis triangularis* A.St.-Hil. – южноамериканский вид. Декоративное растение с подземными клубнями, выращивается как комнатное растение, так и в открытом грунте, встречается на мусорных местах рядом с дачными участками. Очень редко, N<sup>0</sup>. Хабаровский край, Хабаровский район, пос. Хехцир, мусорное место около дачи (48.287919 с.ш. 135.092577 в.д.). 09.08.2025. М.И. КНА 15877.

*Padus virginiana* (L.) Mill. (*Prunus virginiana* L.) – североамериканский вид. Изредка культивируется в южных районах края, много лет растёт на одном месте, хорошо перезимовывает, даёт большое количество корневой поросли, реже размножается семенами. Редко, N<sup>2</sup>. Еврейская автономная область, окр. ст. Приамурская, СНТ «Энтузиаст», мусорное место около дачного участка (48.517364 с.ш. 134.864752 в.д.). 13.08.2025. Л.А. КНА 15571.

*Physostegia virginiana* (L.) Beath. – североамериканский вид. Изредка культивируется как декоративное растение, в южных районах края может несколько лет расти недалеко от мест выращивания. Подтверждены находки десятилетней давности [Антонова, 2018]. Очень редко, N<sup>1</sup>. Хабаровский край, Хабаровский район, ст. Садовая, мусорное место около дачного участка (48.319670 с.ш. 135.116390 в.д.). 15.08.2025. Л.А. КНА 16221.

\*\**Potentilla nepalensis* Hook. – родина преимущественно холмистые районы Непала, Бутана и северной Индии. Многолетнее декоративное растение, изредка встречается недалеко от мест выращивания. Очень редко, N<sup>1</sup>. Еврейская автономная область, окр. ст. Приамурская, СНТ «Энтузиаст», мусорное место около дачного участка (48.518056 с.ш. 134.8625 в.д.). 13.08.2025. Л.А. КНА 15769, 15570.

\*\**Rubus occidentalis* L. – североамериканский вид. Очень редко, N<sup>1</sup>. Еврейская автономная область, окр. ст. Приамурская, СНТ «Энтузиаст», мусорное место около дачного участка (48.517364 с.ш. 134.864752 в.д.). 13.08.2025. Л.А. КНА 15573.

\**Solanum angustifolium* Houst. ex Mill. (*Solanum cornutum* Lam.) – центрально-американский вид. Включён в Перечень карантинных видов Евразийского экономического союза [Решение ..., 2023]. Собраны два крупных цветущих и плодоносящих растения на клумбе с каннами на Комсомольской площади в г. Хабаровск. Очень редко, N<sup>1</sup>. Хабаровский край, г. Хабаровск, площадь в центре города, клумба (48.472742 с.ш. 135.057166 в.д.). 26.06.2024. Л.А. КНА 15938. Известен в Приморском крае [Kozhevnikov et al., 2019].

\*\**Tropaeolum peregrinum* L. – южноамериканский вид. Собран единичный экземпляр на заброшенном газоне. Очень редко, N<sup>0</sup>. Хабаровский край, г. Хабаровск, ул. Станционная, заброшенный газон (48.495418 с.ш. 135.066426 в.д.). 10.07.2019. Л.А. КНА 15771.

*Veronica spicata* L. – евразийско-средиземноморский вид. Многолетнее декоративное растение, представленное несколькими сортами. Встречается изредка в окрестностях г. Хабаровск недалеко от мест выращивания. Очень редко, N<sup>1</sup>. Хабаровский край, Хабаровский район, ст. Садовая, обочина грунтовой дороги, растёт небольшими группами (48.319672 с.ш. 135.116398 в.д.). 25.07.2024. Л.А. КНА 16222.

\*\**Vigna mungo* (L.) Hepper – южноазиатский культурный вид, одна из самых ценных бобовых культур, широко используемая в индийской кухне, представлен несколькими сортами. В течение 30 лет ежегодно возобновляется самосевом на дачных участках в окрестностях г. Хабаровск. Очень редко, N<sup>2</sup>. ЕАО, окр. ст. Приамурская, СНТ «Энтузиаст», мусорное место около дачного участка (48.517365 с.ш. 134.864751 в.д.). 18.08.2025. Л.А. КНА 15875, 15876.

В составе приведённых видов чужеродной флоры только три вида являются ксенофитами, т.е. случайно интродуцированными видами – *Cota tinctoria*, *Solanum angustifolium* и *Hypericum perforatum*, все остальные являются беженцами из культуры. Более половины видов (16 видов) являются многолетними растениями, в том числе деревья (*Padus virginiana*) и кустарники (*Rubus occidentalis*, *Physocarpus opulifolius*, *Neillia incisa*). Некоторые виды используются в регионе в качестве

декоративных растений ни одно десятилетие, но только в последние годы они всё чаще стали встречаться вне культуры (*Achillea ptarmica* var. *multiplex*, *Linum perenne*, *Euphorbia marginata*, *Coreopsis tinctoria*, *Asparagus officinalis*), другие же всего через несколько лет после появления на дачных участках и в озеленении населённых пунктов начинают встречаться на вторичных местообитаниях (*Agastache foeniculum*, *Veronica spicata*, *Potentilla nepalensis*, *Physostegia virginiana*, *Cosmos sulphureus*). Все приведённые виды находятся на начальном этапе внедрения во флору региона. Для шести видов со степенью натурализации  $N^0$ , которые выращиваются как пищевые или декоративные растения и изредка встречаются на вторичных местообитаниях, дальнейшая натурализация ограничена природно-климатическими условиями региона. В составе двух других групп новых и редких чужеродных видов со степенью натурализации –  $N^1$  и  $N^2$  – есть виды, имеющие высокие шансы на дальнейшее расселение. Это, например, карантинный сорняк *Solanum angustifolium*, который с 70-х годов прошлого века периодически встречается на юге Российского Дальнего Востока, *Lysimachia nummularia* – быстро размножающееся растение в садах, *Cota tinctoria* – широко расселившийся в других регионах Российского Дальнего Востока, *Agastache foeniculum* – обильный на вторичных местообитаниях густые заросли.

### Заключение

Таким образом, чужеродная флора Хабаровского края и Еврейской автономной области пополнилась 18 чужеродными видами эфемерофитами, из них 8 видов являются новыми для Российского Дальнего Востока. У пяти видов (*Cota tinctoria*, *Hypericum perforatum*, *Lysimachia nummularia*, *Padus virginiana*, *Asparagus officinalis*) есть высокая вероятность дальнейшего расселения.

### Благодарности

Благодарим за помощь в оформлении гербарных сборов ведущего инженера ИВЭП ДВО РАН Терлецкую А.Т.

### Финансирование

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме «Состояние природных и природно-хозяйственных систем умеренной зоны Западной Пацифики», 2026–2030 гг., номер гос. регистрации темы: 126031118637-5, с использованием Биоресурсной коллекции ИВЭП ДВО РАН (код: 3580632).

### Соблюдение этических стандартов

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

### Литература

- Антонова Л.А. Современное состояние чужеродного компонента флоры Хабаровского края // Региональные проблемы. 2017. Т. 20, № 2. С. 5–12.
- Антонова Л.А. Новые и редко встречающиеся адвентивные виды во флоре Хабаровского края // Turczaninowia. 2018. Т. 21, № 3. С. 97–101.
- Баранова О.Г., Щербаков А.В., Сенатор С.А., Панасенко Н.Н., Сагалев В.А., Саксонов С.В. Основные термины и понятия, используемые при изучении чужеродной и синантропной флоры // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2018. Т. 12, № 4. С. 4–22. DOI 10.24411/2072-8816-2018-10031
- Баркалов В.Ю., Коробков А.А., Цвелев Н.Н. Сем. Астровые (Сложноцветные) – *Asteraceae* (Compositae) // Сосудистые растения советского Дальнего Востока / отв. ред. С.С. Харкевич. СПб.: Наука, 1992. Т. 6. 428 с.
- Виноградова Ю.К., Антонова Л.А., Дарман Г.Ф., Девятова Е.А., Котенко О.В., Кудрявцева Е.П., Лесик (Аистова) Е.В., Марчук Е.А., Николин Е.Г., Прокопенко С.В., Рубцова Т.А., Хорева М.Г., Чернягина О.А., Чубарь Е.А., Шейко В.В., Крестов П.В. Чёрная книга флоры Дальнего Востока: инвазионные виды растений в экосистемах Дальневосточного федерального округа. М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2021. 510 с.
- Крылов А.В., Решетникова Н.М. Адвентивный компонент флоры Калужской области: натурализация видов // Ботанический журнал. 2009. Т. 94, № 8. С. 1126–1148.
- Решение Совета Евразийской экономической комиссии от 30.11.2016 № 158 (ред. от 25.01.2023) «Об утверждении единого перечня карантинных объектов Евразийского экономического союза» [Электронный документ]. URL: <https://fsvps.gov.ru/files/reshenie-soveta-evrazijskoj-jekonomich-7/> (проверено 11.02.2026).
- Рубцова Т.А., Антонова Л.А. Адвентивный компонент флоры Еврейской Автономной области: современный список видов, дополнения // Региональные проблемы. 2020. Т. 23, № 2. С. 12–22.
- Chepinoga V.V., Barkalov V.Yu., Ebel A.L., Knyazev M.S., Baikov K.S., Bobrov A.A., et al. Checklist of

vascular plants of Asian Russia // Bot. Pacifica. 2024. 13 (Special issue): 3–310. URL: <https://doi.org/10.17581/bp.2024.13S01>

Kozhevnikov A.E., Kozhevnikova Z.V., Kwak M., Lee B.Y. Illustrated flora of the Primorsky Territory (Russian

Far East). National Institute of Biological Resources. Incheon: Doohyun Publishing Co, 2019. 1125 pp.  
POWO. Plants of the World Online. Kew: Facilitated by the Royal Botanic Gardens [Electronic resource]. URL: <https://powo.science.kew.org/> (accessed 11.02.2026).

## NEW AND RARE ALIEN SPECIES OF EPHEMEROPHYTES IN THE FLORA OF Khabarovsk Territory and the Jewish Autonomous Region

© 2026 Antonova L.A.<sup>\*</sup>, Vernoslova M.I.<sup>\*\*</sup>

Institute of water and ecology problems FEB RAS, 56, Dikopoltseva Str., Khabarovsk, 680000, Russian Federation  
e-mail: <sup>\*</sup>[levczik@yandex.ru](mailto:levczik@yandex.ru), <sup>\*\*</sup>[mvernoslova@mail.ru](mailto:mvernoslova@mail.ru)  
ORCID: <sup>\*</sup>0000-0003-3059-3305, <sup>\*\*</sup>0000-0002-8986-7326

Information on 28 new and rare alien ephemero-phyte species is provided, 18 of which are new for the flora of Khabarovsk Territory and the Jewish Autonomous Region, including 8 species of which have not previously been reported for the flora of the Russian Far East. Based on their potential for further spread and naturalization, the species are classified into three categories – N0, N1, N2. Five species show a high potential for further expansion (*Cota tinctoria*, *Hypericum perforatum*, *Lysimachia nummularia*, *Padus virginiana*, *Asparagus officinalis*) and may eventually pose a risk of biological invasion.

**Keywords:** alien species, invasive species, naturalization, new floristic records, Russian Far East.



## ВИДЫ-ВСЕЛЕНЦЫ В ЗООПЕРИФИТОНЕ СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БУХТЫ (ЧЁРНОЕ МОРЕ, КРЫМ)

©2026 Болтачева Н.А.\*, Ревков Н.К.\*\*, Подзорова Д.В.\*\*\*, Гринцов В.А.\*\*\*\*

Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН»,  
Севастополь, 299011, Россия

e-mail: \*[nboltacheva@mail.ru](mailto:nboltacheva@mail.ru), \*\*[nrevkov@yandex.ru](mailto:nrevkov@yandex.ru), \*\*\*[d.podzorova91@yandex.ru](mailto:d.podzorova91@yandex.ru), \*\*\*\*[vgrintsov@gmail.com](mailto:vgrintsov@gmail.com)

Поступила в редакцию 31.03.2026. После доработки 24.07.2026. Принята к публикации 13.08.2026

В период 2023–2025 гг. в обрастании гидротехнических сооружений (Севастопольская бухта, район Инкерманского порта) наблюдали процесс формирования перифитонного сообщества. Всего идентифицирован 81 вид макрофауны, среди которых 10 (более 12%) являются видами-вселенцами в Чёрное море. Из 18 руководящих видов в сообществе 6 (33%) являются чужеродными. В течение трёх лет наблюдений возрастали плотность и биомасса как аборигенных видов, так и видов-вселенцев, при этом к 2025 г. относительная доля вселенцев по численности составила 32%, по биомассе – 64%. Особенно высокие количественные показатели имели *Magallana gigas* (Thunberg, 1793), *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923), *Hydroides dianthus* (Verrill, 1873), *Polydora cornuta* Bosc, 1802. Впервые в Чёрном море отмечено полноценное природное поселение *M. gigas* и новый биоценоз с доминированием по биомассе гигантской устрицы. Её максимальная биомасса достигала 7387 г/м<sup>2</sup>. По численности в этом биоценозе вторым после аборигенного *Mytilaster lineatus* был *F. enigmaticus* с максимальной плотностью 117 150 экз/м<sup>2</sup>. С учётом массы трубок червей этот вид был субдоминантом и по биомассе (1176 г/м<sup>2</sup>). Впервые у черноморских берегов Крыма (Севастопольская бухта) обнаружен двустворчатый моллюск-вселенец *Arcuatula senhousia* (W.H. Benson, 1842). Максимальная плотность этого вида (875 экз/м<sup>2</sup>) в сформированном им поселении превышает ранее известные в Чёрном море значения.

**Ключевые слова:** чужеродные виды, обрастание, *Arcuatula senhousia*, *Magallana gigas*, *Ficopomatus enigmaticus*, *Hydroides dianthus*, Чёрное море.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-3-28-43

### Введение

Гидротехнические сооружения являются своеобразным биотопом для бентосных организмов-обрастателей (перифитона). Сообщества обрастаний искусственных поверхностей у берегов Севастополя изучают не так интенсивно, как сообщества рыхлых грунтов. Есть работы по отдельным таксономическим группам, в особенности это относится к моллюскам [Гринцов, Мурина, 2002; Макаров, 2018; Тихонова и др., 2025], а макрофауне в целом в составе перифитона данного района посвящены редкие исследования [Брайко, Долгопольская, 1974; Гринцов, Иванов, 2000; Миронов и др., 2003; Макаров и др., 2016, 2019]. Известно, что в последние десятилетия в Чёрном море было зарегистрировано довольно много новых видов зообентоса, попавших сюда из других регионов Мирового океана [Skolka, Preda, 2010; Шаловенков, 2021; Boltachova et al., 2021]. Считается, что в большей степени

инвазиям подвержены прибрежные экосистемы (мелководья, эстуарии, лагуны и заливы) [Алимов, Богущкая, 2004]. Действительно, в Севастопольской бухте отмечен, в том числе и впервые для Чёрного моря, целый ряд видов-вселенцев [Болтачева, 2008; Болтачева и др., 2011; Boltachova et al., 2021]. Однако все эти находки были сделаны при исследовании зообентоса рыхлых грунтов, а в обрастаниях искусственных субстратов в бухте, кроме *Amphibalanus improvisus*, другие виды-вселенцы практически не были зарегистрированы [Миронов и др., 2003, 2018; Макаров и др., 2019; Тихонова и др., 2025].

Целью данной работы явилось изучение состава, количественных характеристик, структуры и временной динамики сообществ обрастаний твёрдых искусственных субстратов в вершинной части Севастопольской бухты и оценка вклада видов-вселенцев в ценоз макрозооперифитона этого района.

## Материал и методика

Исследования проводили в период 2023–2025 гг. в вершинной части Севастопольской бухты, в районе так называемого Инкерманского ковша (рис. 1).

**Описание района работ.** В настоящее время вершина Севастопольской бухты фактически представляет собой лиман, кутовая часть которого является портом г. Инкерман. До середины XX века здесь находилось дельтовое болото, после его дноуглубления были сооружены искусственный канал и ковш порта глубиной 6–10 м [Ефремова, Горячкин, 2023]. Строительство самих причалов и других гидротехнических сооружений было осуществлено на насыпных грунтах.

Участок акватории Севастопольской бухты, в котором проводились исследования, как и любые другие портовые акватории [Виноградов и др., 2014], характеризуется ослабленной гидродинамикой и поступлением повышенного количества органических и техногенных веществ. Помимо того, данный район является частью эстуария с изменчивыми условиями, прежде всего гидрохимического режима. Благодаря сезонными изменениями стока реки Чёрная в вершинную часть Севастопольской бухты и наличию субмаринной разгрузки здесь происходит периодическое распреснение вод до 11.85‰ [Иванов и др., 2006]. При районировании Севастопольской бухты по содержанию биогенных веществ и взвешенного органического вещества в воде кутовая часть бухты была от-

несена к зоне умеренного загрязнения [Иванов и др., 2006; Мезенцева, Совга, 2019]. Тем не менее было отмечено превышение содержание биогенных элементов группы азота, фосфора и кремния в акватории Инкерманского ковша в сравнении с открытым морем в 10–100 раз [Иванов и др., 2006; Кондратьев, 2024]. Показана недостаточная способность к самоочищению экосистемы кутовой части Севастопольской бухты в отношении неорганического азота [Мезенцева, Совга, 2019].

Севастопольская бухта практически на всём своём протяжении, включая вершинную часть в районе порта Инкерман, характеризуется хроническим нефтяным загрязнением с высоким уровнем концентрации хлороформ-экстрагируемых веществ (ХЭВ) и нефтяных углеводородов (НУ) в донных отложениях [Ткаченко и др., 2025]. Уровень обогащения донных отложений тяжёлыми металлами в кутовой части Севастопольской бухты считается умеренно-тяжёлым [Гуров, Котельянец, 2022].

**Методика.** Конструкции причального сооружения, с которых собирали зооперифитон, были установлены в 2022 г. Глубина в районе расположения конструкций 5 м. Сбор материала осуществляли весной и летом 2023 г., во все четыре сезона 2024 г., зимой, весной и летом 2025 г.

Отбор проб обрастания конструкций выполняли в приповерхностном (0–0.5 м) и придонном (4 м) горизонтах в трёх повторностях с применением учётной рамки 20×20 см, с



Рис. 1. Район исследований: ● – место отбора проб (44°36'45" с.ш., 33°36'4" в.д.).

пришитым к ней мешком из мельничного газа. Промывку проб проводили через сито с диаметром ячеек фильтрации 0.5 мм. Дальнейшая разборка оставшегося после промывки материала выполнена в лабораторных условиях под микроскопом. Организмы просчитывали и взвешивали с точностью до 0.001 г. Их численность и сырую массу пересчитывали на 1 м<sup>2</sup> поверхности субстрата. У колониальных организмов (Porifera, Cnidaria, Bryozoa) учитывали лишь сырую массу. Массу двусторчатых моллюсков определяли после удаления мантийной жидкости. Кольчатых червей сем. Serpulidae (*Ficopomatus enigmaticus*, *Hydroides dianthus*) взвешивали без трубок. Поскольку трубки этих полихет построены из веществ, выделенных самими червями, методически более верно учитывать массу червей с трубками [Лейбсон, 1939]. Для перерасчёта были проведены измерения 10 разноразмерных особей с трубками (по три повторности). Полученный средний показатель массы 10 особей для *F. enigmaticus* составил 0.405 г, для *H. dianthus* – 0.195 г. Видовая идентификация донной фауны выполнена по определителям [Определитель..., 1968, 1969, 1972; Киселёва, 2004; Grintsov, Sezgin, 2011] с верификацией таксонов по [WoRMS, 2006].

При оценке структуры сообщества перифитона использовано подразделение видов по частоте их встречаемости на три группы: руководящие (встречено в 50% и более проб), характерные (25–50%) и редкие (менее 25%) [Воробьёв, 1949].

**Таблица.** Список видов макрозообентоса, их встречаемость (P), средние за весь период исследований и максимальные показатели плотности (N) и биомассы (B)

| Таксон                                                 | P, %       | N, экз/м <sup>2</sup> | N <sub>max</sub> | B, г/м <sup>2</sup> | B <sub>max</sub> |
|--------------------------------------------------------|------------|-----------------------|------------------|---------------------|------------------|
| ANNELIDA                                               |            |                       |                  |                     |                  |
| <i>Alitta succinea</i> (Leuckart, 1847)                | 100        | 1418                  | 51 138           | 8.435               | 24.4             |
| <i>Ctenodrilus serratus</i> (Schmidt, 1857)            | 5          | 0.4                   | 8                | <0.001              | 0.004            |
| <i>Dorvillea rubrovittata</i> (Grube, 1855)            | 32         | 16                    | 100              | 0.046               | 0.263            |
| <i>Eumida sanguinea</i> (Örsted, 1843)                 | 42         | 19                    | 150              | 0.061               | 0.375            |
| <i>Exogone naidina</i> Örsted, 1845                    | 37         | 20                    | 163              | 0.003               | 0.019            |
| <i>Fabricia stellaris</i> (Müller, 1774)               | 37         | 205                   | 2 900            | 0.013               | 0.15             |
| <b>**<i>Ficopomatus enigmaticus</i> (Fauvel, 1923)</b> | <b>100</b> | 14 491                | 117 150          | 58.64<br>(586.8)    | 398.8<br>(4745)  |
| <i>Genetyllis tuberculata</i> (Bobretzky, 1868)        | 21         | 22                    | 200              | 0.070               | 0.5              |
| <i>Harmothoe imbricata</i> (Linnaeus, 1767)            | 53         | 6                     | 100              | 0.043               | 0.475            |

## Результаты и обсуждение

**Таксономический состав.** За весь период исследований в сборах перифитона обнаружен 81 вид макрозообентоса, в том числе Annelida – 36, Arthropoda – 15, Mollusca – 19, Bryozoa – 6, Ascidiacea – 3, Cnidaria – 2 (см. табл.). Также в пробах отмечены не идентифицированные до вида представители Porifera, Actiniaria, Xenacoelomorpha, Platyhelminthes, Oligochaeta, Nemertea, Acari, Tardigrada и Nudibranchia.

В составе перифитона обнаружены 10 видов-вселенцев в Азово-Черноморский бассейн. Среди них как недавние иммигранты – полихеты *Hydroides dianthus*, *Streblospio gynobranchiata*, моллюски *Arcuatula senhousia*, так и виды, появившиеся в Чёрном море в прошлом столетии: полихеты *Polydora cornuta*, *Ficopomatus enigmaticus*, моллюски *Magallana gigas*, *Anadara kagoshimensis*, ракообразные *Rhithropanopeus harrisi* и даже в конце XIX столетия – *Amphibalanus improvisus*, *A. eburneus*. В связи с очень широким распространением и давними первыми находками в Чёрном море *A. improvisus*, *A. eburneus* [Зевина, 1972] и *F. enigmaticus* [Annenkova, 1929] ряд исследователей считают эти виды криптогенными, тем не менее традиционно относя их к вселенцам [Skolka, Preda, 2010], и в настоящей работе мы придерживаемся такой же точки зрения.

В сообществе перифитона отмечено 18 руководящих видов, из которых 6 (см. табл.), т.е. 33%, являются вселенцами, причём

|                                                              |           |        |        |                 |               |
|--------------------------------------------------------------|-----------|--------|--------|-----------------|---------------|
| <i>Harmothoe reticulata</i> (Claparède, 1870)                | 11        | 54     | 363    | 0.145           | 1.075         |
| <b><i>Hediste diversicolor</i> (O. F. Muller, 1776)</b>      | <b>53</b> | 51     | 300    | 0.27            | 1.713         |
| <i>Heteromastus filiformis</i> (Claparède, 1864)             | 5         | 3      | 50     | 0.001           | 0.025         |
| <b>**Hydroides dianthus (Verrill, 1873)</b>                  | <b>84</b> | 1002   | 3788   | 2.875<br>(19.6) | 11.95<br>(74) |
| <i>Janua heterostrophra</i> (Montagu, 1803)                  | 5         | 1      | 25     | <0.001          | 0.004         |
| <i>Lysidice ninetta</i> Audouin & H Milne Edwards, 1833      | 5         | 3      | 50     | 0.018           | 0.35          |
| <i>Lysidice unicornis</i> (Grube, 1840)                      | 11        | 6      | 100    | 0.022           | 0.4           |
| <i>Manayunkia caspica</i> Annenkova, 1929                    | 5         | 8      | 150    | 0.001           | 0.013         |
| <i>Mysta picta</i> (Quatrefages, 1866)                       | 5         | 1      | 13     | 0.041           | 0.775         |
| <i>Nereiphylla pusilla</i> (Claparede, 1870)                 | 5         | 1      | 13     | 0.002           | 0.038         |
| <i>Nereis zonata</i> Malmgren, 1867                          | 26        | 90     | 863    | 0.245           | 3.36          |
| <i>Perinereis cultrifera</i> (Grube, 1840)                   | 21        | 7      | 100    | 0.057           | 0.55          |
| <i>Pholoe inornata</i> Johnston, 1839                        | 16        | 20     | 200    | 0.007           | 0.088         |
| <i>Phyllodoce maculata</i> (Linnaeus, 1767)                  | 11        | 2      | 25     | 0.009           | 0.15          |
| <i>Phyllodoce mucosa</i> Örsted, 1843                        | 11        | 1      | 13     | 0.006           | 0.06          |
| <i>Platynereis dumerilii</i> (Audouin & Milne Edwards, 1833) | 32        | 49     | 763    | 0.121           | 1.48          |
| <b>*Polydora cornuta Bosc, 1802</b>                          | <b>58</b> | 291    | 950    | 0.174           | 0.975         |
| <i>Sabellaria taurica</i> (Rathke, 1837)                     | 5         | 1      | 25     | 0.013           | 0.25          |
| <b><i>Salvatoria clavata</i> (Claparède, 1863)</b>           | <b>79</b> | 135    | 475    | 0.025           | 0.113         |
| <i>Sphaerosyllis bulbosa</i> Southern, 1914                  | 5         | 1      | 75     | 0.001           | 0.038         |
| <i>Sphaerosyllis hystrix</i> Claparède, 1863                 | 5         | 4      | 75     | 0.002           | 0.008         |
| <i>Schistomeringos rudolphi</i> (Delle Chiaje, 1828)         | 5         | 4      | 13     | <0.001          | 0.013         |
| <b>*Streblospio gynobranchiata</b> Rice & Levin, 1998        | 16        | 5      | 50     | 0.094           | 0.01          |
| <i>Spirobranchus triqueter</i> (Linnaeus, 1758)              | 11        | 3      | 50     | 0.001           | 1.375         |
| <i>Syllis gracilis</i> Grube, 1840                           | 26        | 19     | 763    | 0.106           | 0.87          |
| <i>Syllis hyalina</i> Grube, 1863                            | 32        | 112    | 150    | 0.016           | 0.175         |
| <i>Vermiliopsis infundibulum</i> (Philippi, 1844)            | 5         | 1      | 13     | 0.020           | 0.375         |
| ARTHROPODA                                                   |           |        |        |                 |               |
| <b>*Amphibalanus eburneus</b> (Gould, 1841)                  | 37        | 48     | 313    | 26.587          | 203.3         |
| <b>*Amphibalanus improvisus (Darwin, 1854)</b>               | <b>68</b> | 73     | 275    | 8.11            | 52.6          |
| <i>Ampithoe ramondi</i> Audouin, 1826                        | 11        | 2      | 25     | 0.001           | 0.009         |
| <i>Caprella acanthifera</i> Leach, 1814                      | 5         | 1      | 17     | <0.001          | 0.002         |
| <i>Chondrochelia savignyi</i> (Kroyer, 1842)                 | 5         | 1      | 25     | <0.001          | 0.001         |
| <i>Dexamine spinosa</i> (Montagu, 1813)                      | 32        | 55     | 875    | 0.047           | 0.626         |
| <i>Melita palmata</i> (Montagu, 1804)                        | 21        | 16     | 158    | 0.014           | 0.132         |
| <i>Microdeutopus gryllotalpa</i> Costa, 1853                 | 5         | 1 374  | 8 113  | 1.032           | 12.83         |
| <b><i>Microdeutopus versiculatus</i> (Spence Bate, 1857)</b> | <b>84</b> | 3      | 58     | 0.003           | 0.048         |
| <i>Monocorophium acherusicum</i> (Costa, 1853)               | 11        | 2      | 33     | 0.001           | 0.017         |
| <i>Pachygrapsus marmoratus</i> (Fabricius, 1787)             | 5         | 1      | 13     | 0.008           | 0.15          |
| <i>Palaemon adspersus</i> Rathke, 1836                       | 11        | 1      | 13     | 1.486           | 28.13         |
| <b>*Rhithropanopeus harrisi</b> (Gould, 1841)                | 32        | 22     | 200    | 1.671           | 15.28         |
| <i>Stenothoe monoculoides</i> (Montagu, 1813)                | 16        | 9      | 75     | 0.002           | 0.013         |
| <b><i>Tanais dulongii</i> (Audouin, 1826)</b>                | <b>95</b> | 24 345 | 15 600 | 0.901           | 2.81          |
| MOLLUSCA                                                     |           |        |        |                 |               |
| <i>Abra segmentum</i> (Récluz, 1843)                         | 5         | 3      | 63     | 0.005           | 0.088         |



|                                                         |            |         |         |         |        |
|---------------------------------------------------------|------------|---------|---------|---------|--------|
| <i>Acanthochitona fascicularis</i> (Linnaeus, 1767)     | 32         | 12      | 50      | 0.290   | 3.55   |
| * <i>Anadara kagoshimensis</i> (Tokunaga, 1906)         | 42         | 40      | 313     | 1.754   | 32.56  |
| * <i>Arcuatula senhousia</i> (W.H. Benson, 1842)        | <b>84</b>  | 184     | 875     | 1.303   | 10.2   |
| <i>Bittium reticulatum</i> (da Costa, 1778)             | 42         | 398     | 5 188   | 0.150   | 1.34   |
| <i>Hydrobia acuta</i> (Drapaernaud, 1805)               | 5          | 21      | 400     | 0.070   | 1.33   |
| <i>Irus irus</i> (Linnaeus, 1758)                       | 11         | 16      | 275     | 0.019   | 0.325  |
| <i>Lepidochitona cinerea</i> (Linnaeus, 1767)           | 5          | 0.4     | 8       | <0.001  | 0.004  |
| * <i>Magallana gigas</i> (Thunberg, 1793)               | <b>89</b>  | 450     | 3 175   | 974     | 7387   |
| <i>Modiolus adriaticus</i> Lamarck, 1819                | 21         | 9       | 100     | 0.002   | 0.025  |
| <i>Mytilaster lineatus</i> (Gmelin, 1791)               | <b>100</b> | 44 5093 | 149 138 | 2 319   | 2 347  |
| <i>Mytilus galloprovincialis</i> Lamarck 1819           | <b>89</b>  | 752     | 5 813   | 498     | 3 843  |
| <i>Parthenina emaciata</i> (Brusina, 1866)              | 16         | 10      | 150     | 0.005   | 0.075  |
| <i>Parvicardium exiguum</i> (Gmelin, 1791)              | 32         | 27      | 213     | 0.372   | 3.28   |
| <i>Petricola lithophaga</i> (Retzius, 1788)             | <b>53</b>  | 165     | 988     | 0.422   | 2.25   |
| <i>Pusillina philippi</i> (Aradas & Maggiore, 1844)     | 5          | 8       | 150     | 0.024   | 0.45   |
| <i>Rissoa splendida</i> Eichwald, 1830                  | 5          | 0.4     | 8       | 0.004   | 0.067  |
| <i>Spiralina alpinoligustica</i> (Sacco, 1892)          | <b>58</b>  | 463     | 3450    | 0.211   | 1.53   |
| <i>Tricolia pullus</i> (Linnaeus, 1758)                 | 5          | 0.4     | 8       | 0.001   | 0.017  |
| BRYOZOA                                                 |            |         |         |         |        |
| <i>Amathia gracilis</i> (Leidy, 1855)                   | 11         | +       | +       | 0.113   | 0.138  |
| <i>Conopeum seurati</i> (Canu, 1928)                    | <b>53</b>  | +       | +       | 1.913   | 10     |
| <i>Conopeum reticulum</i> (Linnaeus, 1767)              | 5          | +       | +       | 0.001   | 0.025  |
| <i>Cradoscrupocellaria bertholletii</i> (Audouin, 1826) | 11         | +       | +       | 1.118   | 16.25  |
| <i>Cryptosula pallasiana</i> (Moll, 1803)               | <b>53</b>  | +       | +       | 20.99   | 111.25 |
| <i>Einhornia crustulenta</i> (Pallas, 1766)             | 5          | +       | +       | 0.329   | 6.25   |
| ASCIDIACEA                                              |            |         |         |         |        |
| <i>Molgula euprocta</i> (Drasche, 1884)                 | 16         | 7       | 100     | 0.530   | 9.9    |
| <i>Botryllus schlosseri</i> (Pallas, 1766)              | 47         | +       | +       | 161.700 | 801.23 |
| <i>Diplosoma listerianum</i> (Milne Edwards, 1841)      | <b>53</b>  | +       | +       | 28.259  | 232.36 |
| CNIDARIA                                                |            |         |         |         |        |
| <i>Clytia hemisphaerica</i> (Linnaeus, 1767)            | 5          | +       | +       | 0.005   | 0.088  |
| <i>Gonothyraea loveni</i> (Allman, 1859)                | 5          | +       | +       | <0.001  | 0.008  |

Примечание: \* – виды-вселенцы; \*\* – для полихет в скобках указана расчётная биомасса с трубками; полужирным шрифтом выделены руководящие виды.

один из них – *F. enigmaticus* – имел 100%-ную встречаемость. Три чужеродных вида – *A. kagoshimensis*, *Rh. harrisii*, *A. eburneus* – отнесены к характерным и только один – *S. gynobranchiata* – к редким видам.

**Количественные показатели и их динамика в 2023–2025 гг.** Поскольку известно, что конструкции, на которых исследовали перифитон, были установлены в море во второй половине 2022 г., то период наших трёхлетних исследований захватил начальный этап формирования сообщества обраста-

ния, с дальнейшей сменой стадий сукцессии. В задачу настоящего сообщения не входило детальное описание стадий развития перифитонного сообщества. Отметим лишь некоторые общие моменты.

В течение всего периода исследований зарегистрированы сезонные и межгодовые колебания количества, плотности и биомассы обнаруживаемых видов макроперифитона. Количество видов от года к году изменялось в небольших пределах (50–56 видов), при этом 25 видов были общими для этих периодов.

Показатели биомассы и плотности организмов в разные сезоны колебались в довольно больших пределах. Например, весной 2023 г. по численности в обрастании преобладала молодь *M. lineatus* (до 38 650 экз/м<sup>2</sup>), однако по биомассе доминировали колониальные оболочники *B. schlosseri* и *D. listerianum*. Данная стадия развития перифитонного сообщества соответствует (в Чёрном море) III стадии сукцессионного процесса в сообществе обрастания по [Брайко, 1985]. Уже летом 2023 г. и по плотности, и по биомассе в перифитоне доминировали прикреплённые двустворчатые моллюски *M. lineatus*, *M. galloprovincialis*, *M. gigas*, что может свидетельствовать о переходе сообщества в климаксное квазистационарное состояние. При этом если по численности на разных по глубине горизонтах преобладал *M. lineatus*, то по биомассе на первых позициях оказались либо устрица *M. gigas* (до 1270 г/м<sup>2</sup>), либо мидия *M. galloprovincialis* (до 1176 г/м<sup>2</sup>). В 2025 г. лидирующие позиции по численности сохранил *M. lineatus*, а по биомассе роль доминанта сохранилась лишь у *M. gigas*.

Осреднение данных за каждый год позволило выявить некоторую закономерность в изменении основных количественных показателей. На протяжении трёхлетнего периода исследований отмечено увеличение средних значений плотности и биомассы обрастаний. По биомассе в абсолютных значениях в первые два года преобладали мидия и устрица, причём если в 2023 г. их показатели

были близкими (327 и 338 г/м<sup>2</sup>), а в 2024 г. биомасса мидий (45% общей биомассы) несколько превышала таковую устриц (32%), то в 2025 г. среднее значение этого параметра у устриц (2058 г/м<sup>2</sup>) было на порядок больше, чем у мидий (208 г/м<sup>2</sup>), и составило 59% общей биомассы перифитона. В последний год наблюдений средние показатели плотности и биомассы обрастаний составляли 100 685 экз/м<sup>2</sup> и 3495 г/м<sup>2</sup>.

При этом важно отметить параллельное возрастание плотности и биомассы как аборигенных видов, так и видов-вселенцев (рис. 2). Относительная доля вселенцев по численности увеличивалась в эти годы от 5 до 17 и 32%, а по биомассе – от 32 до 39 и 64%.

Как было указано в методике, у серпулид измеряли сырую массу только тела. Однако с использованием полученного нами пересчётного коэффициента оказалось возможным приблизительно рассчитать биомассу этих червей с трубкой и оценить долевое участие самого массового среди полихет вида *F. enigmaticus* в общей биомассе перифитона в разные годы. При таком пересчёте оказалось, что в последний год наблюдений средняя биомасса обрастаний в целом составляла 4552 г/м<sup>2</sup> (в отличие от 3495 г/м<sup>2</sup> – без учёта массы известковых трубок полихет). В итоге доминирующими по биомассе видами в 2025 г. являлись *M. gigas* и *F. enigmaticus* (с учётом трубок), с соответствующим вкладом 45 и 25% от общей биомассы перифитона (рис. 3).

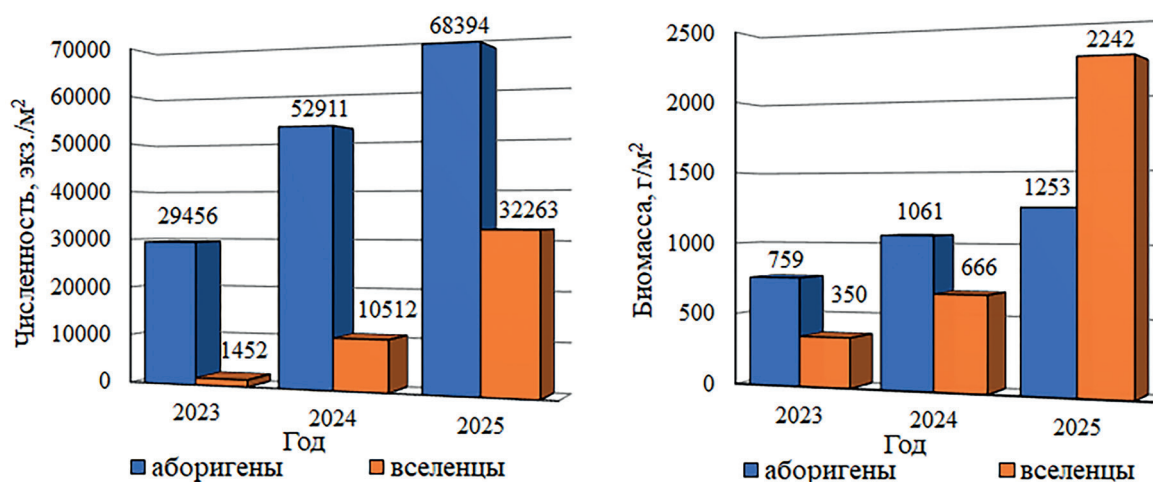


Рис. 2. Средние значения плотности и биомассы макрозооперифитона на причальных конструкциях в Инкермане в 2023–2025 гг.

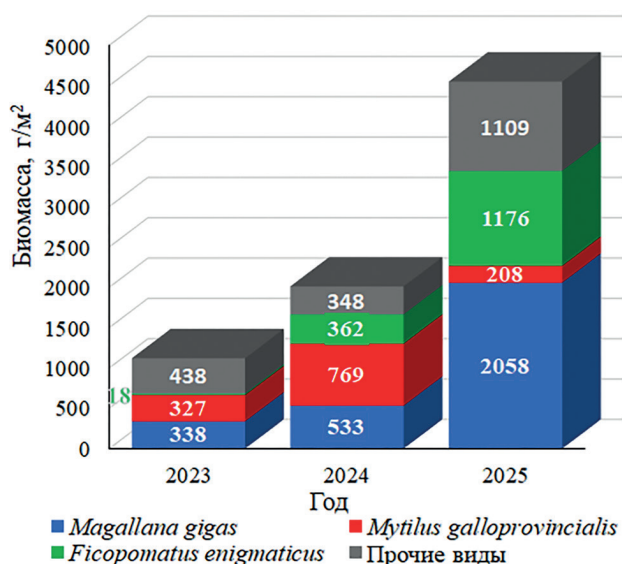


Рис. 3. Средняя биомасса доминантов – двустворчатых моллюсков *Magallana gigas*, *Mytilus galloprovincialis*, полихеты *Ficopomatus enigmaticus* (вместе с трубками) и остальных видов (прочие виды) на причальных конструкциях в Инкермане в 2023–2025 гг.

В рамках исследуемого процесса формирования перифитонного сообщества происходило изменение уровня доминирования (по численности) отдельных видов, включая видов-вселенцев (рис. 4).

**Виды-вселенцы и их участие в формировании перифитонного сообщества.** *Anadara kagoshimensis* – индопацифический двустворчатый моллюск, появившийся в акватории Чёрного моря во второй половине XX века (в 1968 г.) [Киселёва, 1992]. В настоящее время этот вид стал массовым на рыхлых грунтах и занял одно из ведущих мест в донной фауне Азово-Черноморского бассейна [Ревков, 2025а, б]. В Севастопольской бухте первое появление анадары зарегистрировано

в 2006 г. [Ревков, 2025а], а уже в 2007 г. в её вершинной части отмечено доминирование вида на илистом грунте со средней биомассой 57 г/м², при этом максимальная достигала 1270 г/м² [Макаров, 2018]. В 2010 и 2019 гг. встречаемость анадары в этой части бухты составляла 25% [Миронов и др., 2018; Макаров, Витер, 2021].

В наших сборах перифитона *A. kagoshimensis* была отмечена в 42% собранных проб и, таким образом, может быть отнесена к характерным видам биоценоза. Однако моллюски были представлены лишь молодью с длиной раковины от 0.95 до 5.3 мм. Количественные показатели вида были довольно высокими – средние значения плотности и биомассы составляли 40 экз/м² и 1.75 г/м², соответствующие максимальные значения – 313 экз/м² и 32.56 г/м².

То, что в обрастаниях гидросооружений могут присутствовать типичные обитатели песчаных и илистых грунтов, известный факт [Брайко, 1985; Шурова и др., 2002; Виноградов и др., 2014]. На Севастопольском взморье анадару постоянно обнаруживали среди обрастаний мидийных и, особенно, устричных коллекторов [Гринцов и др., 2025]. Кроме *A. kagoshimensis* в перифитоне причальных конструкций Инкерманского ковша нами зарегистрирована также молодь других двустворчатых моллюсков (*Abra segmentum*, *Parvicardium exiguum*, *Modiolus adriaticus*), входящих, как и анадара, в состав фауны рыхлых грунтов Севастопольской бухты. Вероятно, биотоп обрастаний гидросооружений служит своеобразным «питомником» для

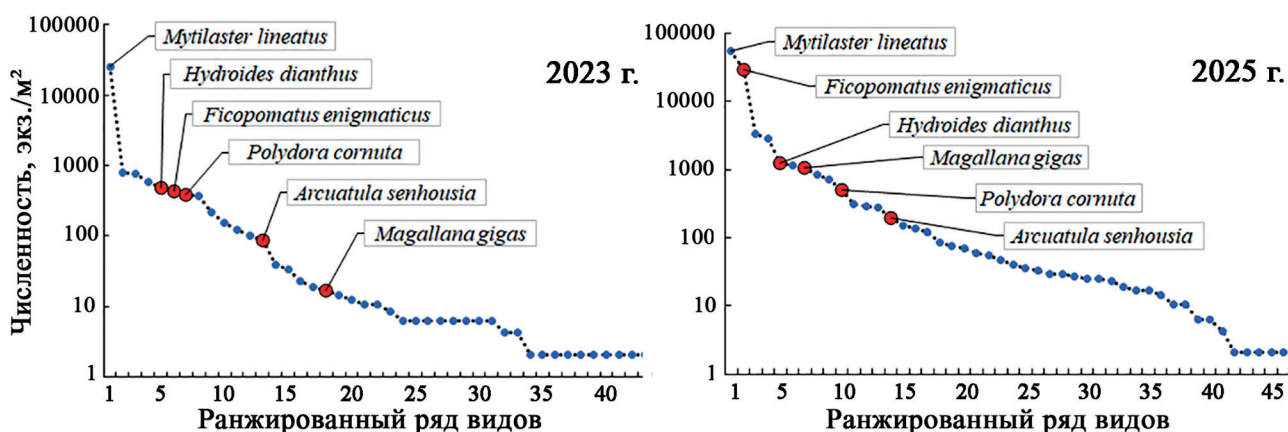


Рис. 4. Кривые доминирования-разнообразия для сообщества зооперифитона в 2023 и 2025 гг.

оседания личинок и последующего подращивания молоди многих видов – типичных обитателей рыхлых грунтов. Известно, что в последние годы плотность личинок анадары, обнаруживаемых в планктоне на взморье Севастополя, увеличилась с 450 экз/м<sup>3</sup> в 2014 г. до 1306 экз/м<sup>3</sup> в 2022 г. [Лисицкая, 2017].

Единичные находки гигантской устрицы *Magallana gigas* в Чёрном море относятся к первой половине XX века, однако в дальнейшем эти данные не были достоверно подтверждены [Скарлато, Старобогатов, 1972]. В начале 1980-х годов проводили интродукцию *M. gigas* в Чёрное море взамен исчезающего вида *Ostrea edulis* (Linnaeus 1758). Моллюсков разного размера (преимущественно спат) доставляли на побережье Чёрного моря и содержали на многих экспериментальных морских фермах, производили выпуск личинок в воды Керченского предпроливья [Орленко, 1994]. В настоящее время в Крыму существует ряд марихозийств, где производят полуциклическое выращивание *M. gigas* [Пиркова и др., 2020].

В течение длительного времени попытки создания массовых поселений гигантской устрицы в Чёрном море не приносили ожидаемого результата. Было высказано предположение о том, что натурализации вида препятствовала низкая концентрация гамет, производимых в естественных условиях поселениями моллюсков, не достигших критического уровня плотности [Пиркова и др., 2020]. Лишь к началу XXI века относится появление первых сведений о находках молоди естественно осевших устриц сначала в озере Донузлав, а затем в районе Севастополя и у кавказского побережья [Орленко, 2012; Попов, Щуров, 2019; Ананьева и др., 2024]. В планктоне в районе Севастопольской бухты личинки устриц впервые были обнаружены в 2020 г., а в 2020–2023 гг. они были зарегистрированы как в акватории Севастополя, так и у южного берега Крыма [Лисицкая, Щуров, 2024]. Эти данные являются свидетельством успешной натурализации *M. gigas* в Чёрном море. Однако до настоящего времени в бентосе Севастопольской бухты в естественных условиях данный вид отмечен не был.

В перифитоне причальных конструкций Инкерманского ковша устрицы регистрирова-

лись нами на протяжении трёх лет исследований. За весь период исследования (2023–2025 гг.) их встречаемость составила 89%, средние значения плотности и биомассы – 450±345 экз/м<sup>2</sup> и 3175±765 г/м<sup>2</sup> (здесь и далее среднее ± доверительный интервал), максимальные – 974 экз/м<sup>2</sup> и 7387 г/м<sup>2</sup> соответственно. В начале 2023 г. (первый год после установки причальных конструкций) единичные экземпляры молоди устриц (средним весом 5.3 г и длиной раковины до 42 мм) были отмечены только в верхнем горизонте – у уреза воды. В последующие годы устрицы были обнаружены и на глубине 4 м, на обоих горизонтах их плотность и биомасса с течением времени возрастали. Плотность поселения моллюсков у уреза воды была, как правило, выше, чем на глубине 4 м, что согласуется с литературными данными. На Черноморском побережье Краснодарского края наиболее массовые поселения молодые особи устриц (до 40 мм) формировали у уреза воды [Ананьева и др., 2024].

Размерная структура *M. gigas* в последний год наших наблюдений (2025 г.), включающая особей с длиной раковины от 1.2 до 85 мм, свидетельствует о формировании в исследованном биотопе уже зрелого поселения моллюсков данного вида. Зарегистрированная в 2025 г. наибольшая, среди других гидробионтов обрастания биомасса (см. рис. 2) даёт основание говорить о появлении нового для Чёрного моря биоценоза с доминированием *M. gigas*. Станет ли данный биоценоз полноценной заменой деградировавшего в середине XX века в Чёрном море и Средиземноморском бассейне в целом биоценоза плоской устрицы *Ostrea edulis* – покажет время.

*Arcuatula senhousia* (или азиатская мидия) – вселенец из северо-западной части Тихого океана. В Средиземноморском бассейне аркуатула впервые обнаружена в 1964 г., в его восточной части, в Чёрном море – в 2002 г. в водах Румынии [Miciu, 2004b]. До настоящего времени ареал вселенца включал западный (Румынско-Болгарское побережье), северо-западный (район Одессы), северо-восточный (Керченский пролив), восточный (район Туапсе) участки Черноморского шельфа [Ковалёв и др., 2017; Varigin, 2020; Zhulidov et al., 2021; Копий и др., 2022;



Колючкина и др., 2024]. При этом в инвазивном Черноморском регионе данный вид регистрировался преимущественно в биотопе рыхлых грунтов в единичных экземплярах. В нативном ареале азиатская мидия предпочитает относительно мелководные (до глубины 20 м) малоприбойные биотопы на твёрдых (включая искусственные) и рыхлых грунтах, где может достигать численности до 170 000 экз/м<sup>2</sup> [Munari, 2008; McDonald, Wells, 2009]. Включение аркуатулы в Чёрный список морских инвазивных видов [Otero et al., 2013] и ТОП-100 наиболее опасных инвазионных видов России [Орлова, Фенёва, 2018] обусловлено высокой средообразующей ролью данного вида. Создаваемые ими биссусные коконы в плотных поселениях могут формировать биссусные маты, покрывающие дно и изменяющие ранее существовавший донный биотоп.

*Arcuatula senhousia* отмечена в наших пробах в течение всего периода исследований. Плотность её поселения последовательно увеличивалась с 85 экз/м<sup>2</sup> (размерный ряд представлен моллюсками с длиной раковины 0.5–8.8 мм) в 2023 г. до 169 экз/м<sup>2</sup> (0.65–9.6 мм) в 2024 г. и до 196 экз/м<sup>2</sup> (1.1–9.9 мм) в 2025 г. Учитывая известные особенности вида (двухлетний жизненный цикл, наличие максимальной длины раковины до 40 мм с возможностью достижения за год 25 мм и более [Орлова, Фенёва, 2018; Колючкина и др., 2024]), обнаруженное нами поселение аркуатулы в течение трёх лет было представлено исключительно сеголетками (возраст 0+). С одной стороны, это говорит об отсутствии здесь в полной мере благоприятных условий для развития вида, с другой – свидетельствует о наличии некоторого маточного стада, определяющего ежегодное оседание личинок в исследованном биотопе. Мы не исключаем собственные возможности рассматриваемого молодого поселения аркуатулы к продуцированию личинок, поскольку половозрелость вида наступает на первом году жизни и моллюски с длиной раковины 7 мм уже являются половозрелыми [Колючкина и др., 2024]. В любом случае следует говорить о состоявшейся натурализации *A. senhousia* у юго-западных берегов Крыма (район Севастополя).

Средние значения плотности и биомассы аркуатулы за трёхлетний период составляли соответственно  $184 \pm 111$  экз/м<sup>2</sup> (максимальная – 875 экз/м<sup>2</sup>) и  $1.30 \pm 1.16$  г/м<sup>2</sup> (10.2 г/м<sup>2</sup>) при встречаемости 84%.

Среди полихет-вселенцев обнаружены по два представителя сем. Serpulidae (*H. dianthus*, *F. enigmaticus*) и сем. Spionidae (*P. cornuta*, *S. gynobranchiata*).

*Hydroides dianthus* первоначально был описан с Атлантического побережья Северной Америки, позже обнаружен в Мексиканском заливе, у берегов Европы, Западной Африки, в Средиземном море, а затем у берегов Южной Америки, Японии и Китая [Zibrowius, 1971; Sun et al., 2017]. Данный вид относят к опасным инвазивным видам, способным оказать негативное воздействие на аборигенные виды моллюсков, объекты марикультуры и гидротехнические сооружения [Sun et al., 2017]. В Чёрном море эта серпулида впервые обнаружена в 2009 г. на устрицах, выращиваемых в районе Севастополя [Болтачева и др., 2011]. Генетический анализ черноморских экземпляров *H. dianthus* показал, что они наиболее близки к особям из Мексиканского залива и, видимо, были интродуцированы в Чёрное море из американской популяции [Sun et al., 2017].

По прошествии более четверти века после первого обнаружения в Чёрном море данный вид регистрировался пока только в бухтах Севастополя и в озере Донузлав (Западное побережье Крыма), формируя поселения с максимальной плотностью 100 экз/м<sup>2</sup> на водорослях и 252 экз/м<sup>2</sup> на камнях [Boltachova et al., 2021].

В перифитоне исследованного нами биотопа в Инкермане эта серпулида встречена во все периоды сборов (все годы, все сезоны). Её средние значения плотности и биомассы составляли соответственно  $1002 \pm 494$  экз/м<sup>2</sup> (максимальная 3788 экз/м<sup>2</sup>) и  $2.875 \pm 1.448$  г/м<sup>2</sup> (12 г/м<sup>2</sup>). С учётом массы трубок средняя и максимальная плотность *H. dianthus* составляли соответственно 19.6 и 74 г/м<sup>2</sup>. На всём протяжении исследования плотность данной полихеты у уреза воды была намного ниже, чем на глубине 4 м, в среднем составляя 225 и 1469 экз/м<sup>2</sup>.

Отмеченные нами количественные показатели *H. dianthus* являются максимальными, что зарегистрировано для Чёрного моря. Отсутствие регистрации вида, с момента первого обнаружения в Чёрном море в 2009 г., на других участках черноморского побережья (кроме побережья Юго-Западного Крыма), с нашей точки зрения, объясняется относительной редкостью подробных фаунистических исследований бентоса на жёстких субстратах, которые являются биотопом предпочтительного обитания вида.

*Ficopomatus enigmaticus* впервые описан из Франции (Канский морской канал); предполагают, что его родина – водоёмы Индии, но общепринятого мнения о нативном ареале *F. enigmaticus* нет [Маринов, 1990; Boltachova et al., 2021]. Эта рифообразующая полихета распространилась в эстуариях по всему миру, за исключением тропиков, в настоящее время её ареал охватывает Атлантику, моря Средиземноморского бассейна, Индийский и Тихий океаны, побережье Австралии, Новой Зеландии [Styan et al., 2017]. В Чёрном море *F. enigmaticus* впервые найден в пресноводном озере Палеостоми на Черноморском побережье Кавказа [Annenkova, 1929]. Впоследствии вид был зарегистрирован в озёрах и лиманах на болгарском и румынском побережье [Маринов, 1977; Киселёва, 2004]. В 2001 г. *F. enigmaticus* был отмечен в обрастании в Одесском порту, его также находили на волнорезах в районе Севастополя, в лимане Донузлав, в Балаклавской бухте [Гринцов, Мурина, 2002; Boltachova et al., 2021]. В последние годы скопления полихет с высокой численностью обнаружены в районе Керчи в довольно закрытой Камыш-Бурунской бухте на глубинах до 1 м [Копий и др., 2023]. В обрастаниях гидротехнических сооружений в Севастопольской бухте *F. enigmaticus* не был отмечен во все годы исследований, однако его находили в небольших количествах на рыхлых грунтах в кутовой части бухты в 2010 г. [Миронов и др., 2018].

В наших сборах в Инкермане *F. enigmaticus* присутствовал во все периоды сбора материала. Межгодовая динамика плотности поселения фикопоматуса имела положительный тренд: 438 экз/м<sup>2</sup> – в 2023 г., 8934 – в 2024 г. и

29 046 экз/м<sup>2</sup> – в 2025 г. Его средние плотность и биомасса за время исследований составляли  $14\,491 \pm 12\,701$  экз/м<sup>2</sup>,  $58.64 \pm 43.09$  г/м<sup>2</sup>, максимальные – 117 150 экз/м<sup>2</sup> и 399 г/м<sup>2</sup>. С учётом массы трубок червей соответствующие значения биомассы равны 587 и 4745 г/м<sup>2</sup>. Количественные показатели этого вида у уреза воды и на более глубоких горизонтах не отличались.

В лиманах Болгарии численность *F. enigmaticus* достигала 3500 экз/м<sup>2</sup>, в рифообразных колониях в районе Керчи – 2785 экз/м<sup>2</sup> [Копий и др., 2023]. Зарегистрированные нами показатели сопоставимы с таковыми для перифитона из района порта Констанца (Румыния), где в одноимённом сообществе плотность *F. enigmaticus* достигала 245–250 экз/м<sup>2</sup> [Micu, Micu, 2004a].

Спиониды *Streblospio gynobranchiata* и *Polydora cornuta*, как и большинство представителей этого семейства, являются обитателями рыхлых грунтов, и их нахождение в перифитоне не совсем обычно. *S. gynobranchiata* первоначально был описан из Мексиканского залива (Флорида, США) (Rice, Levin, 1998). В Чёрном море *S. gynobranchiata* зарегистрирован в 2007 г. в сборах макрозообентоса из Севастопольской бухты [Болтачева, 2008], затем обнаружен у кавказского побережья, в Северо-Западной части Чёрного моря, в Керченском проливе [Radashevsky, Selifonova, 2013; Boltachova et al., 2015]. Данные полихеты являются детритофагами, населяющими верхние слои рыхлых грунтов; особенно высокой плотности (до 46 470 экз/м<sup>2</sup>) популяции *S. gynobranchiata* достигают в портовых акваториях [Виноградов и др., 2014].

В наших сборах перифитона *S. gynobranchiata* относился к категории редких видов (встречаемость 16%), его плотность не превышала 50 экз/м<sup>2</sup>. Следует заметить, что, по нашим данным, в макрозообентосе рыхлых грунтов этой же локации плотность популяции стрелблоспио достигала 28 533 экз/м<sup>2</sup>. Видимо, в условиях низкой подвижности воды среди организмов обрастания накапливается детрит и илистый осадок в объёме, достаточном для обитания некоторого количества этих мелких (длиной до 12 мм) червей.

Вид *Polydora cornuta* был первоначально описан из Атлантического побережья Се-

верной Америки, а затем обнаружен в эстуариях и акваториях морских портов по всему миру [Radashevsky, Selifonova, 2013]. Одной из самых заметных морских инвазий в Чёрном море было, возможно, массовое развитие этой полихеты (вначале определённой как *P. ciliata limicola* Анненкова, 1934) в Одесском порту в начале 1960-х годов [Лосовская, Нестерова, 1964]. С тех пор *P. cornuta* был зарегистрирован в различных районах Азово-Черноморского бассейна и в настоящее время считается одним из наиболее опасных инвазивных видов в сообществах рыхлых грунтов Средиземного моря [Radashevsky, Selifonova, 2013].

В наших материалах в перифитонном сообществе *P. cornuta* входил в число руководящих видов (встречаемость 58%); его средняя за весь период наблюдений плотность составляла  $291 \pm 179$  экз/м<sup>2</sup>, максимальная – 950 экз/м<sup>2</sup>. Являясь детритофагом и типичным обитателем рыхлых грунтов, полидора, однако, ранее регистрировалась (как *Polydora limicola*) также в обрастании субстратов в Варненском озере (тысячи экз/м<sup>2</sup>) [Маринов, 1977] и в порту Одессы ( $262$  экз/м<sup>2</sup>) [Лосовская и др., 2004]. Видимо, в этих случаях имела место известная для Чёрного моря ошибка в определении червей рода *Polydora* [Boltachova et al., 2021]. Вероятно, *P. cornuta* можно отнести к видам, в массе развивающимся как на рыхлых, так и на жёстких субстратах.

Отмеченные нами вселенцы ракообразные – усоногие *A. improvisus* и *A. eburneus*, а также краб *Rh. harrisii* в настоящее время стали обычными компонентами в составе обрастаний в Чёрном море.

*Amphibalanus improvisus*, родиной которого считается Атлантическое побережье Северной Америки, в Чёрном море был зарегистрирован в середине XIX века и в настоящее время стал типичным представителем сообществ обрастания [Зевина, 1972]. Это эврибионтный вид, для которого характерны очень быстрое индивидуальное развитие и высокая плодовитость, благодаря чему его количество в обрастании может быть огромно. Так, на гидротехнических сооружениях в Одесском морском порту его плотность достигала  $81\,360$  экз/м<sup>2</sup>, а биомасса –  $5884$  г/м<sup>2</sup>

[Виноградов и др., 2014]. В Севастопольской бухте данный вид встречается повсеместно, отмечены его высокая встречаемость, но с небольшими показателями численности и биомассы [Гринцов, Иванов, 2000; Миронов и др., 2003, 2018; Макаров и др., 2016; 2019].

В перифитонном сообществе в Инкермане *A. improvisus* вошёл в число руководящих видов (встречаемость 68%), однако его плотность и биомасса (в среднем за трёхлетний период) были всего  $73 \pm 43$  экз/м<sup>2</sup> (максимальная –  $275$  экз/м<sup>2</sup>) и  $8.11 \pm 7.44$  г/м<sup>2</sup> (максимальная –  $52.6$  г/м<sup>2</sup>) соответственно. Возможно, такая низкая представленность данного вида связана с развитием плотного поселения оболочников *Botryllus schlosseri* и *Diplosoma listerianum*, особенно в 2023 и 2025 гг., когда их совместная биомасса достигала  $1034$  г/м<sup>2</sup>. Это согласуется с данными [Брайко, 1985], свидетельствующими о возможности конкурентного подавления развития поселений баянусов со стороны оболочников. Колонии последних могут покрывать седентарных баянусов, фактически перекрывая им доступ к пище и кислороду.

Считается, что *Amphibalanus eburneus* также происходит из Карибского бассейна, откуда проник в европейские воды и далее расселился во многие районы Мирового океана; в Чёрном море вид был зарегистрирован А.А. Остроумовым в конце XIX века [Зевина, 1972]. Это относительно редкий вид в бентосе и меропланктоне Чёрного моря; отмечен в районах Севастополя, Новороссийска, Батуми, Одессы [Зевина, Полтаруха, 1999; Шурова и др., 2002; Лисицкая, 2010]. Он более теплолюбив, чем *A. improvisus*, и нерестится при прогреве воды в море до  $26$  °C [Лисицкая, 2010]. В наших исследованиях *A. eburneus* отнесён к характерным видам сообщества обрастаний (обнаружен в 37% проб) с относительно высокими (для Чёрного моря) показателями количественного развития. Его средние значения (за трёхлетний период) плотности и биомассы составляли  $48$  экз/м<sup>2</sup> и  $26.6$  г/м<sup>2</sup>, а максимальные –  $313$  экз/м<sup>2</sup> и  $203$  г/м<sup>2</sup> соответственно. Данные, близкие к отмеченным нами максимальным значениям численности и биомассы, приводятся для поселения *A. eburneus* в биоценозе мидий в опреснённой



северной части Сухого лимана (Ильичевский порт) – до 340 экз/м<sup>2</sup> и 712 г/м<sup>2</sup> соответственно [Шурова и др., 2002].

Восточное побережье Северной Америки является природным ареалом ещё одного вселенца – краба Харриса *Rhithropanopeus harrisi*. Вид проник в европейские воды во второй половине XIX века, а в Чёрном море впервые был зарегистрирован в 1936 г. [Макаров, 1939]. В Чёрном море ритропанопеус вначале освоил лиманы, а затем распространился и в открытых частях моря. В настоящее время повсеместно встречается в ценозах обрастания, где образует особенно плотные поселения – до 25 000 экз/м<sup>2</sup> [Резниченко, 1967].

В перифитоне портовых конструкций в Инкермане *Rh. harrisi* оказался характерным видом (встречаемость 32%) с относительно не высокими (в среднем за трёхлетний период) значениями плотности и биомассы – 22 экз/м<sup>2</sup> (максимальная 200 экз/м<sup>2</sup>) и 1.67 г/м<sup>2</sup> (максимальная – 15.28 г/м<sup>2</sup>). При этом мы обращаем внимание на тот факт, что на начальном этапе сукцессионного процесса в обрастании причальных конструкций (2023 г.) ритропанопеус отсутствовал. Его появление и дальнейшее постоянное присутствие в перифитоне отмечено только с конца 2024 года.

### Заключение

Сформировавшийся на портовых конструкциях в период 2022–2025 гг. перифитонный комплекс, включающий 81 вид макрозообентоса, состоял как из аборигенных гидробионтов, так и из видов-вселенцев. Зарегистрировано 10 чужеродных видов беспозвоночных (12% общего количества видов). В их числе три – относительно «старых», вселившихся в Чёрное море в конце XIX – начале XX века: усоногие раки *Amphibalanus eburneus*, *Amphibalanus improvisus* и полихета *Ficopomatus enigmaticus*. Вселенцы середины и конца XX века представлены двустворчатыми моллюсками *Anadara kagoshimensis* и *Magallana gigas*, крабом *Rhithropanopeus harrisi* и полихетой *Polydora cornuta*. Также отмечены виды, вселившиеся в Чёрное море в XXI веке: двустворчатый моллюск *Arcuatula senhousia*, полихеты *Hydroides dianthus* и *Streblospio gynobranchiata*. Шесть видов-вселе-

нцев отнесены к руководящим, три – к характерным и только один – к редким видам перифитонного сообщества.

В процессе формирования перифитонного сообщества в трёхлетнем цикле наблюдений (2023–2025 гг.) отмечено параллельное возрастание плотности и биомассы как аборигенных видов, так и видов-вселенцев. Относительная доля вселенцев по численности увеличивалась с 5% в 2023 г. до 32% в 2025 г., а по биомассе с 32 до 64% соответственно. В последний год наблюдений, с нашей точки зрения, являющийся завершающим этапом формирования зрелого сообщества перифитона, средние значения плотности и биомассы обрастаний составляли 100 685 экз/м<sup>2</sup> и 3495 г/м<sup>2</sup>. Доминантом по биомассе была гигантская устрица *Magallana gigas* (средняя биомасса – 3175 г/м<sup>2</sup>, максимальная – 7387 г/м<sup>2</sup>). В трёхлетнем поселении отмечены моллюски размером от 1.2 до 85 мм, что свидетельствует о формировании в перифитоне причальных конструкций полноценного природного поселения гигантской устрицы. Согласно концепции В.П. Воробьёва (1949), можно говорить о фактическом формировании в Чёрном море нового биоценоза с доминированием по биомассе чужеродного вида – *Magallana gigas*.

В биоценозе вторым по численности после аборигенного *Mytilaster lineatus* была полихета *Ficopomatus enigmaticus* со средней плотностью для трёх лет исследования 14 491 экз/м<sup>2</sup>, а в последний год наблюдений (2025 г.) – 29 046 экз/м<sup>2</sup>. Поселение данного вида со столь высокой плотностью впервые зарегистрировано для Севастопольской бухты и Крымского побережья в целом. Следует отметить, что реальный вклад *F. enigmaticus* в количественные показатели развития перифитона намного больший. С учётом массы трубок биомасса червей составляла в 2025 г. 1176 г/м<sup>2</sup> (вместо 120 г/м<sup>2</sup> – без трубок). При таком способе расчёта этот вид был вторым в сообществе не только по плотности, но и по биомассе (после *Magallana gigas*). В последний год наблюдений его доля равнялась 25% от общей биомассы перифитона, составлявшей 4552 г/м<sup>2</sup> (в отличие от 3495 г/м<sup>2</sup> – без учёта массы трубок червей).



Двустворчатый моллюск-вселенец *Arcauatula senhousia* впервые зарегистрирован у черноморских берегов Крыма (не учитывая его обнаружение в районе Керченского пролива). Отмеченное регулярное в течение трёх лет пополнение перифитонных поселений аркуатулы молодью свидетельствует о наличии маточных поселений, обеспечивающих данный процесс, и о фактической натурализации данного вида у юго-западных берегов Крыма (район Севастополя). Формируемое им в перифитоне поселение по максимальной плотности (875 экз/м<sup>2</sup>) превышает ранее известные для этого вида значения данного параметра в Чёрном море.

Семь из 10 отмеченных вселенцев (*M. gigas*, *A. senhousia*, *A. kagoshimensis*, *A. improvisus*, *A. eburneus*, *F. enigmaticus*, *H. dianthus*) по типу питания относятся к фильтраторам. Образуя большие скопления, они в качестве нового и ещё развивающегося компонента природного биофильтра способствуют очищению акватории и поддержанию экосистемы антропогенно нагруженной акватории Севастопольской бухты в состоянии экологического равновесия.

В сформировавшемся перифитоне сообществе ведущая роль принадлежит видам-вселенцам. Нам трудно говорить о конкурентном преимуществе, которое в сложившихся условиях они могли получить перед аборигенными видами, но мы можем констатировать, что условия периодического распреснения акватории, повышенного содержания в Севастопольской бухте биогенов и загрязняющих веществ не стали препятствием для их успешного развития.

### Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме: «Биоразнообразие как основа устойчивого функционирования морских экосистем, критерии и научные принципы его сохранения», регистрационный номер 124022400148-4.

### Благодарности

Авторы выражают большую признательность С.В. Щурову за участие в сборе материала, Л.В. Бондаренко за помощь при разборке

материала и определении ракообразных. Мы благодарны глубокоуважаемым рецензентам за ценные советы, которые позволили улучшить рукопись.

### Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

### Соблюдение этических стандартов

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

### Литература

- Алимов А.Ф., Богуцкая Н.Г. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.
- Ананьева М.С., Симакова У.В., Тимофеев В.А., Сёмин В.Л., Колочкина Г.А. Дикая популяция гигантской устрицы (*Magallana gigas* (Thunberg, 1793)) на Азово-Черноморском побережье Краснодарского края // Морские исследования и образование (MARESEDU-2023): труды 12-й Междунар. науч.-практ. конф., 23–27 октября 2023 г., Москва, РФ. Тверь: ПолиПРЕСС, 2024. Т. 3 (4). С. 369–376.
- Болтачева Н.А. Обнаружение нового вида-вселенца *Streblospio gynobranchiata* Rice et Levin, 1998 (Polychaeta: Spionidae) в Чёрном море // Морской экологический журнал. 2008. Т. 7, №. 4. С. 12.
- Болтачева Н.А., Лисицкая Е.В., Лебедевская М.В. Новый для Чёрного моря вид полихет *Hydroides dianthus* (Verrill, 1873) (Polychaeta: Serpulidae) из прибрежных вод Крыма // Морской экологический журнал. 2011. Т. 10, № 2. С. 34–38.
- Брайко В.Д. Обрастание в Чёрном море. Киев: Наукова думка, 1985. 123 с.
- Брайко В.Д., Долгопольская М.А. Основные черты формирования ценоза обрастания // Гидробиологический журнал. 1974. Т. 2, № 10. С. 11–19.
- Варігін О. Таксономічна структура прибережного угруповання обростання, що формується чорноморською мідією *Mytilus galloprovincialis* // Науковий вісник Чернівецького університету. Біологія (Біологічні системи). 2020. Т. 12, № 2. С. 217–225.
- Виноградов А.К., Богатова Ю.И., Синегуб И.А. Экология морских портов (Черноморско-Азовский бассейн). Одесса: Астропринт, 2014. 568 с.
- Воробьев В.П. Бентос Азовского моря // Труды АЗЧерНИРО. Симферополь: Крымиздат, 1949. Вып. 13. 193 с.
- Гринцов В.А., Иванов В.Н. Сукцессия в сообществе обрастания на заградительных конструкциях Севастопольского Океанариума // Экология моря. 2000. Вып. 53. С. 5–10.
- Гринцов В.А., Мурина В.В. Некоторые вопросы экологии полихет – обитателей искусственного рифа

- прибрежного района Севастополя // Экология моря. 2002. № 61. С. 45–48.
- Гринцов В.А., Тимофеев В.А., Лисицкая Е.В. Виды-вселенцы в ассоциации консортного типа *Cradosrupocellaria* cf. *bertholletii* (Audouin, 1826) (Candidae, Bryozoa) // Российский журнал биологических инвазий. 2025. Т. 18. № 3. С. 57–63. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-18-3-057-063>
- Гуров К.И., Котельянец Е.А. Распределение Cr, Cu, Ni, Pb, Zn, Sr, Ti, Mn, Fe в донных отложениях Севастопольской бухты (Чёрное море) // Морской гидрофизический журнал. 2022. Т. 38, № 5. С. 512–529. DOI:10.22449/0233-7584-2022-5-512-529
- Ефремова Т.В., Горячкин Ю.Н. Морфодинамика севастопольских бухт под воздействием антропогенной деятельности // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. 2023. № 1. С. 31–47. DOI:10.29039/2413-5577-2023-1-31-47
- Зевина Г.Б. Обрастания в морях СССР. М.: Изд-во МГУ, 1972. 213 с.
- Зевина Г.Б., Полтаруха О.П. Усоногие раки (Cirripedia, Thoracica) Чёрного моря. Бюллетень МОИП, отд. Биол. 1999. 104. Вып. 1. С. 30–39.
- Иванов В.А., Овсяный Е.И., Репетин Л.Н., Романов А.С., Игнатъева О.Г. Гидролого-гидрохимический режим Севастопольской бухты и его изменения под воздействием климатических и антропогенных факторов / Препринт. Севастополь: МГИ НАНУ Украины, 2006. 90 с. [http://mhi-ras.ru/assets/files/gidrologogidrohicheskij\\_rezhim\\_sevastopolskoj\\_buhty\\_2006.pdf](http://mhi-ras.ru/assets/files/gidrologogidrohicheskij_rezhim_sevastopolskoj_buhty_2006.pdf) (дата обращения: 13.03.2026).
- Киселёва М.И. Сравнительная характеристика донных сообществ у побережья Кавказа // Многолетние изменения зообентоса Чёрного моря. Киев: Наукова думка, 1992. С. 84–99. <https://repository.marine.research.ru/handle/299011/5644>
- Киселёва М.И. Многощетинковые черви (Polychaeta) Чёрного и Азовского морей. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 2004. 409 с.
- Ковалёв Е.А., Живоглядова Л.А., Ревков Н.К., Фроленко Л.Н., Афанасьев Д.Ф. Первая находка двустворчатого моллюска *Arcuatula senhousia* (Benson, 1842) в российской части Азово-Черноморского бассейна // Российский журнал биологических инвазий. 2017. Т. 10, № 3. С. 24–29.
- Колочкина Г.А., Симакова У.В., Ковалёва М.А., Залота А.К., Живоглядова Л.А., Сёмин В.Л., Тимофеев В.А., Копий В.Г., Бондаренко Л.В. Азиатская мидия – *Arcuatula senhousia* (Benson, 1842): продолжение инвазии в Азово-Черноморском бассейне // Российский журнал биологических инвазий. 2024. № 4. С. 61–84. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-17-4-61-84>
- Кондратьев С.И. Гидрохимическая структура реки Чёрной (Крым) в 2012–2023 годах // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. 2024. № 4. С. 27–38. EDN OVGMMMS.
- Копий В.Г., Бондаренко Л.В., Тимофеев В.А., Подзорова Д.В., Ковалёва М.А. Макрозообентос мелководья Керченского пролива и прибрежной зоны Таманского полуострова (Азово-Черноморский бассейн) // Эко-системы. 2022. № 30. С. 69–83.
- Копий В.Г., Тимофеев В.А., Бондаренко Л.В., Подзорова Д.В., Гринцов В.А. Макрозообентос колоний полихеты *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923) в районе Керченского пролива (Азово-Черноморский бассейн) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 61. С. 113–133. <https://doi.org/10.17223/19988591/61/5>
- Лейбсон Р.Г. Количественный учёт донной фауны Мотовского залива // Труды ВНИРО. 1939. Т. 4. С. 127–198.
- Лисицкая Е.В. Сезонная динамика личинок видов-вселенцев у берегов Крыма (Чёрное море) // Биоразнообразие и устойчивое развитие: тез. Междунар. науч.-практ. конф. (Симферополь, 19–22 мая 2010 г.). Симферополь, 2010. С. 79–81.
- Лисицкая Е.В. Таксономический состав и сезонная динамика меропланктона в районе мидийно-устричной фермы (Севастополь, Чёрное море) // Морской биологический журнал. 2017. Т. 2, № 4. С. 38–49. <https://doi.org/10.21072/mbj.2017.02.4.04>
- Лисицкая Е.В., Щуров С.В. О нахождении личинок *Crassostrea gigas* (Thunberg 1793) (Bivalvia, Ostreidae) в Чёрном море // Зоологический журнал. 2024. Т. 103, № 5. С. 11–15. <https://doi.org/10.31857/S0044513424050028>
- Лосовская Г.В., Нестерова Д.А. О массовом развитии новой для Чёрного моря формы многощетинкового кольчатого червя *Polydora ciliata* sep. *limicola* Anpenkova в Сухом лимане (северо-западная часть Чёрного моря) // Зоологический журнал. 1964. Т. 43, № 10. С. 1559–1560.
- Лосовская Г.В., Синегуб И.А., Рыбалко А.А. Сравнение видового состава и количественного развития полихет обрастания и бентоса на примере Одесского порта // Морской экологический журнал. 2004. Т. 3, № 1. С. 51–58.
- Макаров А.К. О некоторых новых элементах в составе фауны черноморских лиманов в связи с судоходством // Доклады АН СССР. 1939. Т. 23, № 8. С. 818–821.
- Макаров М.В., Бондаренко Л.В., Копий В.Г., Ковалёва М.А. Макрозообентос гидротехнических сооружений в районах, различающихся по экологическим условиям у побережья Крыма (Чёрное море) // Экологический мониторинг и биоразнообразие. № 1 (11). 2016. С. 76–80.
- Макаров М.В. Новые данные по сезонной динамике качественного и количественного состава моллюсков в вершинной части Севастопольской бухты (Чёрное море) // Ruthenica: Русский малакологический журнал. 2018. Т. 28, № 4. С. 157–162.
- Макаров М.В., Бондаренко Л.В., Витер Т.В., Подзорова Д.В. Обрастания твёрдых искусственных субстратов в сезонном аспекте у побережья Севастополя (Юго-Западный Крым, Чёрное море) // Учёные записки Крымского федерального университета им. В.И. Вернадского. Биология. Химия. 2019. Т. 5 (71), № 2. С. 116–131.

- Макаров М.В., Витер Т.В. Пространственно-временные изменения в макрозообентосе устья реки Чёрной и вершины Севастопольской бухты (Юго-Западный Крым) // Учёные записки Крымского федерального университета им. В.И. Вернадского. Биология. Химия. 2021. Т. 7, № 4. С. 92–107.
- Маринов Т. Многочетинисты червей (Polychaeta) – Фауна на България. София: Изд-во Българ. АН, 1977. Т. 6. 258 с.
- Маринов Т.М. Зообентосът от българския сектор на Черно море. София: Изд. Българ. АН, 1990. 195 с.
- Мезенцева И.В., Совга Е.Е. Самоочистительная способность экосистемы восточной оконечности Севастопольской бухты по отношению к неорганическим формам азота // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. 2019. Вып. 1. С. 71–77. <https://ecological-safety.ru/static/assets/files/2019/01/20190108.pdf>
- Миронов О.Г., Кирюхина Л.Н., Алёмов С.В. Санитарно-биологические аспекты экологии Севастопольских бухт в XX веке. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. 185 с. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1466>
- Миронов О.Г., Алёмов С.В., Щекатурина Т.Л., Осадчая Т.С., Соловьёва О.В., Бурдиян Н.В., Тихонова Е.А., Миронов О.А., Дорошенко Ю.В., Гусева Е.В., Муравьёва И.П., Витер Т.В., Волков Н.Г. Санитарно-биологические исследования прибрежных акваторий юго-западного Крыма в начале XXI века / под ред.: О.Г. Миронова, С.В. Алёмова; Институт морских биологических исследований имени А.О. Ковалевского РАН. Симферополь: АРИАЛ, 2018. 276 с.
- Определитель фауны Чёрного и Азовского морей. Т. 1–3. Киев: Наукова думка, 1968. 437 с.; 1969. 536 с.; 1972. 340 с.
- Орленко А.Н. Гигантская устрица *Crassostrea gigas* (Bivalvia, Mytiliformes, Grassostridae) как объект акклиматизации и основные этапы её трансплантации в Чёрное море // Зоологический журнал. 1994. Т. 73, вып. 1. С. 51–54.
- Орленко А.Н. Гигантская устрица (*Crassostrea gigas* Thunberg) как аллохтонный вид фауны Чёрного моря // Труды ЮГ НИРО. 2012. Т. 50. С. 129–133.
- Орлова М.И., Фенёва И.Ю. *Arcuatula senhousia* – Азиатская мидия // Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. С. 267–274.
- Пиркова А.В., Ладыгина Л.В., Холодов В.И. Биологические и биотехнические аспекты организации и функционирования устричного питомника на Чёрном море / Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН. Севастополь: ФИЦ ИнБЮМ, 2020. 120 с. <https://doi.org/10.21072/978-5-6044865-3-5>
- Попов М.А., Щуров С.В. Находки молоди двустворчатого моллюска *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) в озере Донузлав и в Артиллерийской бухте (Крым, Чёрное море) // Морской биологический журнал. 2019. Т. 4, № 4. С. 97–99. <https://doi.org/10.21072/mbj.2019.04.4.10>
- Резниченко О.Г. Трансокеаническая аутоакклиматизация ритропанопеуса (*Rhithropanopeus harrisi*: Crustacea, Brachyura) // Труды Института океанологии АН СССР. 1967. Т. 85. С. 136–177.
- Ревков Н.К. Положение анадары в структуре макрозообентоса у берегов Крыма // *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906): функциональные аспекты инвазии в Азово-Черноморский регион. Севастополь; М.: Товарищество научных изданий КМК, 2025а. С. 26–40.
- Ревков Н.К. К вопросу об участии анадары в межвидовых конкурентных отношениях // *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906): функциональные аспекты инвазии в Азово-Черноморский регион. Севастополь; М.: Товарищество научных изданий КМК, 2025б. С. 41–48.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И. Класс двустворчатые моллюски – Bivalvia // Определитель фауны Чёрного и Азовского морей. Киев: Наукова думка, 1972. Т. 3. С. 178–249.
- Тихонова Е.А., Соловьёва О.В., Алёмов С.В., Гусева Е.В., Витер Т.В., Кузьминова Н.С., Миронов О.А., Бурдиян Н.В., Дорошенко Ю.В. Влияние факторов среды на гидробионтов и их сообщества, вопросы самоочищения морских вод // Санитарно-биологические исследования прибрежных акваторий Крыма: современное состояние и многолетние тренды / под ред. С.В. Алёмова; ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН». Севастополь, М.: Товарищество научных изданий КМК, 2025. Ч. 3. С. 159–287.
- Ткаченко Ю.С., Тихонова Е.А., Витер Т.В. Динамика поселения моллюсков *Mytilaster lineatus* в черноморской акватории с различной степенью нефтяного загрязнения // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. 2025. № 1. С. 137–154. EDN YFOTIP.
- Шаловенков Н.Н. Распределение чужеродных видов зообентоса на шельфе Чёрного моря // Российский журнал биологических инвазий. 2021. № 4. С. 157–177.
- Шутова Н.М., Лосовская Г.В., Золотарёв В.Н. Зооценоз мидий как биотоп для интродуцированных видов // Экологічні проблеми Чорного моря. Одеса: ОЦНТЕІ, 2002. С. 298–301.
- Annenkova N. Polychaeten aus dem Reliktsee Palaostom (West-Kaukasus) und den mit ihm verbundenen Flüssen / D A N SSSR. 1929. No. 6. P. 138–140.
- Boltachova N.A., Lisitskaya E.V., Podzorova D.V. The population dynamics and reproduction of *Streblospio gynobranchiata* (Annelida, Spionidae), an alien polychaete worm, in the Sevastopol Bay (Black Sea) // Ecologica Montenegrina. 2015. No. 4. P. 22–28. <https://www.biotaxa.org/em/article/view/em.2015.4.5/16814>
- Boltachova N.A., Lisitskaya E.V., Podzorova D.V. Distribution of alien polychaetes in biotopes of the northern part of the Black Sea // Russian Journal of Biological Invasions. 2021. Vol. 12, no. 1. P. 11–26. <https://doi.org/10.1134/S2075111721010033>
- Grintsov V., Sezgin M. Manual for Identification of Amphipoda from The Black Sea. Sevastopol: Digit Print, 2011. 151 p.



- McDonald J.I., Wells F.E. Results of a 2007 survey of the Swan River region for four introduced marine species. Fisheries Research Report No 189. Western Australia, North Beach: Department of Fisheries, Western Australia, 2009. 24 p.
- Micu D., Micu S. A new type of macrozoobenthic community from the rocky bottoms of the Black Sea // International Workshop on the Black Sea Benthos. 18–23 April 2004. Istanbul-Turkey. 2004a. P. 75–88.
- Micu D. First record of *Musculista senhousia* (Brenson in Cantor, 1842) from the Black Sea // In: Abstracts of the International Symposium of Malacology (Romania, Sibiu, 2004). Sibiu, 2004b. P. 47.
- Munari C. Effects of the exotic invader *Musculista senhousia* on benthic communities of two Mediterranean lagoons // Hydrobiologia. 2008. Vol. 611, no 1. P. 29–43.
- Otero M., Cebrian, E., Francour P., Galil B., Savini D. Monitoring Marine Invasive Species in Mediterranean Marine Protected Areas (MPAs): A strategy and practical guide for managers. Malaga, Spain: IUCN, 2013. 136 p.
- Radashevsky V.I., Selifonova Zh.P. Records of *Polydora cornuta* and *Streblospio gynobranchiata* (Annelida, Spionidae) from the Black Sea // Mediterranean Marine Science. 2013. №14 (2). P. 261–269.
- Skolka M., Preda C. Alien invasive species at the Romanian Black Sea coast – present and perspectives // Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle «Grigore Antipa». 2010. Vol. 53. P. 443–467. DOI: 10.2478/v10191-010-0031-6
- Styan C.A., McCluskey C.F., Sun Y., Kupriyanova E.K. Cryptic sympatric species across the Australian range of the global estuarine invader *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923) (Serpulidae, Annelida) // Aquatic Invasions. 2017. Vol. 12, no. 1. P. 53–65.
- Sun Y., Wong E., Keppel E., Williamson J.E., Kupriyanova E.K. A global invader or a complex of regionally distributed species? Clarifying the status of an invasive calcareous tubeworm *Hydroides dianthus* (Verrill, 1873) (Polychaeta: Serpulidae) using DNA barcoding // Marine Biology. 2017. 164:28. DOI 10.1007/s00227-016-3058-9
- WoRMS Editorial Board. World Register of Marine Species. 2026. Available from <https://www.marinespecies.org>. Accessed 2026-03-16.
- Zhulidov A., Kozhara A., Son M.O., Morhun H., Velde G. v. d., Leuven R.S., Santiago-Fandino V., Nalepa V. Additional records of the bivalves *Mytilopsis leucophaea* (Conrad, 1831) (Dreissenidae) and *Arcuatula senhousia* (Benson, 1842) (Mytilidae) in the Ponto-Caspian region // Bioinvasions Records. 2021. Vol. 10, no. 1. P. 119–135. <https://doi.org/10.3391/bir.2021.10.1.14>
- Zibrowius H. Les especes Mediterraneennes du genre *Hydroides* (Polychaeta Serpulidae). Remarques sur le pretendu polymorphisme de *Hydroides uncinata* // Tethys. 1971. Vol. 2. P. 691–746.

## ALIEN SPECIES IN THE ZOOPERIPHYTON OF SEVASTOPOL BAY (BLACK SEA, CRIMEA)

©2026 Boltachova N.A.\*, Revkov N.K.\*\*\*, Podzorova D.V.\*\*\*, Grintsov V.A.\*\*\*\*

A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of the RAS, Sevastopol

e-mail: \*[nboltacheva@mail.ru](mailto:nboltacheva@mail.ru), \*\*[nrevkov@yandex.ru](mailto:nrevkov@yandex.ru), \*\*\*[d.podzorova91@yandex.ru](mailto:d.podzorova91@yandex.ru), \*\*\*\*[vgrintsov@gmail.com](mailto:vgrintsov@gmail.com)

In the period of 2023–2025, the formation of a periphyton community was observed on the surfaces of hydraulic structures in the Inkerman Port area of Sevastopol Bay. A total of 81 macrofaunal species were identified, 10 of which (12%) are alien to the Black Sea. Six of the 18 dominant species in the community (33%) are alien. During the three-year observation period, the density and biomass of both native and invasive species were increasing. By 2025, invasive species accounted for 32% of the total density and 64% of the total biomass. Particularly high quantitative values were recorded for *Magallana gigas* (Thunberg, 1793), *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923), *Hydroides dianthus* (Verrill, 1873) and *Polydora cornuta* (Bosc, 1802). A fully established natural aggregation of *M. gigas* was recorded in the Black Sea for the first time, resulting in a new biocenosis dominated by the giant oyster in terms of biomass. Its maximum biomass value reached 7,387 g/m<sup>2</sup>. In terms of density, *F. enigmaticus* was the second species in this biocenosis after the native *Mytilaster lineatus*, with a maximum density of 117,150 individuals per square meter. Taking the mass of the worm tubes into account, this species was also subdominant in terms of biomass (1,176 g/m<sup>2</sup>). The invasive bivalve *Arcuatula senhousia* (W.H. Benson, 1842) was discovered for the first time near the coast of the Black Sea in Crimea (Sevastopol Bay). The maximum density of this species (875 individuals per square meter) in the established by them colony goes beyond previously documented values in the Black Sea.

**Keywords:** alien species, fouling, *Arcuatula senhousia*, *Magallana gigas*, *Ficopomatus enigmaticus*, *Hydroides dianthus*, the Black Sea.



# ИЗМЕНЧИВОСТЬ ТЕМПОВ РОСТА ИНТРОДУЦИРОВАННОЙ НА КАМЧАТКУ ОЗЁРНОЙ ЛЯГУШКИ *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* (PALLAS, 1771) (AMPHIBIA, RANIDAE) В ПЕРВЫЕ ГОДЫ ПОСЛЕ МЕТАМОРФОЗА

© 2026 Брякова М.А.<sup>1, 2\*</sup>, Ляпков С.М.<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б.Н. Ельцина,  
Екатеринбург, 620062, Россия

<sup>2</sup>Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук,  
Екатеринбург, 620144

<sup>3</sup>Биологический факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова,  
Москва, 119234, Россия  
e-mail: \*marina.briakova@urfu.ru

Поступила в редакцию 12.04.2026. После доработки 17.06.2026. Принята к публикации 03.08.2026

Методом скелетохронологии исследованы многолетние выборки половозрелых озёрных лягушек из нескольких популяций инвазивной части ареала вида на Камчатке. Общепринято считать, что сразу после метаморфоза темпы роста этого вида максимальны и более или менее сильное замедление роста происходит перед наступлением половой зрелости. В качестве показателя изменения темпов постметаморфозного роста (далее –  $R$ ) использовали величину прироста между 1-й и 2-й зимовками, отнесённую к величине прироста между 2-й и 3-й зимовками. Доля особей, у которых  $R < 1$  (т.е. с первоначально замедленным ростом и его ускорением только в период между 2-й и 3-й зимовками), варьирует в различных популяциях от 1.4 до 13%. Доля особей, у которых  $1 < R < 1.6$  (т.е. с небольшим замедлением роста), варьирует от 1.4 до 9.1%, что указывает на отсутствие дискретности группы особей с  $R < 1$ . Среднепопуляционное значение  $R$ , соответствующее типичному росту, изменяется от 2.3 до 9.7 и не различается достоверно между всеми исследованными популяциями, за исключением одного случая. У самцов большинства популяций выявлен более быстрый рост до 2-й зимовки и более сильное замедление роста в период между 2-й и 3-й зимовками в сравнении с самками. Сходные случаи такого же нетипичного роста выявлены нами в популяции озёрных лягушек из нативной части ареала со сравнительно коротким сезоном активности. Наиболее вероятной причиной этих случаев являются сравнительно большой прирост между 2-й и 3-й зимовками и связанное с этим достижение половой зрелости не ранее чем после 3-й зимовки. Известное из литературы сходное соотношение приростов у других видов амфибий и у рептилий указывает на существование различных причин формирования наблюдаемой картины отсроченного ускорения роста.

**Ключевые слова:** озёрная лягушка, *Pelophylax ridibundus*, инвазивная часть ареала, постметаморфозный рост, скелетохронология, ретроспективная оценка длины тела, изменчивость ежегодных приростов в течение сезона активности.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-3-44-55

## Введение

Широкое применение метода скелетохронологии, включающее в себя ретроспективную оценку размеров данной особи, соответствующих сезонным ритмам её роста, привело к тому, что этот подход наиболее часто используют и для исследования постметаморфозного роста амфибий [обзор Ляпков, 2024]. Поскольку линии остановки роста в трубчатых костях обычно формируются вследствие зимовки, промежутки вре-

мени между двумя ближайшими значениями рассчитанной длины тела равен одному году. Для видов амфибий, живущих сравнительно долго и растущих по окончании метаморфоза сравнительно медленно, данные, получаемые раз в год, вполне соответствуют задачам исследования. Такие данные пригодны также для подбора подходящей математической модели роста, которая лучше других моделей описывает наблюдаемую динамику размеров. При анализе постметаморфозного роста ам-

фибий обычно используют уравнение Гомперца (или логистическое уравнение), если наблюдаемая кривая роста имеет два перегиба, или уравнение фон Берталанффи, если в начале роста нет очевидного его ускорения [обзор см. Nota, 1994; Aragon et al., 2025]. Вместе с тем достаточно подробно исследованные виды бесхвостых амфибий демонстрируют высокую изменчивость размеров как по завершении метаморфоза, так и при уходе в 1-ю и во 2-ю зимовку. Так, метаморфы двух широкоареальных видов, травяной и остромордой лягушек, в условиях длительного сезона активности в южной части своего ареала дорастают ко времени ухода в 1-ю зимовку до столь крупных размеров, что достигают половой зрелости уже перед уходом во 2-ю зимовку [Ляпков, 2021]. И напротив, при коротком сезоне активности в северной части ареала размеры травяных лягушек перед 1-й зимовкой сравнительно невелики, и первое размножение происходит как минимум после четырёх зимовок, а чаще – после пяти (у самцов) или шести (у самок) [Patrelle et al., 2012]. Кроме того, такая направленность географической изменчивости может сочетаться с локальной изменчивостью размеров метаморфов и сроков их выхода из водоёмов, т.е. с различиями в «стартовых» условиях роста на суше [обзор Ляпков, 1995, Ляпков и др., 2000]. Сильные различия как в размерах метаморфов и неполовозрелых особей, так и в возрасте достижения половой зрелости были выявлены и у озёрной лягушки – околотовского вида из группы зелёных лягушек, по своей экологии сильно отличающихся от бурых лягушек [обзор Фоминых, Ляпков, 2011, Ляпков, Брякова, 2024]. Поэтому в качестве во многом альтернативного (по отношению к построению моделей роста) подхода нами было предложено детальное исследование изменчивости размеров метаморфов и достигнутых ими размеров в первые годы после завершения метаморфоза, а также величины и скорости ежегодных приростов [Ляпков, 1997; 2021; 2024, с. 36–37].

Озёрная лягушка *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) – экологически пластичный вид с обширным ареалом, благодаря чему представляет собой достаточно хорошо исследо-

ванный модельный вид. Вследствие интродукции человеком озёрная лягушка имеет также большую инвазивную часть ареала, в которую входит центральная часть полуострова Камчатка. Инвазивность вида во многом определяется устойчивостью к химическому загрязнению водоёмов [обзор Романова и др., 2020; Брякова, Ляпков, 2025] и способностью зимовать на личиночных и постметаморфозных стадиях в активном состоянии в подогреваемых водоёмах [Фоминых, Ляпков, 2011].

Озёрная лягушка была интродуцирована на Камчатку в 1980-х годах. Вероятно, головастики этого вида были завезены в Халактырское озеро вместе с мальками сазана из рыбзаводов Европейской части РФ и после метаморфоза заселили сбросной пруд и канал с тёплой водой ТЭЦ-2 г. Петропавловск-Камчатский. Кроме того, в курортную зону бассейна реки Паратунка лягушек из Европейской части РФ могли завезти отдыхающие. Точное происхождение в нативном ареале вида особей-основателей камчатских популяций установить не удалось [Ляпков и др., 2017]. Дальнейшее расселение в другие районы Камчатки по удалённым друг от друга водоёмам, питающимся естественными термальными водами или сбросами из систем обогрева домов и теплиц, осуществлялось местными жителями. Наше исследование интродуцированных популяций озёрной лягушки Камчатки [Ляпков, 2016; Ляпков и др., 2017; Ляпков, Брякова, 2024, 2025] включало измерения длины тела и определение возраста у всех взрослых (и некоторых неполовозрелых) особей. На темпы постметаморфозного роста – и тем самым на размеры взрослых озёрных лягушек – сильное влияние оказывает длительность сезона активности данной популяции [Ляпков, Брякова, 2025]. Длительность сезона активности изменяется в широких пределах в зависимости от количества и температуры воды, поступающей в водоёмы. Вследствие этого период завершения метаморфоза в разных популяциях также может сильно варьировать, что затрудняет исследование изменчивости размеров метаморфов и сроков их выхода на сушу. Однако на основании ретроспективной оценки размеров

особей с определённым возрастом мы имели возможность исследовать изменчивость возрастной динамики длины тела (начиная с времени ухода в 1-ю зимовку) и скорости ежегодных приростов, а также сравнивать различные популяции по этим характеристикам роста.

Таким образом, задачами нашей работы были: 1. Выявление типичной для каждой из исследованных популяций возрастной динамики длины тела и скорости ежегодных приростов. 2. Сопоставление величины приростов за периоды от 1-й до 2-й и от 2-й до 3-й зимовки и выявление в каждой из популяций особей с первоначально замедленным ростом, определение частоты встречаемости таких особей и получение количественной оценки такого соотношения приростов. 3. Сравнение по этим показателям самцов и самок в пределах каждой популяции, сравнение особей одного пола из разных популяций и выявление характера зависимости этих показателей от длительности периода активности. 4. Выявление на основе литературных данных аналогичных случаев первоначального замедления роста у других групп амфибий и у рептилий.

### Материал и методика

Материал собирали с конца мая до начала июля в 2014–2018 гг. и 2022–2024 гг. в нескольких подогреваемых водоёмах Камчатки (табл. 1), большинство из которых располагались на значительном расстоянии друг от друга. Подробное описание местообитаний исследованных популяций сделано ранее [Ляпков, 2016; Романова и др., 2020; Брякова, Ляпков, 2025], здесь приводится краткая характеристика. «Эссо» – тёплые мелкие лужи в месте выхода на поверхность термального источника в пос. Эссо (Быстринский р-н Камчатского края, 55.927075° с.ш., 158.679454° в.д.). «Анавгай» – мелкий холодный ручей со слабо подогреваемыми участками в местах выхода на поверхность источников тёплой воды вблизи пос. Анавгай (Быстринский р-н, 56.052668° с.ш., 158.974902° в.д.). «Малки» – несколько тёплых мелких луж в зоне выхода на поверхность термальных вод Малкинских горячих источников (Елизовский р-н Кам-

чатского края 53.322436° с.ш., 157.539214° в.д.). «Термальный» – несколько водоёмов с притоком тёплой воды из системы обогрева теплиц на территории пос. Термальный (Елизовский р-н, 52.929522° с.ш., 158.222365° в.д.). «Гелиос» – сбросной пруд дома отдыха «Гелиос» (Елизовский р-н, 53.002888° с.ш., 158.269901° в.д.). «Паратунка» – небольшой проточный водоём, образованный сбросами термальных вод в пос. Паратунка (Елизовский р-н, 52.963350° с.ш., 158.262578° в.д.). «ТЭЦ-2» – пруд-охладитель ТЭЦ-2 г. Петропавловск-Камчатский и вытекающий из него сбросной канал (53.016605° с.ш., 158.737855° в.д.). Местообитания всех этих популяций располагались на большом расстоянии друг от друга, за исключением популяций «Термальный» – «Паратунка» и «Паратунка» – «Гелиос», расстояние между которыми около 5 км. Длительность сезона активности каждой из этих популяций приведена в табл. 1.

У 493 самок и 641 самца была измерена длина тела от кончика морды до центра заднепроходного отверстия (далее – SVL) [Терентьев, 1950]. У всех этих половозрелых особей определяли возраст по общепринятой методике скелетохронологии. Из середины диафиза голени изготавливали поперечные срезы, которые затем окрашивали гематоксилином Эрлиха [Смирин, 1989; Клевезаль, Смирин, 2016; Ляпков, 2024]. Далее подсчитывали число линий остановок роста и измеряли их большой и малый диаметры. Ретроспективную оценку длины тела проводили с помощью наиболее часто применяемого уравнения Даля – Лео [Marunouchi et al., 2000; Смирин, Ройтберг, 2012]:

$$L_i = \frac{SVL \times D_i}{D_{\text{внеш}}},$$

где  $L_i$  – рассчитанная длина тела в возрасте  $i$ ;  $D_i$  – диаметр соответствующей линии зимовки;  $D_{\text{внеш}}$  – внешний диаметр среза;  $SVL$  – длина тела пойманной особи.

Все значения  $D_i$  и  $D_{\text{внеш}}$  вычисляли как полусумму большого и малого диаметра каждой из линий зимовок и наружного края среза, имеющего форму овала [Смирин, 1989]. По рассчитанным длинам тела перед данной ( $L_{i+1}$ ) и предыдущей ( $L_i$ ) зимовками определя-

ли ежегодные приросты:  $L_{i+1} - L_i$ , а по ним – скорость прироста за данный сезон:

$$V_{(i \rightarrow i+1)} = \frac{L_{i+1} - L_i}{T},$$

где  $T$  (мес.) – длительность сезона активности в местообитании данной популяции.

Как уже отмечалось, в отличие от исследований других авторов, мы оценивали рост не в среднем за весь период на основании параметров одного из уравнений роста, а по рассчитанным размерам и ежегодным приростам, что и дало возможность получить более детальную картину возрастной динамики размеров. Для этого проводили визуальное изучение срезов голени каждой особи и глазомерно оценивали соотношения ежегодных приростов. Затем проводили количественную оценку как отношения прироста от 1-й до 2-й зимовки к приросту от 2-й до 3-й зимовки (далее для краткости –  $R$ ). Это значение вычисляли как:

$$R = \frac{L_2 - L_1}{L_3 - L_2},$$

где  $(L_2 - L_1)$  – прирост от 1-й до 2-й зимовки,  $(L_3 - L_2)$  – прирост от 2-й до 3-й зимовки.

Таким образом была выделена группа особей, у которых  $R < 1$ , т.е. прирост от 1-й до 2-й зимовки был меньше, чем прирост от 2-й до 3-й зимовки. Кроме того, выделяли еще одну, «промежуточную» группу особей, у которых  $1 < R < 1.6$ , т.е. прирост от 1-й до 2-й зимовки был ненамного больше, чем прирост от 2-й до 3-й зимовки.

Для того чтобы оценить различия между популяциями по средним значениям  $R$ , применяли однофакторный дисперсионный анализ (фактор – «популяция»), для самок и самцов отдельно с последующими сравнениями средних по критерию наименьшей значимой разности. Для оценки различий между полами по средним значениям  $R$  применяли двухфакторный дисперсионный анализ (факторы – «популяция» и «пол»), так же с последующими сравнениями средних по критерию наименьшей значимой разности. Взаимосвязь между частотой встречаемости групп особей (выделенных по особенностям приростов – см. выше) и длительностью сезона активности оценивали количественно с

**Таблица 1.** Доля (%) особей с нетипичным ростом и среднепопуляционные значения отношения прироста от 1-й до 2-й к приросту от 2-й до 3-й зимовки ( $R$ )

| Популяция      | Объём выборки  |                | Доля особей (%)         |                         |                                     |                                     |                         |                         | Отношение прироста 1–2 к приросту 2–3 |                                     |                                   |                           |  |  |
|----------------|----------------|----------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------|-------------------------|---------------------------------------|-------------------------------------|-----------------------------------|---------------------------|--|--|
|                | $n_{\text{♀}}$ | $n_{\text{♂}}$ | $\text{♀}$<br>( $R<1$ ) | $\text{♂}$<br>( $R<1$ ) | $\text{♀}$<br>( $1\leq R\leq 1.6$ ) | $\text{♂}$<br>( $1\leq R\leq 1.6$ ) | $\text{♀}$<br>( $R<1$ ) | $\text{♂}$<br>( $R<1$ ) | $\text{♀}$<br>( $1\leq R\leq 1.6$ )   | $\text{♂}$<br>( $1\leq R\leq 1.6$ ) | $\text{♀}$<br>( $R>1.6$ )         | $\text{♂}$<br>( $R>1.6$ ) |  |  |
| Анавай (5)     | 72             | 71             | 2.8                     | 5.6                     | 5.6                                 | 5.6                                 | 0.57 <sup>1</sup>       | 0.68 <sup>1</sup>       | 1.27 <sup>2</sup>                     | 1.27 <sup>2</sup>                   | 4.89 <sup>12</sup>                | 9.14 <sup>12</sup>        |  |  |
| Эссо (7)       | 102            | 98             | 5.9                     | 6.1                     | 2.9                                 | 4.1                                 | 0.67 <sup>1</sup>       | 0.63 <sup>1</sup>       | 1.33 <sup>2</sup>                     | 1.28 <sup>2</sup>                   | <sup>a</sup> 3.53 <sup>12</sup>   | 6.00 <sup>12</sup>        |  |  |
| Малки (6)      | 74             | 106            | 1.4                     | 5.7                     | 1.4                                 | 3.8                                 | 0.47 <sup>1</sup>       | 0.62 <sup>1</sup>       | 1.03 <sup>2</sup>                     | 1.28 <sup>2</sup>                   | <sup>ab</sup> 13.66 <sup>12</sup> | 7.51 <sup>12</sup>        |  |  |
| Парагунка (8)  | 22             | 45             | 0                       | 8.9                     | 0                                   | 2.2                                 | –                       | 0.59 <sup>1</sup>       | –                                     | 1.56                                | 4.68                              | 3.94 <sup>1</sup>         |  |  |
| Термальный (8) | 47             | 92             | 6.4                     | 13.0                    | 6.4                                 | 6.5                                 | 0.78 <sup>1</sup>       | 0.73 <sup>1</sup>       | 1.16 <sup>2</sup>                     | 1.34 <sup>2</sup>                   | 7.80 <sup>12</sup>                | 5.80 <sup>12</sup>        |  |  |
| ТЭЦ-2 (8)      | 143            | 190            | 9.1                     | 4.7                     | 4.2                                 | 2.6                                 | 0.52 <sup>1</sup>       | 0.69 <sup>1</sup>       | 1.22 <sup>2</sup>                     | 1.27 <sup>2</sup>                   | 8.49 <sup>12</sup>                | 9.67 <sup>12</sup>        |  |  |
| Гелиос (10)    | 33             | 39             | 3.0                     | 5.1                     | 9.1                                 | 5.1                                 | 0.89 <sup>1</sup>       | 0.67 <sup>1</sup>       | 1.21 <sup>2</sup>                     | 1.33 <sup>2</sup>                   | <sup>b</sup> 2.32 <sup>12</sup>   | 6.87 <sup>12</sup>        |  |  |
| Все вместе     | 493            | 641            | 5.3                     | 6.7                     | 4.1                                 | 4.1                                 | 0.60 <sup>1</sup>       | 0.68 <sup>1</sup>       | 1.22 <sup>2</sup>                     | 1.30 <sup>2</sup>                   | 7.87 <sup>12</sup>                | 7.84 <sup>12</sup>        |  |  |

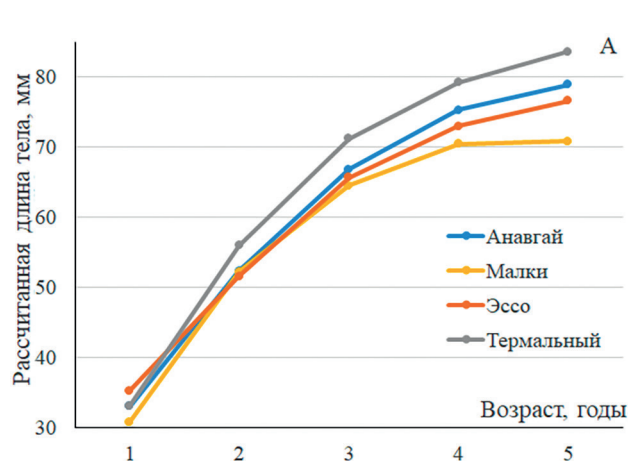
*Примечание.* В скобках после названия популяции – длительность периода активности (мес.);  $n_{\text{♀}}$  – число исследованных самок данной популяции;  $n_{\text{♂}}$  – число исследованных самцов данной популяции;  $R < 1$  – особи, у которых значение отношения прироста от 1-й до 2-й к приросту от 2-й до 3-й зимовки меньше 1;  $1 < R < 1.6$  – особи, у которых это значение находится в интервале от 1 до 1.6;  $R > 1.6$  – особи, у которых это значение больше 1.6, объяснение – в тексте. Все различия между средними самок и самцов в пределах каждой из популяций значениями  $R$  достоверны. Однородными цифрами обозначены пары достоверно различающихся значений  $R$  между тремя группами особей в пределах каждой из популяций отдельно у самок и у самцов. Все различия между средними для популяций значениями  $R$  (в пределах каждого из трёх интервалов  $R$ ) достоверны и у самок, и у самцов, кроме случаев, отмеченных буквами в верхнем регистре.



помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена. Взаимосвязь величины  $R$  со значениями  $L_1$ ,  $L_2$  и  $L_3$  оценивали с помощью коэффициента корреляции Пирсона. Для всех этих вычислений использовали пакет программ STATISTICA v. 10 (StatSoft Inc., USA).

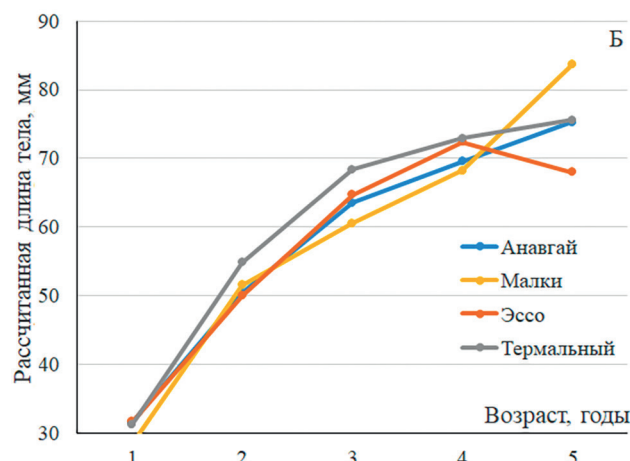
## Результаты

**1. Типичная динамика роста.** У особей, характеризующихся типичной динамикой роста (у которых  $R > 1.6$ ), среднее значение  $R$  изменялось в различных популяциях от 2.32 до 13.66 (см. табл. 1). Ни среди самок, ни среди самцов достоверных различий между популяциями не выявлено, за исключением высокого значения  $R$  у самок популяции Малки, которое достоверно отличалось от сравнительно низких значений  $R$  двух других популяций (см. табл. 1).

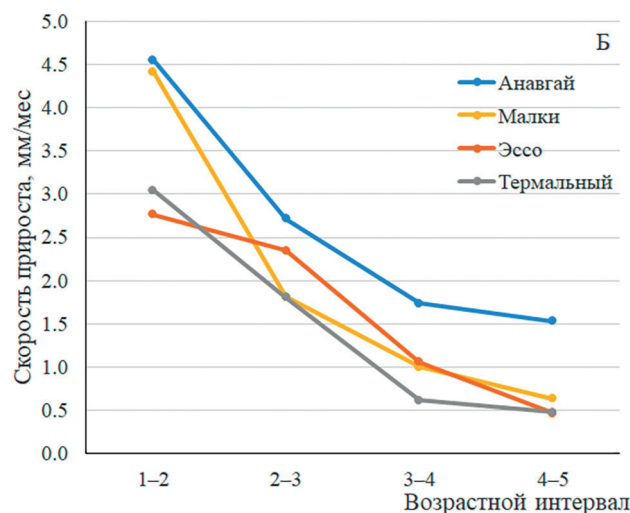
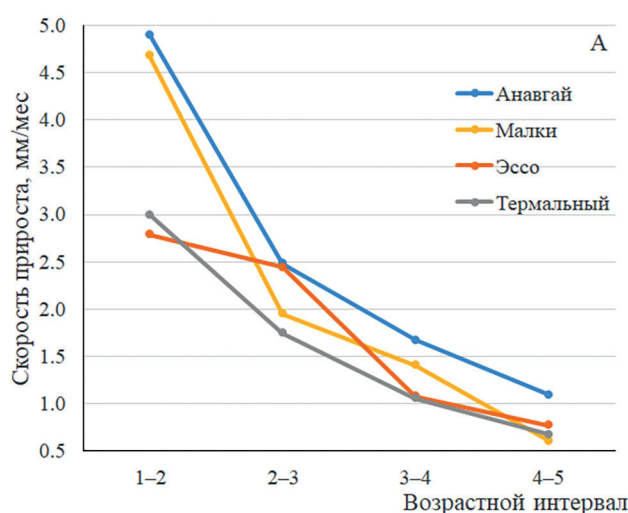


В качестве примеров такого типичного роста приведена возрастная динамика длины тела (рис. 1) и скорости приростов (рис. 2) четырёх популяций, различающихся по длительности сезона активности.

**2. Частота встречаемости случаев нетипичной динамики роста.** Как уже отмечалось выше, выявленные случаи первоначального замедления роста характеризуются значениями  $R$  меньше 1. Частота встречаемости таких особей сравнительно невысокая и изменяется от 1.4 до 13.0% в различных популяциях (см. табл. 1). При этом корреляция частоты таких особей в данной популяции с длительностью сезона активности близка к нулевой и недостоверная как у самок, так и у самцов. Частота встречаемости особей, у которых  $1 < R < 1.6$ , так же невысока и изменяется от 1.4 до 9.1%. Как и в случае осо-



**Рис. 1.** Средневозрастные значения рассчитанной длины тела самок (А) и самцов (Б) исследованных популяций озёрной лягушки.



**Рис. 2.** Возрастная динамика скорости приростов (мм/мес.) самок (А) и самцов (Б) исследованных популяций озёрной лягушки.

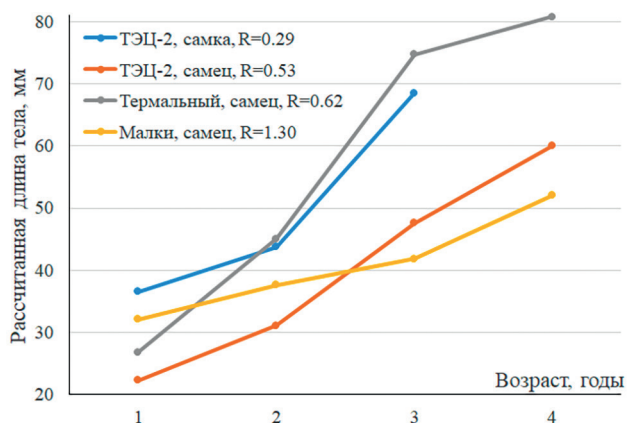
бей, у которых  $R < 1$ , корреляция их частоты с длительностью сезона активности недостоверная.

**3. Изменчивость величины  $R$  у особей с нетипичной динамикой роста.** В качестве примера выявленных случаев нетипичного роста приведена возрастная динамика длины тела (рис. 3) и скорости приростов (рис. 4) четырёх особей. Микрофотографии поперечных срезов середины диафиза голени этих особей приведены на рис. 5–8.

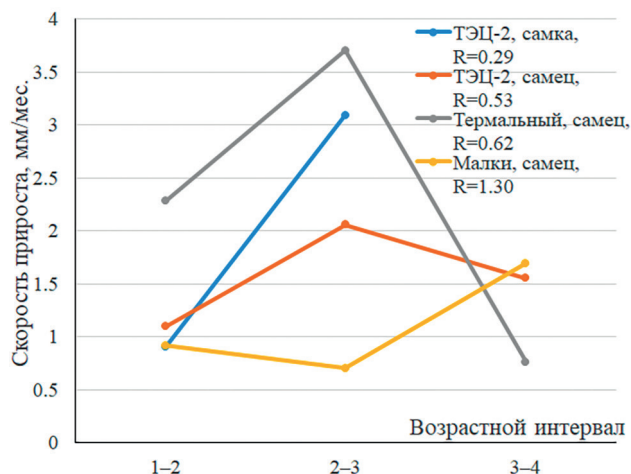
Как в группе особей, у которых  $R < 1$ , так и в группе, у которых  $1 < R < 1.6$ , среднепопуляционные значения  $R$  не различались достоверно между популяциями (см. табл. 1). Вместе с тем в пределах каждой популяции средние значения  $R$  каждой из этих двух групп были достоверно меньше в сравнении с группой особей с типичной динамикой роста

(см. табл. 1). Кроме того, корреляция величины среднепопуляционных значений  $R$  каждой из этих двух групп с длительностью сезона активности была недостоверной как у самок, так и у самцов.

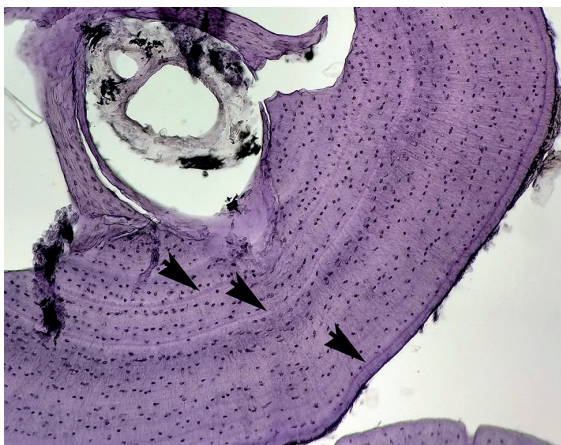
**4. Корреляции индивидуальных значений  $R$  с  $L_1$ ,  $L_2$ ,  $L_3$ .** Корреляции значения  $R$  с длиной тела особи, достигнутой ко времени ухода в 1-ю, 2-ю и 3-ю зимовки, сильно различаются по величине. В каждой из популяций, а также в объединённой совокупности всех популяций корреляции  $R$  с  $L_1$ , и  $L_3$  близки к нулю или отрицательные, но недостоверные и у самок, и у самцов (табл. 2). Вместе с тем корреляции  $R$  с  $L_2$  у самок часто положительные, но достоверные только в одной популяции и суммарно, а у самцов – положительные и достоверные в шести из 8 популяций и суммарно (см. табл. 2). Такое различие



**Рис. 3.** Примеры выявленных случаев нетипичного роста озёрных лягушек: индивидуальные траектории роста.



**Рис. 4.** Примеры выявленных случаев нетипичного роста озёрных лягушек: индивидуальные скорости приростов.



**Рис. 5.** Микрофотография поперечного среза голени озёрной лягушки с нетипичным ростом: ГЭЦ-2, самка,  $L = 70$  мм, возраст 3 года,  $R = 0.292$ .



**Рис. 6.** Микрофотография поперечного среза голени озёрной лягушки с нетипичным ростом: ГЭЦ-2, самец,  $L = 60$  мм, возраст 5 лет,  $R = 0.533$ .



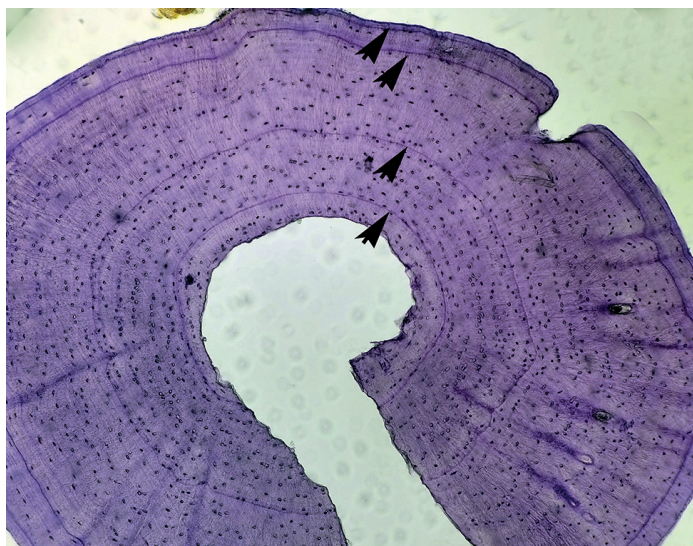


Рис. 7. Микрофотография поперечного среза голени озёрной лягушки с нетипичным ростом: Термальный, самец,  $L = 82$  мм, возраст 4 года,  $R = 0.616$ .

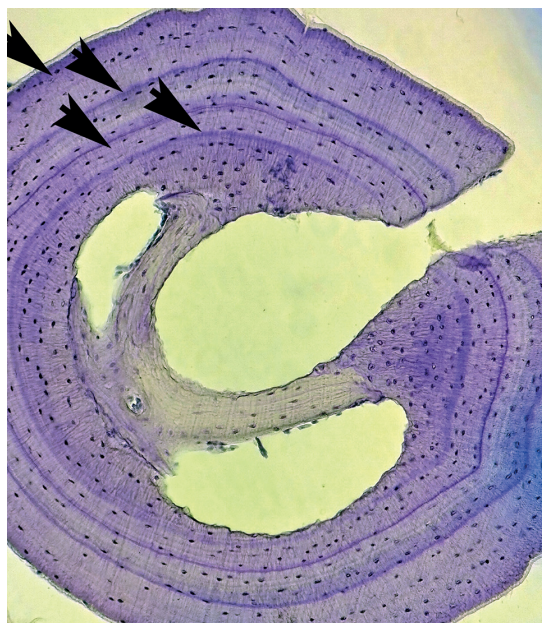


Рис. 8. Микрофотография поперечного среза голени озёрной лягушки с нетипичным ростом: Малки, самец,  $L = 52$  мм, возраст 4 года,  $R = 1.3$ .

между полами указывает на относительно более быстрый рост до 2-й зимовки и более сильное замедление роста в период между 2-й и 3-й зимовками у самцов большинства популяций, в отличие от самок. Это означает, что самцы достигают половой зрелости в возрасте двух лет чаще, чем самки.

## Обсуждение

**1. Возможные причины выявленных случаев нетипичного роста у озёрных лягушек.** В исследованных нами популяциях особи, у которых  $R < 1$  или  $1 < R < 1,6$ , имеют низкую частоту встречаемости (максимум 19.6% суммарно у двух этих групп у особей одного пола в пределах одной популяции), что даёт основание рассматривать такое соотношение приростов от 1-й до 2-й зимовки и от 2-й до

3-й зимовки как сравнительно редкое. Из литературы нам известен только один случай нетипичного роста у озёрных лягушек. Сходное с выявленным нами соотношением приростов в первые три года постметаморфозного роста было обнаружено в популяции озёрной лягушки из окрестностей Трабзона [Турция, Fig. 2 – Yilmaz et al., 2005]. Значительно чаще наблюдается существенно более быстрый рост в интервале от 1-й до 2-й зимовки и затем его замедление от 2-й до 3-й зимовки. Это объясняется достижением половой зрелости после 2-й зимовки или даже в течение активного сезона после 1-й зимовки. Такое сравнительно раннее достижение половой зрелости наблюдается на юге Европейской части России [Блохин

Таблица 2. Корреляции отношения прироста от 1-й до 2-й к приросту от 2-й до 3-й зимовки ( $R$ ) с рассчитанной длиной тела перед 1-й ( $L_1$ ), 2-й ( $L_2$ ) и 3-й ( $L_3$ ) зимовками

| Пол        | Самки |                  |              |        | Самцы |                  |              |        |
|------------|-------|------------------|--------------|--------|-------|------------------|--------------|--------|
|            | $n$   | Корреляция $R$ с |              |        | $n$   | Корреляция $R$ с |              |        |
| Популяция  |       | $L_1$            | $L_2$        | $L_3$  |       | $L_1$            | $L_2$        | $L_3$  |
| Анавгай    | 11    | -0.522           | -0.028       | -0.447 | 12    | -0.108           | 0.402        | -0.143 |
| Эссо       | 13    | 0.165            | 0.502        | -0.150 | 15    | 0.147            | <b>0.647</b> | 0.095  |
| Малки      | 11    | 0.154            | 0.579        | 0.468  | 12    | -0.250           | <b>0.491</b> | 0.085  |
| Парагунка  | 3     | 0.399            | -0.336       | -0.758 | 10    | 0.367            | <b>0.910</b> | 0.543  |
| Термальный | 14    | 0.095            | 0.513        | -0.082 | 30    | 0.008            | <b>0.614</b> | -0.158 |
| ТЭЦ-2      | 45    | -0.013           | <b>0.309</b> | -0.064 | 45    | -0.129           | <b>0.492</b> | 0.094  |
| Гелиос     | 9     | 0.074            | 0.536        | 0.091  | 11    | -0.273           | 0.265        | -0.359 |
| Все вместе | 107   | -0.036           | <b>0.321</b> | -0.055 | 149   | -0.098           | <b>0.497</b> | 0.040  |

Примечание.  $n$  – объём выборки; полужирным шрифтом отмечены значимые корреляции ( $p < 0.05$ ).

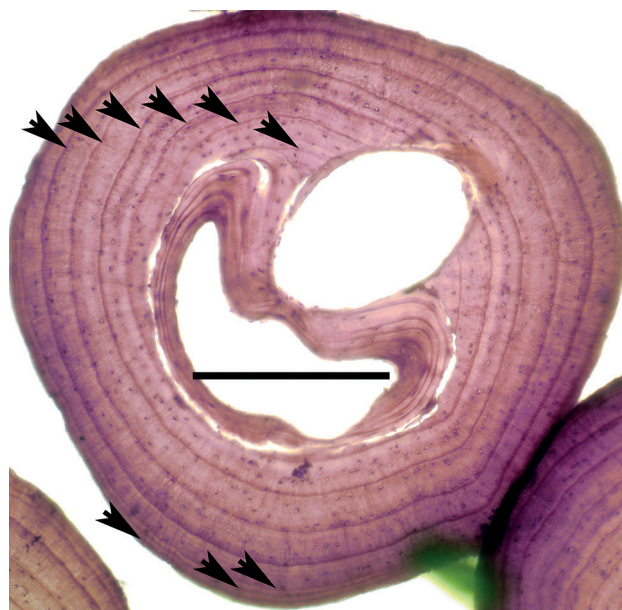
и др., 2025], а также в других южных регионах обширного нативного ареала вида [обзор см. Блохин и др., 2025]. Очевидно, такое соотношение приростов – проявление стратегии, направленной на максимально быстрое достижение половой зрелости и дальнейшее перераспределение ресурсов на размножение. В более северных частях ареала, в том числе в Московской обл., половая зрелость наступает не ранее чем после трёх зимовок, что приводит к более крупным, чем у камчатских популяций, размерам в возрасте 3 лет [Ляпков, Брякова, 2024]. При этом частота особей со значением  $R < 1$  составляла 25.0%, т.е. была выше, чем суммарно в камчатских популяциях (6.0%). Соответственно, у особей популяции Московской обл. с типичным ростом среднее значение  $R$  (5.37) было ниже, чем у большинства камчатских популяций (см. табл. 1) и чем у совокупности всех камчатских популяций (невзвешенное среднее суммарно самок и самцов: 7.86). Таким образом, в популяциях из местообитаний с коротким сезоном активности следует ожидать уменьшения величины  $R$  и соответственно – увеличения встречаемости особей, у которых  $R < 1$ .

Кроме сравнительно высоких значений приростов между 2-й и 3-й зимовками, другой причиной низких значений  $R$  может быть небольшая величина приростов между 1-й и 2-й зимовками вследствие неблагоприятных «стартовых условий» постметаморфозного роста. Это обусловлено либо мелкими размерами по окончании метаморфоза, либо поздними сроками завершения метаморфоза, ограничивающими длительность роста метаморфов до 1-й зимовки [обзор см. Фоминых, Ляпков, 2011]. Результатом этого становятся сравнительно малые размеры, достигнутые ко времени ухода в 1-ю зимовку, и в итоге прирост между 1-й и 2-й зимовками может оставаться низким. Известно, что различия в начальных размерах метаморфов озёрной лягушки могут сохраняться вплоть до достижения ими половой зрелости [Фоминых, Ляпков, 2011]. В некоторых случаях постметаморфозный рост до 1-й зимовки может быть также ограничен неблагоприятными локальными условиями, такими как низкая влажность и бедная кормовая база.

Особо отметим, что выявленные нами случаи первоначально медленного постметаморфозного роста описаны впервые для озёрных лягушек.

**2. Известные из литературы случаи нетипичного роста у других видов амфибий и у рептилий.** Все опубликованные случаи нетипичного (сходного с нашими результатами) роста амфибий и рептилий не сопровождаются количественными оценками изменения величины приростов. Поэтому мы могли сравнивать эти литературные данные только качественно на основе соотношения расстояния между соседними линиями остановки роста на приводимых авторами фотографиях срезов трубчатых костей.

Возрастная динамика роста, сходная с выявленной у камчатских озёрных лягушек, наблюдалась также в популяциях бурых лягушек из северных частей их ареалов. Так, в западносибирской популяции остромордой лягушки вследствие сильного ограничения ежегодных приростов коротким сезоном активности прирост между 1-й и 2-й зимовками был также сравнительно небольшим, а в некоторых случаях – меньше, чем прирост между 2-й и 3-й зимовками [рис. 9, подробнее – см. рис. 2 и описание к нему – Ляпков, 2024]. В крайней северной популяции тра-



**Рис. 9.** Пример медленного роста у бурых лягушек: микрофотография поперечного среза голени остромордой лягушки из исследованной нами популяции с коротким сезоном активности, пос. Юган (ХМАО), самка, длина тела 57 мм, возраст 10 лет.



вяной лягушки в Финляндии была выявлена сходная картина малых приростов в первые годы после метаморфоза [Fig. 2 – Patrelle et al., 2012].

Необходимо также отметить, что сходные случаи были выявлены и в двух популяциях травяных лягушек из юго-западной части ареала вида со сравнительно длительным сезоном активности [Fig. 3 – Augert, Joly, 1993]. Вместе с тем такое нетипичное соотношение приростов [соответствующие скелетограммам 3, 6 и 9 – Fig. 3] встречается наиболее редко в двух этих популяциях травяной лягушки во Франции [Augert, Joly, 1993].

Несколько менее выраженная (по сравнению с камчатскими озёрными лягушками) картина ускорения роста была выявлена у *Bufo sachalinensis* из Уссурийского заповедника [рис. 4, В – Матушкина и др., 2024] и даже у *Duttaphrynus melanostictus* из южной Индии [Fig. 2, С – Kumbhar, Lad, 2017]. В первом случае ускорение может быть связано с исходно очень мелкими размерами метаморфов этого вида и достижением половой зрелости в сравнительно позднем возрасте. Наблюдаемое ускорение роста может быть также связано с расширением размерного спектра объектов питания по мере увеличения размеров особей.

Сходная в целом картина ускорения роста наблюдается у нескольких видов тритонов. Интересно, что такой рост был отмечен не только у сравнительно крупных видов, например у *Ommatotriton ophryticus* [Fig. 2 – Gumus Ozcan, Uzum, 2015] и *Ommatotriton vittatus* [Fig. 2 – Altunişik, 2018], но и у более мелкого *Lissotriton schmidtleri* [Fig. 2 – Özkan et al., 2024]. Небольшие объёмы выборок исследованных тритонов этих видов и отсутствие количественных оценок приростов не позволяют судить о том, насколько часто встречается такое ускорение роста в исследованных популяциях. Однако наличие такой онтогенетической особенности позволяет предположить, что сравнительно медленный рост в первые годы после завершения метаморфоза может быть характерен для всей этой группы видов.

Сходная динамика роста встречается также у рептилий, но была выявлена лишь у сравнительно крупных видов. Так, у *Varanus*

*salvator macromaculatus* [Fig. 2 – Kurniati et al., 2025] медленный рост, предшествующий его ускорению, наблюдали в течение первых 4–5 лет жизни. На срезах плечевой кости логгерхеда *Caretta caretta* первые 4–5 линий остановки роста расположены близко друг к другу, но в более позднем возрасте – на значительно большем расстоянии [Fig. 1 и 2 – Snover et al., 2010; Fig. 1 – Medetian, Miaud, 2024]. Это указывает на увеличение темпов роста, которое, по мнению авторов, происходит вследствие миграции молоди по мере взросления из открытого океана в акваторию прибрежной зоны. Очевидно, что во всех описанных случаях ускорение темпов роста представляет собой следствие либо пространственного изменения среды обитания, либо достижения таких размеров, при которых изменяются отношения особей со средой, в том числе происходит расширение размерного спектра объектов питания.

У рыб широко известен случай повторного ускорения роста после его замедления по достижении половой зрелости, что было выявлено в некоторых забайкальских популяциях арктического гольца *Salvelinus alpinus* [Fig. 4 и 5 – Alekseyev et al., 2009; Fig. 4 – Alekseyev et al., 2013]. Такая необычная динамика роста наблюдалась у половозрелых особей ручьевой мелкой формы этого вида после их миграции в сравнительно крупное озеро и после перехода на питание с мелких беспозвоночных на рыбу. Однако, в отличие от морских черепах, в этом случае ускорение роста наблюдалось в значительно более позднем возрасте и через большой промежуток времени после достижения половой зрелости.

Обзор выявленных случаев нетипичного роста в различных группах пойкилотермных позвоночных позволяет предположить существование (наряду с отмеченными выше неблагоприятными «стартовыми условиями» по завершении метаморфоза у озёрных лягушек) других причин повторного ускорения роста. К ним относятся: 1. Мелкие размеры по завершении метаморфоза, являющиеся видовой нормой (многие виды жаб). 2. Ограничение роста коротким сезоном активности. 3. Сравнительно мелкие размеры взрослых и «запрограммированный» медленный рост до

достижения половой зрелости. 4. Ускорение роста по мере достижения более крупных размеров у крупных видов со сравнительно мелкими размерами при вылуплении (вараны, морские черепахи). 5. Переход в более благоприятную среду обитания (арктические гольцы, морские черепахи).

### Выводы:

1. Доля особей, у которых  $R < 1$ , варьирует в различных популяциях от 1.4 до 13%. Доля особей, у которых  $1 < R < 1.6$ , варьирует в различных популяциях от 1.4 до 9.1%. Это указывает на отсутствие дискретности группы особей с  $R < 1$ .

2. Среднепопуляционное значение  $R$  в случае типичного роста изменяется от 2.3 до 9.7 и не различается достоверно между всеми исследованными популяциями, за исключением значения 13.7 (самки популяции «Малки»).

3. У самцов большинства популяций выявлен более быстрый рост до 2-й зимовки и более сильное замедление роста между 2-й до 3-й зимовками, в сравнении с самками.

4. Причиной выявленных нами случаев первоначального отставания в росте у камчатских озёрных лягушек является либо высокое значение приростов между 2-й и 3-й зимовками, либо сравнительно небольшой прирост между 1-й и 2-й зимовками вследствие мелких размеров перед 1-й зимовкой и, вероятно, неблагоприятных для роста внешних условий.

5. Наиболее вероятной причиной нетипичного роста у озёрных лягушек из нативной части ареала со сравнительно коротким сезоном активности являются сравнительно большой прирост между 2-й и 3-й зимовками и связанное с этим достижение половой зрелости не ранее чем после 3-й зимовки.

6. Сходные случаи у других видов амфибий и у рептилий, известные из литературы, указывают на существование различных причин формирования такого нетипичного роста.

### Благодарности

Авторы благодарны рецензенту Георгию Аркадьевичу Ладе за внимательное прочте-

ние и сделанные им замечания и исправления, которые улучшили нашу статью.

### Финансирование

Работа выполнена в рамках государственных заданий МГУ имени М.В. Ломоносова и ИЭРиЖ УрО РАН № 122021000082-0.

### Соблюдение этических стандартов

Работа выполнена в соответствии с методикой работы с амфибиями и рептилиями, одобренной решением комиссии по биоэтике ИЭРиЖ УрО РАН (протокол № 15 от 11.10.2023).

### Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

### Литература

- Блохин И.Г., Африн К.А., Степанкова И.В., Кидов А.А. Возрастная структура и рост озёрной лягушки (*Pelophylax ridibundus*, Amphibia, Anura, Ranidae) на юге России // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. 2025. Т. 78, № 2. С. 39–50.
- Брякова М.А., Ляпков С.М. Влияние гидрохимических характеристик термальных водоёмов Камчатки на рост и размеры озёрных лягушек (*Pelophylax ridibundus* Pallas, 1771, Amphibia, Ranidae) // Зоологический журнал. 2025. Т. 104, № 12. С. 41–54.
- Клевезаль Г.А., Смирин Э.М. Регистрирующие структуры наземных позвоночных. Краткая история и современное состояние исследований // Зоологический журнал. 2016. Т. 95, № 8. С. 872–896.
- Ляпков С.М. Внутривидовая изменчивость размеров выходящих сеголеток и времени развития до окончания метаморфоза у травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек // Зоологический журнал. 1995. Т. 74, № 2. С. 66–79.
- Ляпков С.М. Изменчивость темпов роста травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек в первые годы наземной жизни // Зоологический журнал. 1997. Т. 76, № 2. С. 199–205.
- Ляпков С.М. Места находок и состояние популяций озёрной лягушки на Камчатке // Вестник Тамбовского университета. Серия: Естественные и технические науки. 2016. Т. 21, № 5. С. 1821–1824.
- Ляпков С.М. Популяционная экология остромордой и травяной лягушек. Географическая изменчивость возрастного состава, постметаморфозного роста, размеров и репродуктивных характеристик. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2021. 224 с.
- Ляпков С.М. Скелетохронология амфибий и рептилий: основы методологии, разнообразие задач и перспек-

- тивы // Зоологический журнал. 2024. Т. 103, № 6. С. 31–44.
- Ляпков С.М., Брякова М.А. Изменчивость возрастного состава и темпов постметаморфозного роста у озёрной лягушки – *Pelophylax ridibundus* (Ranidae, Anura): сравнение подмосковной и камчатских популяций // Современная герпетология. 2024. № 1/2. С. 74–79.
- Ляпков С.М., Брякова М.А. Возрастной состав популяций и постметаморфозный рост озёрной лягушки *Pelophylax ridibundus* (Anura: Ranidae) природного парка «Быстринский», Камчатка // Биология внутренних вод. 2025. Т. 18, № 4. С. 736–742.
- Ляпков С.М., Ермаков О.А., Титов С.В. Распространение и происхождение двух форм озёрной лягушки *Pelophylax ridibundus* complex (Anura, Ranidae) на Камчатке по данным анализа митохондриальной и ядерной ДНК // Зоологический журнал. 2017. Т. 96, № 11. С. 1384–1391.
- Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М., Северцов А.С. Выживаемость и рост сеголеток бурых лягушек по мере их расселения от нерестового водоёма // Зоологический журнал. 2000. Т. 79, № 6. С. 729–741.
- Матушкина К.А., Степанкова И.В., Африн К.А. Возрастная структура и половой диморфизм дальневосточной жабы, *Bufo sachalinensis* Nikolsky, 1905 на территории Уссурийского заповедника // Амурский зоологический журнал. 2024. Т. 16, № 1. С. 69–83.
- Романова Е.Б., Рябинина Е.С., Ляпков С.М. Размерные, возрастные, фенетические, морфофизиологические и цитогенетические характеристики популяций озёрной лягушки (*Pelophylax ridibundus*) (Amphibia, Ranidae) загрязнённых термальных водоёмов Камчатки // Зоологический журнал. 2020. Т. 99, № 8. С. 924–937.
- Смирин Э.М. Методика определения возраста амфибий и рептилий по слоям в кости // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. Киев: Институт зоологии АН УССР, 1989. С. 144–153.
- Смирин Э.М., Ройтберг Е.С. Развитие исследований роста рептилий в направлениях, определённых А.М. Сергеевым // Зоологический журнал. 2012. Т. 91, № 11. С. 1291–1301.
- Терентьев П.В. Лягушка. М.: Советская наука, 1950. 346 с.
- Фоминых А.С., Ляпков С.М. Формирование новых особенностей жизненного цикла озёрной лягушки (*Rana ridibunda*) в условиях подогреваемого водоёма // Журнал общей биологии. 2011. Т. 72, № 6. С. 403–421.
- Alekseyev S.S., Mina M.V., Smirina E.M., Sokolov A.A. Late ontogeny growth acceleration and size form transformations in Transbaikalian Arctic charr, *Salvelinus alpinus* complex: evidence from fin ray cross section growth layers // Environmental Biology of Fishes. 2009. Vol. 86. P. 487–505.
- Alekseyev S.S., Gordeeva N.V., Samusenok V.P., Matveev A.N., Andreev R.S., Yur'ev A.L., & Smirina E.M. Extant and extinct forms of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex from the Leprindo lake system (Transbaikalia): differentiation in life history, morphology, and genetics // Journal of Ichthyology. 2013. Vol. 53, no. 10. P. 792–803.
- Altunışık A. The first demographic data and body size of the southern banded newt, *Ommatotriton vittatus* (Caudata: Salamandridae) // Acta Herpetologica. 2018. Vol. 13, no. 1.
- Aragon A., Rutschmann A., Richard M., Bestion E., Pellerin F., Winandy L., San Jose L.-M., Di Gesu L., Darnet E., Cribellier J., Massot M., Clobert J., Cote J., & de Villemereuil P. Quantitative genetics of lifetime growth curves in a lizard // 2025. ПРЕПРИНТ.
- Augert D., Joly P. Plasticity of age at maturity between two neighbouring populations of the common frog (*Rana temporaria* L.) // Canadian Journal of Zoology. 1993. Vol. 71, no. 1. P. 26–33.
- Gumus Ozcan C., Uzum N. Body size and age in three populations of the northern banded newt *Ommatotriton ophryticus* (Berthold, 1846) from Turkey // Turkish Journal of Zoology. 2015. Vol. 39, no. 4. P. 672–679.
- Hota A.K. Growth in amphibians // Gerontology. 1994. Vol. 40, no. 2-4. P. 147–160.
- Kumbar S.M., Lad S.B. Determination of age and longevity of road mortal Indian common toad by skeletochronology // Russian Journal of Herpetology. 2017. Vol. 24, no. 3. P. 217–222.
- Kurniati H., Phadmacanty N.L.P.R., Semiadi G., Trilaksono W., & Azwar F. Skeletochronology, Body Growth and Effectiveness of Growth Marks to Estimate the Ages of Sumatran Water Monitor Lizards (*Varanus salvator macromaculatus*) // Tropical Life Sciences Research. 2025. Vol. 36, no. 3. P. 87–99.
- Marunouchi J., Kusano T., Ueda H. Validity of back-calculation methods of body size from phalangeal bones: an assessment using data for *Rana japonica* // Current Herpetology. 2000. Vol. 19. P. 81–89.
- Medetian D., Miaud C. Age and growth rate estimated by skeletochronology in loggerhead sea turtles from French Mediterranean waters // Amphibia-Reptilia. 2024. Vol. 45, no. 4. P. 415–426.
- Özkan H., Bülbül U., Çalışkan D., & Özkan F.Ş. Age and Body Size of the Turkish Smooth Newt *Lissotriton schmidtleri* (Raxworthy 1988) (Urodela: Salamandridae) // Acta Zoologica Bulgarica. 2024. Vol. 76, no. 3. P. 353–358.
- Patrelle C., Hjernerquist M.B., Laurila A., Söderman F., & Merilä J. Sex differences in age structure growth rate and body size of common frogs *Rana temporaria* in the subarctic // Polar Biology. 2012. Vol. 35, no. 10. P. 1505–1513.
- Snover M.L., Hohn A.A., Crowder L.B., & Macko S.A. (2010). Combining stable isotopes and skeletal growth marks to detect habitat shifts in juvenile loggerhead sea turtles *Caretta caretta* // Endangered Species Research. 2010. Vol. 13, no. 1. P. 25–31.
- Yilmaz N., Kutrup B., Cobanoglu U., & Ozoran Y. Age determination and some growth parameters of a *Rana ridibunda* population in Turkey // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. 2005. Vol. 51, no. 1. P. 67–74.

# VARIABILITY IN GROWTH RATES OF THE MARSH FROG, *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* (PALLAS, 1771) (AMPHIBIA, RANIDAE), INTRODUCED TO KAMCHATKA IN THE FIRST YEARS AFTER METAMORPHOSIS

© 2026 Bryakova M.A.<sup>1, 2, \*</sup>, Lyapkov S.M.<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Ural Federal University named after the first President of Russia B.N. Yeltsin, Ekaterinburg, 620062

<sup>2</sup>Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, 620144

<sup>3</sup> Faculty of Biology, Moscow Lomonosov State University, Moscow, 119234

e-mail: \*[marina.briakova@urfu.ru](mailto:marina.briakova@urfu.ru)

Using skeletochronology, long-term samples of mature *Pelophylax ridibundus* from several populations in the invasive part of the specie's range in Kamchatka were studied. It is generally accepted that growth rates for this species are maximal immediately after metamorphosis, with a more or less pronounced slowdown occurring before sexual maturity. The change in postmetamorphic growth rate (hereinafter,  $R$ ) was measured as the increment between the first and second winterings, divided by the increment between the second and third winterings. The proportion of individuals with  $R < 1$  (i.e., with initially slow growth and its acceleration only in the period between the 2nd and 3rd wintering) varies in different populations from 1.4% to 13%. The proportion of individuals with  $1 < R < 1.6$  (i.e., with a slight slowdown in growth) varies from 1.4% to 9.1%, which indicates the absence of a discrete group of individuals with  $R < 1$ . The population mean  $R$  value, corresponding to typical growth, varies from 2.3 to 9.7 and does not differ significantly between all the populations studied, with the exception of one case. Males in most populations exhibited faster growth before the second wintering and a more pronounced growth slowdown between the second and third winterings, compared to females. Similar cases of atypical growth were found in marsh frog population from their native range, which has a relatively short active season. The most likely cause of these cases is the relatively large growth increment between the second and third winterings and the associated reaching sexual maturity no earlier than after the third wintering. The similar ratio of growth increments in other species of amphibians and in reptiles, known from the literature, indicates the existence of different reasons for the formation of the observed pattern of delayed growth acceleration.

**Key words:** *Pelophylax ridibundus*, invasive part of the range, postmetamorphic growth, skeletochronology, body length back-calculation, variation in early increment during activity season.



# РОЛЬ ГИБРИДИЗАЦИИ В ИНВАЗИОННОМ УСПЕХЕ ВИДОВ РОДА *REYNOUTRIA* HOUTT. (POLYGONACEAE) В ЕВРОПЕ: ИНТЕГРАЦИЯ ГЕНЕТИЧЕСКИХ И МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ДАННЫХ

© 2026 Виноградова Ю.К.<sup>а,1</sup>, Шелепова О.В.<sup>а,2</sup>, Галкина М.А.<sup>а,3</sup>, Майоров С.Р.<sup>б,4</sup>

<sup>а</sup>Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук, Москва, 127276, Россия

<sup>б</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, 119991

e-mail: <sup>1</sup>[gbsad@mail.ru](mailto:gbsad@mail.ru); ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-3353-1230>, <sup>2</sup>[shov\\_gbsad@mail.ru](mailto:shov_gbsad@mail.ru); ORCID iD <https://orcid.org/0000-0003-2011-6054>, <sup>3</sup>[mawa.galkina@gmail.com](mailto:mawa.galkina@gmail.com); ORCID iD <https://orcid.org/0000-0002-3707-1473>, <sup>4</sup>[saxifraga@mail.ru](mailto:saxifraga@mail.ru); ORCID iD <https://orcid.org/0000-0002-5493-2386>

Поступила в редакцию 17.02.2026. После доработки 04.07.2026. Принята к публикации 0.6.08.2026

Изучена роль гибридизации в успешной инвазии комплекса видов рода *Reynoutria* в Европе. Исследованы образцы видов рода *Reynoutria* из естественного и вторичного ареала: *R. sachalinensis* (3 образца), *R. japonica* (3 образца) и их культированный гибрид *R. ×bohemica*, возникший во вторичном ареале родительских видов (12 образцов), которые относятся к чужеродным натурализующимся таксонам. *R. × bohemica* способен к обратным скрещиваниям, что запустило процесс интенсивной интрогрессии и формирования сложного гибридного комплекса с высоким генетическим и фенотипическим разнообразием. Молекулярно-генетический анализ (ISSR-маркеры) подтвердил, что большинство спонтанных популяций в Европе и России представлены гибридами второго поколения (F2) или бэккроссами, а не чистым видом *R. japonica*. Морфометрический анализ листьев выявил высокую изменчивость диагностических признаков, особенно формы основания листа, что затрудняет полевую идентификацию таксонов. Обнаружена географическая изменчивость микропризнаков (наличие конических трихом на средней жилке).

Инвазионный успех комплекса объясняется синергией гибридизации, обеспечившей генетическое разнообразие и восстановление половой репродукции, и высокой фенотипической пластичностью, способствующей быстрой адаптации к различным условиям. Результаты подчёркивают важность интегративного подхода, сочетающего генетические и морфологические методы, для эффективного мониторинга и контроля инвазионных популяций.

**Ключевые слова:** Гибридизация, инвазия, ISSR-анализ, лист, трихомы, микроморфология, фенотипическая пластичность, *Reynoutria*, *Fallopia*.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-3-56-69

## Введение

Биологические инвазии представляют собой одну из наиболее серьёзных угроз глобальному биоразнообразию и часто обусловлены сложными микроэволюционными процессами. Ключевую роль среди них может играть гибридизация чужеродных видов в новых условиях обитания [Kołodziejczyk et al., 2025]. Это явление способно приводить к возникновению так называемого «гибридного натиска», при котором многочисленные гибриды первого и последующих поколений, а также обратные скрещивания (бэккроссы) с родительскими видами образуют динамич-

ный комплекс с размытыми видовыми границами [Vercellino et al., 2023]. Такой комплекс характеризуется всплеском генетического и фенотипического разнообразия, что зачастую обеспечивает гибридным популяциям повышенную адаптивность и инвазионный потенциал, одновременно создавая серьёзные трудности для идентификации таксонов [Gioria et al., 2023].

Ярким примером, иллюстрирующим эту закономерность, служит комплекс видов рода *Reynoutria* Houtt. (Polygonaceae), интродуцированных в Европу из Восточной Азии. Первоначально, в 1823 г., в Великобританию

был завезён единственный клон *R. japonica* Houtt. с недоразвитыми тычинками и отсутствием пыльцы, который распространялся исключительно вегетативно, оставаясь цитологически и генетически однородным. Однако последующая интродукция в 1855 г. близкородственного вида *R. sachalinensis* (F. Schmidt) Nakai создала предпосылки для межвидовой гибридизации, результатом которой стало появление культигенного гибрида *R. × bohemica* Chrtek & Chrtková. Этот фертильный гибрид, способный к обратному скрещиванию с родительскими формами, сыграл ключевую роль в преодолении исходного репродуктивного барьера. Он не только восстановил мужскую фертильность в комплексе, но и стал источником значительного генетического разнообразия, что подтверждается варьирующими уровнями пloidности и большим количеством мультилокусных генотипов, выявленных в европейских популяциях [Kim, Park, 2000]. Гибридизация чужеродных *R. sachalinensis* и *R. japonica* привела к генотипическим и геномным изменениям, повышению генетического разнообразия и стимулировала эволюцию новых таксонов с высоким инвазионным потенциалом [Buhk, Thielschb, 2015]. В 2022 г. описан ещё один гибридогенный таксон *R. × moravica* (Hodálová & Mered'a) Olshanskyi & Antonenko (= *R. compacta* × *R. sachalinensis*), характеризующийся тетраплоидным ( $2n = 4x = 44$ ) набором хромосом и отсутствием пурпурных пятен на стеблевых междоузлиях (которые обычно имеются у *R. × bohemica*). Ранее этот таксон не выделяли из *R. × bohemica*, поскольку *R. compacta* (Hook. f.) Nakai рассматривали только как подвид *R. japonica* [Hodálová et al., 2022; Olshanskyi, Antonenko, 2023].

Инвазионные популяции *Reynoutria* характеризуются высокой внутривидовой изменчивостью по морфологическим и генетическим признакам. Отмечены также различные уровни пloidности – от тетрадо додекаплоидов [Jugieau et al., 2024]. При этом чёткая корреляция между пloidностью и морфологией отсутствует, за исключением незначительных различий у тетраплоидной *R. japonica* [Kim, Park, 2000]. Поскольку растения зацветают поздно (сентябрь-октябрь),

традиционное различение таксонов основывается преимущественно на признаках размера и формы листьев [VanWallendael et al., 2018]. Комплексная оценка анатомических признаков (форма устьиц, размер сосудистых пучков, частота друз, структура перицикла) также позволяет достоверно дифференцировать таксоны комплекса, что подтверждается методами многомерного статистического анализа [Khalil et al., 2020]. Если морфологическая идентификация *R. sachalinensis* обычно не вызывает затруднений, то дифференциация по признакам листа между *R. japonica* и *R. × bohemica* остаётся крайне сложной. При этом *R. × bohemica* морфологически более сходна с *R. japonica*, чем с *R. sachalinensis* [Mered'a et al., 2019].

Морфометрический анализ 23 признаков листа показал, что характер опушения (типы трихом и их распределение) является одним из наиболее надёжных диагностических признаков для различения таксонов рода *Reynoutria* [Moon et al., 2011]. В нашей предыдущей работе [Виноградова и др., 2010] мы охарактеризовали следующие различия между таксонами по признакам вегетативных органов:

У *R. sachalinensis* листья очень крупные, овально-продолговатые, длиной 20–45 см, с явно сердцевидным основанием; нижняя сторона листовой пластинки с длинными (часто более 2 мм) многоклеточными волосками. Для *R. sachalinensis* также характерны специфические анатомические особенности: наличие в листьях друз оксалата кальция и крахмальных гранул [Cîrlig et al., 2016].

У *R. japonica* var. *japonica* высота растений составляет 1–4 м. Листовая пластинка яйцевидная или овальная с оттянутой треугольной верхушкой, снизу голая или папиллозная по жилкам, основание усечённое или широко клиновидное, часто несколько неравнобокое. Самые крупные листья на главном побеге длиной до 20–25 см, на боковых побегах – мельче.

У *R. japonica* var. *compacta* (Hook. f.) Moldenke растения высотой до 1 м. Листья почти округлые, довольно мелкие, длина самых крупных не превышает 10 см.

У *R. × bohemica* высота главного побега достигает 2–2.5 м, листья овально-яйцевид-



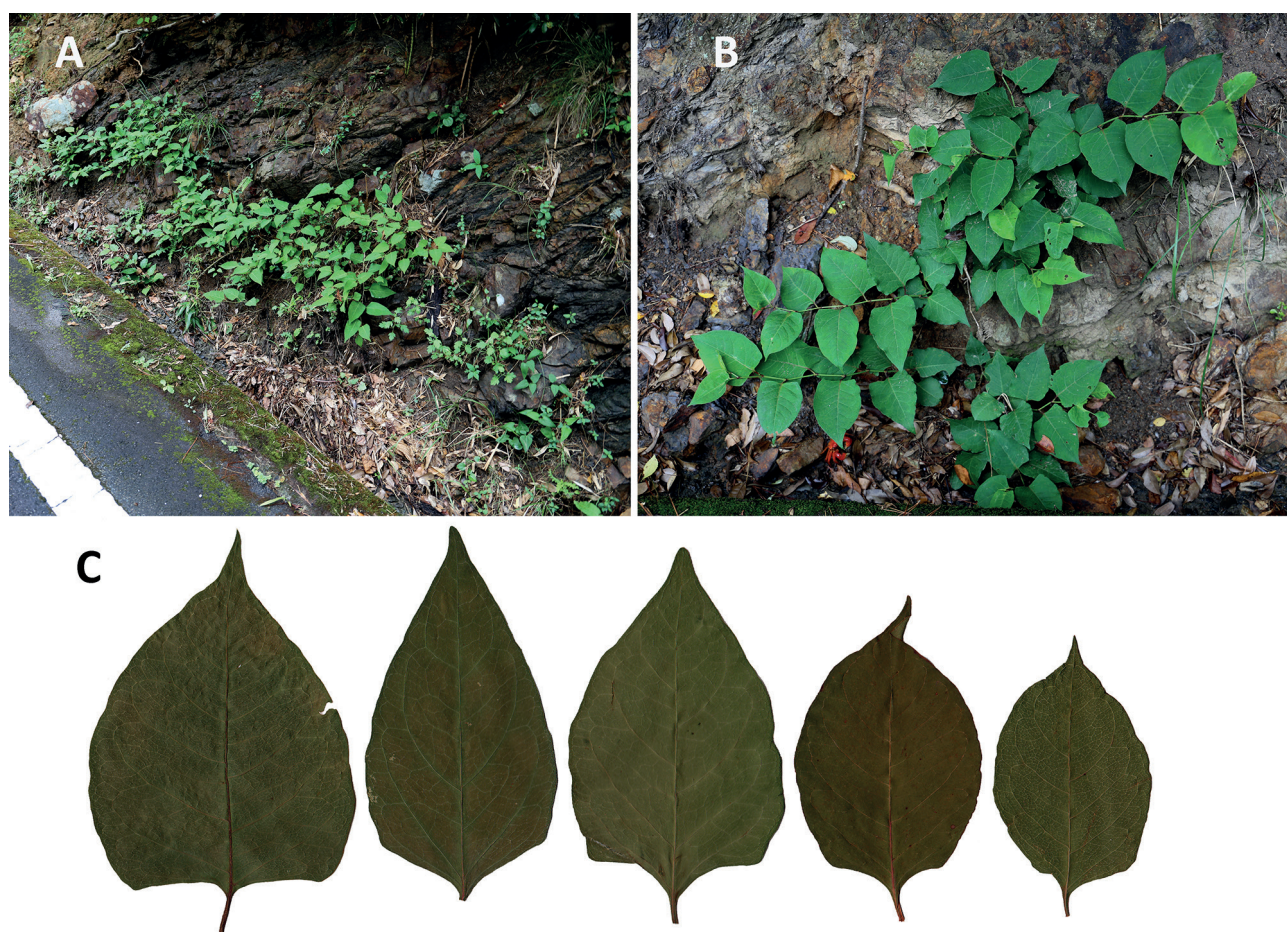
ные, с усечённым, реже сердцевидным или ширококлиновидным основанием. Снизу листа, по крайней мере, по жилкам, с густыми острыми коническими 1–3-клеточными волосками. У теневых растений листья иногда почти голые, но конические волоски сохраняются хотя бы в основании листовой пластинки. В начале мая при развёртывании листьев у части растений с обеих сторон пластинки заметны более длинные простые волоски длиной 1–2 мм.

Проведённые нами в последние годы исследования показали, что приведённый выше диагностический ключ не всегда применим и нуждается в корректировке. Например, в 2016 г. в естественном ареале (окрестности Токио и остров Сикоку) нами была отмечена значительная изменчивость *R. japonica* var. *japonica*. На равнине растения имели стелющиеся побеги (рис. 1, А, В), а в нижнем поясе гор их высота не превышала 1 м. Основание листовой пластинки у всех особей было кли-

новидным (рис. 1, С) и существенно отличалось от формы, типичной для растений в Средней России.

*R. × bohemica* демонстрирует высокую вариабельность, включая формирование на одном стебле листьев, сходных с листьями обоих родительских видов [Stafiniak et al., 2025]. Многие растения, идентифицируемые в Европе как *R. japonica*, особенно продуцирующие семена, с высокой вероятностью являются результатом бэккроссов с *R. × bohemica* [Irimia et al., 2025]. Растения из разных местообитаний (прибрежные, болотные, придорожные) демонстрируют различия в параметрах роста и распределении биомассы, что указывает на важную роль фенотипической пластичности [Yuan et al., 2022; Yuan et al., 2024].

В полевых условиях морфологическое разнообразие *R. × bohemica*, проявляющееся в высокой изменчивости признаков листовой пластинки, существенно осложняет точную идентификацию таксона. Таким образом, тра-



**Рис. 1.** А, В – стелющиеся растения *R. japonica* в естественном ареале; С – изменчивость формы листовой пластинки *R. japonica* в естественном ареале (каждый лист собран в разных клонах).

диционные диагностические признаки, такие как форма основания листа и характер опушения, часто оказываются недостаточно надёжными, что ведёт к недооценке распространения гибридов и их роли в инвазионном процессе. Исследование анатомии и микроморфологии даёт возможность выявить дополнительные диагностические признаки для систематики «трудных» таксонов [Atalay et al., 2016; Hrytsyna et al., 2019; Vinogradova et al., 2021].

Инвазионный успех комплекса *Reynoutria* в Европе в значительной степени обусловлен гибридизацией, которая выступила катализатором генетического и фенотипического разнообразия. Целью настоящего исследования является всесторонний анализ роли гибридизации в инвазионном процессе на основе интеграции данных молекулярно-генетического анализа (ISSR-маркеры) и детального изучения морфологических признаков (форма ли-

**Таблица 1.** Образцы рода *Reynoutria*, использованные для молекулярно-генетического анализа

| № об-<br>разца | Таксон                                          | Место сбора                                          |                                                                                | Географиче-<br>ские коорди-<br>наты |
|----------------|-------------------------------------------------|------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------|
| 1 (a, b)       | <i>R. japonica</i><br>( <i>R. × bohemica</i> ?) | Чехия                                                | Карловы Вары, кладбище                                                         | N 50.2300<br>E 12.8626              |
| 2              | <i>Reynoutria × bohemica</i>                    |                                                      | Прага, замок Троя, склон по границе ботанического сада                         | N 50.1200<br>E 14.4125              |
| 3              |                                                 |                                                      | Прага, Вышеград, старое кладбище                                               | N 50.0639<br>E 14.4168              |
| 4 (a, b)       | <i>R. japonica</i>                              |                                                      | Прага, Институт ботаники, ботанический сад                                     | N 50.0717<br>E 14.4216              |
| 5              | <i>R. × bohemica</i>                            | Полуостров<br>Крым                                   | Алушта, пустырь возле автостанции                                              | N 44.6711<br>E 34.3979              |
| 6              | <i>R. × bohemica</i><br>( <i>R. japonica</i> ?) |                                                      | Ялта, Никитский ботанический сад                                               | N 44.5069<br>E 34.2334              |
| 7              | <i>R. × bohemica</i>                            | Московская<br>обл.                                   | Орехово-Зуевский р-н. Антропогенно нарушенный участок                          | N 55.5028<br>E 38.7936              |
| 8              |                                                 |                                                      | Реутов. Антропогенно нарушенный участок                                        | N 55.7519<br>E 37.8628              |
| 9 (a, b)       | <i>R. Sachalinensis</i>                         | Россия                                               | о. Сахалин, вдоль ручья                                                        | N 46.9353<br>E 142.7737             |
| 10 (a, b)      | <i>R. japonica</i>                              | Япония, о-в Сикоку, пос. Минами. Вдоль лесной дороги |                                                                                | N 33.7342<br>E 134.5355             |
| 11             | <i>R. × bohemica</i>                            | Москва                                               | Станция «Северянин», вдоль железной дороги                                     | N 55.839618<br>E 37.671238          |
| 12             |                                                 |                                                      | Новокосино, придомовый участок                                                 | N 55.7339<br>E 37.8473              |
| 13             | <i>R. × bohemica</i>                            | Московская<br>обл.                                   | Пушкинский р-н, станция Зеленоградская                                         | N 56.0266<br>E 37.8328              |
| 14             | <i>R. sachalinensis</i>                         | Москва                                               | Новокосино, придомовый участок                                                 | N 55.7339<br>E 37.8473              |
| 15             |                                                 | Московская<br>обл.                                   | Одинцовский р-н, Звенигород. Одиное растение за границей приусадебного участка | N 55.7267<br>E 36.8615              |
| 16             | <i>R. × bohemica</i>                            | Люксембург, река Сюр. Вдоль реки                     |                                                                                | N 49.9093<br>E 5.9272               |
| 17             | <i>R. × bohemica</i>                            | Московская<br>обл.                                   | Мытищи. Антропогенно нарушенный участок                                        | N 55.8925<br>E 37.7707              |
| 18             |                                                 | Москва                                               | Бирюлёво. Антропогенно нарушенный участок                                      | N 55.5995<br>E 37.6746              |

Примечание: буквами «а» и «b» обозначены разные особи одного и того же таксона из одной популяции.



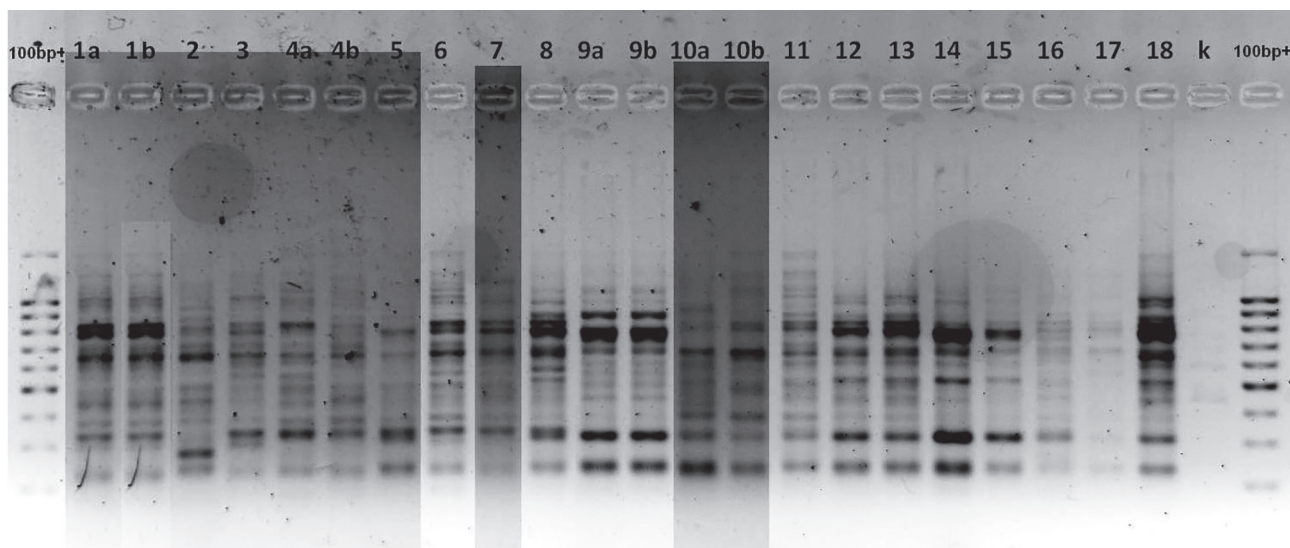


Рис. 2. Результаты электрофореза образцов *Reynoutria* с праймером M10.

ста и структура трихом) образцов *R. japonica*, *R. sachalinensis* и *R. × bohemica*. Данный интегративный подход позволит уточнить таксономическую структуру комплекса, выявить ключевые адаптивные черты, обеспечившие его стремительное распространение, и заложить основу для разработки эффективных стратегий мониторинга и контроля.

### Материал и методика

**Растительный материал для морфометрического анализа.** *R. × bohemica*: листья собраны в 5 локальных популяциях (или клонах) г. Москвы и в 9 популяциях Московской области: в Балашихинском, Дмитровском, Долгопрудном, Мытищинском, Одинцовском (2 местообитания), Орехово-Зуевском, Пушкинском и Раменском районах. В анализ были включены также листья, собранные авторами в Люксембурге, в г. Вьянден и в зарослях по реке Сюр, а также с обильно плодоносящего растения, растущего по реке Ур, в Чехии в г. Прага и в окрестностях г. Карловы Вары, и клоны в поселках Южного берега Крыма.

*R. japonica* var. *japonica*: листья собраны авторами в естественном ареале в Японии в пос. Минами (о-в Сикоку) и в окрестностях г. Токио. Образцы из вторичного ареала собраны в ботаническом саду Карлова университета (Прага, Чехия). Ещё один образец, который, согласно документации, намеренно интродуцирован непосредственно из Японии, собран нами в Никитском ботаническом саду (Крым).

*R. japonica* var. *compacta*: листья с растений, культивируемых в Главном ботаническом саду Российской академии наук (ГБС РАН, Москва, Россия) и в ботаническом саду Карлова университета (Прага, Чехия).

*R. sachalinensis*: листья собраны авторами в трёх локальных популяциях (интродукционная популяция в ГБС РАН, г. Звенигород Московской области и район Новокосино г. Москвы) и получены из естественного ареала (окрестности г. Южно-Сахалинск).

Объём исследованного материала был увеличен за счёт просмотра гербарных образцов таксонов рода *Reynoutria*, хранящихся в Гербарии ГБС РАН (МНА), МГУ (MW) и в Гербарии МГПУ (MOSP).

**Молекулярно-генетический анализ.** ДНК выделена СТАВ-методом [Rogers, Bendich, 1985] из листьев 22 образцов рода *Reynoutria* (табл. 1), высушенных в силикагеле.

Для ISSR-анализа использовались 5 ISSR-праймеров: M2, M7, UBC836, UBC841, UBC889. Условия ПЦР приведены в табл. 2. Электрофорез ПЦР-продуктов проводился в 1.7%-ном агарозном геле с добавлением бромида этидия в 0.5 × TBE буфере в течение часа. Затем фрагменты ДНК были сфотографированы в ультрафиолетовом свете (рис. 2) с помощью Гель-Док-системы (GelDoc-It Imaging System LCD/LM-26E, USA). Для оценки длины фрагментов использовался маркер молекулярного веса 100bp+. Дальнейшая обработка данных проводилась в

**Таблица 2.** Условия ПЦР с использованными ISSR-праймерами

| Праймеры        | M2 [(AC)8YG],<br>UBC836 [(AG)8YA]                                                         | M8 [(GTG)5]                                               | M7 [(CAG)5]                                               | M10 [(CA)6RG]                                             |
|-----------------|-------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------|
| Стадии процесса | 1. Предварительная денатурация 3 мин при 94°C                                             |                                                           |                                                           |                                                           |
|                 | 2. Элонгация 30 с при 94°C, затем элонгация 30 с при 50°C                                 | 2. Элонгация 30 с при 94°C, затем элонгация 30 с при 52°C | 2. Элонгация 30 с при 94°C, затем элонгация 30 с при 55°C | 2. Элонгация 30 с при 94°C, затем элонгация 30 с при 45°C |
|                 | 3. Элонгация 1 мин при 72°C                                                               |                                                           |                                                           |                                                           |
|                 | 4. Стадии 2–3 повторяются 35 раз, каждый последующий раз элонгация при 72°C дольше на 2 с |                                                           |                                                           |                                                           |
|                 | 5. Элонгация 3 мин при 72°C                                                               |                                                           |                                                           |                                                           |

программах CrossChecker [Buntjer, 2000] и NewHybrids [Anderson, Thompson, 2002].

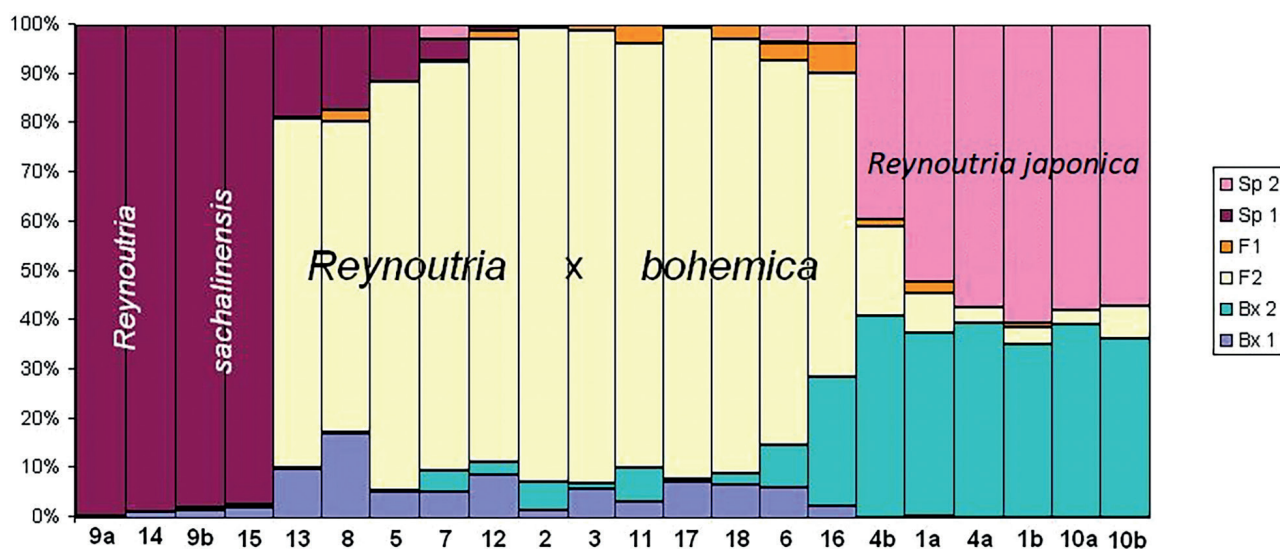
**Морфометрический анализ листьев.** Из каждой локальной популяции (= клона) брали по 3 осевых побега и просматривали по 2 листа с каждого. Листья с боковых побегов в анализ не включали, поскольку их форма отличается от формы листьев главного побега.

Форму основания листовой пластинки определяли по углу, сформированному средней жилкой и осью, проходящей от точки прикрепления черешка к нижнему краю листовой пластинки. Угол измеряли в программе Digimizer. Материал просматривали на цифровом микроскопе Keyence VHX-1000E при увеличении до 200<sup>x</sup> для макроморфологических признаков и при увеличении до 2500<sup>x</sup> для микроморфологических признаков. Для исследования ультраскульптуры листовой пластинки использовали сканирующий электронный микроскоп LEO 1430 VP.

**Статистический анализ.** Результаты обработаны методами математической статистики в программе PAST.

### Результаты и обсуждение

**Молекулярно-генетический анализ.** Анализ данных ISSR методом Байеса в программе NewHybrids показал, что образцы *R. × bohemica* из разных частей ареала (Москва, Московская область, Крым, Западная Европа) с высокой долей вероятности являются гибридами второго поколения (F2) (рис. 3), т.е. подтвердилось гибридогенное происхождение таксона. Ряд образцов (в том числе и один из родительских видов – *R. japonica*) отнесены программой NewHybrids с приблизительно равной вероятностью либо к *R. japonica*, либо к возвратным гибридам (бэкрассам), что демонстрирует высокую вероятность гибридизации между *R. japonica* и *R. × bohemica*. Сомнительный образец из



**Рис. 3.** Результаты Байесовского анализа образцов *Reynoutria*: апостериорные вероятности отнесения образцов к родительским видам, гибридам и бэкрассам: Sp1 – родительский вид 1 (*R. sachalinensis*); Sp2 – родительский вид 2 (*R. japonica*); F1 – гибрид первого поколения; F2 – гибрид второго поколения; Bx1 и Bx2 – бэкрассы.

Никитского ботанического сада (образец 6) отнесён к *R. × bohemica*.

Таким образом, образцы рода *Reynoutria* генотипически чётко различаются. Результаты Байесовского анализа свидетельствуют о том, что 3 образца (9, 14, 15) являются *R. sachalinensis*; к *R. japonica* относятся только собственно японские сборы, образец, собранный в г. Прага в ботаническом саду при Институте ботаники, а также образец, собранный на кладбище в г. Карловы Вары, первоначально определённый как *R. × bohemica* (т.е. культивируемые растения). Остальные образцы, собранные в спонтанных популяциях как в Европе, так и в России, относятся к *R. × bohemica*.

#### Морфометрический анализ листьев.

У всех видов листья черешковые, верхняя сторона листовой пластинки голая, листья гипостоматические, т.е. устьица у них располагаются только на нижней стороне листовой пластинки. Отмечено наличие трёх типов трихом:

- конические одноклеточные трихомы;
- однорядные нитевидные трихомы, состоящие из 1–8 клеток;
- пельтатные железистые трихомы.

*R. sachalinensis* хорошо отличается по сердцевидному основанию листа (рис. 4): угол между средней жилкой и осью от основания черешка к краю листовой пластинки у всех образцов тупой, т.е.  $> 90^\circ$ , и в среднем составляет  $97.7 \pm 2.7^\circ$  (от  $95$  до  $103^\circ$ ). Верхушка листа не оттянутая. Хорошо отличается таксон и по микроморфологическим признакам: на нижней стороне листовой пластинки имеются короткие трихомы по средней жилке, нитевидные длинные трихомы по второстепенным жилкам или вне жилок и очень редкие пельтатные железки, которые чаще имеют головку из 4 клеток (но встречаются железки и с 6-клеточной, и с 8-клеточной головкой).

Средняя длина длинных трихом у звенигородского образца 256.6 (149–494) мкм, у новокосинского образца – 373.5 (210–494) мкм. Очень длинных трихом (до 2 мм), которые упоминаются в определителях, мы не находили.

*R. japonica* var. *compacta* выделяется среди других таксонов по плотной текстуре и по форме листовой пластинки. Листья у этого растения кожистые и б/м округлые, а нередко ширина листа превышает его длину (рис. 5).

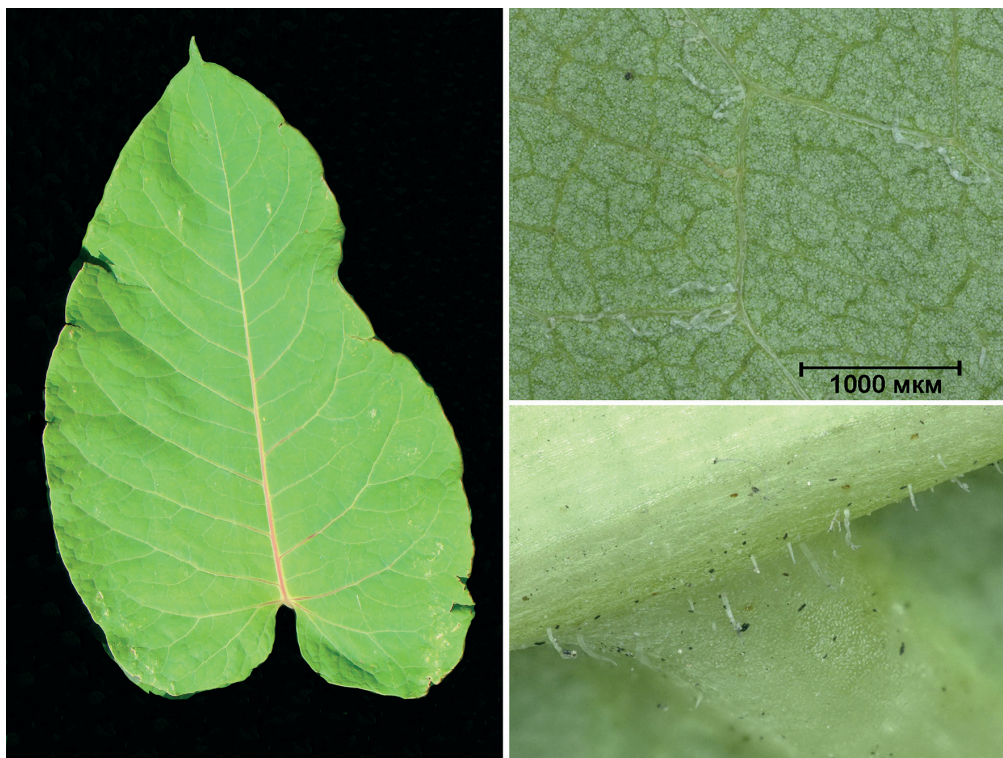


Рис. 4. Лист *Reynoutria sachalinensis*: сердцевидное основание, длинные трихомы по второстепенным жилкам и короткие трихомы по средней жилке.



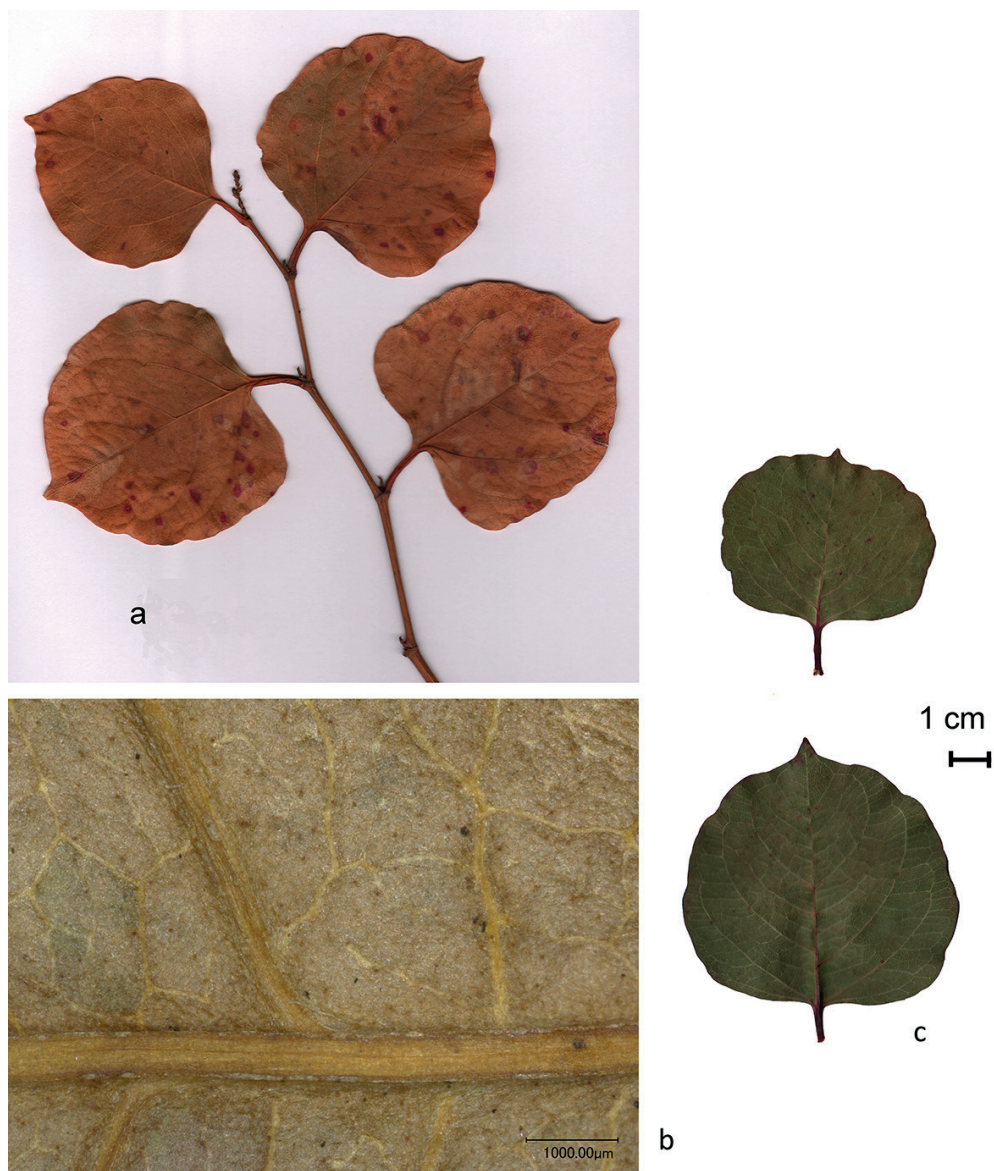


Рис. 5. Листья (а, с) и нижняя сторона (b) листа *Reynoutria japonica* var. *compacta*.

На нижней стороне листа имеются пельтатные железки, но трихомы отсутствуют, в том числе и по жилкам.

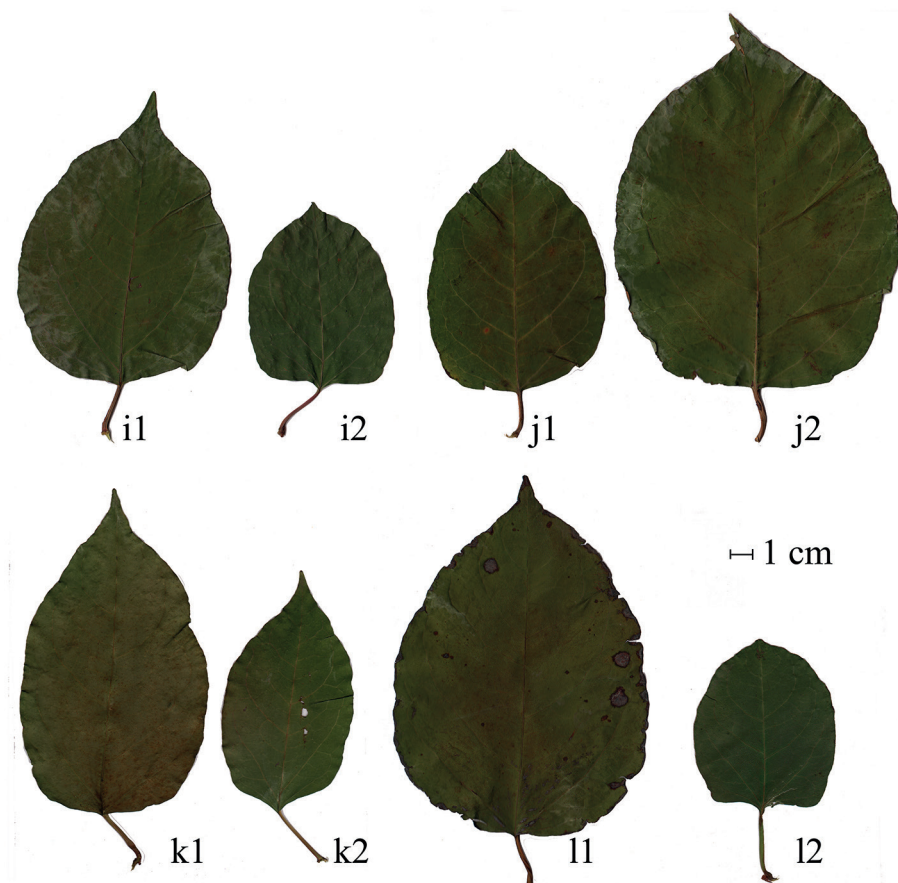
*R. japonica* var. *japonica* в естественном ареале (см. рис. 1) имеет клиновидное основание листа, угол между средней жилкой и осью от основания черешка к краю листовой пластинки у всех образцов острый, т.е.  $<90^\circ$ , и в среднем составляет  $63.4 \pm 4.5^\circ$  (от  $54$  до  $79^\circ$ ). Образец этого таксона из Никитского ботанического сада, который, согласно документации, намеренно интродуцирован непосредственно из Японии, но по генетическому анализу относится к *R. × bohemica*, также характеризуется острым углом ( $70^\circ$ ), однако имеет более округлую форму. На немногочисленных гербарных образцах, собранных не-

посредственно в Японии (МНА, MW, MOSP), этот признак также прослеживается.

Форма листьев всех остальных образцов варьирует настолько сильно, что по этому признаку разграничивать во вторичном ареале *R. japonica* var. *japonica* от *R. × bohemica* достаточно проблематично. Поэтому остальные образцы из европейской части вторичного ареала мы относили к гибридогенному комплексу *R. × bohemica*, включающему бэк-кроссы с родительскими видами, что и подтверждено молекулярно-генетическим анализом.

*R. × bohemica*: форма основания листовой пластинки варьирует от слабо сердцевидной (угол  $97^\circ$ ) до округло-клиновидной (угол  $73^\circ$ ), в среднем  $84.2 \pm 1.6^\circ$ . Форма варьирует



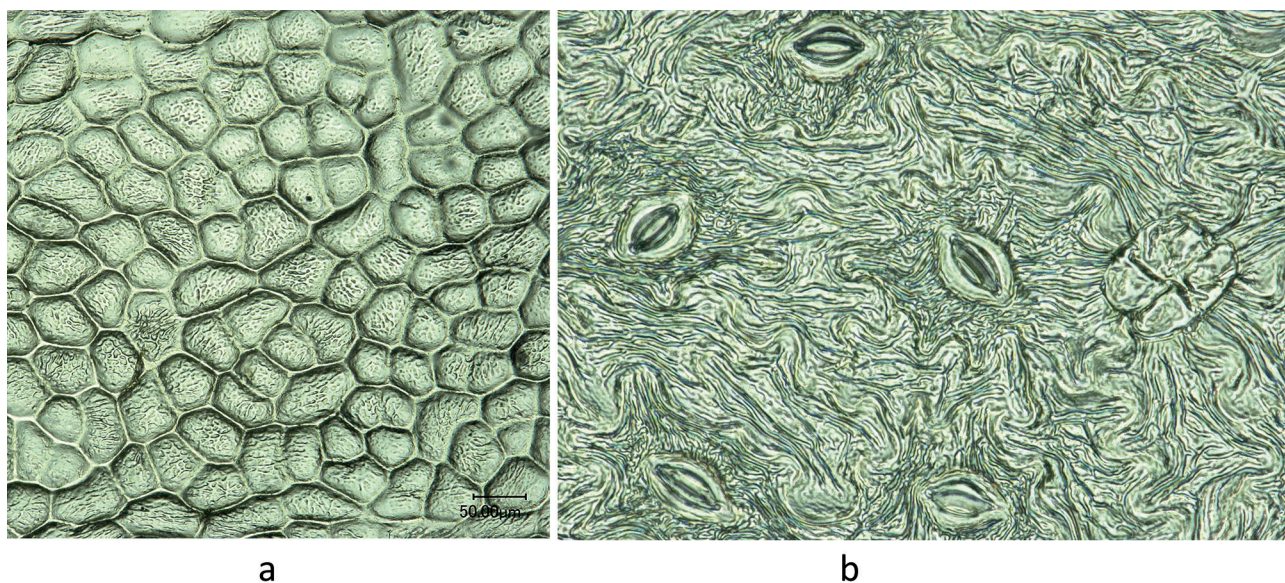


**Рис. 6.** Листья *Reynoutria* × *bohemica*: i–l – разные клоны из Средней России (с индексом 1 с осевых побегов, а с индексом 2 – с боковых побегов того же растения).

даже в пределах одного клона, что мы наблюдали в многокилометровой заросли в долине реки Сюр в Люксембурге. К тому же листья, формирующиеся к концу вегетационного сезона (на боковых побегах или на верхушках осевых побегов), нередко значительно отли-

чаются по форме от листьев срединной формации на осевых побегах (рис. 6). Верхушка листа оттянуто-заострённая.

Напротив, микроморфологические признаки листьев у всех образцов варьируют слабо. На верхней стороне листовой пластин-



**Рис. 7.** Эпидермис листа *R. x bohemica*: а – верхняя сторона листа; б – нижняя сторона листа с устьицами и пельтатной железкой с 4-клеточной головкой.

ки трихомы отсутствуют. На нижней стороне листа имеются пельтатные железки, расположенные вне жилок (рис. 7). Число их составляло от 3 до 5 на мм<sup>2</sup>, а диаметр – от 40 до 50 мкм. Острые конические одноклеточные трихомы по главной жилке отсутствуют у образцов, собранных в Чехии и Люксембурге, а также в одной из популяций Московской области (из Орехово-Зуево). На гербарных листах, хранящихся в МНА, MW и MOSP, этот тип трихом отмечен лишь у 40% образцов. Таким образом, диагностическая ценность наличия одноклеточных конических трихом на средней жилке у *R. × bohemica* подтверждена для популяций средней полосы России, но не для чешских популяций, откуда собственно этот таксон и описан, что подчёркивает географическую изменчивость морфологических признаков гибрида в пределах вторичного ареала [Vinogradova et al., 2021].

Длина устьица (L) колеблется от 27.0 до 35.6 мкм, составляя в среднем  $31.5 \pm 0.3$  мкм (CV = 7%). Диаметр устьица (D) варьирует от 17.0 до 24.9 мкм, составляя в среднем  $21.0 \pm 0.3$  мкм (CV = 8%). Форма устьиц удлинённая, L/D = 1.5. Средняя площадь одного устьица составляет  $519.8 \pm 8.8$  мкм<sup>2</sup>, число устьиц – 3–5 в поле зрения микроскопа при увеличении 1500<sup>x</sup>, т.е. 76–127 шт/мм<sup>2</sup>.

### Обсуждение

Полученные нами результаты подтверждают, что интродуцированная в Европу более века назад стерильная *R. japonica* var. *japonica* компенсировала исходный недостаток генетического разнообразия за счёт обширной межвидовой гибридизации с позднее завезённой *R. sachalinensis*. Образовавшийся фертильный гибрид *R. × bohemica*, способный к обратному скрещиванию, запустил процесс интенсивной генетической интрогрессии, что в итоге привело к формированию сложного гибридного комплекса [Mandák et al., 2005]. Этот сценарий является наглядной иллюстрацией классической гипотезы о том, что гибридизация может выступать мощным стимулом эволюции инвазивности у растений [Ellstrand, Schierenbeck, 2006]. Наши генетические данные, показавшие, что большинство исследованных спонтанных популяций

в Европе и России представлены гибридами второго поколения (F2) или бэккроссами, согласуются с выводами других исследований, отмечающих доминирование гибридных генотипов в центральноевропейском регионе [Bailey et al., 2007; Mandák et al., 2003; Mandák et al., 2005]. Примечательно, что даже образец, документально интродуцированный из Японии и морфологически сходный с *R. japonica*, был генетически идентифицирован как *R. × bohemica*. Это подтверждает точку зрения о том, что присутствие «чистой» *R. japonica* var. *japonica* за пределами культуры часто переоценивается, а таксономическая структура инвазионных популяций определяется в первую очередь динамичным гибридным комплексом [Mered'a et al., 2019].

Выявленная чрезвычайно высокая морфологическая изменчивость, особенно по признакам листовой пластинки, является прямым следствием гибридогенеза и последующей рекомбинации. Традиционные диагностические признаки, такие как форма основания листа, демонстрируют значительный полиморфизм даже в пределах одного клона, что делает надёжное полевое различие *R. japonica* и *R. × bohemica* практически невозможным. Эта изменчивость, однако, не является случайной. Она может рассматриваться как проявление высокой фенотипической пластичности – ключевой черты, часто ассоциируемой с успехом инвазионных видов [Richards et al., 2006]. Способность гибридных генотипов продуцировать широкий спектр фенотипов в ответ на различные условия среды обеспечивает им возможность быстрой адаптации и колонизации разнообразных экологических ниш вторичного ареала [Parepa et al., 2013]. Таким образом, инвазионный успех *Reynoutria* следует рассматривать как следствие синергии двух основных факторов: 1) гибридизации, резко увеличившей генетическое разнообразие и восстановившей половую репродукцию; 2) унаследованной высокой фенотипической пластичности, обеспечивающей быструю адаптацию.

Наши микроморфологические наблюдения выявили как устойчивые черты, так и географическую изменчивость. Наиболее стабильным признаком оказалось наличие



пельтатных железок с 4-клеточной головкой у всех исследованных таксонов. Однако мы не обнаружили железок с 2- или 14-клеточными головками, описанных для корейских популяций [Moon et al., 2011; Khalil et al., 2020], что может указывать на определённую географическую дифференциацию или на потерю части признакового разнообразия в инвазионных популяциях. Критически важным результатом является подтверждение географической изменчивости диагностического признака – острых конических трихом на средней жилке у *R. × bohemica*. Их отсутствие у растений из Чехии, Люксембурга и части российских популяций свидетельствует о том, что морфология гибрида может существенно варьировать в разных частях вторичного ареала. Это подчёркивает риск использования единичных локальных морфологических ключей для идентификации таксонов в масштабах всего континента и указывает на возможные локальные адаптации или стохастические процессы при формировании фенотипа гибридных популяций [Jugieau et al., 2024].

В целом комплекс *Reynoutria* в Европе представляет собой классический пример динамичного «гибридного натиска», где непрерывные процессы гибридизации и обратного скрещивания поддерживают высокий уровень генетического и фенотипического разнообразия, обеспечивая устойчивость и экспансивность инвазионных популяций. Это создаёт серьёзные вызовы для контроля, поскольку традиционные методы, нацеленные на определённый вид, могут быть неэффективны против генетически разнородного и фенотипически пластичного гибридного комплекса [Rius, Darling, 2014]. Наше исследование наглядно демонстрирует необходимость применения интегративных подходов, сочетающих молекулярно-генетические методы (такие как ISSR-анализ или более современные методы SNP-генотипирования) с детальным морфометрическим анализом, для точной идентификации таксонов и понимания структуры подобных инвазионных комплексов. Только такой подход позволяет получить надёжную основу для разработки эффективных стратегий мониторинга и управления инвазионны-

ми популяциями, учитывающих их реальную генетическую сложность и адаптивный потенциал.

### Заключение

Проведённое комплексное исследование, основанное на интеграции данных молекулярно-генетического (ISSR-анализ) и детального морфометрического анализа, позволило всесторонне оценить роль гибридизации в инвазионном успехе комплекса *Reynoutria* в Европе.

Генетический анализ подтвердил, что спонтанные популяции комплекса на исследуемой территории (европейская часть России, Крым, Центральная Европа) представлены преимущественно гибридогенным таксоном *R. × bohemica*, относящимся к гибридам второго поколения (F2) или являющимся продуктом обратных скрещиваний (бэккроссов). Это свидетельствует о том, что гибридизация стала ключевым механизмом, преодолевшим первоначальный репродуктивный барьер и создавшим основу для взрывного роста генетического разнообразия.

Детальный морфометрический анализ выявил чрезвычайно высокую изменчивость диагностических признаков листа (особенно формы основания) у гибридных форм, что делает ненадёжной их полевую идентификацию на основе лишь макроморфологии. Установлено, что многие особи, определяемые в Европе как *R. japonica*, с высокой вероятностью являются гибридами.

Обнаружена географическая специфичность важного диагностического микропризнака — наличия конических трихом на средней жилке у *R. × bohemica*. Его отсутствие в популяциях Чехии и Люксембурга при наличии в большинстве популяций Средней России подчёркивает, что морфологическая диагностика в масштабах континента требует учёта региональной изменчивости.

Инвазионный успех комплекса обусловлен синергическим действием следующих двух факторов: 1) гибридизация, обеспечившая генетическое и репродуктивное «обновление» популяций; 2) высокая фенотипическая пластичность, унаследованная от родительских видов, что позволяет гибридам



быстро адаптироваться к разнообразным условиям вторичного ареала.

Результаты работы имеют непосредственное прикладное значение. Они доказывают необходимость перехода от видовой идентификации к анализу генетической структуры популяций при мониторинге и планировании мер контроля за инвазиями комплекса *Reynoutria*. Эффективность мер борьбы может существенно варьировать в зависимости от преобладающих в популяции генотипов (клоновая *R. japonica* vs. генетически разнообразный гибридный рой). В качестве перспективных направлений дальнейших исследований можно выделить: изучение корреляции между конкретными гибридными генотипами и такими свойствами, как устойчивость к гербицидам, скорость роста и конкурентная способность; мониторинг дальнейшей эволюционной динамики гибридного комплекса в условиях меняющегося климата.

Таким образом, работа вносит существенный вклад в понимание эволюционных механизмов биологических инвазий, наглядно демонстрируя, как гибридизация может трансформировать генетически бедную интродуцированную популяцию в высокоадаптивный и агрессивно расселяющийся комплекс, представляющий серьёзную проблему для биологического разнообразия.

### Финансирование работы

Работа проведена по теме государственного задания ГБС РАН № 126020216354-6 «Устойчивость естественных экосистем, сообществ и видов к биологическим инвазиям: индикаторы инвазионной активности и меры контроля расселения чужеродных видов растений».

### Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

### Соблюдение этических стандартов

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

## Литература

- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Anderson E.C., Thompson E.A. A model-based method for identifying species hybrids using multilocus genetic data // *Genetics*. 2002. Vol. 160. P. 1217–1229.
- Atalay Z., Celep F., Bara F., Doğan M. Systematic significance of anatomy and trichome morphology in *Lamium* (Lamioideae; Lamiaceae) // *Flora – Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. 2016. Vol. 225. P. 60–75. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2016.10.006>
- Bailey J.P., Bimová K., Mandák B. The potential role of polyploidy and hybridisation in the further evolution of the highly invasive *Fallopia* taxa in Europe // *Ecological Research*. 2007. Vol. 22. P. 920–928. <https://doi.org/10.1007/s11284-007-0419-3>
- Buhk C., Thielsch A. Hybridisation boosts the invasion of an alien species complex: Insights into future invasiveness // *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 2015. Vol. 17. P. 274–283. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2015.05.001>
- Buntjer J.B. Cross Checker: computer assisted scoring of genetic AFLP data // *Plant & Animal Genome VIII Conference*. 2000. P. 9–12.
- Cîrlig N., Calalb T., Teleuță A. Biometric and anatomical study of the species of *Polygonum sachalinensis* F. Schmidt. // *Journal of Botany*. 2016. Vol. 8 (13). P. 64–71.
- Ellstrand N.C., Schierenbeck K.A. Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? // *Euphytica*. 2006. Vol. 148. P. 35–46. <https://doi.org/10.1007/s10681-006-5939-3>
- Hodálová I., Mártonfiová L., Skokanová K., Španiel S., Mered'a Jr. P. *Fallopia* × *moravica* (Polygonaceae), a new hybrid between *Fallopia compacta* and *F. sachalinensis* // *Phytotaxa*. 2022. Vol. 572(2). P. 123–143. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.572.2.1>
- Hrytsyna M., Skybitska M., Salamon I. Morphological and anatomical structural features of shoots of species of the genus *Thymus* L., introduced in Botanical Garden of Lviv National University named after Ivan Franko // *Agrobiodiversity for Improving Nutrition, Health and Life Quality*. 2019. Vol. 3. P. 38–50. <https://doi.org/10.15414/agrobiodiversity.2019.2585-8246.038-050>
- Gioria M., Hulme P. E., Richardson D. M. et al. Why are invasive plants successful? // *Annual Review of Plant Biology*. 2023. Vol. 74(1). P. 635–670. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-070522-071021>
- Irimia R.E., Zhao W., Cao P., Parepa M., Liao Z.Y., Wang S., ... & Richards C.L. Cross-continental shifts of ecological strategy in a global plant invader // *Global Ecology and Biogeography*. 2025. Vol. 34, no. 2. e70001. <https://doi.org/10.1111/geb.70001>
- Jugieau E., Talmot V., Staentzel C., Noir S., Hardion L. A knot of hybrids: Differentiating Asian knotweeds in North-Eastern France using genetic, cytological, and morphological data // *Journal of Systematics and Evolution*. 2024. Vol. 62(6). P. 1218–1226. <https://doi.org/10.1111/jse.13075>

- Khalil A.A.K., Akter K.-M., Kim H.-J., Park W.S., Kang D.-M., Koo K.A., Ahn M.-J. Comparative inner morphological and chemical studies on *Reynoutria* species in Korea // *Plants*. 2020. Vol. 9(2). Art. 222. <https://doi.org/10.3390/plants9020222>
- Kołodziejczyk J., Fijarczyk A., Porth I. et al. Genomic investigations of successful invasions: the picture emerging from recent studies // *Biological Reviews*. 2025. Vol. 100(3). P. 1396–1418. <https://doi.org/10.1111/brv.70005>
- Kim J.Y., Park Ch.-W. Morphological and chromosomal variation in *Fallopia* section *Reynoutria* (Polygonaceae) in Korea // *Brittonia*. 2000. Vol. 52(1). P. 34–48.
- Mandák B., Bímová K., Pyšek P., Štěpánek J., Plačková I. Isoenzyme diversity in *Reynoutria* (Polygonaceae) taxa: escape from sterility by hybridization // *Plant Systematics and Evolution*. 2005. Vol. 253. P. 219–230. <https://doi.org/10.1007/s00606-005-0316-6>
- Mandák B., Pyšek P., Lysak M., Suda J., Krahulcová A., Bímová K. Variation in DNA-ploidy levels of *Reynoutria* taxa in the Czech Republic // *Annals of Botany*. 2003. Vol. 92(2). P. 265–272. <https://doi.org/10.1093/aob/mcg141>
- Mereďa Jr. P., Koláriková Z., Hodálová I. Cytological and morphological variation of *Fallopia* sect. *Reynoutria* taxa (Polygonaceae) in the Krivánska Malá Fatra Mountains (Slovakia) // *Biologia*. 2019. Vol. 74. P. 215–236. <https://doi.org/10.2478/s11756-018-00168-w>
- Moon H.-K., Park J.H., Park Ch.-W. Trichome morphology of *Fallopia* sect. *Reynoutria* (Polygonaceae) in Korea // *Korean J. Pl. Taxon*, 2011. Vol. 41(1). P. 51–57.
- Olshanskyi I.G., Antonenko S.I. A new nomenclatural combination in *Reynoutria* (Polygonaceae) // *Ukrainian Botanical Journal*. 2023. Vol. 80(2). P. 133–135. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj80.02.133>
- Parepa M., Fischer M., Bossdorf O. Environmental variability promotes plant invasion // *Nature Communications*. 2013. Vol. 4. Art. 1604. <https://doi.org/10.1038/ncomms2632>
- Richards C.L., Bossdorf O., Muth N.Z., Gurevitch J., Pigliucci M. Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions // *Ecology Letters*. 2006. Vol. 9(8). P. 981–993. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00950.x>
- Rius M., Darling J.A. How important is intraspecific genetic admixture to the success of colonising populations? // *Trends in Ecology & Evolution*. 2014. Vol. 29(4). P. 233–242. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.02.003>
- Rogers S.O., Bendich A.J. Extraction of DNA from milligram amounts of fresh, herbarium and mummified plant tissues // *Plant Molecular Biology*. 1985. Vol. 5. P. 69–76.
- Stafiniak M., Bielecka M., Kujawa K. et al. Integrative morphological, phytochemical, and molecular identification of three invasive and medicinal *Reynoutria* species // *Scientific Reports*. 2025. Vol. 15. Art. 6001. <https://doi.org/10.1038/s41598-025-90494-2>
- VanWallendael A., Hamann E., Franks S.J. Evidence for plasticity, but not local adaptation, in invasive Japanese knotweed (*Reynoutria japonica*) in North America // *Evolutionary Ecology*. 2018. Vol. 32. P. 395–410. <https://doi.org/10.1007/s10682-018-9942-7>
- Vercellino R. B., Hernández F., Presotto A. The role of intraspecific crop–weed hybridization in the evolution of weediness and invasiveness: Cultivated and weedy radish (*Raphanus sativus*) as a case study // *American Journal of Botany*. 2023. Vol. 110(9). e16217. <https://doi.org/10.1002/ajb2.16217>
- Vinogradova Yu., Kuklina A., Ryabchenko A. Taxonomic characteristics of vegetative organs for invasive species of *Reynoutria* Houtt. // *Agrobiodiversity for Improving Nutrition, Health and Life Quality*. 2021. Vol. 5(1). P. 160–168. <https://doi.org/10.15414/ainhql.2021.0015>
- Yuan W., Pigliucci M., Richards C.L. Rapid phenotypic differentiation and local adaptation in Japanese knotweed s.l. (*Reynoutria japonica* and *R. × bohemica*, Polygonaceae) invading novel habitats // *bioRxiv*. 2022. <https://doi.org/10.1101/2022.03.07.483296>
- Yuan W., Pigliucci M., Richards C.L. Rapid phenotypic differentiation in the iconic Japanese knotweed s.l. invading novel habitats // *Scientific Reports*. 2024. Vol. 14. Art. 14640. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-64109-1>

# THE MEANING OF HYBRIDIZATION IN THE INVASIVE SUCCESS OF THE *REYNOUTRIA* HOUTT. SPP. (POLYGONACEAE) IN EUROPE: INTEGRATION OF GENETIC AND MORPHOLOGICAL DATA

© 2026 Vinogradova Yu.K.<sup>a,1</sup>, Shelepova O.V.<sup>a,2</sup>, Galkina M.A.<sup>a,3</sup>, Mayorov S.R.<sup>b,4</sup>

<sup>a</sup>Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences, 4, Botanicheskaya str., Moscow 127276 <sup>b</sup>Lomonosov Moscow State University, Moscow 119991

e-mail: <sup>1</sup>[gbsad@mail.ru](mailto:gbsad@mail.ru); ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-3353-1230>, <sup>2</sup>[shov\\_gbsad@mail.ru](mailto:shov_gbsad@mail.ru); ORCID iD <https://orcid.org/0000-0003-2011-6054>, <sup>3</sup>[mawa.galkina@gmail.com](mailto:mawa.galkina@gmail.com); ORCID iD <https://orcid.org/0000-0002-3707-1473>, <sup>4</sup>[saxifraga@mail.ru](mailto:saxifraga@mail.ru); ORCID iD <https://orcid.org/0000-0002-5493-2386>

The role of hybridization in the successful invasion of *Reynoutria* complex in Europe was studied. Samples of *Reynoutria* species from their native and secondary distribution ranges were examined: *R.sachalinensis* (3 samples), *R.japonica* (3 samples), and their cultigenic hybrid *R. × bohemica*, which originated in the secondary range of the parent species (12 samples). These taxa are alien naturalized species. *R. × bohemica* is capable of backcrossing, which triggered a process of intense introgression and the formation of a hybrid complex with high genetic and phenotypic diversity.

Molecular genetic analysis (ISSR markers) confirmed that the majority of spontaneous populations in Europe and Russia are represented by second-generation hybrids (F2) or backcrosses, rather than by the «pure» species of *R.japonica*. Morphometric analysis of leaves revealed high variability in diagnostic traits, particularly in leaf base shape, complicating field identification of the taxa. Geographic variability in micro-traits (the presence of conical trichomes on the midvein) was discovered.

The invasive success of the complex is explained by the synergy of hybridization, which provided genetic diversity and restored sexual reproduction, and high phenotypic plasticity, facilitating rapid adaptation to various conditions. The results underscore the importance of an integrative approach combining genetic and morphological methods for effective monitoring and control of invasive populations.

**Key words:** hybridization, invasion, ISSR-analysis, leaf, trichomes, micromorphology, phenotypic plasticity, *Reynoutria*, *Fallopia*.



# РОЛЬ КЛИМАТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ В ОСВОЕНИИ ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ НЕМОРАЛЬНЫМИ ВИДАМИ RAPILIONOIDEA (LEPIDOPTERA)

©2026 Гордеев С.Ю.\*, Гордеева Т.В.\*\*, Зайцева С.В.\*\*\*

Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, Улан-Удэ, 670047, Россия

email: \*gordeevs07@mail.ru; \*\*tagor71@mail.ru; \*\*\*svet\_zait@mail.ru

Поступила в редакцию 24.03.2026. После доработки 25.07.2026. Принята к публикации 28.08.2026

На основе многолетних маршрутных учётов в трёх высотных поясах (степном, лесостепном, таёжном) и данных метеостанций с применением метода главных компонент (РСА) установлены ключевые климатические факторы, определяющие состояние населения бабочек (Papilionoidea) в Селенгинском среднегорье (Западное Забайкалье) в период с 2002 по 2014 г. Динамика населения Papilionoidea наиболее тесно связана с изменениями температуры и влажности. Выявлена экологическая специфика: виды лесных ландшафтов сильнее зависят от показателей увлажнения (влажность воздуха, осадки, высота снежного покрова), в то время как виды открытых пространств более чувствительны к термическому режиму. Установлено, что успешная зимовка и расширение ареала вглубь Сибири неморальных видов, в частности рода *Apatura*, обусловлены комплексом изменений холодного сезона — тёплой и влажной осенью, устойчивым снежным покровом и ранней весной. Полученные результаты позволяют рассматривать региональные изменения климата как один из ключевых механизмов расширения ареалов неморальных видов чешуекрылых и их продвижения в Восточную Сибирь. Выявленные климатические предикторы могут использоваться для прогнозирования дальнейшей экспансии этих видов.

**Ключевые слова.** Забайкалье, динамика населения, температура, влажность, высотная поясность, метод главных компонент (РСА), климатические предикторы.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-3-70-81

## Введение

В последние десятилетия в Забайкалье зарегистрировано появление и продвижение на запад ряда неморальных видов чешуекрылых. Такое расширение ареалов является одной из форм биогеографической экспансии. Понимание климатических механизмов такого продвижения необходимо для прогнозирования дальнейшего распространения видов. Известно, что в последние десятилетия в Прибайкалье и Забайкалье отмечен рост среднегодовой температуры воздуха, выявлены изменения количественных и качественных показателей биоты [Дулепова, Уманская, 2000; Ананин, Ананина, 2002; Беликович, Галанин, 2002; Глызин, 2003; Куликов и др., 2014]. По многолетним данным метеостанций (WMO ID: 30823; 30825; 30925) Селенгинского среднегорья, в 2002–2014 гг. наблюдался рост средних показателей температуры (рис. 1) и влажности (рис. 2).

В мире растёт число публикаций, связанных с влиянием погодных условий на наземных членистоногих [Parmesan et al., 1999; Settele et al., 2008; Swaay et al., 2010; Юрченко, Белевич, 2010; Kudrna et al., 2011; Delpon et al., 2018], однако их немного для восточной части Сибири. Существующие для этого региона работы касаются в основном проникновения сюда новых видов [Гордеев, Филиппов, 2014; Гордеев, 2016а; Гордеев, Гордеева, 2019; Yakovlev, Kostyunin, 2015]. Ранее вышли публикации [Гордеев, 2006; Гордеева, Гордеев, 2021; Гордеев и др., 2023], где рассматриваются причины, позволившие расширить ареал вглубь Сибири отдельным видам Papilionoidea (дневные чешуекрылые). Следующим этапом работ стали поиски факторов, определяющих динамику фауны и населения дневных чешуекрылых. Такой подход, с подключением к обработке и анализу крупной выборки (видов), позволяет оценить объём

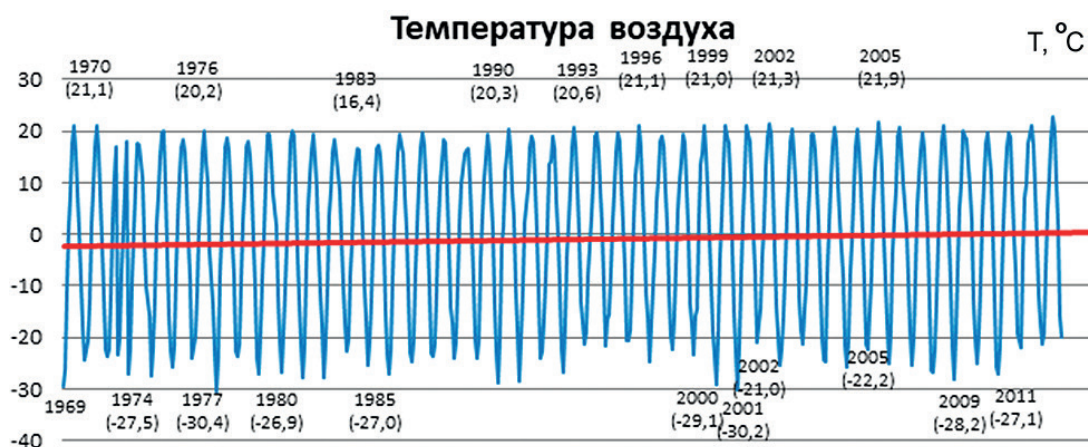


Рис. 1. Динамика среднегодовой температуры, по данным метеостанции Улан-Удэ.

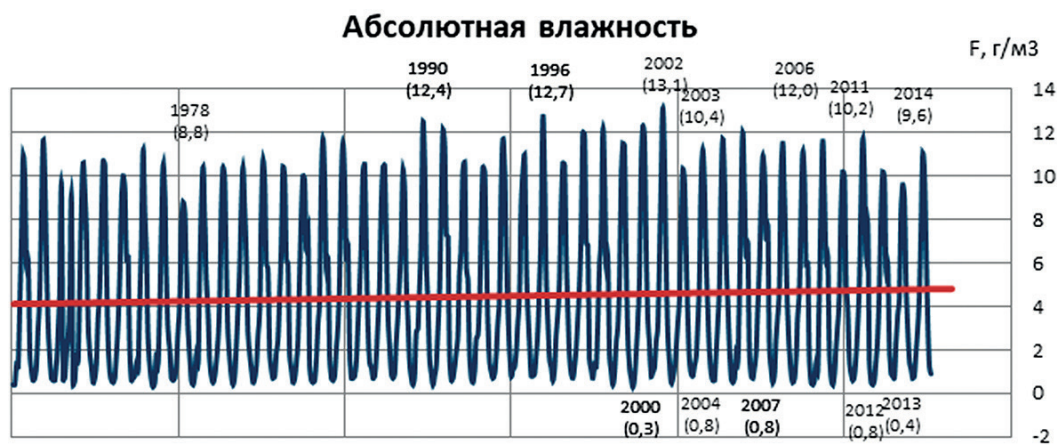


Рис. 2. Динамика среднегодовой влажности, по данным метеостанции Улан-Удэ.

ективность значимости выделенных ранее факторов. Как показано нами ранее, использование чешуекрылых *Parilionoidea* для выполнения подобных задач оптимально. Цель работы – выявить климатические факторы, обеспечивающие освоение и дальнейшее продвижение неморальных видов *Parilionoidea* в Восточную Сибирь.

### Материал и методы

Ключевые участки были выделены в северной части Селенгинского среднегорья в нижнем течении р. Уда в 40 км северо-восточнее Улан-Удэ, в 1–7 км севернее пос. Онохой. Маршруты выполнялись от долины Уды (530 м н.у.м.) к северу, по распадкам южного макросклона хребта Улан-Бургасы к верховьям рек Онохойка, Малый Ацагат, Хара-Ацагат (1000 м н.у.м. и более) (рис. 3). Каждый маршрут со средней протяжённостью 15 км охватывал три высотных пояса (530–1300 м н.у.м.): степной (28 выделов), лесостепной

(23), таёжный (12). Степной пояс (степь) сложен пойменными лугами, большей частью деградированными, с ивовыми перелесками, в долине Уды; предгорными и склоновыми сухими караганово-злаковыми степями горы Модотый с редкими участками сосен, с зарослями кустарников, особенно развитыми по балкам. Лесостепной пояс (лесостепь) – охватывает долинные леса с доминированием лиственницы, берёзы, сосны, мезофитные луга, дерновинно-злаковые участки с ильмом в подножии южных склонов. Лесной пояс (тайга) занимают светлохвойные, смешанные и тёмнохвойные кустарничково-зеленомошные леса, разнотравные и разнотравно-осоковые луга [Шодотова и др., 2007; Гордеев, Гордеева, 2017].

В работе использованы данные учётов *Parilionoidea* за 2002–2014 гг., без отдельных декад 2003, 2009, 2010 гг., когда исследования на этой территории не проводились или могли быть искажены из-за неблагоприятных



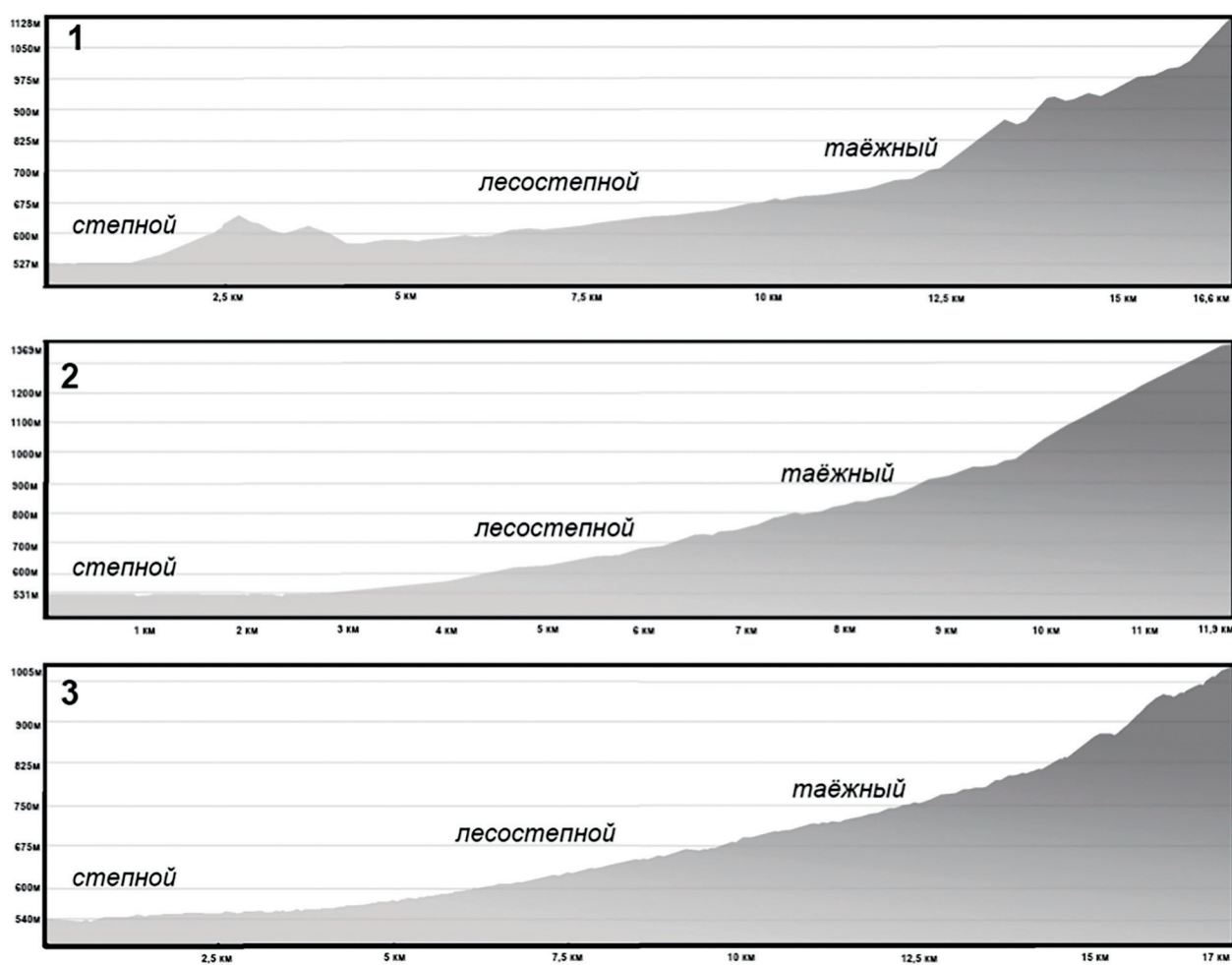
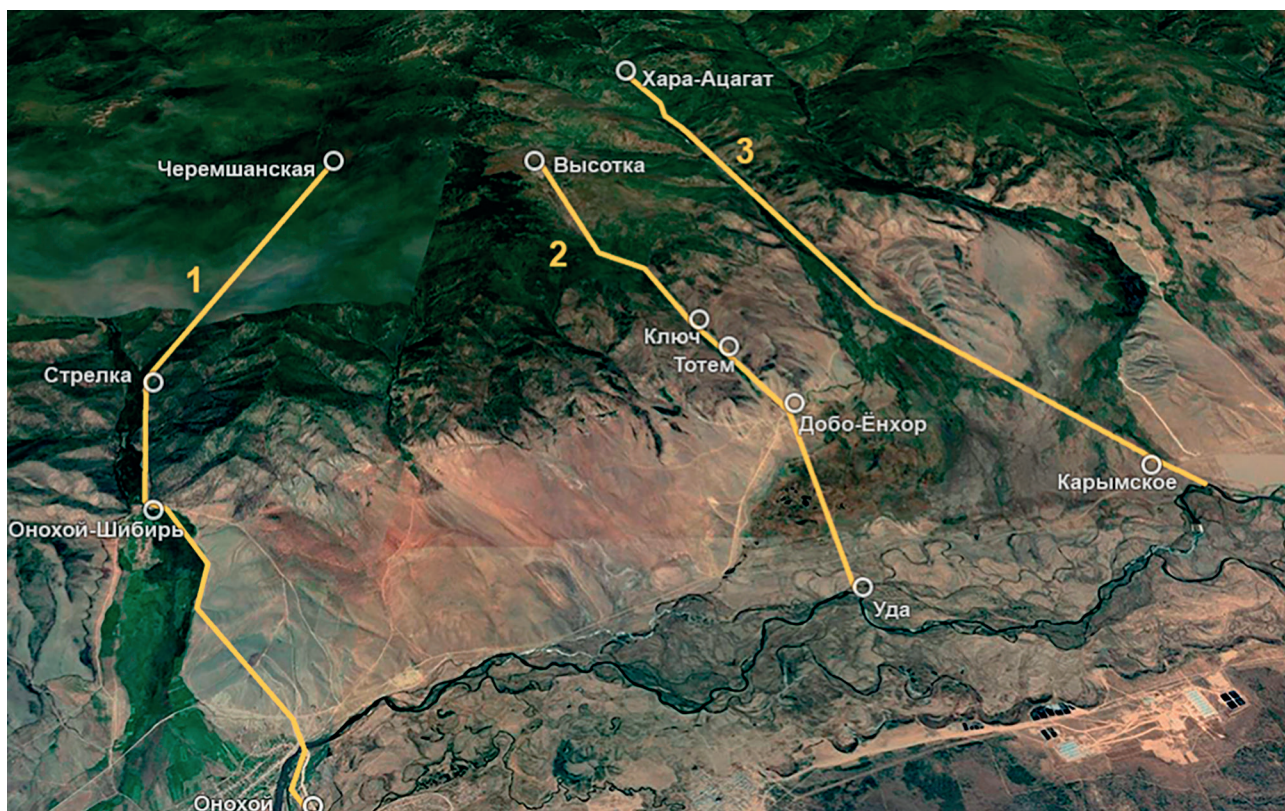


Рис. 3. Маршруты учётов численности *Papilionoidea* в районе хр. Улан-Бургасы.



погодных условий. В анализ включён материал за период с начала мая до конца июля, когда большая часть имаго находится на пике активности [Гордеев, 2016b].

Учёты бабочек проведены первым автором на трансектах по методу средней дальности обнаружения для каждого вида или рода [Малков, 1994]. Кроме неморальных (условно теплолюбивых) видов рода *Apatura* sp., *Aporia hippia* [Dubatolov, Kosterin, 2000], в работе были задействованы сходные с ними по биотопическому предпочтению виды *Limenitis populi*, *Neptis sappho*, *Brenthis daphne*, *B. ino* [Гордеев, 2007; Гордеев, 2011] в противовес остальным видам местной фауны (условно холодостойким). Для более объективной оценки данных при анализе использованы результаты учётов фоновых видов *Cupido minimus*, *Erynnis tages*, *Neptis rivularis* (составляющих 10% и более от общей численности дневных бабочек), а также усреднённые показатели населения *Papilionoidea*. Система видов *Papilionoidea* приведена по Каталогу чешуекрылых России [2019]. Результаты учётов сведены в таблицы MS Excel и подекадно пересчитаны на единицу площади (1 гектар). В работу вовлечены данные установленных на учётных маршрутах метеодатчиков Gigrochron iButton DS 1923-F5 и сведения расположенной вблизи метеостанции (WMO ID) 30823 г. Улан-Удэ, 51.8°с.ш. 107.5°в.д. 530 м н.у.м. (сайт: <http://www.rp5.ru>).

Все данные согласованы методом оптимальной интерполяции [Гандин, Тараканова, 1980]. Для сопоставления информации о текущих изменениях погоды с учётами дневных чешуекрылых полученные сведения собраны в единую таблицу, отражающую динамику следующих показателей: данные метеоусловий; плотность населения *Papilionoidea* по видам, периодам лёта (подекадно), высотным поясам. Предварительную обработку для стандартизации многомерных данных проводили согласно рекомендациям [Wentzel, Hou, 2012].

## Результаты и их обсуждение

**Климатические особенности выделенных высотных поясов.** Высотные пояса хорошо различаются условиями теплообеспе-

ченности и увлажнения, динамикой тепла и влаги (рис. 4). Сезонная амплитуда этих показателей высока в открытых (степной, лесостепной) поясах и смягчена в закрытом (таёжный) поясе. Летний период (оптимальный для активности имаго дневных бабочек) со среднесуточной температурой выше 15°C длится в степи 3–4 месяца, в лесостепи 2.5–3, в тайге 2–3 [Гордеев, 2006]. По данным датчиков, динамика температуры и влажности соседних поясов синхронна (см. рис. 4, 5).

**Динамика погодных условий и численности населения *Papilionoidea*.** Полученные в результате РСА диаграммы наблюдений (рис. 6) и переменных (рис. 7) в пространстве двух главных компонент (F1, F2) охватывают 39.84 % вариаций: F1 – 20.58%; F2 – 19.26%, и подтверждает связь всплеск численности массовых видов насекомых с 11-летним циклом солнечной активности [Кондаков, 1974; Исаев и др., 1984; Амшеев, Болдаруев, 1987].

На диаграмме (см. рис. 6) слева направо отображено постепенное снижение среднегодовой температуры от сравнительно тёплых ( $T_{cp} = 1.4$  град.) 2002–2007 гг. к более прохладным ( $T_{cp} = -0.2$  град.) 2008–2014 гг. Другая компонента в направлении снизу вверх связана с нарастанием влаги от сухих и слабоувлажнённых 2002–2003, 2011–2014 гг. ( $Dos < 150$  дней,  $H_{sn} < 10$  мм) к влажным годам в средней части цикла 2005–2008 гг. ( $Dos > 150$ ,  $H_{sn} > 10$  мм) (см. рис. 7).

Полученную картину связи населения чешуекрылых с метеорологическими элементами детализирует диаграмма переменных (рис. 8). Первая компонента (F1) показывает значимую связь населения *Papilionoidea* открытых пространств (левая часть диаграммы) с температурой в поздневесенне-летнее время. В облесённых ландшафтах связь с теплообеспеченностью менее значима (правая часть диаграммы). Здесь июньские варианты групп *Papilionoidea* (нижняя часть диаграммы) менее зависят от влаги, а весенние и среднелетние более чувствительны к увлажнению (верхняя часть схемы) (табл. 1).

Первая группа (I: *C. minimus*, *S. orbifer*) характеризуется отрицательными корреляционными связями с теплом ( $T = -0.7$ ) и влажностью ( $W = 0.6$ ). Пик численности *C. minimus*

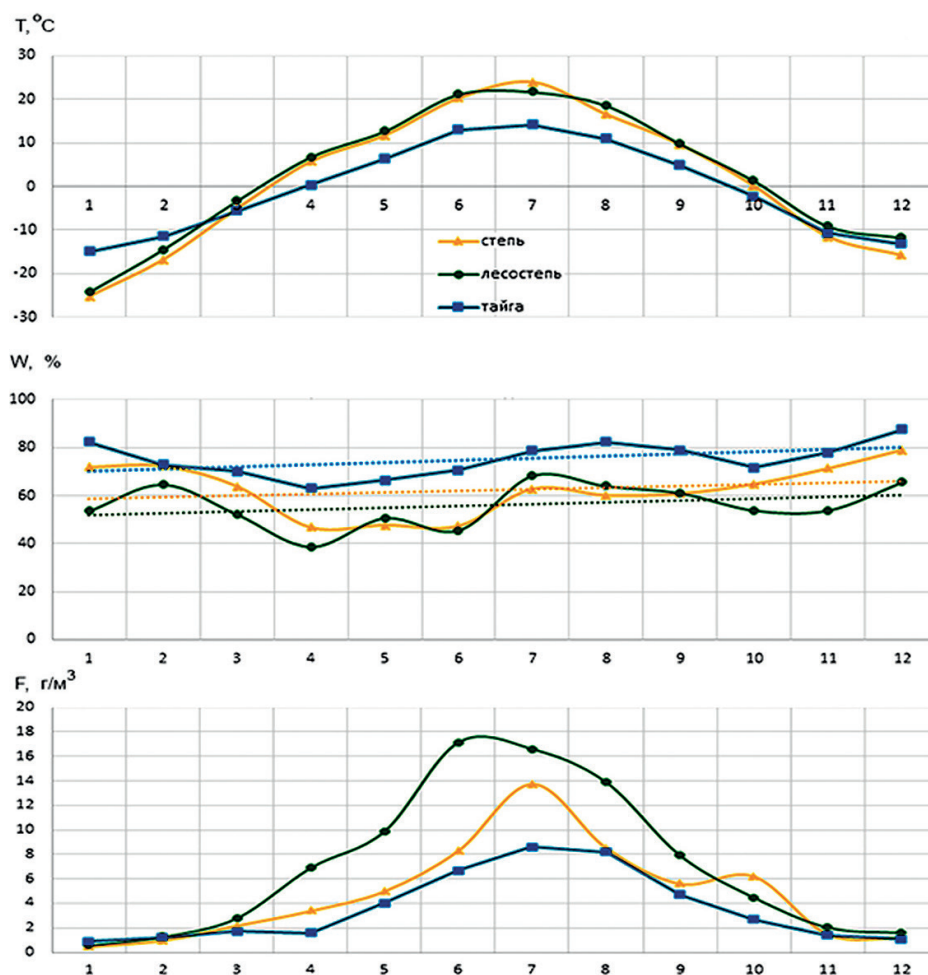


Рис. 4. Сезонная динамика теплообеспеченности ( $T$ ) и увлажнения: относительной ( $W$ ) и абсолютной ( $F$ ) влажности в степном, лесостепном и таёжном высотных поясах.

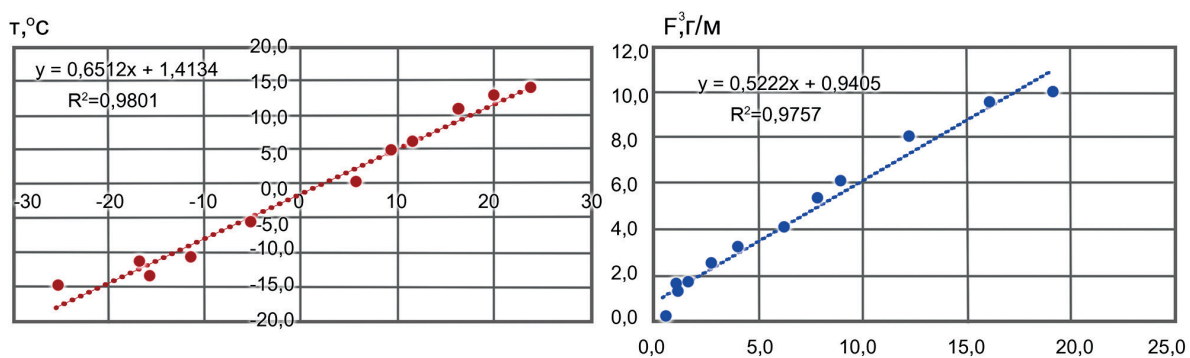


Рис. 5. Корреляция показателей тепла ( $T$ ) и влаги ( $F$ ) степного и таёжного поясов.

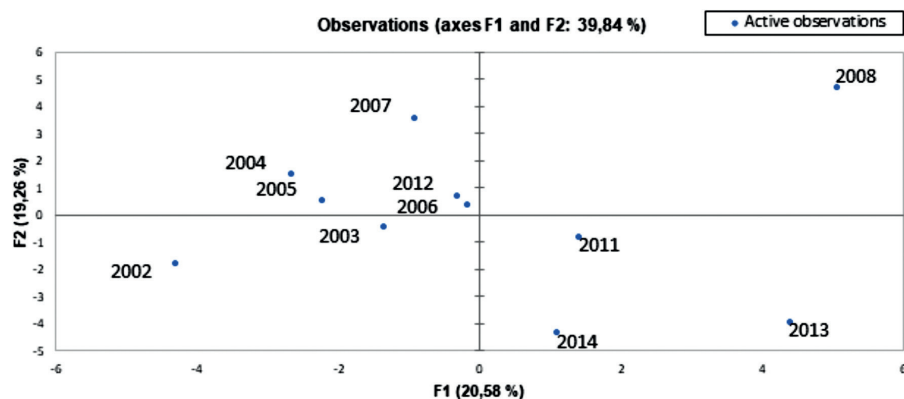


Рис. 6. Динамика погоды и населения *Papilionoidea* в пространстве главных компонент.

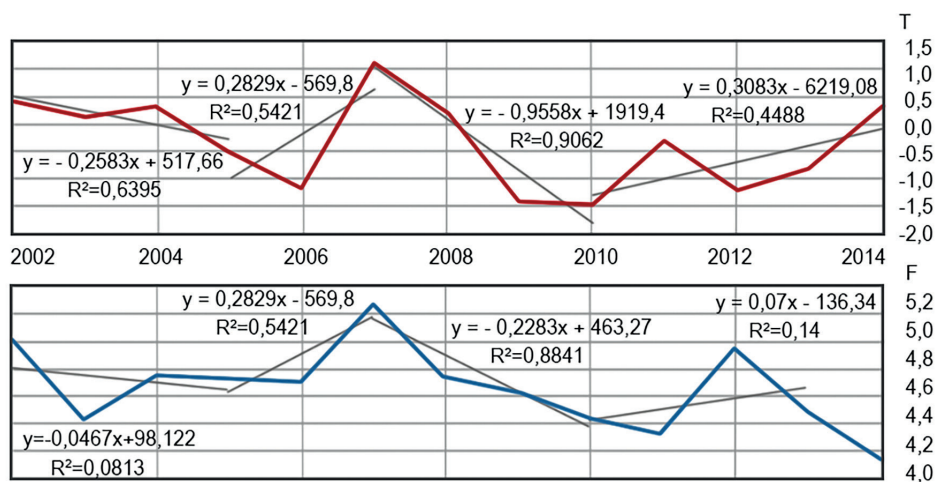


Рис. 7. Динамика среднегодовых показателей температуры (Т) и влажности (F).

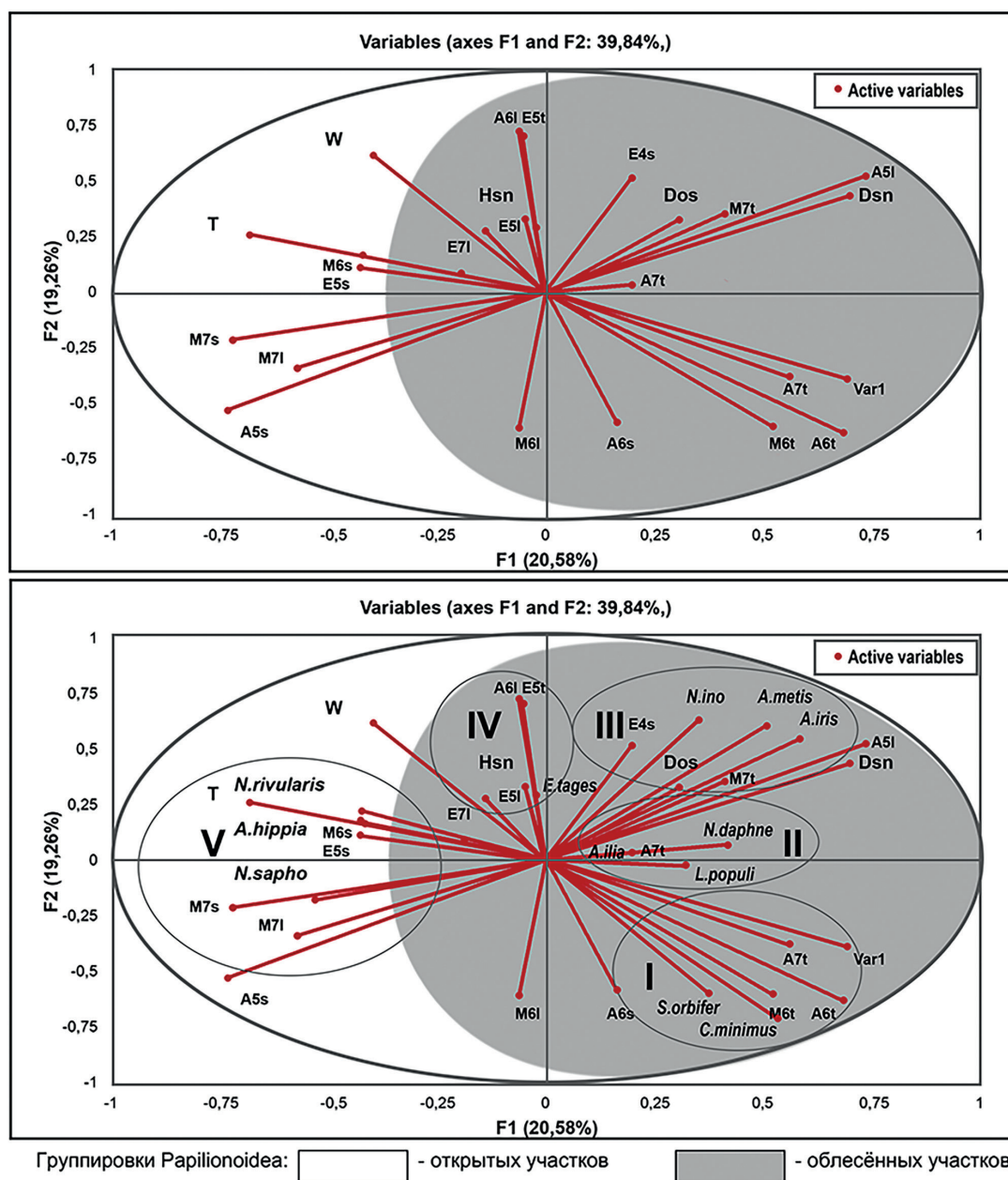


Рис. 8. Связь населения и отдельных видов Papilionoidea с метеорологическими элементами: температура (Т), абсолютная (F) и относительная (W) влажность, высота снежного покрова (Hsn), число дней с осадками (Dos), продолжительность периода снежного покрова (Dsn).



**Таблица 1.** Фактор нагрузок PCA погоды и населения Papilionoidea главных компонент

| Факторы и переменные       | Обозначения        | F1            | F2            | F3            | F4            | F5            |
|----------------------------|--------------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
|                            | Var1               | 0.690         | -0.382        | 0.307         | -0.091        | 0.424         |
| Температура среднегодовая  | T                  | <b>-0.680</b> | 0.259         | -0.281        | -0.305        | -0.117        |
| Влажность относительная    | W                  | -0.397        | <b>0.617</b>  | 0.376         | 0.220         | <b>-0.318</b> |
| Дней с осадками            | Dos                | 0.306         | <b>0.328</b>  | 0.295         | 0.016         | <b>0.444</b>  |
| Дней со снеговым покровом  | Dsn                | <b>0.698</b>  | <b>0.437</b>  | 0.312         | -0.120        | -0.215        |
| Высота снежного покрова    | Hsn                | -0.048        | <b>0.333</b>  | <b>0.679</b>  | -0.332        | -0.002        |
| Переливница большая        | <i>A.iris</i>      | <b>0.581</b>  | <b>0.544</b>  | <b>-0.562</b> | 0.031         | 0.017         |
| Переливница замещающая     | <i>A.metis</i>     | <b>0.508</b>  | <b>0.603</b>  | <b>-0.519</b> | -0.146        | -0.157        |
| Переливница илия           | <i>A.ilia</i>      | 0.086         | 0.069         | 0.174         | <b>0.445</b>  | <b>0.714</b>  |
| Ленточник тополевый        | <i>L.populi</i>    | 0.321         | -0.017        | -0.138        | <b>0.539</b>  | <b>0.571</b>  |
| Белянка барбарисовая       | <i>A.hippia</i>    | <b>-0.425</b> | 0.180         | -0.210        | <b>-0.404</b> | 0.050         |
| Пеструшка сапфо            | <i>N.sappho</i>    | <b>-0.530</b> | -0.176        | -0.286        | 0.152         | -0.161        |
| Пеструшка речная           | <i>N.rivularis</i> | <b>-0.424</b> | 0.221         | <b>-0.594</b> | -0.024        | -0.125        |
| Перламутровка дафна        | <i>N.daphne</i>    | <b>0.416</b>  | 0.068         | -0.289        | <b>0.415</b>  | <b>0.321</b>  |
| Таволжанка                 | <i>B.ino</i>       | <b>0.351</b>  | <b>0.625</b>  | <b>-0.572</b> | -0.253        | -0.133        |
| Толстоголовка тагес        | <i>E.tages</i>     | -0.024        | 0.298         | <b>0.751</b>  | -0.248        | -0.163        |
| Толстоголовка пятнистая    | <i>S.orbifer</i>   | <b>0.374</b>  | <b>-0.590</b> | 0.186         | 0.096         | <b>-0.513</b> |
| Голубянка карликовая       | <i>C.minimus</i>   | <b>0.531</b>  | <b>-0.707</b> | 0.197         | -0.217        | -0.268        |
| Тайга, III декада мая      | E5t                | -0.062        | <b>0.726</b>  | <b>0.370</b>  | 0.369         | -0.342        |
| Тайга, I декада июня       | A6t                | <b>0.684</b>  | <b>-0.622</b> | 0.056         | 0.019         | -0.156        |
| Тайга, II декада июня      | M6t                | 0.519         | -0.596        | 0.148         | -0.159        | -0.377        |
| Тайга, I декада июля       | A7t                | 0.198         | 0.038         | -0.027        | <b>0.458</b>  | 0.263         |
| Тайга, II декада июля      | M7t                | <b>0.410</b>  | 0.355         | -0.501        | -0.237        | <b>-0.468</b> |
| Лесостепь, I декада мая    | A5l                | 0.733         | <b>0.523</b>  | -0.121        | -0.302        | 0.190         |
| Лесостепь, III декада мая  | E5l                | -0.141        | 0.273         | <b>0.842</b>  | -0.188        | -0.002        |
| Лесостепь, начало июня     | A6l                | -0.054        | <b>0.703</b>  | <b>0.534</b>  | -0.147        | -0.063        |
| Лесостепь, II декада июня  | M6l                | -0.062        | <b>-0.601</b> | 0.029         | <b>-0.582</b> | 0.235         |
| Лесостепь, I декада июля   | A7l                | <b>0.558</b>  | -0.371        | 0.247         | 0.232         | -0.341        |
| Лесостепь, II декада июля  | M7l                | <b>-0.571</b> | -0.335        | 0.343         | -0.137        | 0.134         |
| Лесостепь, III декада июля | E7l                | -0.196        | 0.089         | -0.327        | -0.329        | 0.034         |
| Степь, III декада апреля   | E4s                | 0.197         | 0.519         | <b>0.697</b>  | -0.266        | 0.055         |
| Степь, I декада мая        | A5s                | <b>-0.733</b> | <b>-0.523</b> | 0.121         | 0.302         | -0.190        |
| Степь, III декада мая      | E5s                | <b>-0.427</b> | 0.113         | -0.262        | <b>0.700</b>  | <b>-0.444</b> |
| Степь, I декада июня       | A6s                | 0.164         | <b>-0.580</b> | -0.368        | <b>-0.590</b> | 0.029         |
| Степь, II декада июня      | M6s                | <b>-0.416</b> | 0.167         | -0.406        | <b>-0.560</b> | 0.369         |
| Степь, II декада июля      | M7s                | <b>-0.718</b> | -0.208        | 0.216         | -0.214        | 0.219         |

*Примечание:* F1–F5 – главные компоненты анализа PCA; T – температура; W – влажность; Dos – количество дней с осадками; Dsn – количество дней со снеговым покровом; Hsn – высота снежного покрова; A – I декада; M – II декада; E – III декада; 5 – май; 6 – июнь; 7 – июль; t – тайга; l – лесостепь; s – степь.

в лесном поясе в июне определяет близость этой группы с июньскими вариантами населения Papilionoidea всех высотных поясов (A6t, M6t).

Виды второй группы (II: *B. daphne*, *L. populi*, *A. ilia*) коррелируют с числом дней

с осадками (Dos = 0.5) и близким к нейтральному отношению к теплу (T = 0.5). Эти виды вместе с раннеиюльским вариантом населения Papilionoidea (A7t) (с доминантами *Lycaeides subsolanus*, *Polyommatus amanda*, *Vacinia orbitulus*) вылетают и становятся

обычными в начале июля, когда заканчивается июньская засуха и начинаются дожди.

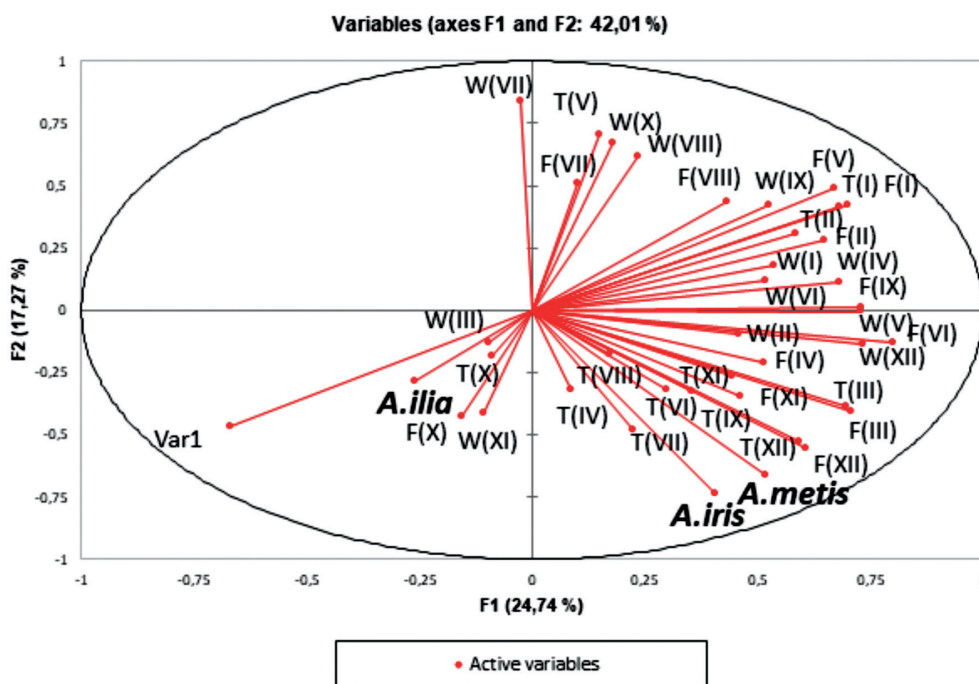
Виды третьей группы (III: *A. iris*, *A. metis*, *B. ino*) связаны с осадками ( $D_{sn} = 0.7$ ), температурой ( $T = -0.7$ ) по F1 и с влажностью воздуха ( $W = 0.6$ ) по F2. Они вылетают и становятся обычными позднее видов предыдущей группы (ближе к концу первой декады июля), когда дни в лесном поясе становятся более прохладными. К этому времени в середине июля (M7t) увеличивается суммарное обилие населения дневных чешуекрылых с теми же доминантами *L. subsolanus*, *P. amanda*, *V. orbitulus*.

Сходны требования к влаге у толстоголовки тагес из четвёртой группы (IV: *E. tages*), численность которой тесно взаимосвязана с высотой снежного покрова ( $H_{sn} = 0.7$ ) по F3. Это может быть объяснено ранними сроками лёта бабочек этого вида, когда основным источником влаги являются тающие снега.

У видов пятой группы (V: *A. hippia*, *N. rivularis*, *N. sappho*) в левой верхней части диаграммы прослеживается тесная связь с температурой ( $T = 0.7$ ) и с продолжительностью периода снежного покрова ( $D_{sn} = 0.7$ ) по F1. В пользу этого свидетельствует тот факт, что первый из видов биотопически привязан к наиболее прогреваемым и сухим ме-

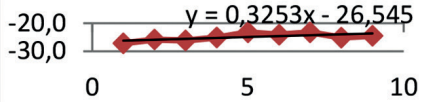
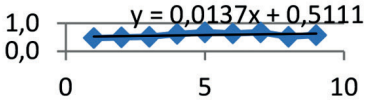
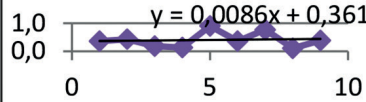
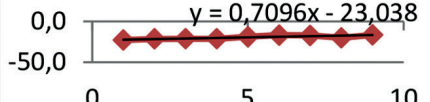
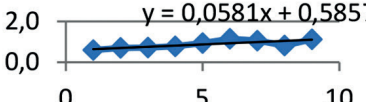
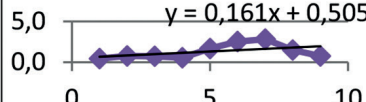
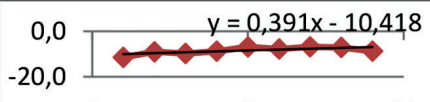
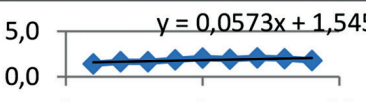
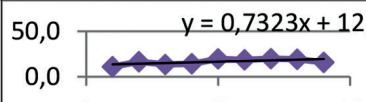
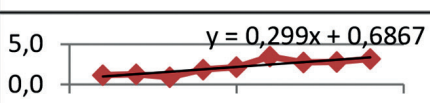
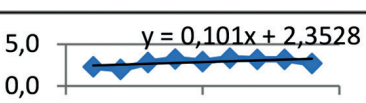
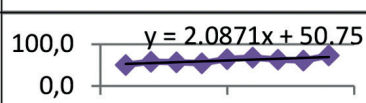
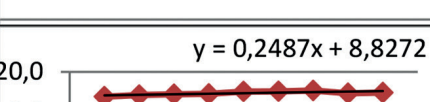
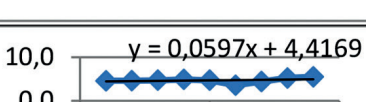
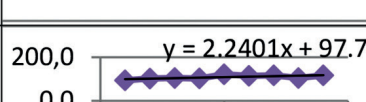
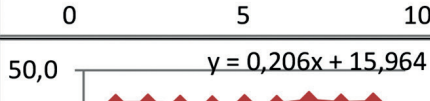
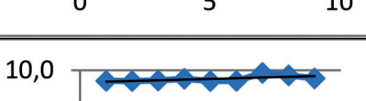
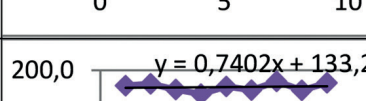
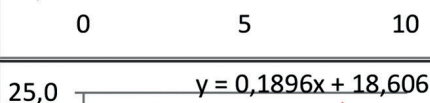
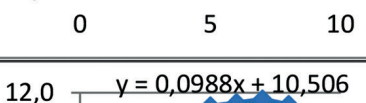
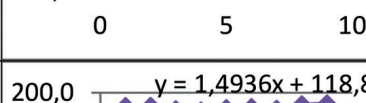
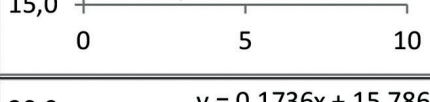
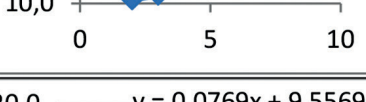
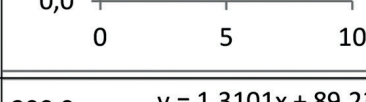
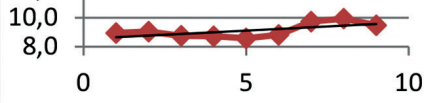
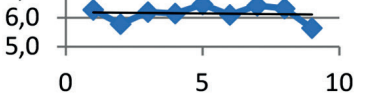
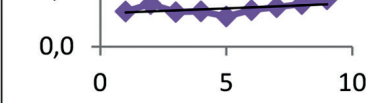
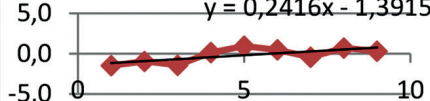
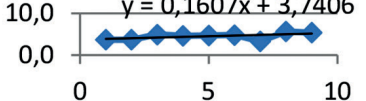
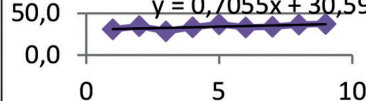
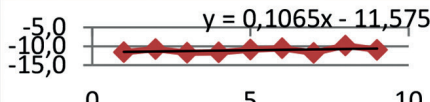
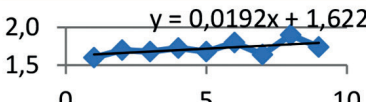
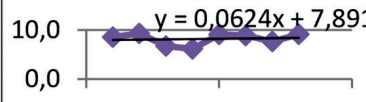
стам лесного пояса – каменистым россыпям. Предпочтения *N. rivularis* в Забайкалье связаны с лугово-степными ландшафтами межгорно-низкогорных пространств [Гордеев, 2011], где, по нашим наблюдениям, на ксерофитном растении *Spiraea aquilegifolia* развиваются его гусеницы. Сложно объяснить приуроченность к этой группе *N. sappho*, биотопические предпочтения которого в Восточном Забайкалье сходны с неморальными видами родов *Apatura*, *Limenitis*, *Neptis* [Гордеев, 2011]. Подобная ксерофильность свойственна сообществу Papilionoidea степного населения поздневесенне-летнего периода (A5s, E5s, M6s, M7s) с доминирующими ксерофильными видами *Tongeia fisheri*, *Hipparchia autonoe*, *Glabroculus cyane*, *Coenonympha amaryllis*.

Таким образом, для населения дневных бабочек Западного Забайкалья наиболее значимо влияние температуры и влажности. При этом неморальные и экологически близкие им виды зависят в первую очередь от условий увлажнения, что подтверждается показателями факторов нагрузок (см. табл. 1): высокое число дней с осадками (0.4) по F5 (*Apatura ilia* – 0.7, *Limenitis populi* – 0.6, *Brenthis daphne* – 0.3); число дней со снежным покровом и влажность воздуха в целом (*Apatura metis* – 0.5 и 0.6; *Brenthis ino* – 0.4 и 0.6; *A. iris* – 0.6



**Рис. 9.** Связь видов рода *Apatura* с метеорологическими факторами: температура (T), абсолютная (F) и относительная (W) влажность отдельных месяцев (I–XII – январь – декабрь).

**Таблица 2.** Динамика изменений среднемесячных показателей температуры, абсолютной влажности и суммы осадков в Улан-Удэ в 2002–2014 гг.

|          | Температура, T (°C)                                                                                            | Влажность, F (г/м <sup>2</sup> )                                                                                | Осадки, RR (мм)                                                                                                 |
|----------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Январь   | <br>$y = 0,3253x - 26,545$    | <br>$y = 0,0137x + 0,5111$    | <br>$y = 0,0086x + 0,3616$   |
| Февраль  | <br>$y = 0,7096x - 23,038$    | <br>$y = 0,0581x + 0,5857$    | <br>$y = 0,161x + 0,5056$    |
| Март     | <br>$y = 0,391x - 10,418$     | <br>$y = 0,0573x + 1,545$     | <br>$y = 0,7323x + 12,9$     |
| Апрель   | <br>$y = 0,299x + 0,6867$     | <br>$y = 0,101x + 2,3528$     | <br>$y = 2,0871x + 50,75$    |
| Май      | <br>$y = 0,2487x + 8,8272$    | <br>$y = 0,0597x + 4,4169$    | <br>$y = 2,2401x + 97,72$    |
| Июнь     | <br>$y = 0,206x + 15,964$    | <br>$y = 0,131x + 7,6839$    | <br>$y = 0,7402x + 133,23$  |
| Июль     | <br>$y = 0,1896x + 18,606$  | <br>$y = 0,0988x + 10,506$  | <br>$y = 1,4936x + 118,86$ |
| Август   | <br>$y = 0,1736x + 15,786$  | <br>$y = 0,0769x + 9,5569$  | <br>$y = 1,3101x + 89,231$ |
| Сентябрь | <br>$y = 0,1146x + 8,542$   | <br>$y = -0,0088x + 6,1928$ | <br>$y = 1,7271x + 57,626$ |
| Октябрь  | <br>$y = 0,2416x - 1,3915$  | <br>$y = 0,1607x + 3,7406$  | <br>$y = 0,7055x + 30,593$ |
| Ноябрь   | <br>$y = 0,1065x - 11,575$  | <br>$y = 0,0192x + 1,6226$  | <br>$y = 0,0624x + 7,8912$ |
| Декабрь  | <br>$y = -0,0229x - 20,633$ | <br>$y = -7E-05x + 0,8336$  | <br>$y = -0,0273x + 9,92$  |



**Таблица 3.** Угловые коэффициенты трендов среднемесячных показателей температуры (Т), абсолютной влажности (F), суммы осадков (RR) в Улан-Удэ в 2002–2014 гг.

|    | I          | II         | III        | IV         | V          | VI         | VII        | VIII       | IX         | X          | XI  | XII |
|----|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|-----|-----|
| Т  | <b>0.3</b> | <b>0.7</b> | <b>0.4</b> | <b>0.3</b> | 0.2        | 0.2        | 0.2        | 0.2        | 0.1        | 0.2        | 0.1 | 0.0 |
| F  | 0.0        | 0.1        | 0.1        | 0.1        | 0.1        | 0.1        | 0.1        | 0.1        | 0.0        | <b>0.2</b> | 0.0 | 0.0 |
| RR | 0.0        | 0.2        | <b>0.7</b> | <b>2.1</b> | <b>2.2</b> | <b>0.7</b> | <b>1.5</b> | <b>1.3</b> | <b>1.7</b> | <b>0.7</b> | 0.0 | 0.0 |

и 0.5). Виды, приуроченные в лесном поясе к открытым участкам, – *Aporia hippia*, *Neptis sappho* – в большей степени зависимы от температуры (0.4 и 0.5).

С целью детализации влияния сезонных изменений температуры и влажности на виды рода переливницы предпринят анализ PCA (рис. 9).

Кроме того, проведено последовательное сравнение усреднённых помесечно показателей метеоданных периода исследований 2002–2014 гг. (табл. 2). Анализ среднемесячных показателей по годам выявил незначительный, но непрерывный рост осенних температур, влажности воздуха и осадков в последние десятилетия. Так, оказались положительными угловые коэффициенты погодных трендов октября ( $K_T = 0.2$ ;  $K_F = 0.2$ ;  $K_{RR} = 0.7$ ), благоприятно повлиявшие на численность *A. ilia* (см. табл. 2, 3). Аналогично смягчение температур зимних и ранневесенних месяцев ( $K_T = 0.3–0.7$ ) при положительном тренде влажности ( $K_F = 0.1$ ) и возрастающем количестве осадков ( $K_{RR} = 0.0–2.1$ ) способствовало благополучной зимовке переливниц *A. iris* и *A. metis*.

### Заключение

Анализ динамики численности и состава населения Papilionoidea в Селенгинском среднегорье в связи с изменениями погодных условий в последние десятилетия подтвердил результаты прежних работ, где отмечалось, что как отдельные виды чешуекрылых, так и население дневных чешуекрылых восточной части Забайкалья зависят в первую очередь от температуры и влажности [Гордеев, Гордеева, 2019; Гордеев и др., 2023]. Для лесных видов важны такие показатели, как влажность воздуха, осадки, уровень снегового покрова. Виды открытых ландшафтов более зависимы от температуры и степени устойчивости снежного покрова. Для видов рода *Apatura* sp.,

существующих в Забайкалье, особенно актуальны условия холодного сезона и зимовки гусениц: для *A. ilia* – *позднеосеннего периода*; для *A. metis* и *A. iris* – зимы – начала весны. Полученные результаты подтверждают выводы прежних работ о том, что продвижению неморальных видов чешуекрылых в глубь Сибири способствовали изменившиеся здесь условия тепла и влажности. Затяжная, тёплая и влажная осень, снежная зима и раннее наступление весны обеспечили благополучие зимовки *Apatura* в Западном Забайкалье. Всё это привело к освоению переливницами ранее недоступных для них территорий.

Таким образом, выявленные изменения режима температуры и увлажнения создают условия для устойчивого существования и дальнейшего продвижения неморальных видов в Восточную Сибирь. Полученные результаты позволяют объяснить наблюдаемое расширение их ареалов и могут быть использованы для прогноза дальнейших процессов биогеографической экспансии.

### Благодарности

Исследования проведены при поддержке фонда РФФИ 2008–2010 гг. (проект № 08-04-98023-р\_сибирь\_а) и в рамках Плана фундаментальных научных исследований РАН: «Разнообразие биоты наземных экосистем Байкальского региона: структурно-функциональные и эколого-географические особенности» (Регистрационный номер: 126021217233-0).

### Литература

- Амшеев Р.М., Болдаруев О.В. Надзор и прогнозирование численности вредителей леса. Улан-Удэ: Бурятский филиал СО АН СССР, 1987. 76 с.  
Ананин А.А., Ананина Т.Л. Долговременные изменения абиотических факторов в Баргузинском заповеднике // Мониторинг природных комплексов Северо-Восточного Прибайкалья. Улан-Удэ: Изд-во Бурятского гос. ун-та, 2002. С. 9–47.

- Беликович А.В., Галанин А.В. Изменения в растительном покрове Сохондинского заповедника по результатам ревизии геоботанических пробных площадей (1983–2001) // Растительный и животный мир Сохондинского заповедника. Чита; Владивосток, 2002. С. 14–35.
- Гандин Л.Ц., Тараканова В.П. К методике согласования наблюдений с данными численного прогноза // Применение статистических методов в метеорологии. Л.: Гидрометеиздат, 1980. С. 56–67.
- Глызин Л.А. Современная динамика границы леса со степью на о. Ольхон // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий: матер. междунар. науч. школы-конференции студентов и молодых учёных (г. Абакан, 26–29 ноября). Абакан, 2003. Т. 1. С. 121–122.
- Гордеева Т.В., Гордеев С.Ю. Влияние сезонных изменений климата на население переливниц (*Aratura*, *Papilionoidea*, *Lepidoptera*) Селенгинского Среднегорья // Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии: мат-лы IV Всерос. науч. конф. с междунар. участием (Улан-Удэ, 15–18 июня 2021 г.): электронный вариант. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2021. С. 115–116.
- Гордеев С.Ю. Дневные чешуекрылые (*Lepidoptera*, *Hesperioidea*, *Papilionoidea*) Верхнеамурского среднегорья: дис. канд. биол. наук: 03.00.09 – Энтомология. Новосибирск, 2006. 269 с.
- Гордеев С.Ю. Население *Diurna* (*Lepidoptera*) в Забайкалье // Вестник Бурятского государственного университета. Улан-Удэ: Изд-во Бурятского гос. ун-та, 2016b. Вып. 1. С. 41–46.
- Гордеев С.Ю. Находки неморальных видов нимфалид (*Lepidoptera*, *Diurna*) в юго-западной части Забайкальского края // Евразийский энтомологический журнал. 2016a. № 15. С. 563–565.
- Гордеев С.Ю. О сопоставлении двух методик учёта численности дневных бабочек (*Lepidoptera*, *Diurna*) // Экология в современном мире: взгляд научной молодёжи: матер. Всерос. конф. молодых учёных. Улан-Удэ: Изд-во РЦМП МЗ РБ, 2007. С. 17–19.
- Гордеев С.Ю. Распределение дневных бабочек (*Lepidoptera*, *Diurna*) в Верхнеамурском среднегорье // Учёные записки Забайкальского государственного гуманитарно-педагогического университета им. Н.Г. Чернышевского. Чита, 2011. № 1. С. 56–61.
- Гордеев С.Ю., Гордеева Т.В. Выделение неморальных и отдельной группы таёжных видов чешуекрылых (*Lepidoptera*) для мониторинговых работ в черновой тайге хребта Улан-Бургасы // Природа Внутренней Азии. Улан-Удэ: Изд-во Бурятского гос. ун-та, 2017. Вып. 2. С. 7–20.
- Гордеев С.Ю., Гордеева Т.В. О причинах проникновения видов *Aratura Fabricius*, 1807 (*Lepidoptera*, *Nymphalidae*) в Западное Забайкалье // Российский журнал биологических инвазий. 2019. № 4. С. 2–11.
- Гордеев С.Ю., Гордеева Т.В. Корсун О.В. О причинах расширения ареала *Limenitis sydyi* (*Lepidoptera*, *Nymphalidae*) в Забайкалье // Российский журнал биологических инвазий. 2023. № 4. С. 40–23.
- Гордеев С.Ю., Филиппов А.В. Новые находки дневных чешуекрылых (*Lepidoptera*, *Diurna*) на территории Западного Забайкалья // Вестник Бурятского государственного университета. Улан-Удэ: Изд-во Бурятского гос. ун-та, 2014. № 4. С. 72–73.
- Дулепова Б.И., Уманская Н.В. Динамика растительных сообществ в Сохондинском заповеднике // Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2000. Т. 1. С. 58–66.
- Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г., Недорезов Л.В., Кондаков Ю.П., Киселёв В.В. Динамика численности лесных насекомых. Новосибирск: Наука, 1984. 246 с.
- Каталог чешуекрылых (*Lepidoptera*) России / В.В. Аникин, С.В. Барышникова, Е.А. Беляев и др. Зоологический институт РАН. 2-е изд. СПб., 2019. 448 с.
- Кондаков Ю.П. Закономерности массовых размножений сибирского шелкопряда // Экология популяций лесных животных Сибири. Новосибирск: Наука, 1974. С. 206–265.
- Куликов А.И., Убугунов Л.Л., Мангатаев А.Ц. О глобальном изменении климата и его экосистемных следствиях // Аридные экосистемы. 2014. Т. 20, № 3. С. 5–13.
- Малков Ю.П. К методике учёта булавоусых чешуекрылых // Животный мир Алтае-Саянской горной страны. Горно-Алтайск, 1994. С. 33–36.
- Шодотова А.А., Гордеев С.Ю., Рудых С.Г., Гордеева Т.В., Устюжанин П.Я., Ковтунович В.Н. Чешуекрылые Бурятии // Биоразнообразие Байкальской Сибири. Новосибирск: Наука; Сибирская издательская фирма РАН, 2007. 252 с.
- Юрченко Ю.А., Белевич О.Э. Малярия и малярийные комары (*Anopheles*, *Culicidae*) Новосибирской области // Сибирский экологический журнал. Новосибирск, 2010. Т. 5. С. 733–737.
- Delpont G., Vogt-Schilb H., Munoz F., Richard F., Schatz B. Diachronic variations in the distribution of butterflies and dragonflies linked to recent habitat changes in Western Europe // *Insect Conservation and Diversity*. 2019. Vol. 12, no. 1. P. 49–68. DOI: 10.1111/icad.12309.
- Dubatolov V.V., Kosterin O.E. Nemoral species of *Lepidoptera* (Insecta) in Siberia: a novel view on their history and the timing of their range disjunctions // *Entomologica Fennica*. 2000. Vol. 11, no. 3. P. 141–166. DOI: 10.33338/ef.84061.
- Kudrna O., Harpke A., Lux K., Pennerstorfer J., Schweiger O., Settele J., Wiemers M. Distribution Atlas of Butterflies in Europe. Halle: Gesellschaft für Schmetterlingsschutz, 2011. 576 pp.
- Parmesan C., Ryrholm N., Stefanescu C., Hill J.K., Thomas C.D., Descimon H., Huntley B., Kaila L., Kullberg J., Tammaru T., Tennent W.J., Thomas J.A., Warren M.S. Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming // *Nature*. 1999. Vol. 399, no. 6736. P. 579–583. DOI: 10.1038/21181.
- Settele J., Kudrna O., Harpke A., Kühn I., van Swaay C., Verovnik R., Warren M., Wiemers M., Hanspach J., Hickler T., Kühn E., van Halder I., Veling K., Vliegthart A., Wynhoff I., Schweiger O. Climatic Risk Atlas

- of European Butterflies. Sofia–Moscow: Pensoft, 2008. 710 pp. (BioRisk. Vol. 1, Special Issue).
- Swaay C.A.M., Harpke A., Van Strien A., Fontaine B., Stefanescu C., Roy D., Maes D., Kühn E., Öunap E., Regan E.C., Švitra G., Heliölä J., Settele J., Musche M., Warren M.S., Plattner M., Kuussaari M., Cornish N., Schweiger O., Feldmann R., Julliard R., Verovnik R., Roth T., Brereton T., Devictor V. The impact of climate change on butterfly communities 1990–2009. Wageningen: Butterfly Conservation Europe & De Vlinderstichting, 2010. Report VS2010.025. 22 pp.
- Wentzell P.D., Hou S. Exploratory data analysis with noisy measurements // Journal of Chemometrics. 2012. Vol. 26, no. 6. P. 264–281. DOI: 10.1002/cem.2428.
- Yakovlev R.V., Kostyunin A.E. Range expansion of *Apatura iris* (Linnaeus, 1758) in Siberia (Lepidoptera: Nymphalidae) // SHILAP Revista de Lepidopterología. 2015. Vol. 43, no. 170. P. 305–308.

## CLIMATE CHANGE AS A DRIVER OF RANGE EXPANSION OF NEMORAL PAPILIONOIDEA (LEPIDOPTERA) INTO EASTERN SIBERIA

© 2026 Gordeev S.Yu.\*, Gordeeva T.V.\*\*, Zaitseva S.V.\*\*\*

Institute of General and Experimental Biology of SB RAS, Ulan-Ude,  
email: \*[gordeevs07@mail.ru](mailto:gordeevs07@mail.ru); \*\*[tagor71@mail.ru](mailto:tagor71@mail.ru); \*\*\*[svet\\_zait@mail.ru](mailto:svet_zait@mail.ru)

Based on long-term transect counts conducted in three altitudinal belts (steppe, forest-steppe, and taiga) and meteorological station data from 2002 to 2014, we applied principal component analysis (PCA) to identify the key climatic factors driving the population dynamics of Papilionoidea (butterflies) in the Selenginskoe mid-mountains (Western Transbaikalia). The community dynamics were most closely linked to variations in temperature and humidity. We revealed clear ecological differentiation: forest-dwelling species were more strongly influenced by moisture-related variables (air humidity, precipitation, and snow depth), whereas species of open habitats were more sensitive to thermal conditions. Our results further demonstrate that successful overwintering and range expansion of nemoral species, particularly those of the genus *Apatura*, are facilitated by a specific combination of cold-season conditions—warm and wet autumns, stable snow cover, and early springs. These findings confirm that regional climate changes, manifested in moderated temperature and moisture regimes, are a key mechanism driving the eastward expansion of nemoral Lepidoptera into Eastern Siberia. The climatic predictors identified in this study may serve as valuable tools for forecasting further range shifts of these species.

**Keywords.** Transbaikalia, population dynamics, temperature, humidity, altitudinal zonation, Principal Component Analysis (PCA), climatic predictors.



## ОСОБЕННОСТИ ФЕНОЛОГИЧЕСКИХ АДАПТАЦИЙ *AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA* L. (ASTERACEAE) НА ЦЕНТРАЛЬНОМ КАВКАЗЕ

© 2026 Жерукова С.З.<sup>1,\*</sup>, Шхагапсоев С.Х.<sup>2,\*\*</sup>, Чадаева В.А.<sup>2,\*\*\*</sup>

<sup>1</sup>Институт математики и естественных наук Кабардино-Балкарского госуниверситета им. Х.М. Бербекова, Нальчик, 360004, Россия

<sup>2</sup>Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН, Нальчик, 360051, Россия  
e-mail: \*[sabrina.zherukova@mail.ru](mailto:sabrina.zherukova@mail.ru); \*\*[safarbis@mail.ru](mailto:safarbis@mail.ru); \*\*\*[v\\_chadayeva@mail.ru](mailto:v_chadayeva@mail.ru)

Поступила в редакцию 06.02.2026. После доработки 04.06.2026. Принята к публикации 17.08.2026

Фенологическая изменчивость является важным условием адаптации растений при расширении ареала. Ключевой особенностью сезонного развития *Ambrosia artemisiifolia* в предгорьях Центрального Кавказа является формирование до четырёх генераций (когорт) всходов в течение одного вегетационного сезона: в апреле-мае, июне, августе и сентябре. Летние когорты растений являются резервом популяций на случай гибели весенних всходов. Для них характерно сокращение продолжительности периода вегетативного роста и развития (на 25–41 день), цветения (на 8–10 дней) и обсеменения (на 15–25 дней), что позволяет растениям синхронизировать фазу цветения с оптимальным фотопериодом и сформировать полноценные семена до заморозков. Исключение составило четвертое поколение растений с самым коротким циклом развития (93 дня), недостаточным для окончания фазы плодоношения, прерванной заморозками во второй декаде декабря. Появление нескольких генераций всходов *A. artemisiifolia* определяет необходимость повторных мероприятий по их уничтожению (с апреля по сентябрь) и коррекции сроков профилактики сезонного поллиноза, так как период высвобождения пыльцы амброзии растягивается с июля-августа по начало декабря. Основной целью при уничтожении растений *A. artemisiifolia* являются особи первой когорты с продолжительными периодами вегетативного роста (88 дней), цветения (37 дней) и обсеменения (45 дней), позволяющими максимально реализовать репродуктивный потенциал и внести наибольший вклад в пополнение почвенного банка семян. Выраженная фенологическая пластичность амброзии полыннолистной во многом определяет успешное возобновление популяций в условиях высокогорий. При позднем появлении единственной когорты всходов (июль) и коротком жизненном цикле (120 дней против 200 дней у первой когорты предгорий) растения успевают полностью пройти этапы сезонного развития и сформировать полноценные семянки. Основные фенологические адаптации высокогорных популяций – феноэкспрессия фазы вегетативного роста (42 дня) при сохранении продолжительности критически важных репродуктивных фаз: цветения (33 дня), плодоношения (39 дней) и обсеменения (32 дня). Результаты отражают биологический потенциал сезонного развития *A. artemisiifolia* на Центральном Кавказе, так как получены в 2025 г. с аномально тёплыми для региона осенью и началом зимы. В то же время на фоне современных климатических тенденций можно прогнозировать повторяющуюся реализацию данного потенциала, учитывая длительное сохранение всхожести семян амброзии в почве.

**Ключевые слова:** *Ambrosia artemisiifolia*, фенология, предгорные и высокогорные популяции, Центральный Кавказ, когорты всходов, феноэкспрессия.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-3-82-94

### Введение

*Ambrosia artemisiifolia* L. (амброзия полыннолистная, common ragweed) – один из наиболее агрессивных инвазионных североамериканских видов растений в Европе, Азии и Австралии [Дгебуадзе, 2014; Самые опасные..., 2018; Leiblein-Wild et al., 2016; Yair et al., 2019]. В том числе вид получил широкое распространение в горах Кавказского экоре-

гиона [Акатова, Акатов, 2019; Файвуш и др., 2022; Пшегусов, Чадаева, 2023; Цепкова и др., 2025]. На Центральном Кавказе современные климатические изменения и активное антропогенное освоение горных территорий способствовали распространению амброзии до 2300 м над ур. м. с ежегодным возобновлением популяций [Пшегусов, Чадаева, 2023; Цепкова и др., 2025]. При этом вопрос попу-

ляционных адаптаций, обеспечивающих натурализацию *A. artemisiifolia* в высокогорьях, остаётся открытым.

Фенологические ритмы являются одним из наиболее надёжных биоиндикаторов изменения климата и показателем приспособленности растений к климатическим условиям [Головина, Ишмуратова, 2024; Цепкова и др., 2025; Naokip et al., 2020]. На фоне современных климатических изменений для умеренных широт Северного полушария исследователи отмечают раннее наступление сроков весенних фенофаз и задержку осенних стадий развития, выраженность которых зависит от видовой и территориальной принадлежности растений [Chmura et al., 2019; Huang et al., 2020; Piao et al., 2019]. Подобные фенологические сдвиги могут иметь значительные последствия для биоразнообразия регионов [Rai, 2015].

Кавказский экорегион является уникальной природной лабораторией, где благодаря явлению высотной поясности проведение сравнительно-фенологических исследований возможно на относительно небольшой территории. *A. artemisiifolia*, имея широкое распространение от равнин до высокогорий Центрального Кавказа, является удобным модельным объектом изучения фенологических реакций растений на пространственно-временные изменения климатических условий. Исследования трендов сезонного развития вдоль высотного градиента позволит выявить адаптации амброзии к произрастанию в горах и прогнозировать изменения ареала вида. Актуальность таких исследований подчёркивают крайне негативные экологические и социально-экономические последствия внедрения *A. artemisiifolia* в высокогорные экосистемы, включая возможную утрату эндемичных и реликтовых видов, ущерб животноводству и развитию туристической отрасли, в том числе медицинскому туризму [Чадаева и др., 2018; Пшегусов, Чадаева, 2023; Цепкова и др., 2025].

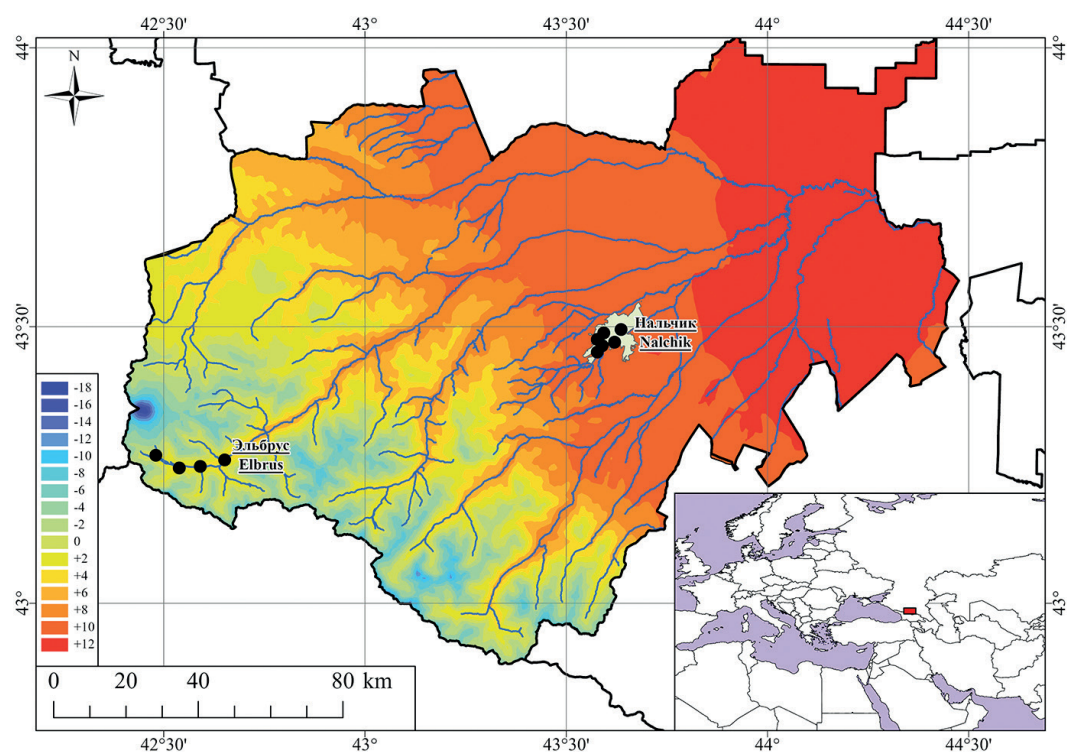
Основная гипотеза исследований заключалась в наличии фенологической пластичности *A. artemisiifolia*, позволяющей виду адаптироваться к произрастанию как в предгорных, так и высокогорных районах Центрального Кавказа, проходя весь цикл се-

зонного развития и формируя полноценные семена (семянки). Цель исследования – изучить особенности фенологии *A. artemisiifolia* в предгорьях Центрального Кавказа (в пределах Кабардино-Балкарской Республики) и выявить фенологические адаптации вида у верхней высотной границы распространения в высокогорьях.

## Материал и методика

**Район исследований.** Сравнительно-фенологические исследования проведены в 2025 г. на двух зонально разобщённых территориальных единицах Кабардино-Балкарской Республики – в предгорьях (Нальчик, 500 м над ур. м.) и высокогорьях с захватом верхней границы среднегорий (верховья Баксанского ущелья, 1700–2300 м над ур. м.) (рис. 1). Местобитания *A. artemisiifolia* в обоих случаях представляли собой рудеральные и рудерально-сегетальные сообщества, включая обочины дорог, троп и тротуаров, откосы речной дамбы, строительные и детские площадки, окраины огородов, окрестности загонов для скота. В городском округе Нальчик фенологические наблюдения проведены на 26 удалённых друг от друга (не менее 500 м) участках. В верховьях Баксанского ущелья выявлено 10 участков с произрастанием амброзии полыннолистной в границах населённых пунктов и туристических объектов: сельские поселения Эльбрус, Тегенекли и Терскол, поляна Чегет, экологическая тропа Чегет-Азау, поляна Азау.

Кабардино-Балкарская Республика расположена в наиболее высокогорной части Большого Кавказа (42°54'–44°01' с.ш. и 42°24'–44°28' в.д.) с диапазоном высот 200–5600 м над ур. м. Климат региона в целом континентальный умеренно тёплый, с тёплым летом и холодной зимой [Емузова, 2003]. Однако, как показано на карте, созданной на основании геоданных платформы NextGis [NextGis, 2026] и метеорологических данных базы WorldClim [WorldClim, 2026], существует выраженный тренд изменений среднегодовой температуры воздуха от равнин к высокогорьям (см. рис. 1). Данный тренд, вероятно, обусловлен градиентом высот и охлаждающим эффектом горных ледниковых массивов. Климат равнин (200–500 м над ур. м.) выра-



**Рис. 1.** Географическое положение Кабардино-Балкарской Республики с указанием мест проведения исследований (чёрные точки).

женно континентальный с жарким засушливым летом. В предгорьях (500–800 м над ур. м.) климат умеренно тёплый, слабо засушливый со среднегодовой температурой около  $+9^{\circ}\text{C}$  при 400–600 мм осадков в год. В среднегорьях (1000–2000 м над ур. м.) и по долинам крупных рек в высокогорьях преобладает континентальный умеренно влажный климат с тёплым летом. Для высокогорий (выше 2000 м над ур. м.) характерен сухой континентальный с прохладным летом климат, по вершинам гор – альпийский и арктический типы климата. Среднегодовая температура высокогорий от  $+3$  до  $+10^{\circ}\text{C}$ . В летнее время средняя температура не превышает  $+12^{\circ}\text{C}$ , в январе варьирует от  $-9$  до  $-12^{\circ}\text{C}$ . Количество осадков составляет в среднем около 880 мм в год, из которых в летнее время выпадает только 300 мм [Емузова, 2003].

**Методы и объект исследований.** В каждом из локалитетов прослежено сезонное развитие не менее 20–30 особей *A. artemisiifolia* с высотой надземной части побегов от 15 до 120 см. Для этого проводили еженедельные наблюдения с регистрацией дат наступления и продолжительности прохождения основных фенологических фаз:

появление всходов, вегетация, бутонизация, цветение, плодоношение, обсеменение, отмирание. Наступление фенофазы регистрировали при пороговом значении 50% особей в каждом локалитете. В случае крупных особей с большим числом боковых побегов начало фазы для конкретного растения отмечали при появлении фенологических признаков у не менее 50% боковых побегов.

*A. artemisiifolia* – однолетник, сезонное развитие которого включает стадии от прорастания семян до обсеменения и полного отмирания материнского растения. Фаза вегетации, наступающая сразу после появления всходов, характеризуется активным ростом побегов, развитием вегетативных органов, максимальным приростом биомассы и включает формирование 1–13(15) настоящих листьев. Завершение активного роста побегов в основном приходится на начало цветения, после чего растение может сформировать ещё 1–3 настоящих листьев. Начало фазы бутонизации знаменуется появлением на верхушках побегов мужских кистевидных соцветий с последующим увеличением их размеров.

Фенофаза цветения регистрируется при раскрытии мужских цветков в соцветиях бо-



лее 50% особей с активным высвобождением пыльцевых зёрен. Фаза включает также более позднее появление женских цветков – оди-ночных или собранных по 2–4 в пазухах ли-стьев или в нижней части мужских соцветий. Незадолго до окончания цветения (заверше-ние высвобождения пыльцы, усыхание муж-ских соцветий) на месте пестичных цветков формируются светловатые плоды, активный рост, побурение и постепенное подсыхание обёртки которых соответствуют стадии пло-доношения.

Обсеменение (опадение семян 50% осо-бей) наблюдается при выраженном усыхании и потемнении обёрток семян. Значитель-ная часть зрелых плодов также может сохра-няться на побегах до их полного отмирания и полегания. Отмирание – заключительная фаза сезонного развития *A. artemisiifolia*, ха-рактеризующаяся побурением и активным усыханием вегетативных побегов растений. В случае поздней вегетации особей (конец осени – начало зимы) резкое потемнение и

отмирание побегов происходит при их поби-тии сильными заморозками.

Для анализа различий в сроках наступле-ния и длительности прохождения фенофаз за 2025 г. в разных локалитетах была построена фенологическая диаграмма с использованием пакета ggplot2 (версия 3.4.0) в R [Wickham, 2009].

**Погодные условия вегетационного пе-риода 2025 г.** Погодные условия 2025 г. мож-но назвать достаточно нестандартными для района исследований, в первую очередь из-за высоких температурных показателей в сен-тябре – декабре (см. табл.). Так, по данным сайта Гисметео [Gismeteo, 2026], в сентябре в г. Нальчик температура воздуха прогревалась до +34 °C в дневное время и не опускалась ниже +7 °C ночью; среднемесячная темпе-ратура составила +16 °C. В октябре-ноябре столбики термометра поднимались до +21 °C и не опускались ниже +1.2 °C при среднеме-сячной температуре выше +7 °C. Первые за-морозки здесь были зафиксированы только в

**Таблица.** Температурные показатели воздуха в предгорьях (Нальчик) и высокогорьях (Терскол) Кабардино-Бал-карской Республики в 2025 г.

| Месяц                      | День                  |                        |                        | Ночь                  |                        |                        | Среднемесячная температура, °С |
|----------------------------|-----------------------|------------------------|------------------------|-----------------------|------------------------|------------------------|--------------------------------|
|                            | T <sub>мин</sub> , °С | T <sub>макс</sub> , °С | T <sub>сред</sub> , °С | T <sub>мин</sub> , °С | T <sub>макс</sub> , °С | T <sub>сред</sub> , °С |                                |
| Нальчик, 500 м над ур. м.  |                       |                        |                        |                       |                        |                        |                                |
| Январь                     | –6.2                  | 15.6                   | 2.9                    | –5.7                  | 6.1                    | 0.6                    | 1.8                            |
| Февраль                    | –14.4                 | 10.6                   | –3.6                   | –13.8                 | 4.6                    | –4.7                   | –4.2                           |
| Март                       | –13.6                 | 27.8                   | 8.7                    | –12.6                 | 17.9                   | 4.8                    | 6.8                            |
| Апрель                     | 0.8                   | 21.4                   | 12                     | 0.2                   | 18                     | 9.2                    | 10.6                           |
| Май                        | 7.5                   | 24.6                   | 16.9                   | 6.1                   | 20.5                   | 13.4                   | 15.2                           |
| Июнь                       | 14.2                  | 30.4                   | 22.1                   | 11.8                  | 24.6                   | 17.8                   | 20.0                           |
| Июль                       | 15.2                  | 36.3                   | 27.1                   | 14.1                  | 30.9                   | 22.1                   | 22.1                           |
| Август                     | 14.5                  | 33.7                   | 25.5                   | 15.5                  | 29.2                   | 21.6                   | 23.6                           |
| Сентябрь                   | 7.5                   | 33.8                   | 17.4                   | 7                     | 26.6                   | 14.8                   | 16.1                           |
| Октябрь                    | 3.1                   | 20.6                   | 12.4                   | 3.7                   | 17.1                   | 10.1                   | 11.3                           |
| Ноябрь                     | 0.9                   | 20.5                   | 8.9                    | +1.2                  | 12.7                   | 6.3                    | 7.6                            |
| Декабрь                    | –6.7                  | 9.5                    | 2.1                    | –5.7                  | 7.8                    | 1                      | 1.6                            |
| Терскол, 2100 м над ур. м. |                       |                        |                        |                       |                        |                        |                                |
| Январь                     | –12.9                 | 8.6                    | –1.2                   | –10.9                 | 4.9                    | –2.4                   | –1.8                           |
| Февраль                    | –18.9                 | 3.6                    | –8.9                   | –19.4                 | 1.4                    | –10.0                  | –4.1                           |
| Март                       | –14.4                 | 15.2                   | 2.1                    | –14.7                 | 9.7                    | –0.3                   | 2.1                            |
| Апрель                     | –8.7                  | 11.0                   | 2.2                    | –9.5                  | 5.6                    | –0.2                   | 1.0                            |
| Май                        | –0.2                  | 17.4                   | 8.0                    | –0.1                  | 14.4                   | 5.6                    | 6.8                            |
| Июнь                       | 3.6                   | 16.8                   | 10.1                   | 2.7                   | 11.3                   | 7.1                    | 8.6                            |
| Июль                       | 4.7                   | 25.4                   | 15.3                   | 4.1                   | 21                     | 12.2                   | 13.8                           |
| Август                     | 5.4                   | 24.0                   | 14.4                   | 6.3                   | 19.2                   | 11.7                   | 13.1                           |
| Сентябрь                   | –0.2                  | 21.9                   | 8.6                    | –1.5                  | 15.8                   | 6.5                    | 7.6                            |
| Октябрь                    | –2.6                  | 18.9                   | 6.2                    | –4.3                  | 12.9                   | 3.9                    | 5.1                            |
| Ноябрь                     | –1.4                  | 16.1                   | 7.1                    | –1.6                  | 12.0                   | 5.1                    | 6.1                            |
| Декабрь                    | –13.5                 | 7.4                    | –2.6                   | –14.0                 | 2.5                    | –4.0                   | –3.3                           |

декабре (всего до  $-6.7^{\circ}\text{C}$ ) при средней температуре  $+9.5^{\circ}\text{C}$  днём и  $+8^{\circ}\text{C}$  ночью; среднемесячная температура составила  $+1.6^{\circ}\text{C}$ .

В условиях высокогорий Кабардино-Балкарии в 2025 г. также была отмечена аномально тёплая осень. Понижение температуры в пос. Терскол (2100 м над ур. м.) ниже  $0^{\circ}\text{C}$  в сентябре-ноябре составило всего от  $-1.5$  до  $-4.3^{\circ}\text{C}$ . Днём воздух прогревался до  $+(16-22)^{\circ}\text{C}$ , в среднем  $+(7-8.6)^{\circ}\text{C}$ , ночью – до  $+(12-16)^{\circ}\text{C}$ , в среднем  $+(5-6.5)^{\circ}\text{C}$ . Среднемесячная температура в осеннее время составила  $+(5-7.6)^{\circ}\text{C}$ . Относительно сильные заморозки (в районе  $-14^{\circ}\text{C}$ ) были отмечены только в декабре, для которого среднемесячная температура не опустилась ниже  $-3.5^{\circ}\text{C}$ .

Начало вегетационного сезона, а также летнее время в целом характеризовались достаточно стандартными показателями, не считая резкого колебания дневной температуры воздуха в марте в Нальчике (от  $-13.5$  до  $+28^{\circ}\text{C}$  днём). Соответственно, среднегодовая температура воздуха в предгорьях ( $+11^{\circ}\text{C}$ ) и высокогорьях ( $+4.6^{\circ}\text{C}$ ) в 2025 г. в целом соответствовала климатическим показателям региона с небольшим превышением по г. Нальчик.

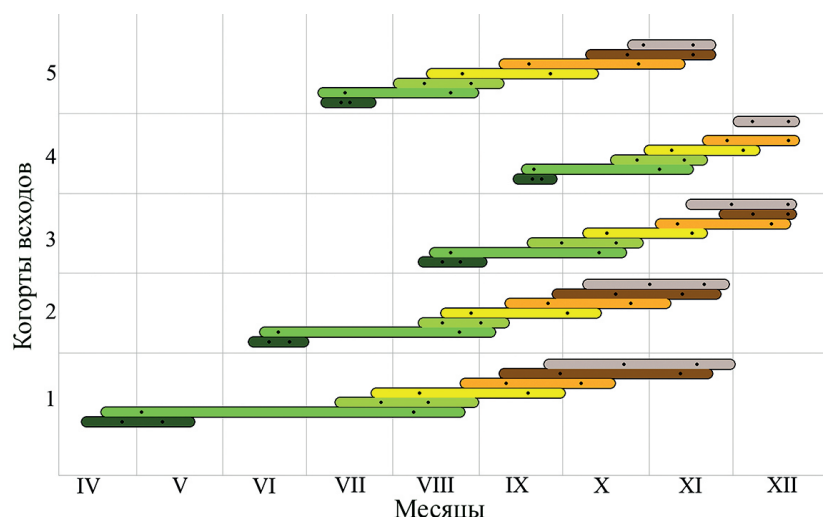
## Результаты

**Сезонное развитие *A. artemisiifolia* в предгорных районах.** В 2025 г. в рудераль-

ных сообществах г. Нальчик нами отмечено последовательное появление четырёх когорт всходов *A. artemisiifolia* – в апреле-мае (первая когорта), во второй-третьей декадах июня (вторая когорта), второй-третьей декадах августа (третья когорта), второй-третьей декадах сентября (четвёртая когорта) (рис. 2).

Длительность появления всходов составила в среднем от 13 дней у первой когорты до 7–8 дней у второй-третьей когорт и всего 5 дней у третьей когорты. Фаза вегетации, характеризующаяся активным развитием ассимиляционного аппарата и корневой системы растений, также имеет тенденцию к сокращению у каждой последующей когорты, несмотря на более позднее окончание. Для первой когорты средняя протяженность фазы составили 88 дней (в среднем  $5.05-12.08$ ), для второй когорты – 63 дня ( $20.06-20.08$ ), для третьей когорты – всего 51 день с окончанием в октябре ( $27.08-20.10$ ). Четвёртая, наиболее поздняя когорта всходов, характеризуется минимальной длительностью активной вегетации (47 дней), завершившейся к середине ноября.

Фенофаза вегетации растений во всех случаях значительно перекрывается с фазой бутонизации (см. рис. 2) – самой короткой и стабильной по продолжительности (14–16 дней). Наиболее длительное цветение характерно для первой когорты, в среднем 37



**Рис. 2.** Диаграмма сезонного развития *Ambrosia artemisiifolia* в предгорьях (когорты всходов 1–4) и высокогорьях (5) Кабардино-Балкарской Республики в 2025 г.; IV–XII – месяцы года с апреля по декабрь. Фенологические фазы последовательно слева-направо обозначены в цветовой палитре: появление всходов – темно-зелёный; вегетация – зелёный; бутонизация – светло-зелёный; цветение – жёлтый; плодоношение – оранжевый; обсеменение – коричневый; отмирание – серый. Точками отмечены средние даты начала и окончания фенофаз.

дней (12.08–20.09). В более поздних когортах высвобождение пыльцевых зёрен заняло в среднем 27–29 дней. При этом окончание пыления у второй когорты растений (29.08–3.10) относительно первой когорты запаздывает всего на две недели, а сроки наиболее активного цветения в обоих случаях во многом совпадают. У третьей когорты цветение завершается только в середине ноября (18.10–16.11) – практически на два месяца позже первой когорты. В 2025 г. на фоне тёплой осени и аномально тёплого начала зимы растения четвёртой когорты, сформировавшие немногочисленные мужские соцветия, успели пройти фазу цветения с начала ноября по первую декаду декабря.

Фенофаза плодоношения, в значительной степени перекрывающаяся с фазой цветения, отличается достаточно стабильной продолжительностью – 22–29 дней вне зависимости от очередности появления всходов (см. рис. 2). Продолжительность фазы обсеменения максимальна для первой когорты в среднем 45 дней (30.09–15.11). Период осыпания созревших семян у растений второй когорты сокращается на 15 дней и завершается практически одновременно с особями первой когорты (17.10–16.11). Фаза обсеменения третьей когорты в 2025 г. в среднем составила 20 дней (первая-вторая декады декабря) и была прервана заморозками, погубившими побеги как с недозревшими сеянками в фазе плодоношения, так и с осыпающимися плодами. Также во второй декаде декабря заморозками был прерван цикл сезонного развития растений четвёртой когорты на этапе плодоношения. Растения данной наиболее поздней когорты не успели сформировать полноценные сеянки. Отмирание побегов первых двух когорт после окончания обсеменения растений завершилось ещё к третьей декаде ноября до наступления заморозков (см. рис. 2).

В целом длительность сезонного развития *A. artemisiifolia* заметно сокращается от первой к четвёртой когорте соответственно срокам появления всходов и благодаря сокращению продолжительности отдельных фенологических фаз у более поздних когорт. Сезонное развитие первой когорты растений в 2025 г. завершилось в среднем за 200 дней,

второй когорты – за 152 дня, третьей – за 115 дней. Цикл сезонного развития четвёртой когорты растений *A. artemisiifolia* составил 93 дня, что недостаточно для прохождения всех фенологических фаз.

**Сезонное развитие *A. artemisiifolia* в условиях высокогорий.** В условиях высокогорий Кабардино-Балкарской Республики в 2025 г. было отмечено только одно поколение всходов амброзии полыннолистной (см. рис. 2). Всходы появляются достаточно поздно: в первой – третьей декадах июля. Средняя продолжительность фазы вегетации составила всего 42 дня, что более чем в два раза меньше, чем у первой когорты растений в предгорьях, и на пять дней короче, чем у четвёртой когорты. Завершение периода активного побегообразования приходится на конец августа и сопровождается формированием мужских соцветий – фаза плодоношения (в среднем 18 дней, с 10 по 28 августа).

В то же время длительность важнейшей для репродукции популяций фенофазы цветения составляет в среднем 33 дня (25.08–26.09), что всего на четыре дня меньше, чем продолжительность цветения растений первой когорты предгорий. За счёт достаточно раннего начала пыления сроки цветения высокогорных популяций амброзии в целом схожи с таковыми у второй когорты растений предгорий (см. рис. 2).

Фенофаза плодоношения *A. artemisiifolia* в условиях высокогорий также отличается значительной продолжительностью, составляя в среднем 39 дней (18.09–26.10) – на 10–17 дней дольше, чем в предгорьях. Средние сроки окончания фазы плодоношения схожи с таковыми у второй когорты растений предгорий.

Опадение первых созревших семян высокогорных популяций началось задолго до окончания фенофазы плодоношения (см. рис. 2), однако в среднем длительность обсеменения составила 32 дня (16.10–17.11), что по продолжительности и срокам прохождения соответствует второй когорте растений предгорий. В большинстве случаев окончание обсеменения во второй декаде ноября 2025 г. совпало с окончанием отмирания побегов амброзии – естественным этапом завершения



цикла сезонного развития высокогорных популяций в отсутствие сильных осенних заморозков.

### Обсуждение

**Общие закономерности фенологии *A. artemisiifolia* в предгорных районах.** Известно, что сроки появления всходов и рост молодых растений *A. artemisiifolia* во многом зависят от температурных показателей [Deen et al., 1998]. В опытах Leiblein-Wild et al. [2014] было показано, что семена *A. artemisiifolia* европейских и североамериканских популяций вне зависимости от происхождения прорастают в температурном диапазоне  $+(5-25)^{\circ}\text{C}$ , наиболее интенсивно – в диапазоне  $+(16-17)^{\circ}\text{C}$ . Оптимальная среднесуточная температура для появления всходов амброзии на юге России составляет  $+(8-10)^{\circ}\text{C}$ , а при достижении температуры  $+(26-28)^{\circ}\text{C}$  всхожесть резко падает [Накаева, Оказова, 2016]. Сроки появления первой когорты всходов амброзии в предгорьях Кабардино-Балкарии в целом соответствуют таковым для юга России [Ситникова, 2013; Накаева, Оказова, 2016], в частности для лесостепной зоны Чеченской Республики [Макаева, Оказова, 2016]. Семянки активно прорастают в апреле-мае при достижении средней температуры  $+(10-15)^{\circ}\text{C}$ , т.е.  $+(9-13)^{\circ}\text{C}$  ночью и  $+(12-17)^{\circ}\text{C}$  днём (см. табл.). В то же время массовое прорастание семян амброзии в Краснодарском крае отмечается уже во второй-третьей декаде марта [Лучинский, Макоев, 2011], а в условиях Предгорного Крыма всходы появляются только к началу июля [Жалдак, 2011].

Фаза активной вегетации первой когорты растений *A. artemisiifolia*, составившая в 2025 г. в среднем 88 дней, продолжалась с начала мая по середину июля с периодом наиболее интенсивного побегообразования в июне. Согласно литературным данным, в южных и юго-восточных регионах России усиленный рост побегов амброзии в основном приходится на июнь-июль – наиболее влагообеспеченный и прохладный летний период [Накаева, Оказова, 2016; Есипенко, Савва, 2017]. Общая продолжительность активного роста и развития побегов для вида в целом достигает 100–120 дней [Ситникова,

2013], но может сокращаться до 25–30 дней [Жалдак, 2011].

Образование мужских соцветий и высвобождение пыльцевых зёрен – одна из наиболее изученных фенофаз *A. artemisiifolia*, что обусловлено высокой аллергенностью пыльцы вида. Сроки начала цветения амброзии полыннолистной во многом определяются продолжительностью светового дня [Deen et al., 1998; Leiblein-Wild et al., 2016; Simard, 2020]. Показано, что цветение вида наступает при сокращении длительности светового дня менее 95% от максимального показателя для конкретного региона [Leiblein-Wild et al., 2016]. Установленное пороговое значение длительности светового дня составляет 14.5–15.9 часа [Deen et al., 1998; Leiblein-Wild et al., 2016]. В Восточной Канаде и странах Европы начало высвобождения пыльцы приходится таким образом на август [Leiblein-Wild et al., 2014, 2016; Simard, 2020], что также соответствует срокам начала цветения в разных регионах Российской Федерации – Краснодарской крае, республиках Адыгея, Крым и Башкортостан, в Чеченской Республике и Приморье [Абрамова, 2011; Жалдак, 2011; Лучинский, Макоев, 2011; Макаева, Оказова, 2016; Накаева, Оказова, 2016; Есипенко, Савва, 2017; Панеш, 2019]. Согласно нашим наблюдениям, в предгорьях Кабардино-Балкарии цветение первой когорты всходов *A. artemisiifolia* также приходится на середину августа.

Средняя продолжительность самой фенофазы цветения, составившая в нашем случае 37 дней, во многом зависит от температурных показателей среды [Deen et al., 1998] и подвержена значительной внутривидовой изменчивости, например: от 29 до 62 дней (36 дней в среднем) во Франкфурте, Германия [Leiblein-Wild et al., 2014]. В республиках Адыгея и Крым выпуск пыльцы, как и в предгорьях Кабардино-Балкарии, завершается в сентябре [Жалдак, 2011; Панеш, 2019]. В Чеченской Республике и Краснодарской крае цветение продолжается до начала осенних заморозков в октябре [Макаева, Оказова, 2016; Накаева, Оказова, 2016]. В Израиле зафиксировано декабрьское цветение *A. artemisiifolia* [Yair, 2019], хотя здесь речь может идти о цветении поздних когорт амброзии. При этом

количество осадков обычно не коррелирует ни с одним из параметров цветения вида [Leiblein-Wild et al., 2014].

Обсеменение амброзии, вероятно, также регулируются фотопериодом, в связи с чем, вне зависимости от условий роста растений и даты появления всходов, сроки массового созревания, осыпания семян в границах крупных географических точек нередко синхронизированы [Simard, 2020]. На юго-западе Германии порог длительности светового дня для начала обсеменения составляет 13.7 часа, а при продолжительности дня 11.5 часа (середина октября) осыпается около 90% семян [Leiblein-Wild et al., 2014]. В Восточной Канаде 50% плодов осыпаются в период с 6 по 22 октября, 70% семян – с 24 октября по 7 ноября [Simard, 2020]. В условиях Краснодарского края обсеменение завершается в сентябре [Лучинский, Маковеев, 2011], в Предгорном Крыму – во второй декаде октября [Жалдак, 2011; Панеш, 2019], в Чеченской Республике – в ноябре [Макаева, Оказова, 2016]. В Республике Башкортостан, на северной границе ареала вида, побеги *A. artemisiifolia* побиваются осенними заморозками до созревания семян [Абрамова, 2011]. Указанные сроки обсеменения в целом совпадают с таковыми для первой когорты растений амброзии в предгорьях Кабардино-Балкарии (30.09–15.11).

**Сезонное развитие последовательных когорт растений *A. artemisiifolia*.** Анализ сезонного развития *A. artemisiifolia* в предгорьях Кабардино-Балкарии позволил установить одну из ключевых стратегий выживания вида – формирование нескольких последовательных поколений растений (когорт). В 2025 г. в Нальчике выявлено четыре таких когорты, всходы которых отмечены в апреле-мае, июне, августе и сентябре. Подобные особенности фенологического развития вида были зафиксированы и в других южных, юго-восточных регионах Российской Федерации. В условиях Предгорного Крыма амброзия полыннолистная формирует две когорты всходов, первая из которых развивается из крупных семян в начале июля, вторая появляется позднее из более мелких семян [Жалдак, 2011]. В Краснодарском крае также отмечена значитель-

ная продолжительность появления всходов *A. artemisiifolia*, первые из которых массово формируются с 10 по 26 марта, последние – в начале июля [Лучинский, Маковеев, 2011]. В Приморском крае вид формирует две основные когорты: 60–70% семян прорастает с 20 апреля по 10 мая, 10–15% семян дают всходы в июне [Есипенко, Савва, 2017]. В целом при благоприятных погодных условиях всходы амброзии появляются на протяжении практически всего летнего периода [Накаева, Оказова, 2016; Есипенко, Савва, 2017; Basset, Crompton, 1975; DiTommaso, 2004]. Относительно длительный для однолетников цикл сезонного развития и позднее цветение амброзии полыннолистной определяют необходимость раннего прорастания семян и подверженность всходов воздействию весенних заморозков [Leiblein-Wild et al., 2014]. Поэтому более поздние когорты растений составляют резерв популяций *A. artemisiifolia* на случай гибели ранних когорт всходов.

Согласно литературным данным, растения ранних и поздних когорт амброзии, несмотря на разницу в сроках появления всходов в 2–3 месяца, обычно проходят фазы цветения и плодоношения одновременно [Жалдак, 2011; Лучинский, Маковеев, 2011; Есипенко, Савва, 2017]. Это объясняется характерной для вида феноэкспрессией – ускорением прохождения отдельных фенологических фаз у поздних когорт в условиях более продолжительного светового дня и повышенных температур. В случае *A. artemisiifolia* такое явление имеет скорее физиологическую природу и не наследуется в ряду поколений [Лучинский, Маковеев, 2011]. В наших исследованиях также отмечена тенденция к сокращению продолжительности фазы вегетации каждой из последующих когорт на 25, 37 и 41 день относительно первой когорты. Несмотря на более короткие периоды активного роста и побегообразования, высота растений в популяциях разных когорт варьировала в схожем диапазоне от 15 до 120 см (для четвертой когорты 15–90 см) в зависимости от микроусловий местообитаний. Как показали исследования в условиях Предгорного Крыма, растения более поздней когорты характеризуются большей относительной скоростью роста, что обеспе-

чивает развитие крупного габитуса [Жалдак, 2011]. В других случаях достоверная разница в высоте побегов амброзии двух последовательных когорт составляла 100–130 см [Есипенко, Савва, 2017]. Соответственно данный вопрос требует специальных морфометрических исследований.

Благодаря феноэкспрессии на ранних этапах развития, сроки активного цветения растений второй когорты во многом синхронизированы с первой, а запаздывание окончания цветения второй когорты составило всего две недели. Периоды осыпания созревших семян у растений обеих когорт завершились практически одновременно к середине ноября. Синхронизация сроков окончания сезонного развития растений последовательных когорт – характерная видовая особенность *A. artemisiifolia* [Жалдак, 2011; Есипенко, Савва, 2017]. В то же время, несмотря на сжатые сроки побегообразования и быстрый переход к цветению, окончание высвобождения пыльцы у третьей и четвёртой когорт зафиксировано почти на два-три месяца позже первой когорты. Благодаря аномально тёплой осени и началу зимы 2025 г. с длительным безморозным периодом растения третьей когорты успели сформировать часть полноценных семян до прерывания процесса обсеменения декабрьскими морозами. Растения четвёртой когорты, находившиеся в это время на ранних этапах цветения, образовать полноценные плоды не успели. Зимнее цветение *A. artemisiifolia* в Северном полушарии при наличии благоприятных температурных условий в целом не является аномальным для вида. Например, период выпуска пыльцы в условиях тёплого климата Израиля длится с мая по декабрь [Yair, 2019].

Таким образом, даже в условиях аномально тёплой осени 2025 г. полное завершение цикла сезонного развития с формированием полноценных семян отмечено только для первых двух когорт. Известно, что задержка появления всходов в среднем всего на 18.5 дня сокращает семенную продуктивность амброзии в 2.2 раза [Simard, 2020]. Поэтому можно ожидать уменьшения значимости второй когорты растений в формировании почвенного банка семян предгорных популя-

ций *A. artemisiifolia*. Вклад третьей когорты в поддержание репродуктивного потенциала популяций ещё ниже из-за незавершённого периода обсеменения.

#### Фенологические адаптации

#### *A. artemisiifolia* в условиях высокогорий.

*A. artemisiifolia* – фенологически пластичный вид, сезонное развитие которого значительно коррелирует с характеристиками среды конкретных местообитаний [Leiblein-Wild et al., 2014]. Ряд фенологических приспособлений вида могут носить физиологический характер [Лучинский, Маковеев, 2011]. В то же время размножение исключительно половым способом способствует быстрой эволюции амброзии за счёт выживания наиболее адаптированных генотипов в локальных местообитаниях [Leiblein-Wild et al., 2014]. В частности установлено, что европейские популяции *A. artemisiifolia* фенологически адаптированы к длительности светового дня и температурным параметрам среды в местах инвазии, обладают более широким температурным диапазоном прорастания семян, а также большей всхожестью, скоростью прорастания и повышенной морозостойкостью относительно североамериканских популяций, что позволяет виду быстро формировать хорошо адаптированные экотипы [Leiblein-Wild et al., 2014]. Достаточно низкие значения необходимой минимальной температуры для прорастания семян (от +3.6 до +5°C [Guillemin et al., 2013; Leiblein-Wild et al., 2014]) способствуют не только ранневесеннему появлению всходов и продлению вегетационного периода, но и распространению вида в северном широтном направлении [Cunze et al., 2013], а также вдоль высотного градиента в горах. Фенологические адаптации вида проявляются не только в пространственном, но и временном аспектах. Так, традиционным временем цветения *A. artemisiifolia* в разных регионах Европы считается середина – конец августа, однако с начала 2000-х годов пыльца вида всё чаще регистрируется уже в июле, что может быть связано с современными климатическими изменениями [Leiblein-Wild et al., 2016].

Приведённые данные свидетельствуют о высоком потенциале фенологической измен-



чивости *A. artemisiifolia* при распространении на новые территории. Подобная адаптивность способствует закреплению вида в высокогорных местообитаниях Центрального Кавказа. К основным приспособительным реакциям амброзии здесь можно отнести сокращение длительности фазы активного побегообразования с быстрым переходом к цветению, нередко без ущерба развитию вегетативной массы растений. Кроме того, отмечено сохранение растениями длительных периодов цветения, плодоношения и обсеменения, по продолжительности практически не уступающим таковым в предгорных популяциях первой и второй когорт. Это критически важные фазы для возобновления популяций. На фоне тёплой осени 2025 г. растения *A. artemisiifolia* успели сформировать полноценные семянки до побития побегов ноябрьскими заморозками.

### Заключение

Ключевой особенностью фенологического развития *A. artemisiifolia* в предгорных районах Кабардино-Балкарской Республики является формирование до четырёх последовательных когорт (поколений) всходов в течение одного вегетационного сезона, что позволяет популяциям эффективно использовать благоприятные температурные условия и компенсировать возможную гибель ранневесенних всходов. Для поздних когорт характерна феноэкспрессия – сокращение продолжительности отдельных фаз и всего цикла сезонного развития, что позволяет второй и третьей когортам быстрее перейти в фазу цветения (нередко без ущерба развитию вегетативной массы) и сформировать полноценные семянки до побития побегов заморозками.

Способность *A. artemisiifolia* к формированию нескольких когорт имеет большое практическое значение с точки зрения борьбы с распространением амброзии, оценки рисков аллергических реакций у населения и ущерба экосистемам. Появление нескольких генераций всходов определяет необходимость проведения повторных мероприятий по их уничтожению (апрель-май, июнь, август, сентябрь). Необходимо также учитывать

ускорение вегетативного развития растений в ряду когорт – период, когда целесообразно проводить их механическое удаление. Благодаря стратегии формирования нескольких генераций значительно увеличивается время цветения *A. artemisiifolia* с высвобождением аллергенной пыльцы с июля-августа по начало декабря, что определяет необходимость коррекции сроков профилактики для людей, страдающих сезонным поллинозом.

С точки зрения оценки репродуктивного потенциала растений главной целью мероприятий по уничтожению амброзии являются особи первой когорты. Обладая наиболее продолжительными периодами вегетативного роста (88 дней), цветения (37 дней) и обсеменения (45 дней), эти растения вносят максимальный вклад в формирование почвенного банка семян. Для предупреждения пополнения запаса семян второй и третьей когортами необходимо учитывать их быстрый переход от цветения к обсеменению. Растения третьей и четвёртой когорт с наименьшим репродуктивным потенциалом, тем не менее, подлежат уничтожению как высококонкурентные, наносящие ущерб популяциям аборигенных видов.

Сравнение ритмов сезонного развития предгорных и высокогорных популяций *A. artemisiifolia* показало выраженную фенологическую пластичность вида, позволяющую ему расширять ареал вдоль высотного градиента. Позднее формирование единственной когорты всходов в июле компенсируется ускоренным вегетативным развитием растений (42 дня) с быстрым переходом в фазу цветения в период с подходящей длительностью светового дня (конец августа). Несмотря на общее сокращение жизненного цикла (120 дней против 200 дней в предгорьях), в популяциях отмечено сохранение или незначительное сокращение продолжительности критически важных для репродукции фаз цветения, плодоношения и обсеменения. Успешное завершение жизненного цикла с формированием полноценных семян способствует эффективному возобновлению высокогорных популяций *A. artemisiifolia*.

В заключение стоит отметить, что результаты исследований получены на основе обра-

ботки полевых данных, полученных в 2025 г. с аномально тёплыми для региона осенью и началом зимы. Представленные сведения, таким образом, отражают биологический потенциал сезонного развития амброзии полыннолистной на Центральном Кавказе, реализация которого, особенно в высокогорных популяциях с единственной когортой всходов, во многом будет зависеть от погодных условий конкретного года. В то же время на фоне современных тенденций климатических изменений стоит ожидать повторяющуюся реализацию данного потенциала (семена амброзии хранятся в почве десятилетиями с сохранением всхожести) и дальнейшего расширения ареала *A. artemisiifolia* в высокогорьях Кавказского экорегиона.

### Финансирование работы

Исследования частично проведены в рамках государственного задания № 075-00347-19-00 по теме «Закономерности пространственно-временной динамики луговых и лесных экосистем в условиях горных территорий (российский Западный и Центральный Кавказ)».

### Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

### Соблюдение этических стандартов

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

### Литература

Акатова Т.В., Акатов В.В. Высотное распространение чужеродных видов растений на Западном Кавказе // Российский журнал биологических инвазий. 2019. Т. 12, № 2. С. 11–29 [Akatoва T.V., Akatov V.V. Elevational distribution of alien plant species in the Western Caucasus // Russian Journal of Biological Invasions. 2019. Vol. 10, iss. 3. P. 205–219. <https://doi.org/10.1134/S2075111719030044>].

Абрамова Л.М. Чужеродные виды растений на Южном Урале // Сорные растения в изменяющемся мире: актуальные вопросы изучения разнообразия, происхождения, эволюции: мат. 1-й Международ. научн. конф. СПб., 2011. С. 5–10.

Головина Л.А., Ишмуратова М.М. Фенология сортов *Ribes nigrum* селекции Башкирского НИИСХ в усло-

виях Башкирского Предуралья // Вестник Пермского университета. Серия: Биология. 2024. Вып. 3. С. 253–262. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2024-3-253-262>

Дгебуадзе Ю.Ю. Инвазии чужеродных видов в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // Российский журнал биологических инвазий. 2014. Т. 7, № 1. С. 2–8 [Dgebuadze Yu.Yu. Invasions of alien species in Holarctic: Some results and perspective of investigations // Russian Journal of Biological Invasions. 2014. Vol. 5, no. 2. P. 61–64. <https://doi.org/10.1134/S2075111714020039>].

Емузова Л.З. Физическая география Кабардино-Балкарской Республики. М.: Поматур, 2003. 184 с.

Есипенко Л.П., Савва А.П. Роль амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* (F.) (Coleoptera: Chrysomelidae), в подавлении амброзии полыннолистной в Приморском крае России // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета. 2017. № 131. С. 1204–1224.

Жалдак С.Н. Эколого-ценотические особенности *Ambrosia artemisiifolia* в условиях предгорного Крыма // Экосистемы, их оптимизация и охрана. 2011. С. 66–70.

Лучинский С.И., Маковеев А.В. Сорняк амброзия полыннолистная (*Ambrosia artemisiifolia*) в посевах подсолнечника // Научный журнал КубГАУ. 2011. № 69(05). С. 179–187.

Макаева А.З., Оказова З.П. Флористический состав сорных растений посевов кукурузы в лесостепной зоне Чеченской Республики // Современные проблемы науки и образования. 2016. № 6. С. 507.

Накаева С.-М.А., Оказова З.П. Видовой состав сорных растений посевов кукурузы лесостепной зоны Чеченской Республики // Успехи современного естествознания. 2016. № 12. С. 314–318.

Панеш О.А. Адвентивные растения Адыгеи // Вестник Адыгейского государственного университета. 2019. Вып. 4(251). С. 68–73.

Пшегусов Р.Х., Чадаева В.А. Комплексный подход учёта экологических факторов в моделях современного распределения и климатогенной динамики *Ambrosia artemisiifolia* L. на Кавказе // Российский журнал биологических инвазий. 2023. № 3. С. 149–167. DOI:10.35885/1996-1499-16-3-149-167 [Pshegusov R., Chadaeva V. Integrated approach to accounting for environmental factors in models of the current distribution and climatic dynamics of *Ambrosia artemisiifolia* L. in the Caucasus // Russian Journal of Biological Invasions. 2023. Vol. 14, no. 4. P. 149–167. DOI: 10.1134/S2075111723040136].

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.

Ситникова Н.В. Карантинные сорные растения: учеб. пособие. Казань: КФУ, 2013. 150 с.

Файвуш Г.М., Алексанян А.С., Оганнисян Р.И. Векторы инвазии и распространение некоторых инвазионных видов растений в Армении // Российский журнал

- биологических инвазий. 2022. Т. 15, № 2. С. 96–106. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-15-2-96-106> [Fayvush G.M., Aleksanyan A.S., Hovhannisyann H.I. Invasion Vectors and Distribution of Some Invasive Plant Species in Armenia // Russian Journal of Biological Invasions. 2022. Vol. 13, no. 3. P. 350–360. <https://doi.org/10.1134/S2075111722030043>].
- Цепкова Н.Л., Чадаева В.А., Саблирова Ю.М. Дополнение к чужеродной флоре Кабардино-Балкарской Республики // Российский журнал биологических инвазий. 2025. № 1. С. 151–161. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-18-1-151-161> [Tsepkoval N.L., Chadaeva V.A., Sabirova Y. M. Complement to the alien flora of the Kabardino-Balkarian Republic // Russian Journal of Biological Invasions. 2025. Vol. 16, no. 2. P. 151–161. <https://doi.org/10.1134/S2075111725700122>].
- Чадаева В.А., Шхагапсоева К.А., Цепкова Н.Л., Шхагапсоев С.Х. Мониторинг распространения *Ambrosia artemisiifolia* L. в луговых фитоценозах Кабардино-Балкарской Республики (Центральный Кавказ) // Российский журнал биологических инвазий. 2018. № 1. С. 130–140 [Chadaeva V.A., Shhagapsoeva K.A., Tsepkoval N.L., Shhagapsoev S.H. Monitoring of *Ambrosia artemisiifolia* L. distribution in meadow phytocenoses of Kabardino-Balkarian Republic (Central Caucasus) // Russian Journal of Biological Invasions. 2018. Vol. 9, no. 2. P. 195–203. <https://doi.org/10.1134/S2075111718020030>].
- Basset I.J., Crompton C.W. The biology of Canadian weeds II. *Ambrosia artemisiifolia* L. and *A. psyllostachya* DC // Canadian journal of Plant science. 1975. Vol. 55. P. 463–476.
- Chmura H.E., Kharouba H.M., Ashander J., Ehlman S.M., Rivest E.B., Yang L.H. The mechanisms of phenology: the patterns and processes of phenological shifts // Ecological Monographs. 2019. Vol. 89, no. 1. e01337. <https://doi.org/10.1002/ecm.1337>
- Cunze S., Leiblein M.C., Tackenberg O. Range expansion of *Ambrosia artemisiifolia* in Europe is promoted by climate change // ISRN Ecology. 2013. Vol. 1. 10126. <https://doi.org/10.1155/2013/610126>
- Deen W., Hunt T., Swanton C.J. Influence of temperature, photoperiod, and irradiance on the phenological development of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) // Weed Science. 1998. Vol. 46. P. 555–560.
- DiTommaso A. Germination behavior of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) populations across a range of salinities // Weed Science. 2004. Vol. 52. P. 1002–1009. <https://doi.org/10.1614/WS-04-030R1>
- Gismeteo (Electronic resource) // (<https://www.gismeteo.ru/>). Accessed 13.01.2026.
- Guillemin J.P., Gardarin A., Granger S., Reibel C., Munier-Jolain N., Colbach N. Assessing potential germination period of weeds with base temperatures and base water potentials // Weed Research. 2013. Vol. 53. P. 76–87. <https://doi.org/10.1111/wre.12000>
- Haokip S., Shankar K., Lalrinnggheta J. Climate change and its impact on fruit crops // Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry. 2020. Vol. 9(1). P. 435–438.
- Huang W., Dai J., Wang W., Li J., Feng C., Du J. Phenological changes in herbaceous plants in China's grasslands and their responses to climate change: a meta-analysis // International Journal of Biometeorology. 2020. Vol. 64. P. 1865–1876. <https://doi.org/10.1007/s00484-020-01974-1>
- Leiblein-Wild M.C., Kaviani R., Tackenberg O. Germination and seedling frost tolerance differ between the native and invasive range in common ragweed // Oecologia. 2014. Vol. 174(3). P. 739–750. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2813-6>
- Leiblein-Wild M.C., Steinkamp J., Hickler T., Tackenberg O. Modelling the potential distribution, net primary production and phenology of common ragweed with a physiological model. Journal of Biogeography. 2016. Vol. 43(3). P. 544–554. <https://doi.org/10.1111/jbi.12646>
- NextGIS: Vector layers and ready-to-go GIS projects based on OSM in ESRI Shape, Geodatabase (Electronic resource) // (<https://data.nextgis.com>). Accessed 15.01.2026.
- Piao S., Liu Q., Chen A., Janssens I. A., Fu Y., Dai J., Liu L., Lian X., Shen M., Zhu X. Plant phenology and global climate change: Current progresses and challenges // Global Change Biol. 2019. Vol. 25. P. 1922–1940. <https://doi.org/10.1111/gcb.14619>
- Rai P.K. A concise review on multifaceted impacts of climate change on plant phenology // Environmental Skeptics and Critics. 2015. Vol. 4, no. 4. P. 106–115.
- Simard M.-J., Nurse R., Page E., Bourgeois G. Common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) seed shattering in wheat, corn and soybean // Weed Science. 2020. Vol. 68(5). P. 1–19. <https://doi.org/10.1017/wsc.2020.51>
- Wickham H. ggplot2: Elegant graphics for data analysis. New York: Springer-Verlag, 2009. 213 p.
- WorldClim: WorldClim climate data base (Electronic resource) // (<https://worldclim.com/version2>). Accessed 15.01.2026.
- Yair Y., Sibony M., Goldberg A., Confino-Cohen R., Rubin B., Shahar E. Ragweed species (*Ambrosia* spp.) in Israel: distribution and allergenicity // Aerobiologia. 2019. Vol. 35(1). P. 85–95. <https://doi.org/10.1007/s10453-018-9542-6>



# PHENOLOGICAL ADAPTATIONS OF *AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA* L. (ASTERACEAE) IN THE CENTRAL CAUCASUS

© 2026 Zherukova S.Z.<sup>1,\*</sup>, Shkhagapsoev S.Kh.<sup>2,\*\*</sup>, Chadaeva V.A.<sup>2,\*\*\*</sup>

<sup>1</sup>Institute of Mathematics and Natural Sciences, Kabardino-Balkarian State University named after Kh.M. Berbekov, Nalchik, 360004;

<sup>2</sup>Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories of the Russian Academy of Science, Nalchik 360051  
e-mail: \*[sabrina.zherukova@mail.ru](mailto:sabrina.zherukova@mail.ru); \*\*[safarbis@mail.ru](mailto:safarbis@mail.ru); \*\*\*[v\\_chadayeva@mail.ru](mailto:v_chadayeva@mail.ru)

Phenological variability is an important component of plant adaptation during dispersal to new territories. A key feature of the seasonal development of *Ambrosia artemisiifolia* in the foothills of the Central Caucasus is the formation of up to four generations (cohorts) of seedlings during a growing season – in April-May, June, August, and September. Summer cohorts of plants serve as a population reserve in the case of spring seedlings death. They had the shortened periods of vegetative growth (by 25-41 days), flowering (by 8-10 days), and seed dispersal (by 15-25 days). This allowed to plants to synchronize the flowering phase with the optimal photoperiod and to form seeds before frost damage. The exception was the fourth plant generation with the shortest life cycle (93 days), insufficient to complete the fruiting phase, interrupted by frosts in the second decade of December. Several generations of *A. artemisiifolia* necessitate repeated measures for their eradication (from April to September) and adjusted timing of seasonal pollinosis, as the pollen release period extends from July-August to early December. The primary target for eradication of *A. artemisiifolia* plants is the first cohort with long periods of vegetative growth (88 days), flowering (37 days), and seeding (45 days). These plants maximize the species reproductive potential and contribute most to the replenishment of the soil seed bank. The phenological plasticity of common ragweed largely determines the successful restoration of populations in highlands. With the late emergence of a single seedling cohort (July) and a short life cycle (120 days versus 200 days for the foothill first cohort), plants still managed to form viable seeds. The main phenological adaptations of highland populations included expression of the vegetative growth phase (42 days) while maintaining the duration of critical reproductive phases, such as flowering (33 days), fruiting (39 days), and seed dispersal (32 days). The results reflect the biological potential for the seasonal development of *A. artemisiifolia* in the Central Caucasus, as they were obtained in 2025, a year with an unusually warm autumn and early winter. At the same time, given current climate trends, it is possible to predict the repeated realization of this potential, considering the long-term storage of ragweed seeds in the soil.

**Key words:** *Ambrosia artemisiifolia*, phenology, foothill and highland populations, Central Caucasus, seedling cohorts, phenoexpression.

# РАСПРОСТРАНЕНИЕ АБОРИГЕННОГО ТРУБКОВЁРТА *CYCNOTRACHELODES CYANOPTERUS* (MOTSCHULSKY, 1861) (COLEOPTERA, ATTELABIDAE) НА СЕВЕРОАМЕРИКАНСКОЙ РОБИНИИ *ROBINIA PSEUDOACACIA* НА ЮГЕ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

© 2026 Коляда Н.А.<sup>1\*</sup>, Ефременко А.А.<sup>2</sup>, Кириченко Н.И.<sup>2,3,4\*\*</sup>

<sup>1</sup>Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН,  
г. Владивосток, 690022, Россия

<sup>2</sup>Институт леса им. В.Н. Сукачёва Сибирского отделения РАН – обособленное подразделение  
ФИЦ Красноярский научный центр СО РАН, Красноярск, 660036, Россия

<sup>3</sup>Федеральное государственное бюджетное учреждение «Всероссийский центр карантина растений»  
ФГБУ «ВНИИКР», пгт. Быково, Московская обл., 140150, Россия

<sup>4</sup>Институт экологии и географии Сибирского федерального университета, Красноярск, 660041, Россия  
email: \*kolyada18@rambler.ru, \*\*nkirichenko@yahoo.com

Поступила в редакцию 4.04.2026. После доработки 08.07.2026. Принята к публикации 24.07.2026

В статье приводятся результаты исследования восточноазиатского вида трубкавёрта *Cycnotrachelodes cyanopterus*, сформировавшего новую трофическую связь с североамериканской робинией ложноакациевой (*Robinia pseudoacacia*, Fabaceae) на юге Дальнего Востока России. Трубкавёрт был обнаружен на *R. pseudoacacia* в 15 из 17 обследованных населённых пунктов Приморского края в 2025 г., что свидетельствует о его широком распространении и успешной адаптации к новому кормовому растению. Из этих пунктов в совокупности было собрано 30 экземпляров имаго трубкавёрта: 10 – отловлено при питании на листьях робинии в полевых условиях, 20 – выведено в лабораторных условиях из листовых трубок с робинии. Наибольшее количество взрослых особей трубкавёрта (12 шт. на 7 модельных деревьях) было задокументировано в посёлке городского типа Славянка. Необходимы дальнейшие наблюдения за популяциями местного вида трубкавёрта на чужеродном растении для изучения его вредоносности и инвазионного потенциала.

**Ключевые слова:** жук, местный вид, *Robinia pseudoacacia*, чужеродное растение, инвазия, Приморский край.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-3-95-101

Североамериканские древесные растения – перспективные объекты для озеленения и использования в технических, пищевых и лекарственных целях не только на родине, но и в их вторичных ареалах [Moerman, 2009; Демидова и др., 2021]. Некоторые из этих растений активно используются в посадках на юге Дальнего Востока России. Таким, к примеру, является представитель семейства сем. Fabaceae (Бобовые) – робиния ложноакациевая, *Robinia pseudoacacia* L.

На Дальнем Востоке России этот вид растений был введён в культуру во второй половине XIX в. во Владивостоке [Урусов, Варченко, 2021]. В 1950-х годах робиния появилась в коллекции дендрария Горнотаёжной станции – филиала ФНЦ Биоразнообразия

ДВО РАН, одного из старейших интродукционных центров на востоке страны [Коляда, 2024]. По нашим наблюдениям, сегодня *R. pseudoacacia* встречается в озеленении 103 населённых пунктов Приморского края. Робиния также отмечена на Южном Сахалине [Баркалов, Таран, 2004], единично в Хабаровске [Борзенкова, Цыренова, 2024], но в Амурской области она вымерзает [Виноградова и др., 2021].

Благодаря высокой экологической пластичности, образованию густой корневой поросли и активности семенного возобновления вид стал проявлять инвазионный характер. В Европе и в европейской части России робиния ложноакациевая внедряется в природные сообщества [Roy et al., 2020; Виноградова и

др., 2014]. Хотя в Приморском крае робиния в естественные ценозы пока не заходит, она часто распространяется на антропогенно нарушенные территории, в связи с чем вид был недавно внесён в Чёрную книгу флоры Дальнего Востока [Виноградова и др., 2021].

За последние 10 лет на *R. pseudoacacia* в Приморском крае был найден ряд чужеродных фитофагов, которые следуют за своим кормовым растением в его вторичный ареал [Гниненко, Главендекич, 2010; Kirichenko et al., 2023, 2024; Коляда, 2024]. В 2024 г. впервые в Приморском крае выявлена новая трофическая связь местного вида трубковёрта *Cycnotrachelodes cyanopterus* (Motschulsky, 1861) (Coleoptera: Attelabidae) с *R. pseudoacacia*. Трубковёрт *C. cyanopterus* – восточно-азиатский вид, который, помимо Дальнего Востока России, известен в Китае, Корее и Японии [Егоров, 1992; Legalov, 2020; Alonso-Zarazaga et al., 2023]. До недавнего времени его единственным кормовым растением считалась леспедеца двуцветная *Lespedeza bicolor* Turcz. (Fabaceae) [Тер-Минасян, 1950]. Единичные повреждения трубковёрта (скрученные в трубки листочки с питающимися внутри личинками) были найдены в Приморском крае в городах Артём, Большой Камень и Спасск-Дальний; из листовых трубок удалось вывести две взрослые особи жука (самку и самца), что позволило подтвердить его видовую принадлежность [Коляда и др., 2025].

Изучение новых трофических связей, которые могут сформировать местные виды насекомых с растениями (в том числе с чужеродными видами), и анализ распространения таких насекомых в новые регионы имеет не только фундаментальное, но и практическое значение [Петров, Шамаев, 2023; Kirichenko et al., 2025].

Целью настоящего исследования являлось изучение *C. cyanopterus* в связи с его новой трофической связью с *R. pseudoacacia* в Приморском крае.

### Материалы и методы

Исследования проводились в июне – августе 2025 г. в 17 населённых пунктах Приморского края на территории, простирающейся

от 42,5 до 46,5° с.ш. и от 131,0 до 134,5° в.д. Использовался традиционный маршрутно-рекогносцировочный метод. В каждом пункте на 10–15 разновозрастных деревьях *R. pseudoacacia* осматривали листья на нижних ветвях (на уровне от 0,5 до 1,5 м от уровня земли) со всех сторон света на наличие характерных повреждений трубковёрта – свёрнутых в трубки листочков.

Собранные трубки доставляли на Горно-таёжную станцию – филиала ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН (ГТС), где на свеже собранном материале проводили замеры длины и диаметра трубок (в наиболее широкой её части). Затем трубки размещали по одной в чашки Петри и содержали до отрождения имаго при постоянных условиях (температуре +25°C и влажности 60%). В ряде населённых пунктов нами были отловлены также взрослые особи жука. Всех имаго (собранных в полевых условиях и выведенных в лаборатории) усыпляли диэтиловым эфиром и доставляли в лабораторию лесной зоологии Института леса (ИЛ) СО РАН (г. Красноярск). Все особи трубковёрта были идентифицированы, смонтированы и помещены на хранение в энтомологическую коллекцию ИЛ СО РАН.

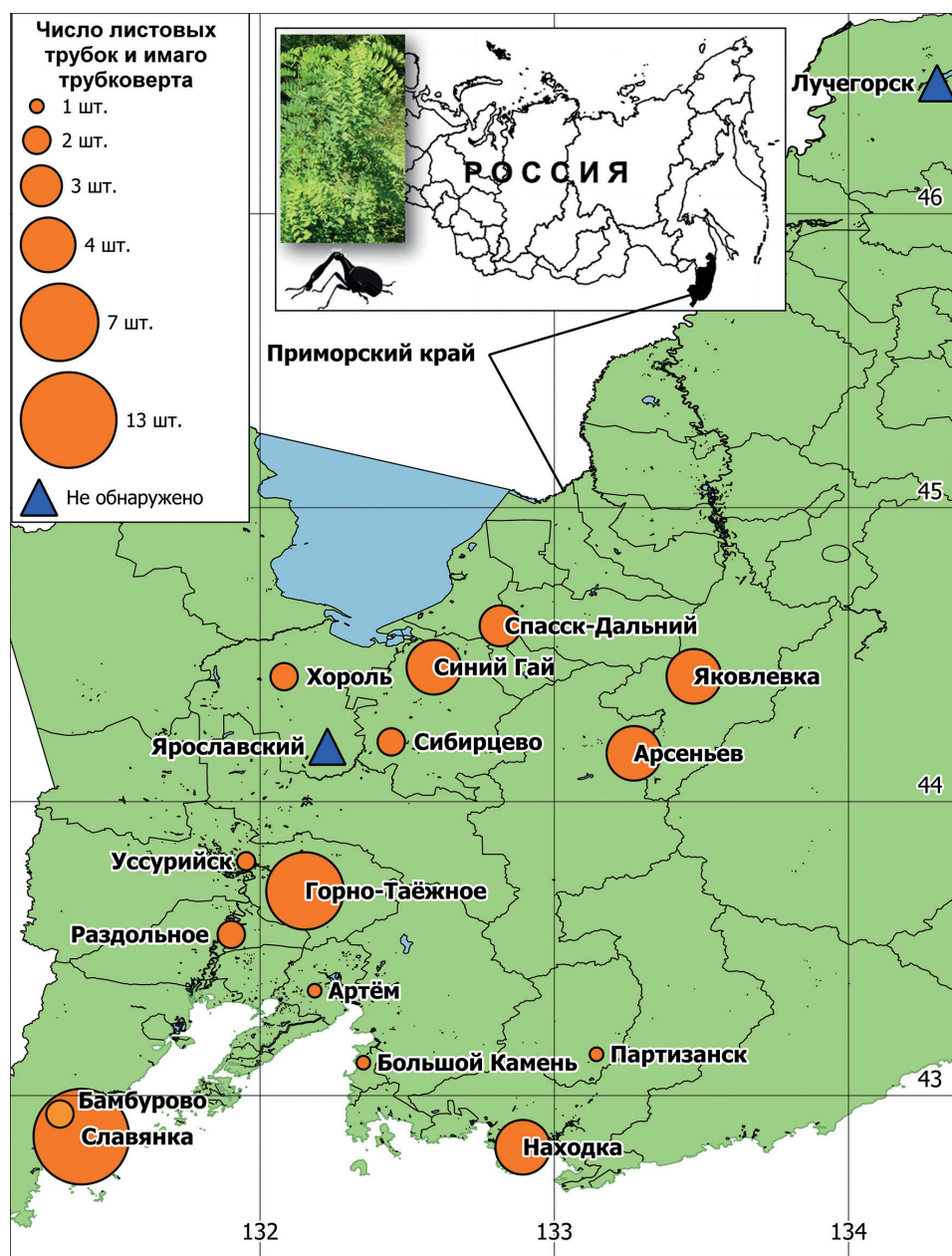
Повреждённые листья фотографировали фотоаппаратом Sony Cyber-Shot DSC-W830 (Япония, Sony Group Corporation), имаго – фотокамерой, встроенной в смартфон Honor200 ELI-NK9 (Китай, Honor Device Co., Ltd.).

### Результаты и обсуждение

В ходе исследований в 2025 г. листовые трубки *C. cyanopterus* были выявлены в 13 из 17 обследованных населённых пунктов Приморского края (рис. 1). В двух пунктах – пгт. Лучегорск и Ярославский – ни трубок, ни имаго жуков на листьях *R. pseudoacacia* выявлено не было (см. рис. 1). В городах Большой Камень и Артём были обнаружены питающиеся на листьях робинии имаго, но не листовые трубки.

В совокупности было найдено 56 листовых трубок в 13 населённых пунктах, расположенных на территории Приморского края. Наибольшее количество листовых трубок было собрано в пгт. Славянка (10 трубок на





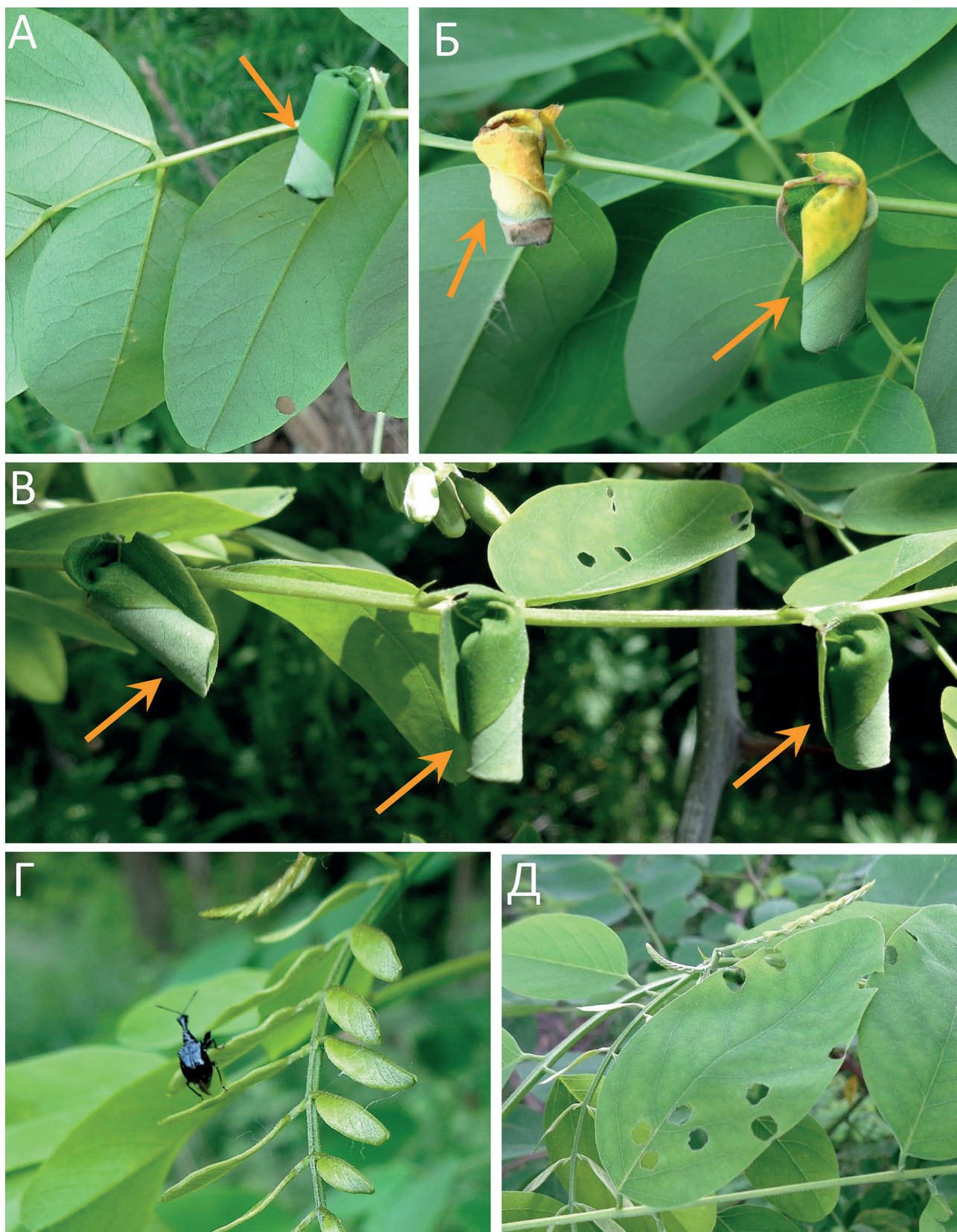
**Рис. 1.** Пункты находок листовых трубок и питающихся имаго трубковерта *Cycnotrachelodes cyanopterus* на листьях *Robinia pseudoacacia* в Приморском крае в июне – августе 2025 г.

7 модельных растениях), наименьшее – в Партизанске и Хороль (по 1 трубке) (табл., рис. 2, А–В). В семи населённых пунктах (Артём, Горно-Таёжное, Синий Гай, Славянка, Спасск-Дальний, Хороль, Большой Камень) были найдены питающиеся на листьях робинии имаго *C. cyanopterus* (см. табл., рис. 2, Г). В 90% случаев на одном сложном листе робинии встречалось по одной трубке, в остальных случаях – по две или три трубки (см. рис. 2, А–В).

Из 56 обнаруженных в Приморском крае трубок 43 были доставлены в лабораторию дендрологии ГТС. Длина трубок составила в

среднем  $1,25 \pm 0,21$  см, диаметр –  $0,38 \pm 0,34$  см. В совокупности было выведено 20 взрослых особей *C. cyanopterus*. Ни одной взрослой особи трубковерта не отродилось из трубок, собранных в Находке, Бамбурово, Сибирцево и Хороль (см. табл.). В 24 листовых трубках, из которых в лабораторных исследованиях не отродились имаго жука, находились его погибшие личинки. Причины их смертности установлены не были. Из одной листовой трубки из с. Яковлевка был выведен самец бракониды (Hymenoptera: Braconidae) (см. табл.), по мнению д.б.н. С.А. Белокобыльского (ЗИН РАН, Санкт-Петербург), предпо-





**Рис. 2.** Листья североамериканской *Robinia pseudoacacia*, повреждённые трубковёртом *Cynotrachelodes cyanopterus* в Приморского края в июне – августе 2025 г.: А–В – листовые трубки, по 1–3 штуки на сложном листе (отмечены стрелками); Г – имаго трубковёрта; Д – отверстия, выгрызенные жуком. Фото Н.А. Коляды.

**Таблица.** Число собранных листовых трубок, выведенных в лабораторных условиях и собранных в поле на *Robinia pseudoacacia* имаго *Cynotrachelodes cyanopterus* и его паразитоида, в населённых пунктах Приморского края в 2025 г.

| №     | Населённый пункт | Число образцов, шт. |                                                 |                                                                   |                                        |
|-------|------------------|---------------------|-------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------|----------------------------------------|
|       |                  | Листовых трубок     | Выведенных из листовых трубок имаго трубкавёрта | Собранных имаго трубкавёрта при питании на листьях робинии в поле | Выведенных из трубок имаго паразитоида |
| 1     | Славянка         | 10                  | 9                                               | 3                                                                 | –                                      |
| 2     | Горно-Таёжное    | 5                   | 2                                               | 2                                                                 | –                                      |
| 3     | Арсеньев         | 4                   | 2                                               | –                                                                 | –                                      |
| 4     | Находка          | 4                   | –                                               | –                                                                 | –                                      |
| 5     | Яковлевка        | 4                   | 1                                               | –                                                                 | 1                                      |
| 6     | Синий Гай        | 3                   | 2                                               | 1                                                                 | –                                      |
| 7     | Уссурийск        | 3                   | 1                                               | –                                                                 | –                                      |
| 8     | Бамбурово        | 2                   | –                                               | –                                                                 | –                                      |
| 9     | Сибирцево        | 2                   | –                                               | –                                                                 | –                                      |
| 10    | Спасск-Дальний   | 2                   | 1                                               | 1                                                                 | –                                      |
| 11    | Раздольное       | 2                   | 1                                               | –                                                                 | –                                      |
| 12    | Партизанск       | 1                   | 1                                               | –                                                                 | –                                      |
| 13    | Хороль           | 1                   | –                                               | 1                                                                 | –                                      |
| 14    | Артём            | –                   | –                                               | 1                                                                 | –                                      |
| 15    | Большой Камень   | –                   | –                                               | 1                                                                 | –                                      |
| ИТОГО |                  | 43                  | 20                                              | 10                                                                | 1                                      |

жительно нового для науки вида паразитоида. Для установления видовой принадлежности этого паразитоида потребуется выведение из особей трубкавёрта самок и дополнительных экземпляров его самцов, что запланировано на полевой сезон 2026 г.

По нашим наблюдениям, взрослые особи трубкавёрта выедают в листьях между второстепенными жилками отверстия округлой или овальной формы от 0,3 до 0,5 см в диаметре (рис. 2, Д). Повреждённые листья постепенно желтеют, увядают и засыхают.

### Заключение

Проведённые нами в 2025 г. исследования свидетельствуют о широком распространении трубкавёрта *C. cyanopterus* на североамериканской робинии ложноакациевой *R. pseudoacacia* на юге Приморского края: вид задокументирован на территории от 42,5 до 44,7° с.ш. и от 131 до 133,5° в.д. По всей видимости, трубкавёрт благополучно адаптировался к потреблению нового для него корма – листьев робинии ложноакациевой. Необходимы дальнейшие наблюдения за популяциями местного вида трубкавёрта

на чужеродном растении для оценки вредности, инвазивного потенциала и риска расселения *C. cyanopterus* в новые регионы страны и ближнего зарубежья, где имеются посадки робинии ложноакациевой. Такие исследования по анализу риска распространения и проявления инвазионных качеств у дендрофильных видов насекомых набирают всё большие обороты [Петров, Шамаев, 2023]. Крайне любопытным представляется также изучение паразитических связей в этой новой трофической системе, а именно: выявление и определение видов паразитоидов, способных находить своего хозяина при переключении последнего на новый кормовой объект.

### Благодарности

Исследования выполнены в рамках государственного задания по теме «Интродукция, экология и охрана флоры и фауны юга Дальнего Востока России» (№ научной темы 0207-2024-0021, № 124012200183-8) [полевые исследования] и при частичной поддержке фонда РНФ (№ проекта 22-16-00075-П) [анализ данных, идентификация трубкавёрта].



## Литература

- Баркалов В.Ю., Таран А.А. Список видов сосудистых растений острова Сахалин // Растительный и животный мир острова Сахалин: мат. Международного сахалинского проекта. Ч. 1. Владивосток: Дальнаука, 2004. С. 39–66.
- Борзенкова Т.Г., Цыренова Д.Ю. Чужеродные древесные растения в озеленении города Хабаровска // Социально-экологические технологии. 2024. Т. 14, № 1. С. 121–137.
- Виноградова Ю.К., Куклина А.Г., Ткачёва Е.В. Инвазионные виды семейства Бобовых. Люпин, Галега, Робиния, Аморфа, Карагана. М.: АБФ, 2014. 304 с.
- Виноградова Ю.К., Антонова Л.А., Дарман Г.Ф., Девятова Е.А., Котенко О.В., Кудрявцева Е.П., Лесик (Аистова) Е.В., Марчук Е.А., Николин Е.Г., Прокопенко С.В., Рубцова Т.А., Хорева М.Г., Чернягина О.А., Чубарь Е.А., Шейко В.В., Крестов П.В. Чёрная книга флоры Дальнего Востока: инвазионные виды растений в экосистемах Дальневосточного федерального округа. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2021. 510 с.
- Гниненко Ю.И., Главендекич М. Рекомендации по выявлению белоакациевой листовой галлицы *Obolodiplosis robiniae* (Haldeman) (Diptera, Cecidomyiidae). М.: Пушкино, 2010. 23 с.
- Демидова Н.А. Васильева Н.Н. Дуркина Т.М. Древесные растения североамериканской флоры в коллекции дендрологического сада им. В.Н. Нилова // Биологическое разнообразие. Интродукция растений: сб. науч. статей. Санкт-Петербург, 2021. С. 50–54.
- Егоров А.Б. Особенности поведения жуков-трубковёртов (Coleoptera, Attelabidae) в процессе приготовления пищи для потомства // Чтения памяти А.Н. Куренцова. Вып. 1–2. Владивосток, 1992. С. 64–101.
- Коляда Н.А. Распространение вредителей *Robinia pseudoacacia* на юге Дальнего Востока России // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 2024. Т. 54, № 8. С. 59–66.
- Коляда Н.А., Ефременко А.А., Акулов Е.Н., Легалов А.А., Кириченко Н.И. Новая трофическая связь аборигенного трубковёрта *Cynotrachelodes cyanopterus* (Motschulsky, 1861) (Coleoptera, Attelabidae) с североамериканской робинией ложноакациевой на юге Дальнего Востока России // Российский журнал биологических инвазий. 2025. Т. 18, № 2. С. 89–95.
- Петров А.В., Шамаев А.В. Южное Приморье Дальнего Востока России: результаты исследования короедов (Coleoptera: Scolytinae) и других насекомых-ксилофагов в 2022 году. Фитосанитария. Карантин растений. 2023. (1):47–58.
- Тер-Минасян М.Е. Фауна СССР. Насекомые жесткокрылые. Вып. 2: Долгоносики-трубковёрты (Attelabidae). М.; Л.: АН СССР, 1950. Т. 27. 231 с.
- Урусов В.М., Варченко Л.И. Интродукция на Дальнем Востоке: проблемы и перспективы // Геосистемы Северо-Восточной Азии: природа, население, хозяйство территорий: мат. науч. конференции. Владивосток, 02–23 апреля 2021 г. Владивосток: Тихоокеанский институт географии ДО РАН, 2021. С. 140–144.
- Alonso-Zarazaga M.A., Barrios H., Borovec R., Bouchard P., 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 deCastro A.J., Yunakov N.N. 2023. Cooperative catalogue of Palaearctic Coleoptera Curculionoidea. 2nd Edition // Monografías electrónicas. Vol. 14. 780 p.
- Kirichenko N.I., Kolyada N.A., Gomboc S. First discovery of the North American leaf-mining moth *Chrysaster ostensackenella* (Lepidoptera: Gracillariidae) in Russia: the genetic diversity of a novel pest in invaded vs. native range // Insects. 2023. 14(7). P. 642.
- Kirichenko N.I., Kolyada N.A., Kosheleva O.V. Ongoing invasion and first parasitoid record of the North American leaf-mining moth *Chrysaster ostensackenella* (Lepidoptera: Gracillariidae) in Primorsky Territory (Russia) // Acta Biologica Sibirica. 2024. Vol. 10. P. 561–582.
- Kirichenko N.I., Ryazanova M.A., Akulov E.N., Baryshnikova S.V., Efremenko A.A., Krutovsky K.V., Kuzevanov V.Y., Selikhovkin A.V., Shashank P.R., Sinev S.Y., Triberti P., Zakharov E.V., Musolin D.L. A Native insect on a non-native plant: the phylogeography of the leaf miner *Phyllonorycter populifoliella* (Lepidoptera: Gracillariidae) attacking the North American balsam poplar in North Asia // Forests. 2025. Vol. 16. P. 190.
- Legalov A.A. Revised checklist of weevils (Coleoptera: Curculionoidea excluding Scolytidae and Platypodidae) from Siberia and the Russian Far East // Acta Biologica Sibirica. 2020. Vol. 6. P. 437–549.
- Moerman D.E. Medicinal plants. An ethnobotanical dictionary. Portland: Timber press, 2009. 799 p.
- Roy D., Alderman D., Anastasiu P., Arianoutsou M., Augustin S., Bacher S., Başnou C., Beisel J., Bertolino S., Bonesi L., Bretagnolle F., Chapuis J.L., Chauvel B., Chiron F., Clergeau P., Cooper J., Cunha T., Delipetrou P., Desprez-Loustau M., Détaint M., Devin S., Didžiulis V., Essl F., Galil B. S., Genovesi P., Gherardi F., Gollasch S., Hejda M., Hulme P.E., Josefsson M., Kark S., Kauhala K., Kenis M., Klotz S., Kobelt M., Kühn I., Lambdon P.W., Larsson T., Lopez-Vaamonde C., Lorvelec O., Marchante H., Minchin D., Nentwig W., Occhipinti-Amброgi A., Olenin S., Olenina I., Ovcharenko I., Panov V.E., Pascal M., Pergl J., Perglová I., Pino J., Pyšek P., Rabitsch W., Rasplus J., Rathod B., Roques A., Roy H., Sauvard D., Scalera R., Shiganova T.A., Shirley S., Schwartz A., Solarz W., Vilà M., Winter M., Yésou P., Zaiko A., Adriaens T., Desmet P. & Reyserhove L. 2020: DAISIE – Inventory of alien invasive species in Europe. Version 1.7. Research Institute for Nature and Forest (INBO).

# DISTRIBUTION OF NATIVE LEAF-ROLLING WEEVIL *CYCNOTRACHELODES CYANOPTERUS* (MOTSCHULSKY, 1861) (COLEOPTERA, ATTELABIDAE) ON THE NORTH AMERICAN BLACK LOCUST *ROBINIA PSEUDOACACIA* IN THE SOUTH OF THE RUSSIAN FAR EAST

© 2026 Kolyada N.A.<sup>1\*</sup>, Efremenko A.A.<sup>2</sup>, Kirichenko N.I.<sup>2,3,4\*\*</sup>

<sup>1</sup>Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, 100-Let Vladivostoku Ave. 159, Vladivostok, 690022, Russia

<sup>2</sup>Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center SB RAS”, Akademgorodok 50/28, 660036 Krasnoyarsk, Russia

<sup>3</sup>Federal State Budgetary Institution «All-Russian Plant Quarantine Center» (VNIIKR), Bykovo, Moscow region, 140150, Russia

<sup>4</sup>Siberian Federal University, Institute of Ecology and Geography, Krasnoyarsk, 660041, Russia  
email: \*[kolyada18@rambler.ru](mailto:kolyada18@rambler.ru), \*\*[nkirichenko@yahoo.com](mailto:nkirichenko@yahoo.com)

This paper presents the results of investigation of the East Asian leaf-rolling weevil *Cycnotrachelodes cyanopterus*, which has formed a new trophic association with the North American black locust (*Robinia pseudoacacia*, Fabaceae) in the south of the Russian Far East. The leaf-rolling weevil was found on *Robinia pseudoacacia* in 15 of 17 surveyed settlements in Primorsky Territory in 2025, indicating its widespread distribution and successful adaptation to the new host plant. A total of 30 weevil adults were collected in these settlements: 10 adults were captured feeding on the black locust leaves in the field, and 20 were reared in the laboratory from leaf rolls of the black locust. The largest number of the beetles (12 adults from 7 model trees) was documented in the settlement of Slavyanka. Further observations of the native beetle populations on alien plant are needed to study the insect harmfulness and invasive potential.

**Keywords:** beetle, native species, *Robinia pseudoacacia*, alien plant, invasion, Primorsky Territory.

## ЧУЖЕРОДНЫЕ И НАТИВНЫЕ ВИДЫ ВЫСШИХ РАКООБРАЗНЫХ В УСТЬЕВЫХ УЧАСТКАХ ПРИТОКОВ ВОДОХРАНИЛИЩ СРЕДНЕЙ И НИЖНЕЙ ВОЛГИ

© 2026 Курина Е.М.

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071, Россия  
e-mail: [ekaterina\\_kurina@mail.ru](mailto:ekaterina_kurina@mail.ru)

Поступила в редакцию 20.05.2026. После доработки 16.08.2026. Принята к публикации 23.08.2026

В работе дан анализ современного видового состава, а также основных количественных характеристик высших ракообразных устьевых зон притоков водохранилищ Средней и Нижней Волги. Наиболее часто и массово встречались амфиподы *Pontogammarus maeoticus* (Sowinsky, 1894) в притоках водохранилищ Средней Волги и *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841) – в притоках водохранилищ Нижней Волги. Единственные представители пресноводной фауны изоподы *Asellus aquaticus* (L., 1758) в изученных устьях рек встречались единично. Комплекс доминирующих видов в реках представлен мизидами и изоподами, а в устьях рек и водохранилищах – амфиподами. В устьях рек мизиды и кумовые ракообразные формируют максимальное количество статистически достоверных ценотических связей с другими видами ракообразных. Показано, что в притоках водохранилищ Средней Волги снижается биомасса амфипод, ассоциированных с моллюсками рода *Dreissena*.

**Ключевые слова:** устья рек, Средняя Волга, Нижняя Волга, понто-каспийские виды, ценотические связи, инвазии.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-3-102-113

### Введение

С созданием системы водохранилищ на р. Волга произошла перестройка речных сообществ, связанная прежде всего с изменением скоростей течения и с заилением биотопов [Волга..., 1978]. Широко расселились моллюски рода *Dreissena*, которые изменили и впоследствии определили структуру донных сообществ [Дрейссена..., 1994]. Расселение моллюска *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) в волжских водохранилищах сопровождалось рядом сопряжённых инвазий каспийских высших ракообразных [Зинченко и др., 2007], в результате чего сформировался псаммопелофильный тип сообществ, включавший вид-эдификатор, корофиид *Chelicorophium curvispinum* Sars, 1895, а впоследствии некоторые виды кумовых ракообразных и мизид [Курина, Селезнёв, 2019]. Позднее произошло вселение и натурализация моллюска *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897), изменившего абитотические и биотические условия в системе-реципиент так, что они стали благоприятными для массового развития других видов, связанных с ним консорционными

отношениями: в первую очередь полихет *Hypania invalida* (Grube, 1860), некоторых видов пиявок и амфипод понто-каспийской и понто-азовской фауны [Филинова и др., 2008; Курина, Селезнёв, 2019; Мельникова, Пряничникова, 2025]. В последнее десятилетие особую роль на песчаных мелководьях водохранилищ играют чужеродные брюхоногие моллюски *Lithoglyphus naticoides* (Preiffer, 1828), связанные биотопическими предпочтениями с каспийскими ракообразными [Яковлев и др., 2009; Курина, 2017].

Устья рек – важные экосистемные зоны, характеризующиеся изменчивыми абитотическими условиями и большим разнообразием биотопов, что создаёт условия для вселения и обитания высших ракообразных, в том числе чужеродных. В литературе основное внимание уделяется изучению зон слияния речных и морских вод, а исследований зон впадения рек в водохранилища или озёра крайне мало. Для водоёмов Верхней и Средней Волги исследования А.В. Крылова, С.Э. Болотова, В.С. Жихарева и соавторов [Болотов и др., 2014; Гидроэкология..., 2015; Жихарев,



2023] на сегодняшний день являются наиболее полными. В работах вышеуказанных авторов для зоопланктона Верхней и Средней Волги установлено, что в период гидрологической стабильности во всех типах устьевых областей выделялось экотонное сообщество, в котором отмечалось заметное увеличение численности, биомассы, разнообразия, видового и функционального богатства. Для Рыбинского водохранилища отмечено, что биомасса макрозообентоса в местах впадения притоков значительно выше, чем в открытых участках водоёма, однако наибольшее видовое богатство макрозообентоса характерно не для устьевых областей рек, а для зон их свободного течения [Гидроэкология..., 2015]. Отдельные сведения о расселении инвазивных видов высших ракообразных в устьевых участках рек Европы известны из многочисленных публикаций [Jażdżewski, 1980; Invasive..., 2002; Holdich, Pöckl, 2007 и др.], однако целенаправленное изучение распространения понто-каспийских и понто-азовских видов в устьях притоков водохранилищ Средней и Нижней Волги проводилось нами впервые.

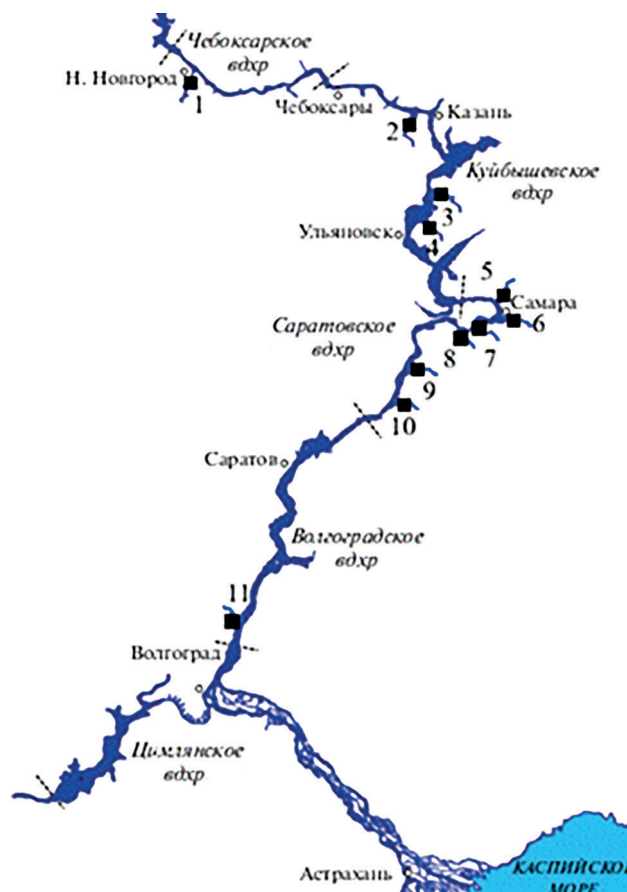
Целью настоящей работы являлось определение видового состава и количественных характеристик высших ракообразных в зонах слияния речных вод и водохранилищных, выявление ключевых особенностей структурной организации, отличающих ценозы высших ракообразных устьевых участков от таковых в водохранилищах и реках Средней и Нижней Волги.

### Материалы и методы исследования

Материалом исследования послужили пробы высших ракообразных, полученные в ходе экспедиционных исследований 2009–2024 гг. Обследованы устьевые участки рек: Майна ( $n = 4$ ), Утка ( $n = 4$ ), Свияга ( $n = 4$ ) (Куйбышевское водохранилище), Сок ( $n = 11$ ), Чапаевка ( $n = 4$ ), Самара ( $n = 11$ ), Чагра ( $n = 4$ ), Безенчук ( $n = 4$ ), Малый Иргиз ( $n = 4$ ) (Саратовское водохранилище), Оленья ( $n = 4$ ) (Волгоградское водохранилище) (всего 54 пробы). Пробы отбирались в прибрежной зоне участков ( $< 3.0$  м) и с лодки на глубине 3.0–7.0 м. Схема станций отбора проб

представлена на рис. 1, координаты станций отбора проб – в табл. 1.

В исследовании не учитывались реки, при впадении которых в водохранилища образуются обширные заливы (реки Уса, Черемшан, Еруслан и др.). Также проанализирован материал проб макро- и нектозообентоса, отобранный в водохранилищах Средней и Нижней Волги (Куйбышевском, Саратовском и Волгоградском) в 2009–2024 гг. (всего 275 проб), а также в реках-притоках разного порядка Волгоградского водохранилища (Большой Иргиз, Еруслан, Торгун, Бизюк, Водянка, Гашон, Горькая, Жидкая Солянка, Куба, Отрожина, Солёная Куба, Солянка 1, Солянка 2, Солянка 3, Яма, Яма 1, Тарлык, Кочетная) в 2015–2017 гг. (всего 186 проб). Схема станций отбора проб и характеристика районов исследований этих водоёмов и водотоков представлены в работах [Курина Селезнёв, 2019; Головатюк, Михайлов, 2021 а, б].



**Рис. 1.** Схема станций отбора проб высших ракообразных в устьевых участках рек Средней и Нижней Волги: квадратным маркером отмечены станции отбора проб в устьевых участках рек: 1 – Ока; 2 – Свияга; 3 – Утка; 4 – Майна; 5 – Сок; 6 – Самара; 7 – Чапаевка; 8 – Безенчук; 9 – Чагра; 10 – Малый Иргиз; 11 – Оленья.

**Таблица 1.** Географические координаты мест взятия проб в исследованных водных объектах

| Станции отбора проб                         | Координаты, с.ш., в.д.                       |
|---------------------------------------------|----------------------------------------------|
| <i>Притоки Куйбышевского водохранилища</i>  |                                              |
| Устье р. Свияга                             | 55.736113, 48.617498<br>55.729759, 48.581289 |
| Устье р. Майна                              | 54.609206, 49.024569<br>54.615321, 49.045907 |
| Устье р. Утка                               | 54.792781, 49.097991<br>54.794204, 49.106566 |
| <i>Притоки Саратовского водохранилища</i>   |                                              |
| Устье р. Безенчук                           | 53.085345, 49.473478<br>53.087070, 49.466122 |
| Устье р. Чагра                              | 52.680622, 48.516829<br>52.670584, 48.512506 |
| Устье р. Сок                                | 53.417183, 50.140471<br>53.417935, 50.151472 |
| Устье р. Малый Иргиз                        | 52.215970, 48.168302<br>52.215970, 48.168302 |
| Устье р. Самара                             | 53.174388, 50.100992<br>53.170393, 50.107931 |
| Устье р. Чапаевка                           | 53.098705, 49.806432<br>53.098741, 49.807988 |
| <i>Притоки Волгоградского водохранилища</i> |                                              |
| Устье р. Оленья                             | 49.182187, 44.870324<br>49.185557, 44.858291 |

Количественные пробы отбирали дночерпателем Экмана – Берджа с площадью захвата дна 1/40 м<sup>2</sup> и 1/25 м<sup>2</sup> по два подъёма на станции и дночерпателем ДАК-100 с площадью захвата дна 1/100 м<sup>2</sup> по восемь подъёмов на станции. Так как дночерпательные сборы не всегда позволяют оценить реальное видовое богатство нектобентических высших ракообразных на различных биотопах, во время экспедиционных исследований также отбирали качественные пробы гидробиологическим скребком с длиной ножа 20 см на глубине до 1.0 м и драгой с длиной ножа 40 см (размер ячеей 0.23 мм) на глубине 1.0–7.0 м. Сбор и обработка материала проведены с применением стандартных гидробиологических методов [Руководство..., 1992; Баканов, 2000; Методы..., 2024].

Во время экспедиционных исследований определялись также некоторые гидрологические показатели участков водоёмов (глубина, скорость течения), описывался состав грунта и определялся тип биотопа. Большинство биотопов представлены заиленными песчаными грунтами (67%) и илистыми грунтами с растительными остатками (28%). Остальные типы грунтов (каменистые и глинистые) составляли около 5% исследованных биотопов.

При установлении видовой принадлежности высших ракообразных использовали описания и ключи, представленные в работах [Carausu et al., 1955; Атлас..., 1968; Определитель..., 1995; Урюпова, 2008; Copilaş-Ciocianu, Sidorov, 2022].

Для анализа видовых ассоциаций высших ракообразных использовался объединённый массив данных по совместной встречаемости видов:

1) в водохранилищах Средней и Нижней Волги (Куйбышевское, Саратовское, Волгоградское);

2) устьевых участках рек, впадающих в водохранилища (реки Майна, Утка, Свияга, Сок, Чапаевка, Самара, Чагра, Безенчук, Малый Иргиз, Оленья);

3) притоках разного порядка водохранилищ Средней и Нижней Волги (реки Уса, Чапаевка, Большой Иргиз, Еруслан, Торгун, Бизюк, Куба, Отрожина, Солёная Куба, Солянка 2, Солянка 3, Яма 1, Тарлык, Кочетная).

Для определения взаимно приуроченных видов высших ракообразных в изученных водоёмах применяли биномиальное распределение с пороговым значением вероятности 0.01. Граф ценогических комплексов высших

**Таблица 2.** Биомасса высших ракообразных в водохранилищах и устьевых участках рек Средней и Нижней Волги

| Виды                                                           | Код  | Средняя Волга                                                        |                                                                | Нижняя Волга                                                         |                                                              |
|----------------------------------------------------------------|------|----------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------|
|                                                                |      | В <sub>ср</sub> * в<br>устьевых<br>участках<br>рек, г/м <sup>2</sup> | В <sub>ср</sub> * в во-<br>дохранили-<br>щах, г/м <sup>2</sup> | В <sub>ср</sub> * в<br>устьевых<br>участках<br>рек, г/м <sup>2</sup> | В <sub>ср</sub> * в водо-<br>хранилищах,<br>г/м <sup>2</sup> |
| Mysidacea                                                      |      |                                                                      |                                                                |                                                                      |                                                              |
| Paramysis ullskyi Czerniavsky, 1882**                          | Prmu | <0.001                                                               | <0.001                                                         | 0.008<br>±0,008                                                      | 0.016<br>±0.010                                              |
| Paramysis lacustris (Czerniavsky, 1882)**                      | Prml | 0.001<br>±0.001                                                      | 0.005<br>±0.000                                                | 0.010<br>±0.010                                                      | 0.013<br>±0.005                                              |
| Katamysis warpachowskyi Sars, 1893**                           | Ktmw | 0.001<br>±0.001                                                      | <0.001                                                         | 0.003<br>±0.002                                                      | 0.021<br>±0.010                                              |
| Cumacea                                                        |      |                                                                      |                                                                |                                                                      |                                                              |
| Pterocuma rostrata (Sars, 1894)**                              | Ptrr | <0.001                                                               | <0.001                                                         | 0.003<br>±0.002                                                      | 0.007<br>±0.004                                              |
| Pterocuma sowinskyi (Sars, 1894)**                             | Ptrs | 0.005<br>±0.003                                                      | 0.041<br>±0.002                                                | 0.010<br>±0.008                                                      | 0.009<br>±0.003                                              |
| Pseudocuma cercaroides Sars, 1894**                            | Psdc | 0.006<br>±0.004                                                      | <0.001                                                         | 0.001<br>±0.001                                                      | 0.002<br>±0.001                                              |
| Caspiocuma campylaspoides (Sars, 1897)**                       | Casc | <0.001                                                               | <0.001                                                         | <0.001                                                               | <0.001                                                       |
| Amphipoda                                                      |      |                                                                      |                                                                |                                                                      |                                                              |
| Dikerogammarus haemobaphes (Eichwald, 1841)**                  | Dkrh | 0.013<br>±0.012                                                      | 0.940<br>0.028                                                 | 0.575<br>±0.461                                                      | 0.387<br>±0.210                                              |
| Dikerogammarus caspius (Pallas, 1771)                          | Dkrc | <0.001                                                               | <0.001                                                         | 0.100<br>±0.086                                                      | 0.031<br>±0.023                                              |
| Dikerogammarus villosus (Sowinsky, 1894)                       | Dkrv | 0.011<br>±0.011                                                      | 0.109<br>±0.006                                                | 0.023<br>±0.017                                                      | <0.001                                                       |
| Pontogammarus robustoides (Sars, 1894)                         | Pntr | 0.005<br>±0.005                                                      | 0.051<br>±0.002                                                | 0.012<br>±0.009                                                      | 0.029<br>±0.010                                              |
| Obesogammarus obesus (Sars, 1896)**                            | Obso | 0.074<br>±0.064                                                      | 0.007<br>±0.000                                                | 0.013<br>±0.010                                                      | 0.097<br>±0.056                                              |
| Pontogammarus maeoticus (Sowinsky, 1894)                       | Pntm | 0.241<br>±0.155                                                      | 0.008<br>±0.000                                                | 0.067<br>±0.034                                                      | 0.077<br>±0.029                                              |
| Wolgagammarus dzjubani (Mordukhay-Boltovskoy et Ljakhov, 1972) | Wlgd | 0.004<br>±0.002                                                      | 0.001<br>±0.000                                                | 0.018<br>±0.009                                                      | 0.015<br>±0.004                                              |
| Chaetogammarus warpachowskyi (Sars, 1894)**                    | Chtw | <0.001                                                               | <0.001                                                         | 0.015<br>±0.007                                                      | 0.018<br>±0.007                                              |
| Shablogammarus chablensis (Carausu, 1943)**                    | Shbc | <0.001                                                               | 0.047<br>±0.002                                                | <0.001                                                               | 0.028<br>±0.014                                              |
| Chelicorophium maeoticum Sowinsky, 1898**                      | Chlm | <0.001                                                               | <0.001                                                         | 0.013<br>±0.012                                                      | <0.001                                                       |
| Chelicorophium curvispinum Sars, 1895**                        | Chlc | 0.019<br>±0.017                                                      | 0.910<br>±0.070                                                | 0.076<br>±0.059                                                      | 0.025<br>±0.016                                              |
| Isopoda                                                        |      |                                                                      |                                                                |                                                                      |                                                              |
| Jaera sarsi Valkanov, 1936**                                   | Jrsr | <0.001                                                               | <0.001                                                         | <0.001                                                               | 0.004<br>±0.002                                              |
| Asellus aquaticus (L., 1758)***                                | Asla | <0.001                                                               | <0.001                                                         | 0.002<br>±0.002                                                      | <0.001                                                       |
| Другие виды                                                    |      | —                                                                    | 0.070<br>±0.022                                                | —                                                                    | 0.044<br>±0.021                                              |
| Биомасса ракообразных, г/м <sup>2</sup>                        |      | 0.378                                                                | 2.190                                                          | 0.949                                                                | 0.823                                                        |

\* Средняя биомасса и ошибка среднего вида высших ракообразных. \*\* Виды, ассоциированные с моллюсками *Dreissena* sp. [по: Курина, Селезнёв, 2019]. \*\*\* Аборигенный вид.



ракообразных строили по алгоритму Kamada-Kawai, группировку вершин осуществляли способом многоуровневой оптимизации модулярности. Видовые ассоциации анализировали с помощью специализированного веб-приложения, разработанного Д.Г. Селезнёвым [2023].

При расчёте средних значений биомассы гидробионтов для оценки вариабельности выборки определяли значения стандартной ошибки средней и медиану при помощи программы Microsoft Excel 2021.

## Результаты

В изученных устьевых участках рек в составе макро- и нектозообентоса зарегистрировано 20 видов высших ракообразных, из них 3 вида – представители отряда Mysidacea, 4 – Cumacea, 11 – Amphipoda, 2 – Isopoda (табл. 2). Большинство обнаруженных видов (19) являются чужеродными для исследованных водоёмов: 17 видов – представители понто-каспийского фаунистического комплекса, 2 – понто-азовского. Изоподы *Asellus aquaticus* (L., 1758) относятся к аборигенной и широко распространённой в Палеарктике фауне. В устьях рек наиболее часто встречались и были массовыми крупные амфиподы *Pontogammarus maoticus* (Sowinsky, 1894) в притоках водохранилищ Средней Волги и *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841) – в притоках водохранилищ Нижней Волги. Наименьшая средняя биомасса характерна для устьевых участков рек Сред-

ней Волги, наибольшая – для водохранилищ Средней Волги, где массовое развитие получили амфиподы рода *Chelicorophium* (см. табл. 2).

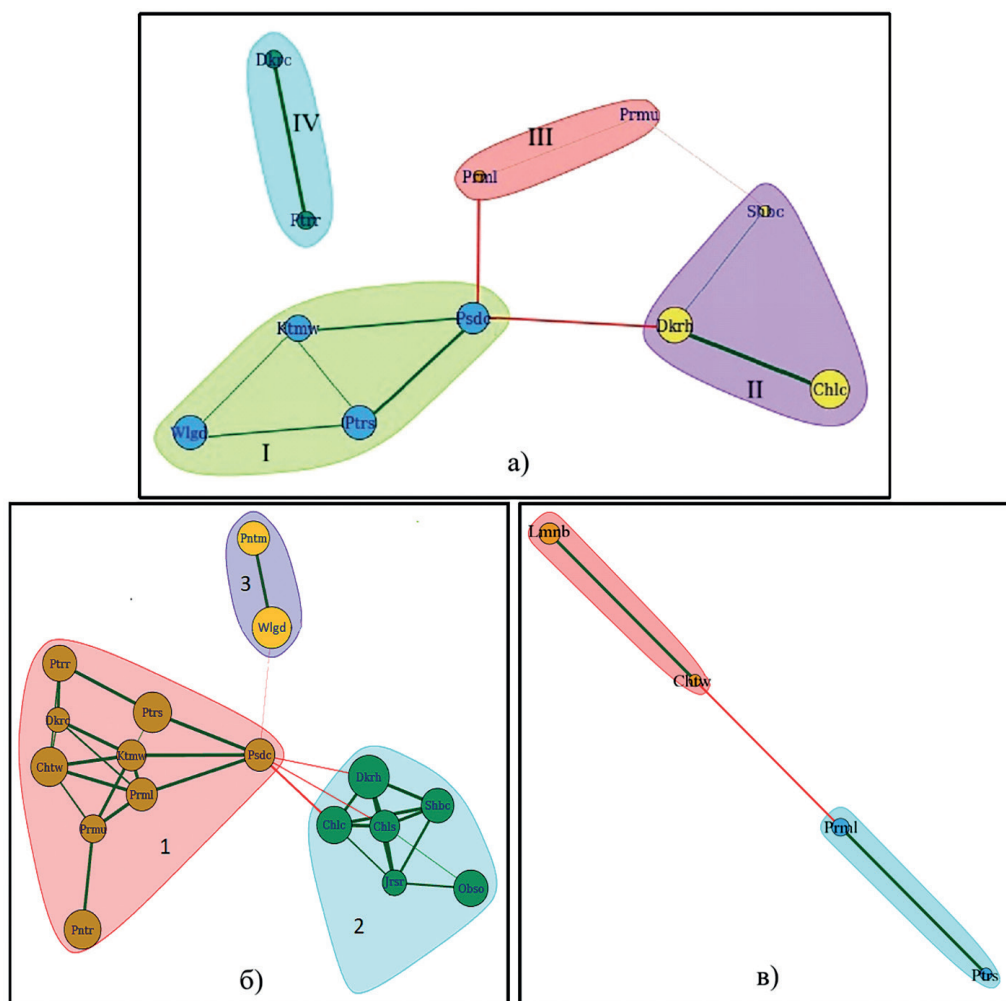
Сравнительные количественные характеристики высших ракообразных в реках, устьях рек и водохранилищах Средней и Нижней Волги представлены в табл. 3. В системе приток – устьевая область – водохранилище число видов, средняя общая биомасса, биомасса на русле и биомасса в прибрежье нелинейно возрастают. В то же время встречаемость высших ракообразных в устьевых участках рек значительно выше, чем в реках и водохранилищах. Комплекс доминирующих видов в реках представлен мизидами и изоподами, а в устьях рек и водохранилищах – амфиподами родов *Dikerogammarus*, *Pontogammarus* и *Chelicorophium*.

В изученных устьевых участках рек отмечено 12 статистически достоверных ценотических связей (рис. 2, а) между видами высших ракообразных, что в 2.2 раза меньше, чем их обнаружено в водохранилищах, и в 3 раза больше, чем в реках (рис. 2, б). Максимальное количество связей (4) в устьевых зонах зарегистрировано для кумовых раков *Pseudocuma cercaroides*, которые здесь немногочисленны. Также представители мизид *Katamysis warpachowskyi*, кумовых ракообразных *Pterocuma sowinsky* и амфипод *Dikerogammarus haemobaphes* встречались совместно с другими видами ракообразных (по 3 связи соответственно). Несмотря на

**Таблица 3.** Характеристики высших ракообразных в реках, устьях рек и водохранилищах Средней и Нижней Волги

| Показатели                                                 | Реки                                                                                     | Устья рек                                                                                                | Водохранилища                                                                                            |
|------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Число видов                                                | 14                                                                                       | 20                                                                                                       | 32                                                                                                       |
| Средняя биомасса, г/м <sup>2</sup>                         | 0.219±0.119/0                                                                            | 0.771±0.336/0.151                                                                                        | 1.337±0.439/0.043                                                                                        |
| Средняя биомасса, г/м <sup>2</sup> , глубоководные участки | 0.285±0.199/0.148                                                                        | 1.283±0.68/0.355                                                                                         | 1.511±0.556/0.023                                                                                        |
| Средняя биомасса, г/м <sup>2</sup> , прибрежье             | 0.206±0.083/0                                                                            | 0.332±0.135/0.07                                                                                         | 0.708±0.23/0.076                                                                                         |
| Встречаемость, %                                           | 19                                                                                       | 93                                                                                                       | 63                                                                                                       |
| Доминирующие виды                                          | <i>Paramysis lacustris</i> ,<br><i>Limnomysis benedeni</i> ,<br><i>Asellus aquaticus</i> | <i>Dikerogammarus haemobaphes</i> ; <i>Pontogammarus maoticus</i> ;<br><i>Chelicorophium curvispinum</i> | <i>Dikerogammarus haemobaphes</i> ; <i>Pontogammarus robustoides</i> ; <i>Chelicorophium curvispinum</i> |

\* Средняя биомасса±ошибка среднего/медиана высших ракообразных в исследованных водных объектах.



**Рис. 2.** Граф ценотических комплексов понто-каспийских и понто-азовских видов в водоёмах и водотоках Средней и Нижней Волги (а), устьевых участках рек (б) и реках (в) (коды видов представлены в табл. 2). Кластеры видов выделены разноцветными областями, римскими цифрами пронумерованы кластеры устьевых участков рек, арабскими – кластеры водохранилищ. Учитывались виды с частотой встречаемости > 3%; толщина ребра логарифмически пропорциональна силе связи по нормированному совместному обнаружению.

доминирование амфипод по числу видов и биомассе, в устьевых участках рек, а также в реках и водохранилищах большинство из них обитает обособленно. Виды высших ракообразных, формирующие ценотические связи друг с другом, объединены в ценотические комплексы (кластеры I–IV, см. рис. 2, а; 1–3, см. рис. 2, б), принадлежность к которым отражает биотопические предпочтения этих видов, а также консорционные отношения с другими видами (в частности, с моллюсками рода *Dreissena*).

### Обсуждение

Большинство видов высших ракообразных, которые отмечаются в водохранилищах Средней и Нижней Волги, характерны и для устьевых участков рек, которые в

них впадают. Исключение преимущественно составляют редкие виды, обнаруженные в водохранилищах локально [Курина, 2025]. Из распространённых видов, отмечающихся в водохранилищах, в устьях рек не зарегистрированы псаммофильные виды амфипод *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899), *Pandorites platycheir* (Sars, 1896) и *Chelicorophium sowinskyi* Martynov, 1924. Байкальские гаммариды *G. fasciatus* предпочитают более северные местообитания и в наших исследованиях в р. Волга не встречались ниже Волжского плёса Куйбышевского водохранилища. Однако способность этих амфипод колонизировать различные местообитания, в том числе устья рек, не вызывает сомнений. Так, *G. fasciatus* обитает в приустьевых зонах водотоков бассейна Онежского

озера [Барышев, 2021]. Обитатели песчаных грунтов водохранилищ *P. platycheir* наиболее часто встречаются в Волгоградском водохранилище, *Ch. sowinskyi* – в Чебоксарском [Курина, 2025]. Биотопы изученных устьевых участков рек сильно заилены, что, возможно, является лимитирующим фактором для распространения отмеченных выше видов.

Известно, устьевые области рек могут выступать в качестве рефугиумов для пресноводной фауны гидробионтов [Гидроэкология..., 2015]. Пресноводные изоподы *Asellus aquaticus* расселились по всей акватории рек-притоков Волгоградского водохранилища в широком диапазоне минерализации, однако обитают обособленно от понто-каспийских и понто-азовских видов [Курина, Головатюк, 2022]. В водохранилищах и устьях рек вид встречался единично, как и другие понто-каспийские представители отряда равноногих ракообразных *Jaera sarsi* (см. табл. 2). Известно, что чужеродные амфиподы могут оказывать негативное влияние на распространение изопод [Dick et al., 2002; Arbačiauskas, 2005; Pankova, Berezina, 2007]. Так, в Ладожском озере после вселения байкальской амфиподы *Gmelinoides fasciatus* заметно сократилась зона обитания *Asellus aquaticus* и снизились его количественные показатели [Барбашова и др., 2021].

Представители рода *Dikerogammarus*, являющиеся одними из самых инвазионно активных амфипод в водоёмах Европы, в устьевых участках составляли основу биомассы высших ракообразных (около 75% в устьях рек Средней Волги и Нижней Волги). В литературе широко обсуждается вопрос о взаимоотношениях близкородственных видов: так, во многих европейских странах *D. haemobaphes* стал первым представителем рода *Dikerogammarus*, вселившимся в водоёмы, однако после появления *D. villosus* он был вытеснен, и теперь *D. villosus* доминирует в популяциях амфипод [Kley, Maier, 2006; Gruszka, Woźniczka, 2008]. В р. Волга *Dikerogammarus haemobaphes* был неоднократно отмечен задолго до её зарегулирования, так в 1920-х годах граница ареала вида проходила у г. Ярославль [Бенинг, 1924], в XXI веке вид остаётся одним из самых мас-

совых представителей нектозообентоса в р. Волга [Зинченко и др., 2007; Курина, 2025; Филинова и др., 2008]. *D. villosus* впервые отмечен в Куйбышевском водохранилище в 2000-х годах [Яковлева, 2010], в 2006–2012 гг. встречался единично [Курина, 2017]. В настоящее время вид стал широко распространённым в водохранилищах Средней Волги (см. табл. 2). Вместе с тем в устьевых участках рек эти близкородственные виды вместе не встречаются; *D. villosus* предпочитал устьевые участки притоков Нижнекамского водохранилища (так, в устье р. Белая вид стал массовым), а *D. haemobaphes* – притоков водохранилищ Нижней Волги. Известно, что бокоплавы *D. haemobaphes* и, особенно, *D. villosus* считаются одними из наиболее агрессивных хищных амфипод-вселенцев в водоёмах Европы [Devin et al., 2004; Mastitsky, Makarevich, 2007; Grabowski et al., 2007 и др.]. По литературным данным, инвазивные амфиподы *D. villosus* и *D. haemobaphes* демонстрируют ярко выраженное предпочтение крупногалечным субстратам [Hesselschwerdt et al., 2008; Kley et al., 2009; Van Riel et al., 2009; Clinton et al., 2018], однако в условиях водохранилищ такие биотопы практически не встречаются, а виды обитают как на илистых, так и на песчаных грунтах, а также в зарослях макрофитов. Такие биотопы могут служить убежищем от хищных амфипод для более мелких видов макрозообентоса [MacNeil et al., 2008]. Значительно менее распространённый вид *D. caspius* впервые для волжских водохранилищ был найден в зообентосе заросших мелководий нижней зоны Волгоградского водохранилища в начале 1980-х годов [Нечваленко, Филинова, 1983]. Гаммариды обитают в основном в зарослях высших водной растительности (элодеи, валлиснерия, роголистника). Вероятно, по мере расширения популяции *D. villosus* в новых местах обитания происходит пространственная сегрегация между особями одного рода в ответ на межвидовое хищничество и конкуренцию за пищевые ресурсы.

Выявлено, что высшие ракообразные заселяют устьевые участки рек Нижней Волги значительно чаще, чем Средней Волги (см. табл. 2). Так как изученные биотопы в этих



участках отличаются незначительно, можно предположить, что большое влияние на распространение высших ракообразных оказывают межвидовые отношения. Ранее было установлено, что многие ракообразные формируют ценотические комплексы с моллюсками *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) и *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771); так с дрейссенидами ассоциированы амфиподы *Dikerogammarus haemobaphes*, *Chelicorophium curvispinum*, *Shablogammarus chablensis* [Курина, Селезнёв, 2019]. Для того чтобы оценить средообразующую роль отмеченных моллюсков для гидробионтов, были проанализированы их количественные характеристики в устьях рек. Оказалось, что биомасса *Dreissena* sp. была в 10 раз выше в Чебоксарском и Куйбышевском водохранилищах по сравнению с их биомассой в устьевых зонах рек, впадающих в эти водохранилища. Причины такого пространственного расселения остаются дискуссионными, однако можно предположить, что именно снижение роли дрейссен в устьях рек Средней Волги способствовало сокращению здесь биомассы многих видов ракообразных, особенно ассоциированных с ними амфипод (см. табл. 2). В водоёмах Средней Волги такой сегрегации гидробионтов между устьями рек и водохранилищами не происходит: биомасса дрейссен лишь в 1.4 раза выше в Саратовском и Волгоградском водохранилищах по сравнению с их биомассой в устьях рек, а биомассы высших ракообразных сопоставимы (см. табл. 2). Это ещё раз подтверждает значительную роль моллюсков рода *Dreissena* как вида-эдификатора для донных сообществ, определяющих распространение в том числе и высших ракообразных. Отметим также, что величины средней биомассы видов высших ракообразных, не входящих в консорции с дрейссенидами, в Средней и Нижней Волге практически не отличались (0.261 и 0.222 г/м<sup>2</sup> соответственно).

Как было отмечено, видовое богатство, средняя общая биомасса, биомасса на русле и биомасса в прибрежье в системе река – устьевая область – водохранилище нелинейно возрастают (см. табл. 3). Можно предположить, что это связано с увеличением количества биотопов, пригодных для обитания высших ракообразных разных экологических групп в

этой системе. Так, минимальное их количество в реках [Курина, Головатюк, 2022], а максимальное – в водохранилищах [Курина, Селезнёв, 2019]. В устьевых зонах рек высшие ракообразные в массе обитают на заиленных песчаных и илистых грунтах с растительными остатками (95% всех изученных биотопов), однако литофильные, аргилофильные и типично псаммофильные виды могут не находить на этих участках подходящих условий для обитания.

Сравнение графа ценотических комплексов высших ракообразных из водохранилищ Средней и Нижней Волги и устьевых участков рек, впадающих в них, выявило, что во всех типах водоёмов кумовые раки *Pseudocuma cercaroides* имеют связующую роль между тремя различными кластерами, что объясняется обитанием вида как на илистых, так и на песчаных грунтах глубоководных и прибрежных участков водоёмов (см. рис. 2). В устьевых участках рек регистрируется меньшее количество ценотических связей между видами по сравнению с водохранилищами, что может объясняться как особыми биотопическими условиями, так и меньшим количеством видов, которые зарегистрированы в этих зонах. Виды, обитающие на песчанистых илах с растительными остатками зачастую в зарослях высших водных растений, объединены в водохранилищах в кластер 1 (см. рис. 2, а), в устьях рек – в кластеры I, III и IV (см. рис. 2, б). Виды из преимущественно глубоководных биотопов, связанные с моллюсками *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897), представлены в кластере 2 (водохранилища, см. рис. 2, а) и кластере II (устья рек, см. рис. 2, б). В устьях рек типично псаммофильные виды амфипод *Pontogammarus maeoticus* и *Obesogammarus obesus*, а также широко распространённый вид *Pontogammarus robustoides*, обитающий на различных типах биотопов, в том числе в зарослях макрофитов, не формируют ценотические связи с другими видами. Отметим, что эти виды в водохранилищах также в большинстве случаев обитают обособленно или их обитание с другими видами случайно; так, для них характерно минимальное количество связей с высшими ракообразными (см. рис. 2).

Комплексы видов высших ракообразных в реках имеют существенные отличия по сравнению с таковыми в устьевых участках рек: здесь отмечено минимальное количество видов, формирующих ценотические связи друг с другом, и кластеров, в которые они объединяются. Аналогичные результаты были получены нами при исследовании заливов водохранилищ, которые образованы в устьевых участках впадающих притоков [Курина, 2020]. Таким образом, в устьевых участках рек, находящихся в зоне подпора плотин и формирующих заливы, а также в реках высшие ракообразные живут преимущественно обособленно. Простые устьевые зоны рек, наоборот, имеют характерные особенности, свойственные водохранилищам, в которые они впадают: большое количество видов мизид и кумовых раков, формирующих между собой ценотические связи, обусловленные, вероятно, биотопическими предпочтениями.

### Выводы

Из 32 видов высших ракообразных, регистрировавшихся в водохранилищах Средней и Нижней Волги в последнее десятилетие, в устьевых зонах их притоков зарегистрировано 20 видов, 19 из которых виды-вселенцы. Большинство из обнаруженных видов – представители отряда Amphipoda. Встречаемость высших ракообразных в устьевых участках рек значительно выше, чем в реках и водохранилищах, что, вероятно, подтверждает уязвимость устьевых областей и возможность их становиться естественными рефугиумами для чужеродных видов. Для устьевых зон водохранилищ Нижней Волги характерны относительно высокие количественные показатели высших ракообразных, особенно амфипод *Dikerogammarus haemobaphes*. Одним из факторов, ограничивающих распространение высших ракообразных в устьях водохранилищ Средней Волги, является регистрирующееся снижение обилия моллюсков рода *Dreissena* в этих зонах. В отличие от зон свободного течения рек, где ценотические связи высших ракообразных немногочисленны, в устьях рек мизиды, кумовые ракообразные, а также некоторые виды амфипод формируют ценозы в зарослях макрофитов и в друзах

моллюсков *Dreissena bugensis*. Таким образом, устьевые участки рек можно охарактеризовать как специфические биотопы водохранилищ, где на песчаных и илистых грунтах создаются условия для массового развития высших ракообразных и в которых сохраняется зависимость обилия чужеродных амфипод, мизид и кумовых раков от видов-эдификаторов.

### Финансирование

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда 23-14-00128-П.

### Соблюдение этических стандартов

Все манипуляции с объектами исследований соответствовали этическим стандартам, утвержденным правовыми актами РФ, и принципам Базельской декларации, что подтверждено протоколом Комиссии по биоэтике ИПЭЭ РАН № 90 «Трансформации экосистем малых водоёмов в условиях современных климатических и антропогенных изменений» от 15.04.2024.

### Конфликт интересов

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

### Литература

- Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М.: Пищ. пром-ть. 1968. 416 с.
- Баканов А.И. Использование зообентоса для мониторинга пресноводных водоёмов // Биология внутренних вод. 2000. № 1. С. 68–83.
- Барбашова М.А., Трифонова М.С., Курашов Е.А. Особенности пространственного распределения инвазивных видов амфипод в литорали Ладожского озера // Российский журнал биологических инвазий. 2021. № 1. С. 13–26. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-2021-14-1-13-26>
- Барышев И.А. О нахождении инвазивной амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) в водотоках бассейна Онежского озера // Российский журнал биологических инвазий. 2021. № 3. С. 2–6. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-2021-14-3-02-06>
- Бенинг А.Л. К изучению придонной жизни реки Волги. Монографии Волжской биологической станции Саратовского общества естествоиспытателей. Саратов, 1924. 398 с.
- Болотов С.Э., Крылов А.В., Еськин В.М., Козлова

- В.В., Мухортова О.В. Сравнительный анализ экологической структуры и параметров хаотической организации зоопланктона устьевой области притока равнинного водохранилища // Известия Самарского научного центра РАН. 2014. Т. 16, № 1. С. 223–226.
- Волга и её жизнь. Л.: Наука, 1978. 348 с.
- Гидроэкология устьевых областей притоков равнинного водохранилища / ред. А.В. Крылов; Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. Ярославль: Филигрань, 2015. 466 с.
- Головатюк Л.В., Михайлов Р.А. Анализ пространственного распределения сообществ макрозообентоса в равнинной реке полупустынной зоны // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 2021а. № 53. С. 131–150.
- Головатюк Л.В., Михайлов Р.А. Гидрохимическое состояние рек полупустынной области русской равнины (бассейн р. Еруслан, Нижняя Волга) // Метеорология и гидрология. 2021б. № 8. С. 75–87.
- Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология и практическое значение. М.: Наука, 1994. 240 с.
- Жихарев В.С. Структурная организация сообществ зоопланктона разнотипных устьевых областей притоков водохранилищ Средней Волги: дис. ... канд. биол. наук. Нижний Новгород, 2023. 148 с.
- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Загорская Е.П., Антонов П.И. Распределение инвазионных видов в составе донных сообществ Куйбышевского водохранилища: анализ многолетних исследований // Известия СНЦ РАН. 2007. Т. 10, № 2. С. 547–558.
- Курина Е.М. Высшие ракообразные (Malacostraca, Arthropoda) в реках Волге и Каме // Биология внутренних вод. 2025. Т. 18, № 1. С. 113–121. <https://doi.org/10.31857/S0320965225010105>
- Курина Е.М. Моллюски понто-каспийского и понто-азовского комплексов в водохранилищах Средней и Нижней Волги и их притоках // Вода: химия и экология. 2017. № 8(110). С. 56–63.
- Курина Е.М. Особенности распределения чужеродных видов макрозообентоса в заливах водохранилищ (на примере водоёмов Средней и Нижней Волги) // Российский журнал биологических инвазий. 2020. Т. 13, № 1. С. 20–29.
- Курина Е.М., Головатюк Л.В. Распространение высших ракообразных (Malacostraca, Arthropoda) в реках полупустынной зоны (на примере притоков Волгоградского водохранилища) // Поволжский экологический журнал. 2022. № 4. С. 415–430. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-4-415-430>
- 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. <https://doi.org/10.1134/S0367059719010050>
- Мельникова А.В., Пряничникова Е.Г. Двустворчатые моллюски рода *Dreissena* Куйбышевского водохранилища // Биология внутренних вод. 2025. Т. 18, № 1. С. 168–181. <https://doi.org/10.31857/S0320965225010154>
- Методы гидробиологических исследований внутренних вод. Ярославль: Филигрань, 2024. 592 с.
- Нечваленко С.П., Филинова Е.И. Зообентос мелководной зоны Волгоградского водохранилища // Характеристика мелководной зоны Волгоградского водохранилища и её использование в рыболовных целях. Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Л., 1983. Вып. 199. С. 59–75.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Ракообразные. СПб.: Наука, 1995. Т. 2. 628 с.
- Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 318 с.
- Селезнёв Д.Г. Программа определения и анализа ассоциированности видов в экологических сообществах // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2023. Т. 32. Вып. 3. С. 50–53. <https://doi.org/10.24412/2073-1035-2023-10498>
- Урюпова Е.Ф. Морфологический, филогенетический и экологический обзор Понто-Каспийских корофиид (Corophiinae, Corophiidae, Amphipoda): дис. ... канд. биол. наук. М., 2008. 191 с.
- Филинова Е.И., Малинина Ю.А., Шляхтин Г.В. Биоинвазии в макрозообентосе Волгоградского водохранилища // Экология. 2008. № 3. С. 206–210. <https://doi.org/10.1134/S1067413608030077>
- 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. Фауна и экология бентосных вселенцев верхней части Куйбышевского водохранилища: дис. ... канд. биол. наук. Казань, 2010. 200 с.
- Arbačiauskas K. The distribution and local dispersal of Ponto-Caspian Peracarida in Lithuanian fresh waters with notes on *Pontogammarus robustoides* population establishment, abundance and impact // Oceanological and Hydrobiological Studies. 2005. Vol. 34, no. 1. P. 93–111.
- Carausu S., Dobreanu E., Manolache C. Fauna Republicii Populare Romini. Vol. 4: Crustacea fasc. 4: Amphipoda forme salmastre si de apa dulce. Academia Republicii Populare Romine. 1955. 407 p.
- Clinton K.E., Mathers K.L., Constable D., Gerrard C., Wood P.J. Substrate preferences of coexisting invasive amphipods, *Dikerogammarus villosus* and *Dikerogammarus haemobaphes*, under field and laboratory conditions // Biological Invasions. 2018. Vol. 20. P. 2187–2196. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1695-2>
- Copilaș-Ciocianu D., Sidorov D. Taxonomic, ecological and morphological diversity of Ponto-Caspian gamma-roidean amphipods: A review // Organisms Diversity and Evolution. 2022. Vol. 22, no. 2. P. 285–315. <https://doi.org/10.1007/s13127-021-00536-6>
- Devin S., Piscart C., Beisel J.N., Moreteau J.C. Ecological traits of the amphipod invader *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda) in the Mossele River, France //



- International Review of Hydrobiology. 2004. Vol. 89, no. 1. P. 21–34.
- Dick J.T.A., Platvoet D., Kelly D.W. Predatory impact of the freshwater invader *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda) // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2002. Vol. 59, no. 6. P. 1078–1084. <https://doi.org/10.1139/f02-074>
- Grabowski M., Jazdzewski K., Konopacka A. Alien Crustacea in Polish waters – Amphipoda // Aquatic Invasions. 2007. Vol. 2, no. 1. P. 25–38.
- Gruszka P., Woźniczka A. *Dikerogammarus villosus* (Sowinski, 1894) in the River Odra estuary – another invader threatening Baltic Sea coastal lagoons // Aquatic Invasions. 2008. Vol. 3. P. 395–403. <https://doi.org/10.3391/ai.2008.3.4.5>
- Hesselschwerdt J., Necker J., Wantzen K.M. Gammarids in Lake Constance: habitat segregation between the invasive *Dikerogammarus villosus* and the indigenous *Gammarus roeselii* // Fundamental and Applied Limnology. 2008. Vol. 173. P. 177–186. <https://doi.org/10.1127/1863-9135/2008/0173-0177>
- Holdich D.M., Pöckl M. Invasive crustaceans in European inland waters // Biological invaders in inland waters: Profiles, distribution and threats. Springer, 2007. P. 29–75.
- Invasive aquatic species of Europe. Distribution, Impacts and Management / Eds. E. Lappäkoski, S. Gollasch, S. Olenin. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002. 608 p.
- Jazdzewski K. Range extensions of some gammaridean species in European inland waters caused by human activity // Crustaceana. 1980. Suppl. 6. P. 84–107.
- Kley A., Kinzler W., Schank Y., Mayer G., Waloszek D., Maier G. Influence of substrate preference and complexity on co-existence of two non-native gammarideans (Crustacea: Amphipoda) // Aquatic Ecology. 2009. Vol. 43. P. 1047–1059. <https://doi.org/10.1007/s10452-009-9242-y>
- Kley A., Maier G. Reproductive characteristics of invasive gammarids in the Rhine-Main-Danube catchment, South Germany // Limnology. 2006. Vol. 36. P. 79–90. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2006.01.002>
- MacNeil C., Platvoet D., Dick J.T. Potential roles for differential body size and microhabitat complexity in mediating biotic interactions within invasive freshwater amphipod assemblages // Fundamental and Applied Limnology. 2008. Vol. 172. P. 175–182. <https://doi.org/10.1127/1863-9135/2008/0172-0175>
- Mastitsky S., Makarevich O. Distribution and abundance of Ponto-Caspian amphipods in the Belarusian section of the Dnieper River // Aquatic Invasions. 2007. Vol. 2, no. 1. P. 39–44.
- Pankova E.S., Berezina N.A., Predation rate and size selectivity of the invasive amphipod *Gmelinoides fasciatus* preying upon the native isopod *Asellus aquaticus* // Acta Zoologica Lituanica. 2007. Vol. 17, no. 2. P. 144–150. <https://doi.org/10.1080/13921657.2007.10512826>
- Van Riel M.C., Van der Velde G., Bij de Vaate A. Interference competition between alien invasive gammaridean species // Biological Invasions. 2009. Vol. 11. P. 2119–2132. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9486-4>

# ALIEN AND NATIVE SPECIES OF HIGHER CRUSTACEANS IN THE RIVER MOUTHS - TRIBUTARIES OF RESERVOIRS OF THE MIDDLE AND LOWER VOLGA

© 2026 Kurina E.M.

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the RAS, Russia

e-mail: [ekaterina\\_kurina@mail.ru](mailto:ekaterina_kurina@mail.ru)

The study presents an analysis of the current species composition and key quantitative characteristics of higher crustaceans in the river mouth of tributaries of the Middle and Lower Volga reservoirs. The most common and abundant amphipods were *Pontogammarus maeoticus* (Sowinsky, 1894) in the tributaries of the Middle Volga reservoirs and *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841) in the tributaries of the Lower Volga reservoirs. The only representatives of freshwater fauna, the isopod *Asellus aquaticus* (L., 1758), were encountered sporadically in the studied river mouths. The dominant species complex in the rivers is represented by mysids and isopods, and in the river mouths and reservoirs by amphipods. Despite the relatively rare occurrence of mysids and cumaceans, they form the maximal number of statistically significant cenotic relationships with other crustacean species in the river mouths. It is shown that the biomass of amphipods associated with mollusks of the genus *Dreissena* decreases in the tributaries of the Middle Volga reservoirs.

**Key words:** river mouths, Middle Volga, Lower Volga, Ponto-Caspian species, cenotic connections, invasions.

# ОСОБЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ СЕРЫХ КРЫС (*RATTUS NORVEGICUS*, *RODENTIA*, *MURINAE*) В Г. МОСКВЕ

© 2026 Мальцев А.Н.<sup>а\*</sup>, Кораблёв М.П.<sup>а\*\*</sup>, Котенкова Е.В.<sup>а\*\*\*</sup>, Комаров В.Ю.<sup>б,с\*\*\*\*</sup>

<sup>а</sup> Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071, Россия

<sup>б</sup> Институт дезинфектологии ФБУН «ФНЦГ им. Ф.Ф. Эрисмана» Роспотребнадзора, Москва, 141014, Россия

<sup>с</sup> Российская медицинская академия непрерывного профессионального образования, Москва, 1125637, Россия  
email: \*[mus-musculus@yandex.ru](mailto:mus-musculus@yandex.ru); \*\*[mir-kor@yandex.ru](mailto:mir-kor@yandex.ru); \*\*\*[evkotenkova@yandex.ru](mailto:evkotenkova@yandex.ru);

\*\*\*\*[komarov.volodya@yandex.ru](mailto:komarov.volodya@yandex.ru)

Поступила в редакцию 23.07.2025. После доработки 10.07.2026. Принята к публикации 25.08.2026

Проведена оценка популяционно-генетической структуры серой крысы г. Москва. В работе выдвинуты основные гипотезы, касающиеся факторов, влияющих на изменения численности и генетической структуры *Rattus norvegicus*. Такая работа в России проведена впервые при изучении инвазионного синантропного вида в крупнейшем мегаполисе Европы. В исследовании в качестве аутоматических маркеров генетического полиморфизма использовали 13 микросателлитных локусов. Материал по крысам был разделён на локальные выборки по административным округам г. Москва: (ЗелАО, СЗАО, ЗАО, ЮЗАО, ЮВАО, ЦАО, ВАО, САО). Наибольшим генетическим разнообразием характеризовались крысы из Зеленограда (ЗелАО), здесь же выявлено наименьшее значение коэффициента инбридинга. Средние значения изменчивости выявлены в СЗАО и ЗАО. Наименьшие показатели генетического разнообразия зафиксированы в ЦАО, при этом здесь отмечен наибольший показатель инбридинга. В соответствии с распределением генетических различий наиболее обособлены крысы, отловленные в центре (ЦАО) и на юго-западе Москвы (ЮЗАО). Крысы из Зеленограда (ЗелАО), с северо-запада (СЗАО), запада (ЗАО) и юго-востока (ЮВАО) Москвы демонстрируют сходство между собой. Предполагается, что неоднородность популяционно-генетической структуры серой крысы г. Москва обусловлена изоляцией и территориальным консерватизмом крыс в одних поселениях (ЦАО, ВАО, ЮЗАО) и высокой миграционной активностью в других (ЗелАО, СЗАО, ЗАО, ЮВАО). При этом миграция серой крысы в Москве по предложенной нами гипотезе происходит по разветвлённой сети рек и каналов начиная от р. Сходня в Зеленограде за МКАД и далее по Москве-реке в пределах МКАД до юга-востока Москвы и дальше, согласно нашим собранным данным. Адаптации, связанные с резистентностью к антикоагулянтам, позволяют колониям серой крысы на ЮЗАО сохранять свою численность и в последующем ее восстанавливать.

**Ключевые слова:** синантропные грызуны, серая крыса, генетический полиморфизм, г. Москва, городские адаптации.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-3-114-128

## Введение

Города являются «аренами» микроэволюционных процессов для многих видов животных, которые адаптируются к жизни в сильно изменённой антропогенной среде [Фридман, Суслов, 2022]. Урбанизация приводит к быстрому изменению ландшафтов, что, в свою очередь, оказывает влияние как на состав городских сообществ животных [McKinney, 2006; Palomino, Carrascal 2007; Shochat et al., 2010], так и на происходящие в них эволюционные процессы [Alberti, 2015; Hendry et al., 2017]. Перемещение особей и их генов воз-

действует на функциональную связанность внутри популяций и между ними, а также на пространственное распределение генетической изменчивости [Slatkin, 1987], что часто используется для понимания современных процессов расселения [Broquet, Petit, 2009; Pinsky et al., 2016]. Изменчивость нейтральных локусов в значительной степени определяется генетическим дрейфом, который вызывает случайную потерю или фиксацию аллелей, тем самым увеличивая дифференциацию между группами особей, а также потоком генов, который гомогенизирует груп-



пы, связанные с расселением [Slatkin, 1987; Frankham et al., 1996; Waples, Gaggiotti, 2006]. Эти разнонаправленные процессы определяют пространственные паттерны генетической изменчивости.

Особи в городской среде часто перемещаются на более короткие расстояния [Glass et al., 1989; Adkins, 1998] и демонстрируют более высокую степень родства [Chiappero et al., 2011; Gortat et al., 2015], чем представители тех же видов, обитающие в природной среде. Исследования ряда млекопитающих показали, что в городских ландшафтах по сравнению с естественными местообитаниями у одних и тех же видов, как правило, наблюдается снижение генетической изменчивости внутри популяций и проявляется значительная генетическая дифференциация между отдельными популяциями [Magle et al., 2010; Munshi-South, Kharchenko, 2010; Wilson et al., 2016; Карманова и др., 2025].

Особый интерес представляют процессы, позволяющие видам формировать и поддерживать популяции в городской среде. Одним из видов, наиболее приспособленных к городским условиям, выступает серая крыса (*Rattus norvegicus* Berkenhout, 1769). Вид входит в состав 100 наиболее опасных инвазионных видов России и мира [Lowe et al., 2000; Хляп, 2018]. Численность серой крысы в крупных городах в последние годы остаётся высокой, несмотря на активное применение родентицидных средств на основе антикоагулянтов 2-го поколения [Рыльников, 2016]. После перехода к синантропному образу жизни, который исчисляется периодом более 8 тыс. лет [Munshi-South et al., 2024], серая крыса смогла выработать ряд адаптационных механизмов, позволяющих этому виду не только обитать в постройках человека, но и расселяться с использованием транспортных средств, благодаря чему она заселила разные материки и острова [Кучерук, Лапшов, 1987; Кучерук, 1990]. Упоминания о борьбе с серой крысой с помощью растительных ядов в литературных источниках датируется XIII в. до н.э. Применение таких сильнодействующих веществ (например, мышьяк и стрихнин) описано с конца XVII века [Котенкова и др., 1989]. За это время серые крысы научились

избегать орудия лова, а позже начали развиваться механизмы генетической резистентности к антикоагулянтам-родентицидам. При применении методов контроля численности в популяциях грызунов возникают адаптации как ответ на непрерывное действие химического метода истребления с применением антикоагулянтов. К числу таких адаптаций можно отнести физиолого-генетическую устойчивость к родентицидным средствам на основе антикоагулянтов, которые являются эффективными средствами контроля численности грызунов. Генетическая устойчивость у синантропных грызунов к антикоагулянтам обусловлена возникающими и закреплёнными естественным отбором мутациями гена *Vkorc1*. В настоящее время к большинству антикоагулянтов 1-го и некоторым из 2-го поколения у особей серой крысы выработалась генетическая резистентность, причём доля антикоагулянтов, к которым зафиксирована генетическая устойчивость, составляет порядка 70% [Buckle, 2013; Buckle et al., 2020; Mooney et al., 2018]. Данных о генетической устойчивости серой крысы в городах России немного. Ранее в городах Москва, Рязань, Калуга были обнаружены мутации гена *Vkorc1*, обуславливающие резистентность к родентицидам-антикоагулянтам [Мальцев и др., 2021; Maltsev et al., 2022, Миронова и др., 2020; Корзиков и др., 2025].

Однако не только мероприятия, связанные с дератизацией, оказывают влияние на численность и распределение серой крысы в городах. Урбанизация – один из значимых факторов, влияющих на численность и изменения структуры популяций. Ранее считалось, что урбанизация приводит к увеличению численности синантропных и снижению этого показателя у экзотропных видов животных. По проведённым ранее наблюдениям с 1960-х по начало 2000-х годов [Тихонова и др., 2012] городское строительство и значительная трансформация природных ценозов на незастроенных территориях г. Москва вызвали не только снижение обилия мелких млекопитающих, но и их видового разнообразия [Тихонова и др., 1997; Суров и др., 2010, 2011]. В 1970-е годы в Москве происходило постепенное увели-

чение доли синантропных и гемисинантропных видов грызунов по сравнению с экзосинантропными видами и значительно изменился их видовой состав в незастроенных территориях города [Тихонова и др., 2012]. Следует отметить, что каждый город по-своему уникален, поскольку характеризуется определённым планом застройки; распределением строений того или иного типа по разным округам и районам города; распределением лесопарковой зоны; наличием подземных сооружений и коммуникаций (метро, канализация), уборкой территорий и вывозом пищевых отходов и др., то есть комплексом тех особенностей, которые могут оказывать влияние на численность и распределение серой крысы в черте города. В опубликованной на сегодняшний день научной литературе отсутствуют данные о влиянии урбанизации и роста городской агломерации г. Москва на популяционно-генетическую структуру серой крысы. Недостаточно сведений о влиянии на генетическую структуру таких факторов, как дератизация, наличие лесопарков,

парков и других незастроенных территорий, характер городской застройки и расположение транспортных магистралей.

Исходя из всего вышесказанного, целями исследования являлось следующее: оценить генетическую структуру и генетическую изменчивость населения серой крысы г. Москва; проанализировать основные факторы, определяющие распределение серых крыс в городе и их численность.

### Материал и методика

Работа выполнена в Центре коллективного пользования «Инструментальные методы в экологии» Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН и в лаборатории изучения грызунов отдела дератизации Института дезинфектологии ФБУН «ФНЦГ им. Ф.Ф. Эрисмана» Роспотребнадзора. Для исследования отловлены 53 особи серой крысы (период отлова: июль 2020 г. – апрель 2025 г.) в многоквартирных домах и прилегающих к ним территориях в административных округах г. Москва (табл. 1).

**Таблица. 1.** Материал точек отлова тканей серых крыс используемый в исследовании

| Дата отлова | № точки отлова с карты | Округ                 | Район         | Адрес (улица, дом, координаты)                      | Мутация VCORC1                       |
|-------------|------------------------|-----------------------|---------------|-----------------------------------------------------|--------------------------------------|
| 24.07.2020  | 1                      | Зеленоградский (ЗеАО) | г. Зеленоград | Проспект Генерала Алексеева<br>56.007740, 37.182824 | Нет. Дикий тип.                      |
| 24.07.2020  | 2                      | Северный (САО)        | Дмитровский   | Коровинское шоссе, 36, к. 1<br>55.886877, 37.516602 | Мутационный тип<br>Tyr139Ser (Y139S) |
| 28.07.2020  | 15                     | Юго-Восточный (ЮАО)   | Марьино       | Нижние Поля, 29, с. 1<br>55.657484, 37.731335       | Нет. Дикий тип                       |
| 30.07.2020  | 16                     | Юго-Западный (ЮЗАО)   | 45-й квартал  | Проспект Вернадского, 119<br>55.657636, 37.482789   | Мутационный тип<br>Tyr139Ser (Y139S) |
| 30.07.2020  | 14                     | Юго-Западный (ЮЗАО)   | Ломоносовский | ул. Удальцова, 14<br>55.675773, 37.511445           | Мутационный тип<br>Tyr139Ser (Y139S) |
| 04.09.2020  | 9                      | ВАО                   | Измайлово     | Первомайская, 1<br>55.790494, 37.771139             | Нет. Дикий тип                       |
| 22.04.2021  | 10                     | ЗАО                   | 75-й квартал  | Карамышевская наб., 60<br>55.775424, 37.461122      | Нет. Дикий тип                       |
| 22.04.2021  | 11                     | ЗАО                   | Речник        | Нижняя ул., 135<br>55.770973, 37.453998             | Нет. Дикий тип                       |
| 22.04.2021  | 12                     | ЗАО                   | Речник        | Верняя ул., 163<br>55.769312, 37.456028             | Нет. Дикий тип                       |

|            |   |      |                   |                                                  |                |
|------------|---|------|-------------------|--------------------------------------------------|----------------|
| 22.04.2021 | 7 | СЗАО | Хорошово-Мневники | Паршина, 14<br>55.789750, 37.455426              | Нет. Дикий тип |
| 22.04.2021 | 5 | СЗАО | Щукино            | Волоколамский проезд, 8<br>55.801647, 37.492105  | Нет. Дикий тип |
| 22.04.2021 | 4 | СЗАО | Щукино            | Волоколамский проезд, 10<br>55.803241, 37.490865 | Нет. Дикий тип |
| 22.04.2021 | 3 | СЗАО | Щукино            | Волоколамский проезд, 12<br>55.801592, 37.493838 | Нет. Дикий тип |
| 22.04.2021 | 6 | СЗАО | Щукино            | Живописная, 26<br>55.790190, 37.455426           | Нет. Дикий тип |
| 22.04.2021 | 8 | СЗАО | Хорошово-Мневники | Паршина, 41<br>55.788839, 37.449309              | Нет. Дикий тип |



**Рис. 1.** Схема мест сбора материала. Места отлова серых крыс обозначены чёрными квадратами; особей с мутацией *Tyr139Ser* – квадратами с чёрным абрисом без заливки. Под номерами точки отлова: 1–16.



В качестве образцов для анализа использовали мышцы или соединительные ткани, зафиксированные в 96%-ном этаноле. Материал разделён на локальные выборки по административным округам: Зеленоградский административный округ (ЗелАО,  $n = 8$ ), Северо-западный административный округ (СЗАО,  $n = 11$ ), Западный административный округ (ЗАО,  $n = 14$ ), Юго-западный административный округ (ЮЗАО,  $n = 8$ ), Юго-восточный административный округ (ЮВАО,  $n = 4$ ), Центральный административный округ (ЦАО,  $n = 5$ ), Восточный административный округ (ВАО,  $n = 3$ ), Северный административный округ (САО,  $n = 1$ ) (рис. 1, см. табл. 1).

Для выделения ДНК использовали наборы DNeasy Blood & Tissue Kit (Qiagen, Германия), Tissue (Raissol, Россия) и D-Tissues-50 (ООО «Биолабмикс», Россия). В качестве аутомных маркеров генетического полиморфизма использовали 13 микросателлитных локусов, разработанных для *R. norvegicus* [Jacob et al., 1995]: D5Rat43, D18Rat116, D20Mit4, D4Rat59, D13Rat21, D11Rat11, D14Rat110, D3Rat159, D8Rat162, D19Rat62, D12Rat49, D10Rat105, D15Rat64. Последовательности праймеров получены из базы данных Rat Genome Database (<http://rgd.mcw.edu/>). Прямой праймер для каждого локуса был модифицирован флуоресцентной меткой одного из четырёх спектров светимости (ООО «Синтол», Россия): FAM (D5Rat43, D14Rat110, D19Rat62), R6G (D18Rat116, D4Rat59, D12Rat49), TAMRA (D13Rat21, D3Rat159, D10Rat105), ROX (D20Mit4, D11Rat11, D8Rat162, D15Rat64). Амплификацию выполняли в мультиплексных смесях объёмом 15 мкл, содержащих 1 мкл геномной ДНК, 2.61 мкл 10-кратной ПЦР-смеси (приготовленной из компонентов ООО «Сибэнзим», Россия) и 0.1–0.3 мкл каждого праймера. Использовали следующую программу работы термоциклера: 95 °C – 15 мин, (95 °C – 30 сек., 57 °C – 90 сек., 72 °C – 60 сек.)  $\times$  40 циклов, финальная элонгация при 60 °C – 40 мин. Каждая серия ПЦР включала отрицательный контроль для детектирования возможной контаминации. Фрагментный анализ продуктов ПЦР выполняли на генетических анализаторах Нанофор 05 (ИАП РАН, Россия) и ABI 3500 (Applied

Biosystems, США). В качестве размерного стандарта использовали GeneScan 500 LIZ (Applied Biosystems, США). Длины аллелей анализировали в программе GeneMapper v. 4.0 (Applied Biosystems, США).

Стандартные индексы генетического разнообразия, включая ожидаемую ( $H_e$ ) и наблюдаемую ( $H_o$ ) гетерозиготность и среднее число аллелей на локус, рассчитывали в программе MS Tools [Park, 2008]. Аллельное разнообразие ( $A_R$ , среднее число аллелей на локус, скорректированное на размер выборки), а также коэффициент инбридинга ( $F_{IS}$ ) и его статистическую значимость рассчитывали с использованием программы Fstat 2.9.4 [Goudet, 1995].  $F_{IS}$  рассчитывали в соответствии с методом Вейра – Кокерхема [Weir, Cockerham, 1984], а его статистическую значимость оценивали на основании 21 000 рандомизаций. Анализ соответствия распределения частот аллелей равновесию Харди – Вайнберга проведён в программе Arlequin 3.5.2.2 [Excoffier, Lischer, 2010]. Оценка частот нуль-аллелей выполнена в программе Cervus 3.0.7 [Kalinowski et al., 2007]. Генетическая подразделённость популяции на основе критерия  $F_{ST}$  оценена в программе Arlequin 3.5.2.2. Парные значения  $F_{ST}$  использованы для анализа главных координат (PCoA) в программе GenAlEx 6.503 [Peakall, Smouse, 2012] с целью визуализации распределения генетических различий между выборками. Генетическую структуру исследовали с применением байесовской кластеризации в программе Structure 2.3.4 [Pritchard et al., 2000]. Анализ выполнен с использованием модели Admixture с опциями Allele frequencies correlated и LOCPRIOR на основе 1 000 000 итераций марковских цепей Монте-Карло (MCMC) после периода отжига 100 000 итераций. Тестирование проводилось для  $K$  от 1 до 10 (количество генетических кластеров), с 10 повторениями для каждого значения  $K$ . Оптимальное число генетических кластеров определяли на основе модального значения  $\Delta K$  [Evanno et al., 2005], а также апостериорных вероятностей и правдоподобия каждого значения  $K$  в программе Clumpak [Kopelman et al., 2015]. Эта же программа использовалась для обобщения результатов 10 повторений кластерного анализа

для каждого К и визуализации результатов. Генетические различия между выборками дополнительно изучены с применением дискриминантного анализа главных компонент (DAPC) в пакете *adegenet* 2.1.1 для среды R [Jombart, 2008]. В отличие от байесовской кластеризации, данный метод позволяет оценивать генетическую структуру вне зависимости от распределения частот генотипов по равновесию Харди – Вайнберга и наиболее пригоден для выявления межгрупповых различий при минимизации внутригрупповой изменчивости [Jombart et al., 2010].

### Генетическая изменчивость

Оценка изменчивости по проанализированным 13 микросателлитным локусам серых крыс г. Москва показала, что число аллелей на локус составило от 4 до 9 (среднее  $6.31 \pm 1.60$ ). Средняя ожидаемая гетерозиготность  $H_e$  составила  $0.61 \pm 0.05$ , средняя наблюдаемая гетерозиготность  $H_o = 0.50 \pm 0.02$  (табл. 2). Относительно высокая частота нуль-аллелей ( $> 0.1$ ) наблюдается в семи локусах в объединённой выборке, варьируя от 0.115 в локусе D5Rat43 до 0.436 в локусе D14Rat110. Тем не менее мы не стали исключать их из дальнейшего анализа, учитывая данные Хуанга с соавторами [Huang et al., 2016], показывающие, что использование локусов с частотой нуль-аллелей  $< 0.5$  не оказывает значимого влияния на результаты. Достоверные отклонения от равновесия Харди – Вайнберга выявлены в пяти локусах (D5Rat43, D11Rat11, D14Rat110, D10Rat105, D15Rat64) в объединённой выборке (после применения поправки Бонферрони для множественных сравнений) и во всех случаях обусловлены дефицитом ге-

терозигот. При этом достоверных отклонений не выявлено при анализе внутри локальных выборок, что свидетельствует о влиянии эффекта Валунда [Wahlund, 1928] на распределение частот генотипов на большинстве исследованных участков г. Москва.

Характеристики генетической изменчивости для каждой выборки приведены в табл. 2.

Наибольшим генетическим разнообразием характеризуются крысы из Зеленограда (ЗелАО), здесь же выявлено наименьшее значение коэффициента инбридинга. Средние значения изменчивости выявлены в СЗАО и ЗАО. Наименьшие показатели генетического разнообразия зафиксированы в ЦАО, при этом здесь отмечен наибольший показатель инбридинга. Для остальных районов города (САО, ВАО, ЮВАО) данные не приводятся ввиду малого объёма выборок.

### Генетическая структура

В соответствии с распределением генетических различий наиболее обособлены крысы, отловленные в центре (ЦАО) и на юго-западе Москвы (ЮЗАО), они показывают статистически значимые индексы  $F_{st}$  при сравнении с остальными выборками (табл. 3, рис. 2). Крысы из Зеленограда (ЗелАО), с северо-запада (СЗАО) и запада (ЗАО) Москвы демонстрируют сходство между собой – генетические различия в парных сравнениях ЗАО с ЗелАО и СЗАО недостоверны, а между ЗелАО и СЗАО выявлены умеренные статистически значимые значения  $F_{st}$ . Выборки с количеством материала менее пяти образцов (САО, ВАО, ЮВАО) не были включены в анализ.

Апостериорный анализ результатов байесовской кластеризации свидетельствует об

**Таблица 2.** Генетическое разнообразие выборок серой крысы из округов Москвы

| Округ | n  | $H_e$           | $H_o$           | $A_R$ | $F_{IS}$ |
|-------|----|-----------------|-----------------|-------|----------|
| ЗелАО | 8  | $0.63 \pm 0.07$ | $0.68 \pm 0.05$ | 2.95  | -0.085   |
| СЗАО  | 11 | $0.56 \pm 0.05$ | $0.50 \pm 0.04$ | 2.65  | 0.113*   |
| ЗАО   | 14 | $0.59 \pm 0.05$ | $0.57 \pm 0.04$ | 2.77  | 0.024    |
| ЮЗАО  | 8  | $0.39 \pm 0.08$ | $0.42 \pm 0.05$ | 2.10  | -0.079   |
| ЦАО   | 5  | $0.38 \pm 0.07$ | $0.29 \pm 0.05$ | 1.88  | 0.244*   |

\* Достоверные значения коэффициента инбридинга при  $p \leq 0.05$ .

**Таблица 3.** Парные значения  $F_{ST}$  между выборками серой крысы из округов Москвы

|       | ЗелАО  | СЗАО         | ЗАО    | ЮЗАО         | ЦАО          |
|-------|--------|--------------|--------|--------------|--------------|
| ЗелАО |        | <b>0.072</b> | 0.015  | <b>0.227</b> | <b>0.243</b> |
| СЗАО  | 0.0015 |              | 0.021  | <b>0.191</b> | <b>0.163</b> |
| ЗАО   | 0.1089 | 0.0999       |        | 0.204        | 0.193        |
| ЮЗАО  | 0.0000 | 0.0000       | 0.0000 |              | 0.333        |
| ЦАО   | 0.0009 | 0.0015       | 0.0006 | 0.0009       | 0.0335       |

Примечание: выше диагонали – значения  $F_{ST}$ ; ниже диагонали – достоверность различий  $p$ ; статистически значимые значения  $F_{ST}$  (при  $p \leq 0.05$ ) выделены полужирным.



**Рис. 2.** Распределение генетических различий ( $F_{ST}$ ) между локальными выборками серой крысы в первых двух осях анализа главных координат.

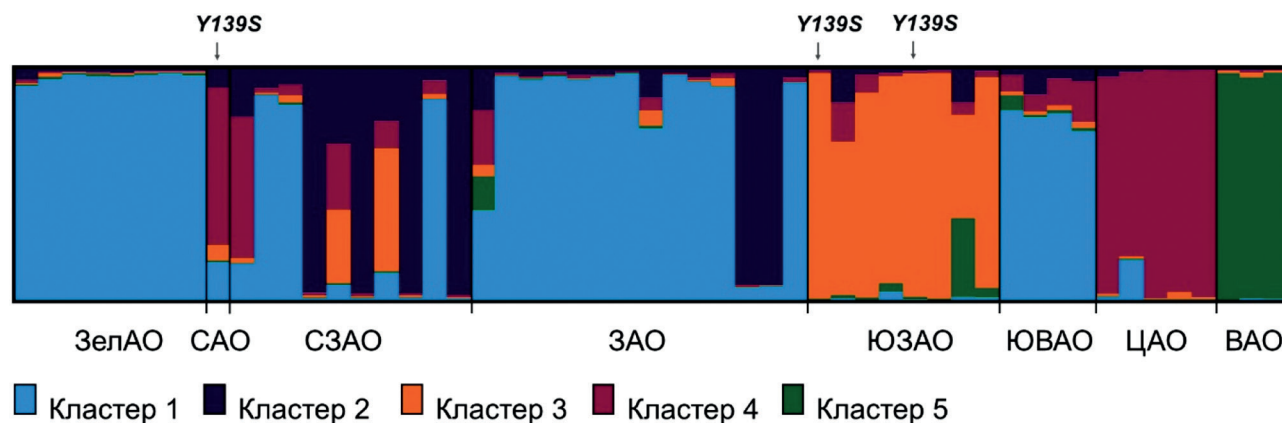
оптимальном подразделении структуры крыс Москвы на пять генетических кластеров (рис. 3), что подтверждается как модальным значением  $\Delta K$ , так и максимальной апостериорной вероятностью данных при  $K = 5$ .

В целом результаты кластерного анализа соответствуют характеру распределения генетических различий, оцененных на основании критерия  $F_{ST}$  (см. табл. 3, рис. 3). Однако большее число образцов, включённых в байесовскую кластеризацию, позволило выявить дополнительные паттерны генетической

структуры. Крысы с юго-запада (ЮЗАО), центра (ЦАО) и востока (ВАО) Москвы формируют отдельные генетические кластеры. Наиболее сходны между собой крысы из Зеленограда (ЗелАО), с запада (ЗАО) и юго-востока (ЮВАО) Москвы, в то время как на северо-западе (СЗАО) генотипы гетерогенны.

Особь, несущие мутацию резистентности в гене *Vkorc1*, не показывают каких-либо генетических отличий по изученным микросателлитным локусам. Обмен генов между серыми крысами из Юго-Западного (ЮЗАО) и Северного (САО) административных округов, где ранее была найдена мутация Tyr139Ser [Мальцев и др., 2021; Maltsev et al., 2022], оказался незначительным.

Дискриминантный анализ главных компонент разделяет особей из всех выборок на четыре основные группы: одну из них образуют крысы из Зеленограда (ЗелАО), с северо-запада (СЗАО), запада (ЗАО) и юго-востока (ЮВАО) Москвы; остальные группы сформированы крысами из юго-западной (ЮЗАО), центральной (ЦАО) и восточной (ВАО) частей города (рис. 4). Таким обра-



**Рис. 3.** Результаты кластерного анализа серых крыс Москвы при  $K = 5$ . Стрелками отмечены особи, несущие мутацию резистентности Tyr139Ser в гене *Vkorc1*.



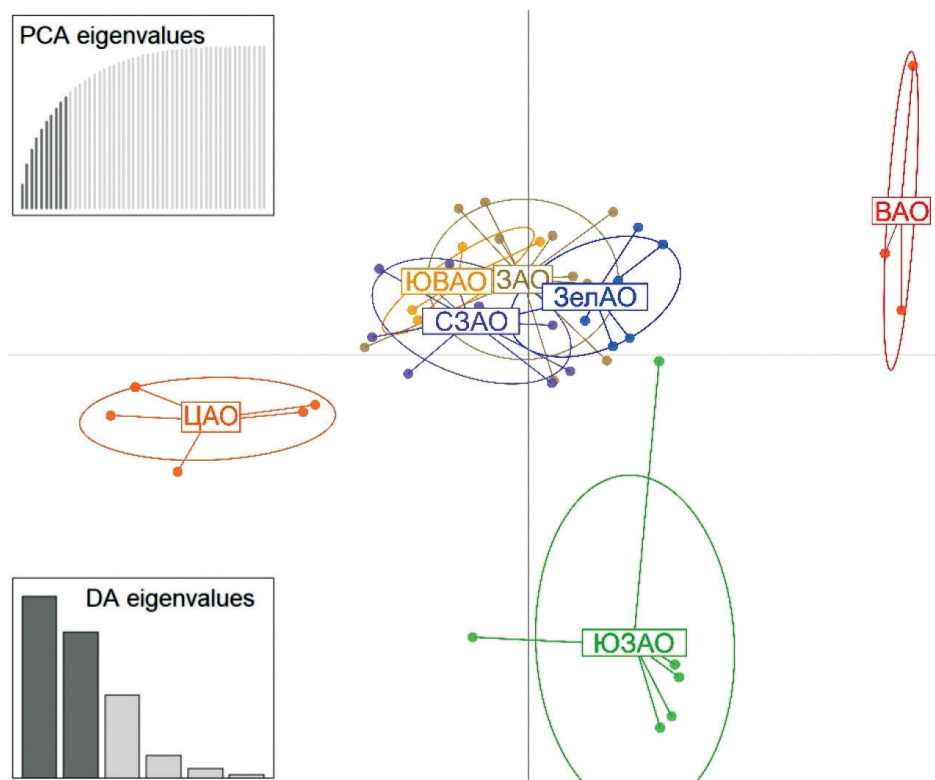


Рис. 4. Дискриминантный анализ главных компонент выборок серых крыс Москвы.

зом, результаты анализа конгруэнтны как с распределением значений  $F_{ST}$ , так и с кластеризацией особей в программе Structure и подтверждают выраженную генетическую структурированность серых крыс в Москве.

### Обсуждение

Распределение синантропных грызунов в городах, включая Москву, носит мозаичный характер [Мелкова, 1987, Тихонова и др., 2012]. Анализ литературных данных показал, что распределение крыс в городах и их численность определяются следующими факторами: 1) особенностями городского ландшафта [Рыльников, 2010; Тихонова и др., 2012]; 2) распределением и доступностью кормовых ресурсов и воды [Мелкова, 1987; De Masi et al., 2009; Рыльников, 2010; Voedts et al., 2025], которые зависят от степени изоляции бытовых отходов в закрытых баках и продуктов на пищевых предприятиях, мусорокамерах, контейнерных площадок твёрдых бытовых отходов (ТБО); 3) характером городской застройки, то есть распределением домов разных типов и годов застройки и доступностью укрытий [Судейкин, 1986; Мелкова, 1987; De Masi et al., 2009]; 4) распределением транс-

портных магистралей и развязок, препятствующих расселению грызунов; 5) распределением подземных сооружений, таких как метро, канализация, трубопроводы [Davis et al., 1948; Тошигин, 1968; Судейкин, 1986]; 6) микроклиматом [Мелкова, 1990б]; 7) особенностями пространственно-этологической структуры группировок, степенью привязанности к территории и способностью к расселению [Davis, 1953; Судейкин, 1976; Квашнин, 1983; Мелкова, 1990 а, б; Krebs, 2014]; 8) степенью развития адаптаций вида к городским условиям [Карманова и др., 2025; Котенкова и др., 2025]; 9) характером, частотой и качеством дератизационных мероприятий [Мелкова, 1990б; Рыльников, 2010]; 10) распределением естественных речных систем в городе (ручьи, реки, каналы, водохранилища), связанных между собой и способствующих расселению серой крысы [Кузякин, 1951; Кучерук, 1990]. В свою очередь, в исследованиях г. Париж проанализированы 14 факторов, определяющих наличие и плотность популяции серой крысы. Из них тремя решающими оказались: наличие корма; зелёных зон (доступ к норам) и близость к воде [Voedts et al., 2025].

Следует отметить, что дератизационные обработки усиливают мозаичность распределения серой крысы в пределах города, но не обеспечивают полного их уничтожения [Мелкова, 1990б; Рыльников, 2010]. Показано, что в городе индивидуально меченные особи серой крысы могут перемещаться по территории населённого пункта на расстояния до 4–10 км [Судейкин, 1976].

Одним из основных факторов, влияющих на численность и структуру населения крыс в районах Москвы, является неоднородность городских ландшафтов, различающихся по степени и характеру застройки, наличию или отсутствию незастроенных территорий, степени развития транспортной инфраструктуры и особенностями гидрографии. На территории г. Москва выделяют три типа поселений серой крысы: условно-естественные, полуюрбанистические и урбанистические [Судейкин, 1986; Рыльников, 2010]. В нашем исследовании особи серой крысы были отловлены в полуюрбанистических городских ландшафтах (зоопарк в ЦАО) и в жилебной зоне урбанистических колоний (все остальные округа) в многоквартирных домах или на прилегающих к ним дворовых территориям около площадок для сбора твёрдых коммунальных отходов. Учитывая фрагментацию ландшафта, можно предположить, что генетическая дифференциация выборок может объясняться формированием отдельных относительно изолированных поселений. К одному из таких относятся места отлова серых крыс в Зеленограде (ЗелАО).

Выборка из ЗелАО отличалась более высоким уровнем гетерозиготности и аллельного разнообразия по сравнению с другими изученными выборками (см. табл. 2). ЗелАО – наиболее удалённый округ, находящийся за пределами МКАД. Наличие рядом с Зеленоградом незастроенных городских ландшафтов до определённой степени может способствовать потоку генов и пополнению в проживающую колонию особей из соседних колоний серых крыс. Как уже отмечалось выше, показано, что в Париже одним из решающих факторов, определяющих наличие крыс в том или ином участке города, является наличие незастроенных территорий с зелё-

ными насаждениями, где крысы могут устраивать норы. В Москве особи серой крысы могут круглый год обитать рядом с источником корма (контейнерные площадки, свалки), не вселяясь в помещения [Мелкова, 1990б; Рыльников, 2010]. В холодные зимы часть крыс погибает, а часть проникает в постройки человека из разных мест, что и может быть причиной повышенной изменчивости.

Вместе с тем крысы из Зеленограда генетически сходны с крысами, отловленными на северо-западе (СЗАО), западе (ЗАО) и юго-востоке (ЮВАО) Москвы. Вероятно, это объясняется характером распределения сети рек и каналов г. Москва и пригородов. Так, река Сходня, протекая через Зеленоград, далее впадает в Москву-реку на северо-западе Москвы. Известно, что серая крыса может активно расселяться вдоль русла рек [Кузякин, 1951]. Речной транспорт может служить для серой крысы важнейшим средством пассивного расселения. Наличие в Москве развитого водного транспорта (грузового и пассажирского) может способствовать перемещению грызунов на дальние расстояния из одной части города в другую. Таким образом может происходить расселение серых крыс между ЗелАО, северо-западом (СЗАО) и западом (ЗАО) Москвы. Кроме того, расселение вдоль основной водной артерии столицы может происходить и далее в юго-восточном направлении, что, по нашим предположениям, может объяснять сходство крыс из ЮВАО с обсуждаемыми выборками. В свою очередь, отсутствие разветвленной речной сети на востоке и юго-западе Москвы могло повлиять на изолированность колоний серой крысы в этих районах. Ранее Карманова и др. [2025] показали, что поселения полевых мышей в парках города были в значительной степени изолированы, генетические различия между ними превосходили таковые между естественными популяциями, разделёнными расстоянием более 1000 км. В нашем исследовании также прослеживается высокая степень генетической дифференциации между рядом районов города, таких как ЦАО, ВАО и ЮЗАО.

Крысы из ЦАО отловлены на территории Московского зоопарка, которая представляет собой полуюрбанистический городской ланд-

шафт [по классификации В.А. Рыльникова, 2010]. Это единственная выборка в нашем исследовании, отловленная не в районе жилищной застройки. Проведённые кластерный и дискриминантный анализы, а также парные значения  $F_{ST}$  свидетельствуют в пользу того, что население крыс зоопарка в значительной степени изолировано. (см. табл. 3, рис. 2–4). Такая изоляция может быть обусловлена высоким территориальным консерватизмом крыс, который поддерживается за счёт хорошей и постоянно доступной кормовой базы, наличия воды и достаточно большого числа доступных укрытий, а также невозможности проведения на территории зоопарка дератизационных обработок с применением химических средств борьбы. Постоянные колонии серой крысы могут при наличии благоприятных условий существовать на определённых участках в течение нескольких лет [Мелкова, 1990а]. При этом в силу высокой агрессивности доминантных самцов и других членов колонии вселение, а тем более размножение чужаков в сформировавшихся группах невозможно [Квашнин, 1983; Котенкова и др., 1999]. Кроме того, Москва-река протекает в стороне от этого района города (см. рис. 1), что затрудняет обмен генами крыс зоопарка со зверьками из других округов. Данное обстоятельство дополнительно способствует стабильности поселений в центре города.

Территориальный консерватизм серых крыс подтверждён и генетическими методами на примере изучения их поселений в четырёх городах (Сальвадор, Бразилия; Новый Орлеан, США; Ванкувер, Канада; Нью-Йорк, США) [Combs et al., 2018a]. Показано, что активный обмен генами, который оценивали с помощью анализа пространственной автокорреляции, обычно проявлялся на дистанции не более 500 м, что свидетельствует о преимущественно коротких расстояниях расселения городских крыс. При этом расселение на большие дистанции происходило с гораздо более низкой частотой [Combs et al., 2018b].

Генетическое разнообразие во всех районах, кроме ЗелАО, для которых были рассчитаны показатели полиморфизма, было средним или низким (см. табл. 2). Вероятно,

нарушение связности городских ландшафтов (изоляция), а в ряде случаев и применение родентицидов могли привести к снижению разнообразия в этих районах. В наибольшей степени это выражено для выборки крыс из зоопарка (ЦАО), где выявлены самые низкие показатели гетерозиготности и аллельного разнообразия при высоком значении коэффициента инбридинга.

Исключением были выборки серых крыс из северо-западной и западной частей Москвы (СЗАО и ЗАО). Территорию этих округов в плане городского ландшафта можно охарактеризовать как высокомозаичную, с большим числом водных объектов (реки, каналы) и незастроенных территорий (парки, лесопарки). По данным кластерного анализа (см. рис. 3), зверьки на северо-западе, отловленные по улицам Паршина, Живописная и Волоколамский проезд, отличались повышенной гетерогенностью по сравнению с другими проанализированными выборками. Относительно высокий уровень генетического разнообразия выявлен у крыс из ЗАО (см. табл. 2). Повышенная гетерогенность этих выборок может объясняться совокупностью причин.

Во-первых, как было сказано выше, мы предполагаем, что гидрографическая сеть способствует поддержанию связности в популяции серых крыс. За счёт этого может обеспечиваться обмен генами между поселениями грызунов, обитающими в непосредственной близости от рек и каналов в разных частях города, что, в свою очередь, препятствует изоляции и снижению генетического разнообразия. По данным кластерного и дискриминантного анализов (см. рис. 3, 4), между СЗАО и ЗАО шёл активный поток генов, и генетические различия между этими районами города были незначительные (см. табл. 3).

Во-вторых, более высокий полиморфизм обсуждаемых выборок может быть связан с большим числом точек отлова по сравнению с выборками из других районов города. Например, на юго-востоке (ЮВАО) и востоке (ВАО) зверьки пойманы в одном месте и, по-видимому, могли быть родственными, в то время как на северо-западе (СЗАО) серые крысы отловлены в шести локалитетах на



расстоянии в 3–3.5 км друг от друга (расстояние от улицы Паршина до Волоколамского проезда) (см. рис. 1). Подобным образом материал из ЗАО был собран на разных сторонах реки: на Карамышевской набережной и в микрорайоне Речник (см. рис. 1, табл. 1).

Ряд факторов, описанных выше и связанных с деятельностью человека, также могут повлиять на уровень генетического разнообразия и популяционно-генетическую структуру населения серой крысы г. Москва. Основной задачей дератизации является полное уничтожение серой крысы в постройках человека или снижение их численности вне построек при превышении численности выше допустимой [Рыльников 2010, Мелкова, 1990б]. Но к применению антикоагулянтов синантропные грызуны, в том числе и серые крысы, смогли приобрести генетическую резистентность, которая обусловлена однонуклеотидными заменами в гене *Vkorc1* [Pelz et al., 2005, 2012; Mooney et al., 2018; Buckle, 2013; Buckle et al., 2020; Díaz, Kohn, 2021; Meerburg et al., 2014]. Среди исследованных выборок на севере (САО) и юго-западе (ЮЗАО) Москвы нами ранее были найдены мутации в гене, ассоциированном с резистентностью к антикоагулянтам [Мальцев и др., 2021; Maltsev et al., 2022] (отмечены на рис. 1). Эти районы не связаны между собой речными путями и, как показывают наши данные, поселения крыс в них изолированы друг от друга. В связи с этим мы предполагаем, что мутации в гене *Vkorc1* были приобретены особями на севере и юго-западе Москвы независимо друг от друга после применения родентицидов-антикоагулянтов. При этом активное применение антикоагулянтов на юго-западе Москвы (район проспекта Вернадского, ЮЗАО), где были найдены резистентные особи, не привело к существенному снижению уровня их генетического разнообразия (см. табл. 1, 2). Возможно, приобретение резистентности к антикоагулянтам вызвало восстановление численности, что позволило поддерживать достаточный уровень полиморфизма и предотвратить инбридинг в их поселениях. Генетические адаптации серой крысы в крупных городах, связанных в том числе с резистентностью к антикоагу-

лянтам, могут служить одной из причин их адаптивных приспособлений к жизни рядом с человеком [Награк et al., 2020].

### Заключение

Полученные результаты свидетельствуют о неоднородности популяционно-генетической структуры серой крысы г. Москва. Вероятно, это обусловлено изоляцией и территориальным консерватизмом крыс в одних поселениях (ЦАО, ВАО, ЮЗАО) и высокой миграционной активностью в других поселениях (ЗелАО, СЗАО, ЗАО, ЮВАО). При этом миграция серой крысы в Москве по предложенной нами гипотезе происходит по разветвлённой сети рек и каналов начиная от р. Сходня в Зеленограде за МКАД и далее по Москве-реке в пределах МКАД до юго-востока Москвы и дальше, согласно нашим собранным данным. Активные дератизационные обработки также могут накладывать отпечаток на формирование генетической структуры вида. Адаптации, связанные с резистентностью к антикоагулянтам, позволяют колониям серой крысы сохранять свою численность и в последующем её восстанавливать.

Вместе с тем ограниченный объём имеющихся в нашем распоряжении данных требует осторожности при интерпретации результатов. Для детального выявления популяционно-генетических паттернов и поиска факторов, определяющих расселение и демографические тенденции в популяции серой крысы мегаполиса, необходимы дополнительные исследования с вовлечением большего объёма материала. Дальнейшие усилия будут направлены как на увеличение выборок из уже изученных районов, так и на более широкий охват неисследованных городских и пригородных территорий, представляющих различные условия для обитания грызунов.

### Благодарности

Исследование выполнено за счёт гранта Российского научного фонда № 23-24-00482.

### Конфликт интересов.

Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов.

## Заявление о благополучии животных.

Содержание животных после отлова и их умерщвление проведены в соответствии с правилами Европейской конвенцией о защите позвоночных. Одобрено Биоэтической комиссией ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН. Протокол № 39 от 27.07.2020.

## Литература

- Карманова Т.Н., Феоктистова Н.Ю., Мещерский С.И., Мещерский И.Г., Суров А.В. Генетическая структура гемисинантропного вида – полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) (Muridae) в парках Москвы // Российский журнал биологических инвазий. 2025. № 3. С. 87–100.
- Квашнин С.А. Поведение серых крыс (*Rattus norvegicus* Berk.) в естественных и искусственных условиях: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1983. 27 с.
- Корзиков В.А., Комаров В.Ю., Васильева О.Л., Винникова О.Н., Мальцев А.Н. Экологические особенности популяций серой крысы (*Rattus norvegicus* Berk.), резистентных к антикоагулянтам и анализ мер борьбы с синантропными грызунами в г. Калуга // Пест-менеджмент. 2025. № 1. С. 15–25.
- Котенкова Е.В., Мешкова Н.Н., Шутова М.И. М.: Наука, 1989. 176. – 1е издание.
- Котенкова Е.В., Мешкова Н.Н., Шутова М.И. О крысах и мышах. М.: Эребус, 1999. 184 с. – 2е издание.
- Котенкова Е.В., Амбарян А.В., Мальцев А.Н. Домовые мыши. Происхождение, образ жизни, синантропия, филогеография, систематика, поведение. М.: Т-во научных изданий КМК, 2025. 329 с.
- Кузякин А.П. История расселения, современное распространение и места обитания пасюка в СССР // Фауна и экология грызунов / ред. А.Н. Формозов. М.: Изд-во МОИП, 1951. Вып. 4. С. 22–81.
- Кучерук В.В., Лапшов В.А. Серая крыса (*Rattus norvegicus* Berk.) и другие синантропные грызуны океанических островов // Материалы по экологии и методам ограничения численности серой крысы. М.: Наука, 1987. С. 5–31.
- Кучерук В.В. Ареал // Серая крыса. Систематика, экология, регуляция численности / отв. ред. В.Е. Соколов, Е.В. Карасева. М.: Наука, 1990. С. 34–84.
- Мальцев А.Н., Рябов С.В., Стахеев В.В., Панасюк Н.В., Гашев С.Н., Сорокина Н.В., Баженов Ю.А., Котенкова Е.В. Мутации гена резистентности VCORC1 к антикоагулянтам у синантропных грызунов на урбанизированных территориях России // Доклады Российской академии наук. Науки о жизни. 2021. Т. 498. С. 41–45.
- Мелкова В.К. Особенности обитания серых крыс в многоэтажных жилых домах // Материалы по экологии и методам ограничения численности серой крысы. М.: Наука, 1987. С. 179–207.
- Мелкова В.К. Экология // Серая крыса. Систематика, экология, регуляция численности / отв. ред. В.Е. Соколов, Е.В. Карасева. М.: Наука, 1990а. С. 85–127.
- Мелкова В.К. Синантропные грызуны селитебной зоны крупнейшего города и меры ограничения их численности (на примере г. Москвы): дис. ... канд. биол. наук. М., 1990б. 278 с.
- Миронова Т.А., Рыльников В.А., Богачева А.В., Лавренченко Л.А. Распространение мутаций гена *Vkorc1* и резистентность серых крыс к родентицидам-антикоагулянтам в ряде городов России // Пест-Менеджмент. 2020. Т. 113, № 1. С. 5–7.
- Рыльников В.А. Серая крыса (*Rattus norvegicus* Berk.). Экологические основы и подходы к управлению численностью. М.: НЧНОУ Институт пест-менеджмента, 2010. 367 с.
- Рыльников В.А. Серая крыса (пасюк): практическое руководство по мониторингу и прогнозам результатов при проведении операций управления численностью [Интернет] // Проект «Крысы в городе». 2016 [https://rattus.su/#professionals] (дата обращения: 06.10.2020).
- Судейкин В.А. Миграции серых крыс в условиях большого города // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1976. Вып. 3. С. 41–85.
- Судейкин В.А. Город как среда обитания серой крысы // Серая крыса: экология и распространение / ред. В.Е. Соколов, Е.В. Карасева. М.: Наука, 1986. Т. 1. С. 31–54.
- Суров А.В., Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Богомолов П.Л. Видовое разнообразие мелких млекопитающих незастроенных территорий Москвы (изменения за последние 55 лет) // Охрана живой природы и природного комплекса Москвы. Материалы научно-практического совещания, посвящённого 100-летию со дня рождения К.Н. Благосклонова (Москва, 11–12 января 2010 г.). М., 2010. С. 106–108.
- Суров А.В., Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Богомолов П.Л. Адаптации мелких млекопитающих к городской среде // Чтения памяти академика В.Н. Сукачёва. Животные в городе: экология и эволюция. М.: Т-во научных изданий КМК, 2011. С. 3–48.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Богомолов П.Л., Бодяк Н.Д., Суров А.В. Динамика видового разнообразия мелких млекопитающих городского ландшафта // Материалы совещания «Динамика биоразнообразия животного мира». М., 1997. С. 111–116.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Суров А.В., Богомолов П.Л., Котенкова Е.В. Экологические аспекты формирования фауны мелких млекопитающих урбанистических территорий Средней полосы России. М.: Т-во научных изданий КМК, 2012. 372 с.
- Тошигин Ю.В. Методика и организация борьбы с серой крысой в канализационных сооружениях городов и угольных шахтах: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1968. 16 с.
- Фридман В.С., Суслов В.В. Города как «арены» микроэволюционных процессов: изменения поведения и популяционной структуры, отбор генотипов в «городских» популяциях птиц и других позвоночных. М.: URSS, МГУ, 2022. 360 с.
- Хляп Л.А. Серая крыса // Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Т-во научных изданий КМК, 2018. 688 с.

- Alberti M. Eco-evolutionary dynamics in an urbanizing planet // Trends in Ecology and Evolution. 2015. Vol. 30. P. 114–126. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.11.007>
- Adkins P.A. Home ranges, movements and habitat associations of red foxes *Vulpes vulpes* in suburban Toronto, Ontario, Canada // Journal of the Zoological Society of London. 1998. Vol. 224. P. 335–346. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1998.tb00038.x>
- Broquet T., Petit E. J. Molecular estimation of dispersal for ecology and population genetics // Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics. 2009 V. 40. P. 193–216. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120324>
- Buckle A.P. Anticoagulant resistance in the United Kingdom and a new guideline for the management of resistant infestations of Norway rats (*Rattus norvegicus* Berk.) // Pest Management Science. 2013. Vol. 69, no. 3. P. 334–341.
- Buckle A., Jones P., Talavera M., Prescott P. Anticoagulant Resistance in Rats and Mice in the UK – Summary Report with new data for 2019–20. Report from the Campaign for Responsible Rodenticide Use (CRRU) UK for the Government Oversight Group. Reading: University of Reading, Vertebrate Pests Unit. 2020. 19 p. [<https://www.thinkwildlife.org/>] (accessed: 06.10.20).
- Chiappero M.B., Panzetta-Dutari G.M., Gomez M.D., Polop J.J. Contrasting genetic structure of urban and rural populations of the wild rodent *Calomys musculus* (Cricetidae, Sigmodontinae) // Mammalian Biology. 2011. Vol. 76. P. 41–50. <https://doi.org/10.1016/j.mam-bio.2010.02.003>
- Combs M., Byers K.A., Ghera B.M., Blum M.J., Caccone A., Costa F., Himsworth P.G., Richardson J.L., Munshi-South J. Urban rat races: spatial population genomics of brown rats (*Rattus norvegicus*) compared across multiple cities // Proc. R. Soc. 2018a. 285. P. 20180245. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2018.0245>
- Combs M., Puckett E.E., Richardson J., Mims D., Munshi-South J. Spatial population genomics of the brown rat (*Rattus norvegicus*) in New York City // Molecular Ecology. 2018b. Vol. 27. P. 83–98. <https://doi.org/10.1111/mec.14437>
- Krebs P.J. Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance. 6th ed. Pearson Education Limited. 2014. 646 p.
- Davis D.E., Emlen J.T., Stokes A.W. Studies on home range in the brown rat // J. Mammal. 1948. Vol. 29. P. 207–225. <https://doi.org/10.2307/1375387>
- Davis D.E. The characteristics of rat populations // The Quarterly Review of Biology. 1953. Vol. 28. P. 373–401. <https://doi.org/10.1086/399860>
- De Masi E., Vilaça P., Razzolini M.T.P. Environmental conditions and rodent infestation in Campo Limpo district, São Paulo municipality, Brazil // Int J Environ Health Res. 2009. Vol. 19. P. 1–16. <https://doi.org/10.1080/09603120802126670>
- Diaz J.P., Kohn M.H. A *Vkor1*-based SNP survey of anticoagulant rodenticide resistance in the house mouse, Norway rat and roof rat in the USA // Pest Management Science. 2021. Vol. 77. P. 234–242. <https://doi.org/10.1002/ps.6012>
- Excoffier L., Lischer H.E. Arlequin suite Ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows // Molecular Ecology Resources. 2010. Vol. 10. P. 564–567. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x>
- Evanno G., Regnaut S., Goudet J. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study // Molecular Ecology. 2005. Vol. 14. P. 2611–2620. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x>
- Frankham R. Relationship of genetic variation to population size in wildlife // Conservation Biology. 1996. Vol. 10. P. 1500–1508. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1996.10061500.x>
- Glass G.E., Childs J.E., Korch G.W., LeDuc J.W. Comparative ecology and social interactions of Norway rat (*Rattus norvegicus*) populations in Baltimore, Maryland // Occasional Papers of the Museum of Natural History, the University of Kansas. 1989. Vol. 130. P. 1–33.
- Gortat T., Rutkowski R., Gryczyńska A., Pieniążek A., Kozakiewicz A., Kozakiewicz M. Anthropopressure gradients and the population genetic structure of *Apodemus agrarius* // Conservation Genetics. 2015. Vol. 16. P. 649–659. <https://doi.org/10.1007/s10592-014-0690-0>
- Goudet J. A program for estimating and testing gene diversities and differentiation statistics from codominant genetic markers // J Heredity. 1995. Vol. 86. P. 485–486. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a111627>
- Harpak A., Garud N., Rosenberg N.A., Petrov D.A., Combs M., Pennings P.S., Munshi-South J. Genetic adaptation in New York City rats // Genome Biology and Evolution. 2020. Vol. 13(1). <https://doi.org/10.1093/gbe/evaa247>
- Hendry A.P., Gotanda K.M., Svensson E.I. Human influences on evolution, and the ecological and societal consequences // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. 2017. Vol. 372(1712). P. 20160028. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0028>
- Huang K., Ritland K., Dunn D.W., Qi X., Guo S., Li B. Estimating relatedness in the presence of null alleles // Genetics. 2016. Vol. 202. P. 247–260. <https://doi.org/10.1534/genetics.114.163956>
- Jacob H.J., Brown D.M., Bunker R.K. et al. A genetic linkage map of the laboratory rat, *Rattus norvegicus* // Nature Genetics. 1995. Vol. 9. P. 63–69. <https://doi.org/10.1038/ng0195-63>
- Jombart T. adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers // Bioinformatics. 2008. Vol. 24. P. 1403–1405. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btn129>
- Jombart T., Devillard S., Balloux F. Discriminant analysis of principal components: a new method for the analysis of genetically structured populations // BMC Genetics. 2010. Vol. 11. P. 1–15. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1000455>
- Kalinowski S.T., Taper M.L., Marshall T.P. Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment // Molecular Ecology. 2007. Vol. 16. P. 1099–1106. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03089.x>
- Kopelman N.M., Mayzel J., Jakobsson M., Rosenberg N.A., Mayrose I. Clumpak: a program for identifying clustering



- modes and packaging population structure inferences across K // Molecular ecology resources. 2015. Vol. 15. P. 1179–1191. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12387>
- 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. Invasive Species Specialist Group (ISSG), IUCN. 2000. 12 p.
- Magle S.B., Ruell E.W., Antolin M.F., Crooks K.R. Population genetic structure of black-tailed prairie dogs, a highly interactive species, in fragmented urban habitat // Biological Conservation. 2010. Vol. 91. P. 326–335. <https://doi.org/10.1644/09-MAMM-A-019.1>
- Maltsev A.N., Stakheev V.V., Ryabov S.V., Gololobova T.V., Gashev S.N., Bazhenov Yu.A., Kotenkova E.V. Low level of resistance to anticoagulant rodenticides in the *Vkorc1* gene in house mice (*Mus musculus*) and Norway rats (*Rattus norvegicus*) in Russia // Russian Journal of Biological Invasions. 2022. Vol. 13. P. 392–397. <https://doi.org/10.1134/S2075111722030109>
- McKinney M.L. Urbanization as a major cause of biotic homogenization // Biological Conservation. 2006. Vol. 127. P. 247–260. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.09.005>
- Meerburg B.G., Van Gent-Pelzer M.P., Schoelitsz B., Esther A., Van der Lee T.A. Distribution of anticoagulant rodenticide resistance in *Rattus norvegicus* in the Netherlands according to *Vkorc1* mutations // Pest Management Science. 2014. Vol. 70, no. 11. P. 1761–1766. <https://doi.org/10.1002/ps.3809>
- Mooney J., Lynch M.R., Prescott P. V., Clegg T., Loughlin M., Hannon B. et al. *Vkorc1* sequence variants associated with resistance to anticoagulant rodenticides in Irish populations of *Rattus norvegicus* and *Mus musculus domesticus* // Sci Rep. 2018. Vol. 8, no. 4535. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-22815-7>
- Munshi-South J., Kharchenko K. Rapid, pervasive genetic differentiation of urban white-footed mouse (*Peromyscus leucopus*) populations in New York City // Molecular Ecology. 2010. V. 19. P. 4242–4254. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04816.x>
- Munshi-South J., Garcia J.A., Orton D., Phifer-Rixey M. The evolutionary history of wild and domestic brown rats (*Rattus norvegicus*) // Science. 2024. Vol. 385. P. 1292–1297. <https://doi.org/10.1126/science.adp1166>
- Palomino D., Carrascal L.M. Threshold distances to nearby cities and roads influence the bird community of a mosaic landscape // Biological Conservation. 2007. Vol. 140. P. 100–109. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.07.029>
- Park S.D.E. MStools v 3.1.1: Excel Spreadsheet Toolkit for Data Conversion. Dublin: Animal Genomics Lab, University College. 2008 [<http://animalgenomics.ucd.ie/sdepark/ms-toolkit>].
- Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx 6.5: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research – an update // Bioinformatics. 2012. Vol. 28. P. 2537–2539. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts460>
- Pelz H.J., Rost S., Hunerberg M., Fregin A., Heiberg A.P., Baert K. et al. The genetic basis of resistance to anticoagulants in rodents // Genetics. 2005. Vol. 170, no. 4. P. 1839–1847. <https://doi.org/10.1534/genetics>
- Pelz H.J., Rost S., Muller E., Esther A., Ulrich R.G., Muller P.R. Distribution and frequency of *Vkorc1* sequence variants conferring resistance to anticoagulants in *Mus musculus* // Pest Manag Sci. 2012. Vol. 68. P. 254–259. <https://doi.org/10.1002/ps.2254>
- Pinsky M. L., Saenz-Agudelo P., Salles O. C., Almany G. R., Bode M., Berumen M. L., Planes S. Marine dispersal scales are congruent over evolutionary and ecological time // Current Biology. 2016. V. 27. P. 149–154.
- Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data // Genetics. 2000. Vol. 155. P. 945–959. <https://doi.org/10.1093/genetics/155.2.945>
- Rat Genome Database [Internet] [<http://rgd.mcw.edu/>].
- Shochat E., Lerman S.B., Anderies J.M., Warren P.S., Faeth S.H., Nilon P.H. Invasion, competition, and biodiversity loss in urban ecosystems // BioScience. 2010. Vol. 60. P. 199–208. <https://doi.org/10.1525/bio.2010.60.3.6>
- Slatkin M. Gene flow and the geographic structure of natural populations // Science. 1987. Vol. 236. P. 787–792. <https://doi.org/10.1126/science.3576198>
- Voedts I., Sylvie P., Brondeau F., Gasparini J. Effects of urban environmental specificities on the presence and density of brown rats (*Rattus norvegicus*) based on sighting reports and interventions, the case of Paris (France) // Urban Ecosystems. 2025. Vol. 28. P. 183. <https://doi.org/10.1007/s11252-025-01787-3>
- Wahlund S. Zusammensetzung von populationen und Korrelationserscheinungen vom standpunkt der Vererbungslehre aus betrachtet // Hereditas. 1928. Vol. 11. P. 175–195.
- Waples R.S., Gaggiotti O. What is a population? An empirical evaluation of some genetic methods for identifying the number of gene pools and their degree of connectivity // Molecular Ecology. 2006. Vol. 15. P. 1419–1439. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.02890.x>
- Weir B.S., Cockerham P. Estimating F-statistics for the analysis of population structure // Evolution. 1984. Vol. 38. P. 1358–1370. <https://doi.org/10.2307/2408641>
- Wilson A., Fenton B., Malloch G., Boag B., Hubbard S., Begg G. Urbanisation versus agriculture: a comparison of local genetic diversity and gene flow between wood mouse *Apodemus sylvaticus* populations in human-modified landscapes // Ecography. 2016. Vol. 39. P. 87–97. <https://doi.org/10.1111/ecog.01297>



# CHARACTERISTIC OF THE POPULATION GENETIC STRUCTURE OF BROWN RATS (*RATTUS NORVEGICUS*, *RODENTIA*, *MURINAE*) IN MOSCOW

© 2026 Maltsev A. N.<sup>a\*</sup>, Korablev M.P.<sup>a\*\*</sup>, Kotenkova E.V.<sup>a\*\*\*\*</sup>, Komarov V.Y.<sup>b,c\*\*\*\*</sup>

<sup>a</sup> Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071, Russia

<sup>b</sup> Scientific Research Disinfectology Institute of the Federal Service for Surveillance on Consumer Rights Protection and Human Well-being, Moscow, 117246, Russia

<sup>c</sup> Russian Medical Academy of Continuous Professional Education, Moscow, 125993, Russia

email: \*[mus-musculus@yandex.ru](mailto:mus-musculus@yandex.ru); \*\*[mir-kor@yandex.ru](mailto:mir-kor@yandex.ru); \*\*\*[evkotenkova@yandex.ru](mailto:evkotenkova@yandex.ru);

\*\*\*\*[komarov.volodya@yandex.ru](mailto:komarov.volodya@yandex.ru)

An assessment of the population genetic structure of the Moscow brown rat was conducted. The study puts forward key hypotheses regarding factors influencing changes in the population size and genetic structure of *Rattus norvegicus*. This theme of work was conducted in Russia for the first time in the study of an invasive commensal species in the largest metropolis in Europe. In the study, 13 microsatellite loci were used as autosomal markers of genetic polymorphism. The rat material was divided into local samples based on the administrative districts of Moscow: Zelenograd, North-West, West, South-West, South-East, Central, East, and North. Rats from Zelenograd (ZelAO) demonstrated the highest genetic diversity, and the lowest inbreeding coefficient. Moderate variability was observed in the North-West and West Administrative Districts. The lowest genetic diversity was recorded in the Central Administrative District, although the highest inbreeding coefficient was observed there. According to the distribution of genetic differences, rats captured in the center (Central Administrative District) and southwest (South-West) of Moscow were the most distinct. Rats from Zelenograd (ZelAO), northwest (North-West), west (West), and southeast (South-East) Moscow demonstrated similarities. It is assumed that the heterogeneity of the population genetic structure of the brown rat in Moscow is due to the isolation and territorial conservatism of rats in some settlements (Central, Eastern, and Southwestern Administrative Districts) and high migratory activity in others (ZelAO, SZAO, ZAO, and YuVAO). Moreover, according to our hypothesis, brown rat migration in Moscow occurs along a branched network of rivers and canals, starting from the Skhodnya River in Zelenograd outside the Moscow Ring Road and continuing along the Moskva River within the Moscow Ring Road to southeastern Moscow and beyond, according to our collected data. Adaptations associated with resistance to anticoagulants allow brown rat colonies in the Southwestern Administrative District to maintain their numbers and subsequently recover.

**Key words:** commensal rodents, brown rat, genetic polymorphism, Moscow, urban adaptations.

## ПЕРВАЯ НАХОДКА ПРЕСНОВОДНОЙ ГИДРОМЕДУЗЫ *CRASPEDACUSTA SOWERBII* LANKESTER, 1880 (CNIDARIA) В КАЛИНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

©2026 Полунина Ю.Ю.<sup>1</sup>, Герб М.А.<sup>1</sup>, Черная Э.Р.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, РФ, Москва, 117997, Россия

<sup>2</sup>ГАУ КО «Колледж предпринимательства», Калининград, 236022, Россия

e-mail: [jul\\_polunina@mail.ru](mailto:jul_polunina@mail.ru)

Поступила в редакцию 17.03.2026. После доработки 30.05.2026. Принята к печати 22.07.2026

В Калининградской области в августе 2025 г. впервые обнаружена пресноводная гидромедуза *Craspedacusta sowerbii* Lankester, 1880 в выработанном гравийно-песчаном карьере с выраженной прибрежно-водной и водной растительностью. Медузы плавали над зарослями урути (*Myriophyllum spicatum* L.) на глубине 0,5–2,0 м. Температура воды в период отбора проб составляла +22 °С, солёность 0,15 ПЕС, прозрачность воды 2 м. Плотность медуз в местообитании 1–3 экз/м<sup>3</sup>. Диаметр колокола медуз варьировал от 12 до 30 мм с преобладанием особей размером 17–18 мм. В зоопланктоне в районе обитания медуз преобладали мелкоразмерные организмы (длиной 0,1–0,5 мм). В водоёме обитали чомги (*Podiceps cristatus* Linneus, 1758). Метеорологическое лето 2025 г. в Калининградской области продлилось 115 дней, количество дней с температурой воздуха выше +25 °С составило 24 дня, что способствовало развитию медузоидной стадии вида. Инвазионные коридоры и векторы инвазий *C. sowerbii* в водоёмы области не установлены. Распространению этих медуз в водах умеренного климата способствуют рост температуры воды в разных регионах, обусловленный климатическими изменениями, и перенос полипоидной стадии водоплавающими птицами.

**Ключевые слова:** гидромедуза *Craspedacusta sowerbii*, инвазия, Калининградская область.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-3-129-137

### Введение

Рост судоходства, активное развитие аквакультуры и аквариумистики на фоне климатических изменений и роста температур в разных регионах способствуют распространению чужеродных тепловодных видов гидробионтов в морских и пресноводных водоёмах. Пресноводная гидромедуза *Craspedacusta sowerbii* Lankester, 1880 (Cnidaria, Hydrozoa, Olindiidae) – наиболее успешный чужеродный вид, впервые описанный в 1880 г. в Лондоне из искусственного бассейна с тропическими водными растениями [Lankester, 1880]. Он широко распространился с конца XIX века по всем континентам, за исключением арктических и антарктических районов [Acker, Muscat, 1976; Dumont, 1994; Marchessaux et al., 2021; Luskow et al., 2025]. Считается, что этот вид исходно обитал в субтропическом восточноазиатском регионе в долине р. Янцзы [Krampe, 1950; Didžiulis, 2006; Parent, 1982], но некоторые авторы ука-

зывают на наличие аборигенных популяций в р. Амазонка в Южной Америке [Protasov et al., 1981; Ludoški et al., 2004]. За последние 40 лет количество регистраций этого вида возросло преимущественно в небольших стоячих водоёмах в Северной Америке, Европе и России. Больше всего находок в Европе и Америке в мелководных небольших лимнических водоёмах [Marchessaux et al., 2021].

Первая находка в континентальной Европе *C. sowerbii* была в 1901 г. во Франции [Sowerby, 1941], где вид встречается и в настоящее время [Marchessaux et al., 2019]. Гидромедуза отмечена и в других странах: Словакии [Farkašová, Stloukal, 2007], Чехии, Черногории, Хорватии, Болгарии [Jaslovská, Stloukal, 2004; Stanković, Ternjej, 2010; Milovanović, Živković, 1965], Сербии [Jakovčev-Todorović et al., 2010; Grozdanić, Manojlović, 1958], Украине, Австрии, Венгрии [Protasov et al., 1981; Essl, Rabitsch, 2002; Jaslovská, Stloukal, 2004; Abonyi et al., 2008], Италии [Marrosu et

al., 2023; Schifani et al., 2019; Morpurgo et al., 2024].

В Балтийском регионе самые ранние находки этого вида были в пресноводных водоёмах Германии у г. Мюнхен [Boecker, 1905] и позже в водоёмах в разных частях страны [Geiter et al., 2002; Dejdar, 1934; Fritz et al., 2007], а также в Швеции в 1969 г. и 2000-х годах [Jernelöv et al., 1970; Lundberg, Svensson, 2003; Lundberg et al., 2005], в Польше в 1994–1998 гг. [Wiktor, Witkowski, 1999], Литве в 2002 г. [Arbačiauskas, Lesutiene, 2005]. В озёрах Финляндии задокументировано самое северное местонахождение вида (62,82° с.ш.) [Lüskow et al., 2025], при этом вид распространяется к северным широтам от предыдущих мест регистрации [Väinölä, 2002, 2018; Lundberg, Svensson, 2003].

На территории России впервые данный вид был обнаружен в 1953 г. в Учинском водохранилище под Москвой [Зенкевич, Соколова, 1956] и в 1960 г. в Любовском водохранилище Тульской области [Наумов, 1960]. Позже – в 1977 г. в Каховском водохранилище, в 1991 во Владивостоке в парковом пруду [Степаньянц и др., 2009], в 1999 г. в пруду-охладителе ГРЭС Нижегородской области [Ануфриев и др., 1999], в августе 2002 г. в р. Инга (приток р. Волга) в Тверской области [Николаева, 2006]; в 2007 г. в искусственном озере в окрестностях г. Иркутск [Степаньянц и др., 2009; Аров, 2009], в 2000 г. в Саратовской области в устье р. Саратовка Волгоградского водохранилища [Сонина, Малинина, 2009], в 2009 г. в карстовом озере Тульской области [Мамонтов, 2011], в 2016 г. в озере Старица Башкирии [Валуев и др., 2023]. Есть сообщения в СМИ и в отдельных публикациях об обнаружении медуз в Рыбинском водохранилище Ярославской области [Степаньянц и др., 2009], в Цымлянском водохранилище [Блокнот – Волгодонск. Откуда в Цимлянское водохранилище попадают медузы], Дедовичском водохранилище Псковской области [ПАИ – новости Пскова. Специалисты ГосНИИОРХ признали...], в карьере Нижегородской области [Хашаев, 2021], в р. Нева и в Финском заливе (Ленинградская область) [Финский залив – Общественная служба новостей], в водоёмах Московской области [РИА новости.

Медузы появились в Москве-реке..., 2010; Инвазионные виды, 2025].

Многие исследователи в Балтийском регионе и в России отмечали этот вид в период засушливого и жаркого лета, когда температура воды превышала +20 °С, или в водоёмах, подверженных тепловому загрязнению. В большинстве случаев вид обнаруживался в стоячих и слабо проточных водах – пресноводных озёрах, карьерах, водохранилищах, запрудах, каналах с медленным течением, в мелких прудах вдоль рек и в реках [Marchessaux et al., 2021; Lundberg, Svensson, 2003]. Часто медуз обнаруживали в больших количествах, и это явление известно как «цветение медуз» [Jankowski, 2004]. Оптимальная температура воды для развития медуз *C. sowerbii* составляет 19–30 °С [Acker, Muscat, 1976]. Распространению этого вида в водах умеренного климата способствует рост температуры воды, обусловленный климатическими изменениями [Lundberg, Svensson, 2003; Marchessaux et al., 2022], не исключено, что сильные летние волны жары, наблюдаемые в последние годы, будут способствовать увеличению явления «цветения» *C. sowerbii*. Предположительно распространение вида может быть более широким [Marchessaux et al., 2021, 2022], особенно с учётом часто просматриваемой исследователями стадии полипа.

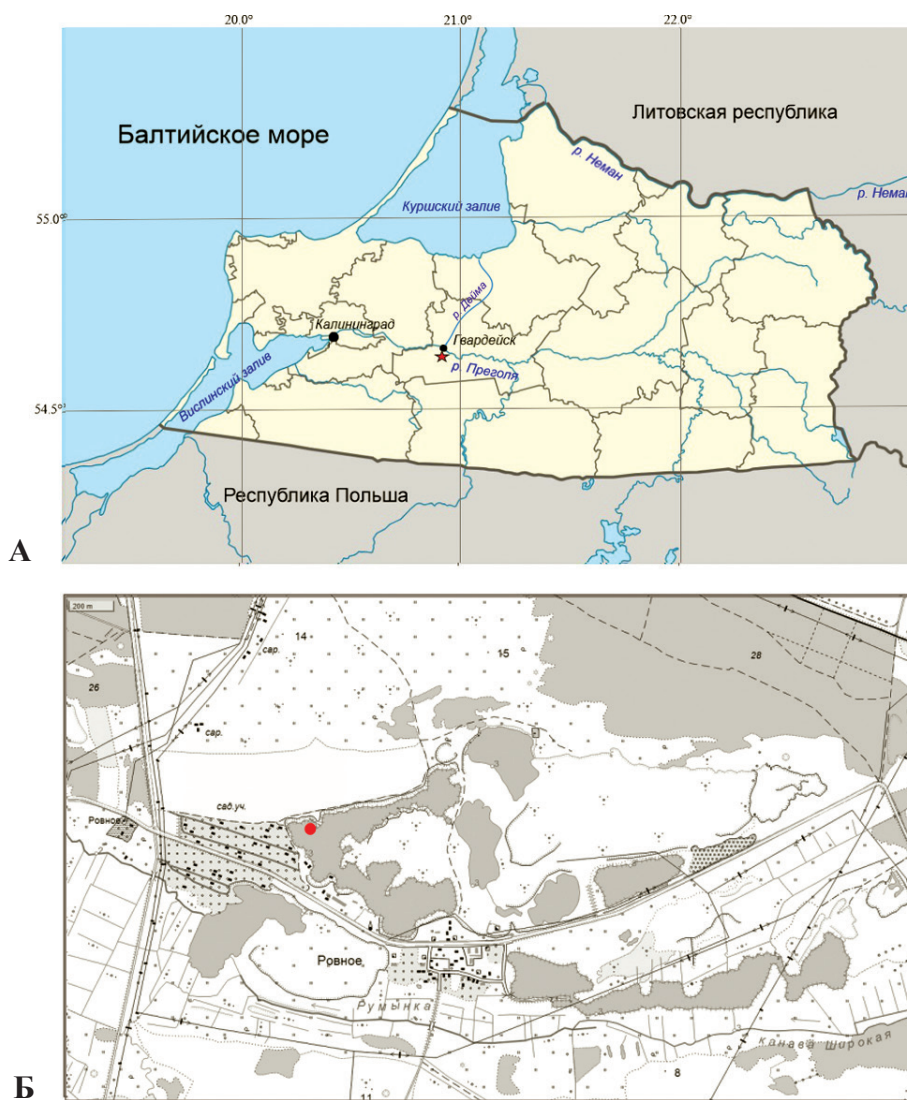
Цель работы – описание экологических особенностей популяции и местообитания чужеродной гидромедузы *C. sowerbii* в Калининградской области.

## Материалы и методы

Материал отобран во время экспедиции Атлантического отделения Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН 7 августа 2025 г. в выработанном карьере по добыче песка и гравия в пос. Ровное у г. Гвардейск Калининградской области (рис. 1).

Были отобраны количественные пробы зоопланктона тотальным ловом от дна до поверхности сетью Джеди (Ø 14 см, размер ячеей 100 мкм), качественные пробы (косые ловы) – сетью Джеди (Ø 22 см, размер ячеей 100 мкм) с лодки. С помощью сачка под водой было отобрано около 30 экземпляров





**Рис. 1.** Местоположение первой регистрации (07.08.2025) медузы *Craspedacusta sowerbii*: А – в Калининградской области; Б – в карьере.

медуз. Пробы зоопланктона фиксировали и обрабатывали по общепринятым методикам количественным методом Гензена, биомассу рассчитывали по зависимости массы тела организмов от линейных размеров [Методические..., 1984; Балушкина, Винберг, 1979]. Температуру воды измеряли водным термометром, солёность воды – зондом CTD 48 Mc Sea&Sun gmbh в практических единицах солёности (ПЕС).

Медуз сохраняли живыми вместе с водой из водоёма для дальнейшего исследования в лаборатории. Таксономическую принадлежность определяли по определителям [Наумов, 1960; Степаньянц, 1994]. Измерение диаметра колокола у 27 особей медуз проводили под микроскопом МБС-11 с помощью окуляра-микрометра.

## Результаты и обсуждение

Обследованный водоём входит в систему карьеров, расположенных рядом с реками Преголя и Дейма (бассейн Балтийского моря) в 3 км южнее г. Гвардейск (см. рис. 1, А, Б), где была или продолжается добыча гравия и песка. Отработанный карьер испытывает рекреационную нагрузку: используется как место отдыха и рыбалки местным населением, на одном из участков оборудован общественный пляж. Водоём, где обнаружены медузы, имеет неправильную форму и изрезанную береговую линию. Размеры сильно варьируют: ширина от 25 до 540 м, длина – до 1,1 км. Данных о глубине карьера нет, так как специальных исследований не проводили. По устному сообщению дайверов, глубины достигают 18 м. Прозрачность воды 07.08.2025 составля-

ла 2 м. Точка регистрации медуз 54.6182273 с.ш., 21.0796250 в.д.

В сетных сборах зоопланктона медуз не обнаружено. Собранные сачком медузы были идентифицированы как пресноводная гидроидная медуза *Craspedacusta sowerbii* из семейства Olindiidae (Limnomedusae; Hydrozoa). Медузы «парили» на освещённых участках карьера с глубинами 0,5–2,0 м над зарослями *Myriophyllum spicatum*. Плотность медуз была невысокой, примерно 1–3 экз/м<sup>3</sup>. Известно, что медузоидная стадия *C. sowerbii* более активна днём, имеет положительный фототаксис и чаще встречается у поверхности воды при высоком уровне освещённости [Lüskow et al., 2026].

Гидромедуза *C. sowerbii* имеет метаболитический жизненный цикл, в котором чередуются полипоидное и медузоидное поколения [Наумов, 1960]. При неблагоприятных условиях *C. sowerbii* может находиться в стадии полипа (размеры до 6 мм) длительное время и не образовывать свободноплавающих медуз. Полипы прикрепляются к различным твёрдым субстратам, к макрофитам, к лапам водоплавающих птиц.

Размеры диаметра колокола 27 медуз варьировали от 12 до 30 мм, преобладали особи размером 17–18 мм, которые составили почти 45% всех особей (рис. 2).

Температура воды поверхностного слоя в период отбора проб была +22,0 °С, солёность составила 0,15 ПЕС. Метеорологическое лето 2025 г. в Калининградской области продолжалось 115 суток (с 30.05 по 22.09), что на 19 дней выше нормы. Количество дней с температурой воздуха выше +25 °С составило 24 дня (с максимумом +31,6 °С 03.07.2025).

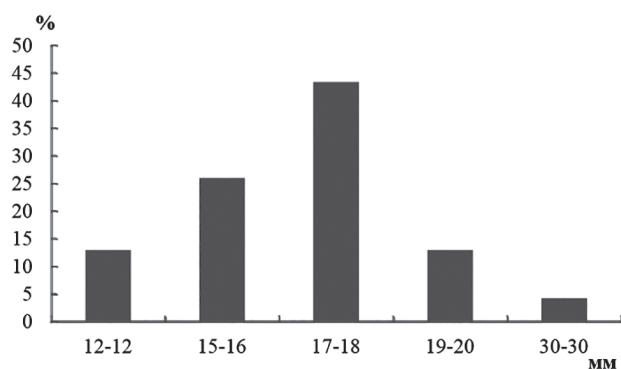


Рис. 2. Размерная структура популяции медузы *Craspedacusta sowerbii* в карьере п. Ровное, 07.08.2025.

Среднемесячная температура воздуха была в июле +18,5 °С, в августе +16,6 °С, при этом в первой половине августа отмечены высокие температуры (выше +25 °С) с максимумом 15 августа (+29,0 °С).

*C. sowerbii* регистрируют преимущественно в медузоидном поколении, часто случайно, и практически всегда это совпадает с предшествующим прогревом воды. Усиление термической стратификации и повышение температуры поверхностных вод являются потенциальными синхронными факторами, влияющими на световой режим водной толщи, что приводит к функциональным изменениям пищевых цепей в озёрах по всему миру [Woolway et al., 2020]. Увеличение продолжительности периода освещённости водной толщи и его интенсивности может стимулировать развитие желетелого зоопланктона и усилить его влияние на структуру и динамику пресноводных сообществ [Marchessaux et al., 2021; Lüskow et al., 2024], что относится и к *C. sowerbii*, имеющей положительный фототаксис. Численность медузы в пресных водах, по-видимому, увеличивается главным образом из-за изменения климата: более тёплые и продолжительные летние месяцы способствуют распространению этого вида [Lundberg, Svensson, 2003; Marchessaux et al., 2022]. Выявленная термическая толерантность обеих стадий жизненного цикла *C. sowerbii* позволяет прогнозировать, что рост температуры будет способствовать распространению вида в более высокие широты. Моделирование распространения вида показало, что к 2050 г. *C. sowerbii* потенциально расширит свой ареал из-за глобального потепления в водоёмах высоких широт и стадия медузы будет присутствовать в течение длительного времени в водных экосистемах [Lüskow et al., 2024]. Исследования на основе кривой термотолерантности стадии медузы показали, что современные карты оптимальных условий для *C. sowerbii* охватывают обширные территории мира, особенно в Южном полушарии и нижних широтах (<40° с.ш.) Северного полушария. При этом медузы окажут влияние на популяции пелагических жертв тех видов, которые более чувствительны к потеплению окружающей среды, а высокая

плотность мёртвых медуз может способствовать переносу углерода в бентосные местообитания, что может благоприятствовать некоторым видам, использующим экологический дисбаланс [Marchessaux et al., 2022].

Важным аспектом является оценка влияния этого вида на зоопланктон водоёмов. Анализ структуры зоопланктона карьера выявил относительно высокое его разнообразие, но низкие количественные показатели. Отмечено 10 видов коловраток: (*Asplanchna* sp. Gosse 1850, *Brachionus calyciflorus* Pallas, 1776, *Keratella quadrata* (O.F. Muller, 1786), *Ascomorpha* sp. Perty, 1850, *Cephalodella* sp. Bory de St. Vinsent, 1826, *Euchlanis deflexa* Gosse, 1851, *Lepadella* sp. Bory de St. Vincent, 1826, *Ploesoma truncatum* (Levander, 1894), *Polyarthra vulgaris* Carlin, 1943, *Trichocerca elongata* (Gosse, 1886)); 8 видов ветвистоусых ракообразных: (*Acroporus harpae* (Baird, 1834), *Chydorus sphaericus* (O.F. Mueller, 1785), *Pleuroxus trigonellus* (O.F. Müller, 1776), *Bosmina* (*Bosmina*) *longirostris* (O.F. Müller, 1785), *Ceriodaphnia quadrangula* (O.F. Muller), *Daphnia longispina* O.F. Muller, *Simocephalus vetulus* (O.F. Müller, 1776), *Diaphanosoma* sp.), и 5 видов и таксонов веслоногих ракообразных: (*Eudiaptomus glacialis* (Sars, 1863), *Acanthocyclops vernalis* (Fischer, 1853), *Eucyclops serrulatus* (Fischer, 1851), *Paracyclops affinis* (Sars, 1963), виды из отряда Harpacticoida). Общая численность зоопланктона – 38,4 тыс. экз/м<sup>3</sup>, а биомасса – 124 мг/м<sup>3</sup>. Основу численности и биомассы составляли веслоногие ракообразные, преимущественно науплиальные и копеподитные стадии циклопов, и половозрелые *P. affinis*. Важно отметить, что в зоопланктоне преобладали мелко-размерные особи – коловратки, науплиусы и младшие копеподиты циклопов, мелкие ветвистоусые рачки и их молодь. Доля мелко-размерного зоопланктона (размером тела 0,1–0,5 мм) составила почти 96% от общей численности и 66% общей биомассы зоопланктона. Относительно крупные ракообразные размером тела 0,6–1,2 мм вносили незначительный вклад в численность зоопланктона.

Ранее экспериментально установлено резкое сокращение численности планктонных ракообразных (Daphniidae, Cyclopidae) во время содержания медуз в лабораторных

условиях [Мамонтов, 2011]. При этом медузы не предпочитали мелких ветвистоусых (*Ceriodaphnia* sp.) и веслоногих (науплиальные и младшие копеподитные стадии *Acanthocyclops* sp.) ракообразных, которые входили в размерные предпочтения пищевых объектов *C. sowerbyi* (от 0,4 до 1,4 мм), а суточный рацион одной медузы доходил до 190 планктонных рачков [Spadinger, Maier, 1999]. В исследуемом нами карьере почти отсутствовали крупные особи зоопланктона. Для оценки влияния этого вида на зоопланктон водоёма необходимо осуществить сбор проб в период «до», «во время» и «после» появления медуз. При потенциально высоком давлении хищничества на зоопланктон со стороны медузоидной стадии *C. sowerbii*, не имеющей естественных врагов, можно ожидать трофических каскадов и вспышек цветения фитопланктона [Spadinger, Maier, 1999; Green, 1998; Jankowski et al., 2005; Smith, Alexander, 2008; Yan et al., 2025]. Этот хищник активно потребляет зоопланктон, в том числе планктонных фильтраторов [Jankowski, Ratte, 2002], что может приводить к недоиспользованию и росту биомассы фитопланктона в водоёме и, как следствие, к повышению трофического статуса водоёма. При массовом развитии медуза может создать конкуренцию за зоопланктон – основной пищевой ресурс молоди рыб и рыб-планктофагов. Это создаёт риск перестройки существующих трофических связей, подрыва кормовой базы рыб и ущерба рыбным запасам в целом. Потепление окружающей среды положительно повлияет на обе стадии жизненного цикла *C. sowerbii* и их воздействие на пищевую цепь, а медузы будут дольше присутствовать в экосистеме, расширяя своё влияние на популяции жертв, пелагических конкурентов и круговорот питательных веществ. Можно ожидать доминирования медуз в озёрных экосистемах, когда другие виды будут подавлены повышенными температурами и конкурентным прессом [Marchessaux et al., 2022]. В связи с этим необходимы дальнейшие исследования аутоэкологии этого вида, анализ потенциальных факторов, обуславливающих их массовое появление и развитие в водоёмах Калининградской области.



## Заключение

Впервые в 2025 г. в Калининградской области в карьере, расположенном у рек Преголя и Дейма, впадающих в мелководные опреснённые заливы Юго-Восточной Балтики, отмечена пресноводная чужеродная медуза *C. sowerbii*. Не исключено, что этот вид присутствовал в области и ранее, поскольку в пограничных с областью странах (Польше и Литве) он зарегистрирован в конце 1990-х – начале 2000-х годов. Этот вид может представлять потенциальную угрозу экосистемам Куршского и Вислинского заливов, имеющих рыбохозяйственное значение, при вселении в них. Одним из векторов интродукций этого вида могут быть водоплавающие птицы, в частности чомги, гнездящиеся в карьере, возможно, переносащие полипы этого вида. Оценка миграционных путей водоплавающих птиц в Европе и Азии может дать информацию об инвазионных коридорах гидромедузы. Нельзя исключить и непреднамеренную интродукцию из аквариумной культуры, учитывая активное рекреационное использование карьеров. Необходимы дальнейшие исследования встречаемости, коридоров и векторов инвазий и влияния этого вида на водные экосистемы Калининградской области.

## Благодарности

Авторы благодарят специалистов по группе Hydrozoa Т.Н. Молодцову (ИО РАН) и А.А. Прудковского (МГУ им. М. Ломоносова) за подтверждение достоверности определения вида, а также Ю.Н. Гришанову (БФУ им. И. Канта) за информирование о находках медуз в карьерах от натуралистов-любителей.

## Финансирование

Работа выполнена в рамках государственного задания Минобрнауки России для ИО РАН (тема FMWE-2024-0025).

## Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликтов интересов.

## Соблюдение этических стандартов

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

## Литература

- Ануфриев Г.А., Пестов М.В., Минин А.Е. Первая находка пресноводной медузы *Craspedacusta* в Нижегородской области // Вестник Нижегородского университета. Серия: Биология. Нижний Новгород: ННГУ, 1999. № 1. С. 48–50.
- Аров И.В. О медузе *Craspedacusta sowerbii* в водоёмах Прибайкалья // Байкальский зоологический журнал. 2009. № 1. С. 5–7.
- Балушкина Е.В., Винберг Г.Г. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных ракообразных // Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979. С.169–172.
- Блокнот – Волгодонск. Откуда в Цимлянское водохранилище попадают медузы. URL: <https://bloknot-vologodonsk.ru/news/otkuda-v-tsimlyanskoe-vodokhranilishche-popadayut-1237997> [accessed: 31.03.2026].
- Валуев В.А., Мартыненко В.Б., Хабибуллин В.Ф. Регистратура медуз в Башкирии // Материалы по флоре и фауне Республики Башкортостан / отв. ред. В.А. Валуев. Научный журнал. Вып. 39 (июнь). Уфа: ЭкоЭксперт, 2023. С.10–13.
- Зенкевич Л.А., Соколова Н.Ю. Пресноводная медуза в Учинском водохранилище // Природа. 1956. Т. 4. С. 102–104.
- Инвазионные виды *Craspedacusta sowerbii* Lankester 1880 Краспедакуста соверби <http://www.sevin.ru/top100worst/priortargets/Cnidarians/sowerbii.html> [accessed: 06.03.2025].
- Мамонтов С.Н. Популяция *Craspedacusta sowerbii* в Карстовом озере Тульской области <https://eco-oos.ru/biblio/konferencii/mezhdunarodnaia-nauchno-prakticheskaja-konferenciia-ustoichivoe-razvitie-Ratsionalnoe-prirodopolzovanie-tekhnologii-zdorovia-2011/06/> [accessed: 06.03.2025].
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресных водоёмах. Зоопланктон и его продукция / под ред. А.А. Салазкина, М.Б. Ивановой, В.А. Огородникова. Л.: ГосНИОРХ, 1984. 33 с.
- Наумов Д.В. Гидроиды и гидромедузы морских, солоноватоводных и пресноводных бассейнов СССР. М.; Л.: Наука, 1960. С. 509–512.
- Николаева Н.Е. Случай обнаружения популяции пресноводной гидроидной медузы *Craspedacusta sowerbii* в реке Инга Тверской области // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. 2006. № 2. С. 92–93.
- ПАИ – новости Пскова и Псковской области сегодня. Специалисты ГосНИИОРХ признали, что в Дедовичском водохранилище действительно плавают медузы URL: <https://informpskov.ru/news/66836.html> [accessed: 31.03.2026].



- РИА новости. Медузы появились в Москве-реке из-за жары, утверждает учёный. 04.08.2010. URL <https://ria.ru/20100804/261762962.html> [accessed: 06.03.2025].
- Сонина Е.Э., Малинина Ю.А. Новые представители типа Cnidaria в водоёмах Саратовской области (Поволжье) // Биология внутренних вод. 2009. № 2. С. 7–9.
- Степаньянц С.Д. Тип Книдарии Cnidaria // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 1: Низшие беспозвоночные. СПб: Наука, 1994. С. 11–16, 162–169.
- Степаньянц С.Д., Тимошкин О.А., Аров И.В. Первое обнаружение медуз рода *Craspedacusta* (Cnidaria, Medusozoa, Hydrozoa, Limnomedusae, Olindiidae) в водораздельном бассейне озера Байкал // Зоологический журнал. 2009. Т. 88, № 2. С. 239–242.
- Хашаев Ю. Медузное озеро. 22.12.2021. URL <https://pglubina.ru/meduznoe-ozero-statya-juriya-hasheva-pg-5-2021/> [accessed: 12.12.2025].
- Финский залив – Общественная служба новостей. URL: <https://www.osnmedia.ru/obshhestvo/v-finskom-zaliv-zametili-presnovodnyh-meduz-craspedacusta-sowerbii/> [accessed: 31.03.2026].
- Abonyi A., Krasznai E., Kovács K. & Padisák J. Az édesvízi medúza (*Craspedacusta sowerbii* Lankester, 1880) magyarországi előfordulása // Folia Musei Historico-Naturalis Bakonyiensis. 2008. No. 25. P. 19–24.
- Acker T.S. & Muscat A.M. Ecology of *Craspedacusta sowerbii* Lankester, a freshwater hydrozoan. Am. Midl. Nat., 1976. 95: P. 323–336.
- Arbačiauskas K., Lesutienė J. The freshwater jellyfish (*Craspedacusta sowerbii*) in Lithuanian waters // Acta Zoologica Lituonica. 2005. Vol. 15, no. 1. P. 54–57.
- Boecker E.T. Über das Vorkommen von *Limnocodium* im Münchener botanischen Garten // Biol. Zentralblatt. 1905. P. 25.
- Craspedacusta sowerbii* Lankester 1880 Краспедакуста соверби URL: <http://www.sevin.ru/top100worst/prior-targets/Cnidarians/sowerbii.html> [accessed: 06.03.2025].
- Dejdar E. Die Süßwassermeduse *Craspedacusta sowerbyi* Lankester in monographischer Darstellung // Z. Morph. u. Okol. d. Tiere. 1934. No. 28. S. 595–691.
- Didžiulis V. Invasive Alien Species Fact Sheet: *Craspedacusta sowerbyi*. Online Database of the North European and Baltic Network on Invasive Alien Species. NOBANIS: Akureyri, Iceland. 2006.
- Dumont H.J. The distribution and ecology of the fresh- and brackish water medusae of the world. Hydrobiologia. 1994. 272: P. 1–12. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00006508>.
- Essl F., Rabitsch W. Neobiota in Österreich. Umweltbundesamt, Vienna. 2002. 432 p. <https://www.umweltbundesamt.at/fileadmin/site/publikationen/DP089.pdf>
- Geiter O., Homma S., Kinzelbach R. Bestandaufnahme und Bewertung von Neozoen in Deutschland. Untersuchung der Wirkung von Biologie und Genetik ausgewählter Neozoen auf Ökosysteme und Vergleich mit den Potenziellen Effekten gentechnisch veränderter Organismen. Texte Umweltbundesamt 25. 2002. Berlin. 290 pp.
- Green J. Plankton associated with medusae of the freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbyi* (Lankester) in a Thames backwater // Freshwater Forum. 1998. No. 11. P. 69–76.
- Grozđanić S., Manojlović J. Nekoliko momenata iz života slatkovodnih meduza *Craspedacusta sowerbyi* Lank // Zaštita prirode. Beograd. 1958. No. 14. P. 1–4.
- Jakovčev-Todorović D., Đikanović V., Skorić S., Čakić P. Freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbyi* Lankester, 1880 (Hydrozoa, Olindiidae) – 50 years' observations in Serbia // Arch. Biol. Sci. Belgrade. 2010. No. 62 (1). P. 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. 530/531. P. 521–528. <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-004-2648-6>
- Jankowski T., Ratte H.T. On the influence of the freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbii* on the zooplankton community / Internationale Vereinigung fuer Theoretische und Angewandte Limnologie Verhandlungen. 2002. 27(6): P. 3287–3290.
- Jankowski T., Strauss T., Ratte H.T. Trophic interactions of the freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbii* // Journal of Plankton Research. 2005. 27: P. 811–823 // <http://dx.doi.org/10.1093/plankt/fbi055>
- Jaslovská M., Stloukal E. Invasion of freshwater medusa *Craspedacusta sowerbyi* into Carpathian and Pannonian area / Book of Abstracts. Fauna Carpathica Meeting (Eds. E. Stloukal and S. Kaluz). 2004. P. 20.
- Jernelöv A., Löwén I.L., Stake E. Sötvatten maneten *Craspedacusta sowerbii* funnen i Sverige // Fauna & flora. 1970. No. 65. P. 42–44.
- Farkašová M., Stloukal E. Distribution of the freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbyi* at the Podunajská nížina lowland (Slovakia) // Acta Zoologica Universitatis Comenianae. 2007. No. 47 (1). P. 1–6.
- Fritz G.B., Schill R.O., Pfannkuchen M. and Brümmer F. The freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbii* Lankester, 1880 (Limnomedusa: Olindiidae) in Germany, with a brief note on its nomenclature // Journal of Limnology. 2007. No 66(1): P. 54–59. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2007.54>
- Kramp P.L. Freshwater medusae in China // Proc. Zool. Soc. Lond. 1950. Vol. 120. P. 165–184.
- Lankester E.R. On *Limnocodium* (*Craspedacusta*) *sowerbii*, a new Trachomedusa inhabiting freshwater. Q. J. Microsc. Sci. 1880. No. 20. P. 351–371.
- Ludoški J. Lj., Milankov V.R., Radišić P.K. Allozyme pattern for new record of *Craspedacusta sowerbyi* in Serbia // Proc. Nat. Sci. Matica Srpska Novi Sad. 2004. No. 106. P. 15–19.
- Lundberg S., Svensson J. E. Medusa invasion i varma sjöar // Fauna & flora. 2003. Vol. 98. P. 18–28.
- Lundberg S., Svensson J.E., Petrussek A. *Craspedacusta* Invasions in Sweden // Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. Verh. 2005. Vol. 29. P. 899–902.
- Lüskow F., Berzio N., Caputo L., Chi X., Dumont H.J., Karunarathne K.D., López-González P.J., Maňko M.K. Hidden gems: Scattered knowledge hampered freshwater jellyfish research over the past one-and-a-half centuries // Ecology and evolution. 2024. Vol. 14, iss. 10.

- Lüskow F., Väinölä R., Lehtiniemi M., Numers M., Pakhomov E. Evidence for non-indigenous freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbii* spreading in Finland // *Hydrobiologia*. 2025. 852(21). P. 5299–5312. DOI:10.1007/s10750-025-05908-z
- Lüskow F., Polgári B., Stibor H. et al. Light increases surface occurrence of the freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbii* via positive phototaxis // *Hydrobiologia*. 2026. No. 853. P. 647–656. <https://doi.org/10.1007/s10750-025-05955-6>
- Marchessaux G., Gadreaud J., Belloni B. The freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbii* Lankester, 1880: An overview of its distribution in France // *Vie milieu – life and environment*. 2019. Vol. 69(4). P. 201–213.
- Marchessaux G., Lüskow F., Bejean M., Pakhomov E.A. Increasing temperature facilitates polyp spreading and medusa appearance of the invasive hydrozoan *Craspedacusta sowerbii*. *Biology*. 2022. Vol. 11(8), no. 1100. <https://doi.org/10.3390/biology11081100>
- Marchessaux G., Lüskow F., Sarà G., Pakhomov E.A. Predicting the current and future global distribution of the invasive freshwater hydrozoan *Craspedacusta sowerbii*. *Sci. Rep.* 2021. 11: 23099.
- Marrosu G.M., López-Flores R., Chessa G. First record of alien species *Craspedacusta sowerbii* Lankester 1880 in a stream of Sardinia (Italy). *Euro. J. Zool.* 2023. 2(2). P. 7–13.
- Milovanović D., Živković A. Plankton Skadarskog jezera (1957–1958) // *Zbornik radova Biol. Inst. Beograd*. 1965. No. 8. P. 1–36.
- Morpurgo M., Marrone F., Ciutti F., Cappelletti C. et al. Distribution and genetic lineages of the *Craspedacusta sowerbii* species complex (Cnidaria, Olindiidae) in Italy // *Biology*. 2024. Vol. 13(4). P. 202.
- Parent G.H. Une page d'histoire des sciences contemporaines: un siècle d'observations sur la méduse d'eau douce *Craspedacusta sowerbyi* Lank // *Bulletin mensuel de la société Linneenne de Lyon*. 1982. No. 51. P. 47–63.
- Protasov A.A., Starodub K.D., Afanasiev S.A. Polyp of *Craspedacusta sowerbyi* (Lankaster) in the cooler of the Chernobyl nuclear power station // *Vestnik Zool.* 1981. P. 67–68.
- Schifani E., Viviano A., Viviano R. et al. Different lineages of freshwater jellyfishes (Cnidaria, Olindiidae, *Craspedacusta*) invading Europe: another piece of the puzzle from Sicily, Italy // *Limnology*. 2019 Vol. 20. P. 143–151. <https://doi.org/10.1007/s10201-018-0560-4>
- Smith A.S., Alexander Jr. Je. Potential effects of the freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbii* on zooplankton community abundance // *Journal of Plankton Research*. 2008. 30(12): P. 1323–1327. <http://dx.doi.org/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, no. 3. P. 567–573.
- Stanković I., Ternjej I. New ecological insight on two invasive species: *Craspedacusta sowerbii* (Coelenterata: Limnomedusae) and *Dreissenia polymorpha* (Bivalvia: Dreissenidae) // *Journal of Natural History*. 2010. Vol. 44. P. 2707–2713. <https://doi.org/10.1080/00222933.2010.501912>
- Väinölä R. Lammikkomeduusa *Craspedacusta sowerbii* Suomessa (The freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbii* in Finland). *Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica* 2002. 78: 13–15.
- Väinölä R. Lammikkomeduusa *Craspedacusta sowerbii*. Vieraslajiportaali (Invasive Alien Species Portal). 2018. Luke Natural Resources Institute Finland. <https://vieraslajit.fi/lajit/MX.211965>.
- Wiktor A., Witkowski A. Mass occurrence of a jelly fish, *Craspedacusta sowerbyi* (Lankester, 1880) (Cnidaria: Hydrozoa) // *Przegląd Zoologiczny*. 1999. Vol. 43. P. 89–93.
- Woolway R.I., Kraemer B.M., Lenters J.D., Merchant C.J. et al. Global lake responses to climate change // *Nat Review Earth Env.* 2020. Vol. 1(8). P. 388–403.
- Yan H., Wang Y., Wu M., Li Y., Wang W. et al. Feeding behavior and ecological significance of *Craspedacusta sowerbii* in a freshwater reservoir: Insights from prey composition and trophic interactions // *Biology*. 2025. Vol. 14(6). P. 665.

# THE FIRST RECORD OF FRESHWATER HYDROMEDUSA *CRASPEDACUSTA SOWERBII* LANKESTER, 1880 (CNIDARIA) IN THE KALININGRAD REGION

©2026 Polunina Ju.Ju.<sup>1</sup>, Gerb M.A.<sup>1</sup>, Chernaya E.R.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Shirshov Institute of Oceanology of the RAS, Moscow, Russia

<sup>2</sup> College of entrepreneurship, Kaliningrad, Russia

e-mail: [jul\\_polunina@mail.ru](mailto:jul_polunina@mail.ru)

The freshwater hydromedusa *Craspedacusta sowerbii* Lankester, 1880 was first recorded in the Kaliningrad Region in former gravel-sand quarry with semi-aquatic and aquatic vegetation in August 2025. The jellyfish were swimming above thickets of *Myriophyllum spicatum* L. at a depth of 0,5-2,0 m. The water temperature during sampling constituted +22 °C, salinity - 0,15 PSU, and water transparency - 2 m. The jellyfish density in the habitat was 1-3 specimens/m<sup>3</sup>. The umbrella diameter of the jellyfish varied from 3 to 26 mm, with a predominance of individuals of 17-18 mm in size. Small-sized organisms were prevalent among the zooplankton in the jellyfish habitat. Great crested grebes (*Podiceps cristatus* Linneus, 1758) inhabited the water area. Meteorological summer in the Kaliningrad region in 2025 lasted for 115 days, of which 24 days were characterized by air temperatures above 25°C. This facilitated to the development of the medusoid stage of the *C. sowerbii*. The transit corridors and invasion vectors of *C. sowerbii* in local water ecosystems have not been established. The distribution of these jellyfish in temperate waters is facilitated by the increase in water temperatures in various regions due to climate change and the transfer of the polyp stage by waterfowl.

**Key words:** hydromedusa, *Craspedacusta sowerbii*, invasion, Kaliningrad Region.



# МОДЕЛИ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ *ALLIUM PARADOXUM* (M. VIEB.) G. DON (ALLIACEAE): ОТ РЕДКОГО ВИДА НА КАВКАЗЕ ДО АГРЕССИВНОГО ИНВАЙДЕРА В ЕВРОПЕ

© 2026 Пшегусов Р.Х.\*, Чадаева В.А.\*\*

Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН, Нальчик, 360051, Россия

e-mail: \*[p\\_rustem@inbox.ru](mailto:p_rustem@inbox.ru); \*\*[v\\_chadayeva@mail.ru](mailto:v_chadayeva@mail.ru)

Поступила в редакцию 10.04.2026. После доработки 19.07.2026. Принята к публикации 13.08.2026

В статье рассмотрен вопрос консерватизма экологической ниши видов на примере *Allium paradoxum* – редкого и уязвимого вида в нативном ареале (Кавказ, Северный Иран, Туркменистан), но агрессивно инвайдера в странах Западной и Центральной Европы. Экологические ниши субкавказской и европейской популяционных групп вида существенно различаются: общее перекрытие в пространстве комплексных факторов среды не превышает 20% (Schoener's D). Наиболее слабое перекрытие отмечено по параметрам влагообеспеченности – количеству осадков в зимнее время (Schoener's D = 0.17) и водному балансу почв (Schoener's D = 0.24). Нативная климатическая ниша реализована в Европе почти полностью (Unfilling = 4%), тогда как инвазионные популяции освоили 40% новых климатических условий (Expansion = 40%), в первую очередь – местообитания с высокой обеспеченностью зимними осадками (Expansion = 43%). По водному балансу почвы выявлено сужение ниши в инвазионном ареале (Unfilling = 57%). Спрогнозированный ареал субкавказских популяций (1352 тыс. км<sup>2</sup>) охватывает Кавказ и включает дополнительные ядра в Центральной и Восточной Европе. Потенциальный ареал европейских популяций (1028 тыс. км<sup>2</sup>) ограничен Западной Европой. Географическое перекрытие ареалов всего 4,6%. Успешная инвазия *A. paradoxum* в Европе обеспечена расширением климатической ниши по фактору зимних осадков, способностью к вивипарии и активным распространением садоводами. Редкость вида в нативной части ареала связана с климатическими ограничениями (Западный Кавказ и Западное Закавказье) и, вероятно, с фрагментацией лесных местообитаний (Центральный Кавказ).

**Ключевые слова:** *Allium paradoxum*, экологические ниши, ENM- и SDM-модели, нативный и инвазионный ареалы, субкавказская и европейская популяционные группы.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-3-138-157

## Введение

Одной из фундаментальных проблем современной инвазионной биологии является вопрос пространственно-временного консерватизма экологической ниши видов. Консерватизм ниши определяет степень соответствия условий местообитаний вида в новой географической зоне таковым в границах нативного ареала с учётом времени распространения во вторичном ареале, климатической и антропогенной динамики параметров среды [Петросян и др., 2023; Qin et al., 2015; Bowen, Stevens, 2020]. Существует немало подтверждений сохранения устойчивого набора условий, в которых возможно длительное самоподдержание популяций при расширении ареала видов, что в целом ограничивает их распространение [Пшегусов, Чадаева, 2022;

Петросян и др., 2023; Petitpierre et al., 2012; Liu et al., 2020]. С другой стороны, акклиматизация, отсутствие/наличие естественных врагов, изменение параметров репродуктивной биологии и другие факторы могут способствовать сдвигу, расширению или сужению реализованной экологической ниши в новой географической среде [Banerjee et al., 2019; Liu et al., 2020].

Особый интерес в этом контексте представляют виды, редкие (эндемичные, реликтовые, уязвимые) в границах естественного ареала, но демонстрирующие высокую инвазионную активность в регионах вторичного распространения. Так, например, *Heracleum sosnowskyi* Manden., встречающийся на Центральном Кавказе спорадически (последельные луга, вырубки, обочины лесных дорог

в предгорьях-среднегорьях) [Шагапсоев, 2015], получил широчайшее распространение по антропогенным местообитаниям и берегам водотоков во вторичном ареале, включая Европейскую Россию и ряд европейских стран [Самые опасные ..., 2018]. Другой пример – *Rhododendron ponticum* L., редкий уязвимый вид с дизъюнктивным нативным ареалом в Средиземноморье, Малой Азии и на Кавказе [Кабулов, Кабулов, 2015], массово натурализовавшийся в широком диапазоне природно-климатических условий стран Западной Европы, Британских островов и Ирландии [Casati et al., 2022].

К подобным видам можно отнести лук странный (*Allium paradoxum* (M. Bieb.) G. Don) – многолетний луковичный эфемероид субкавказского географического типа, ядро естественного ареала которого расположено на Кавказе (Грузия, Азербайджан, Армения, Россия), а отдельные островные популяции – в Северном Иране, Северо-Восточном Ираке и Юго-Западном Туркменистане [Раджи и др., 2008; Fayvush et al., 2017; Pieroni et al., 2017; Drobnik, 2023]. В Российской Федерации *A. paradoxum* встречается в широколиственных лесах от предгорий Республики Дагестан на Каспийском побережье (Восточный Кавказ) до отрогов Сунженского хребта в Республике Северная Осетия – Алания (Центральный Кавказ) [Николаев, 1999; Раджи и др., 2008; Магомедова, 2020; Умаров, 2020]. Западнее указанного региона, несмотря на многолетние поиски на территории Кабардино-Балкарской Республики, вид нами найден не был. На южном макросклоне Большого Кавказа природный ареал *A. paradoxum* также прерывается на границе Центрального и Западного Закавказья. В пределах нативного ареала лук странный рассматривается как третичный реликт гирканской флоры [Камелин, 2017]. Как редкий, уязвимый или сокращающийся в численности вид, *A. paradoxum* внесён в региональные Красные книги Республики Дагестан и Чеченской Республики [Магомедова, 2020; Умаров, 2020], а также в Красную книгу Туркменистана [Атаев, Tagyev, 2024] и предыдущее издание Красной книги Российской Федерации [Раджи и др., 2008]. Лимитирующими факторами вы-

ступают дизъюнктивное распространение и строгая приуроченность к лесным сообществам рефугиумам, низкая семенная продуктивность, вырубка лесов и интенсивный сбор населением в качестве пищевого и лекарственного растения [Раджи и др., 2008; Магомедова, 2020; Умаров, 2020; Fayvush et al., 2017; Pieroni et al., 2017; Ataev, Tagyev, 2024].

Принципиально иную стратегию распространения вид демонстрирует за пределами естественного ареала. В начале 1820-х годов *A. paradoxum* был завезён в Шотландию в качестве декоративного и пищевого растения, а через 40 лет природные популяции вида встречались в лесах вблизи Эдинбурга [Balfour, 1866]. Период от интродукции лука в Ботаническом саду Праги в 1844 г. до обнаружения дикорастущих популяций в парках города составил около 20 лет [Čelakovský, 1870]. В Германии *A. paradoxum* был обнаружен в 1875 г. в парковых зонах ряда населённых пунктов [Rothmaler, 1966]. В 1960–1980-х годах вид натурализовался в лесах и парках отдельных регионов Польши, Нидерландов, Австрии, Бельгии [Rostański, 1961; Weeda, 1979; Forstner, Hübl, 1971; Meerts, 2000]. В настоящее время европейская часть вторичного ареала *A. paradoxum* охватывает Великобританию, Германию, Чехию, Нидерланды, Бельгию, Австрию, Швейцарию, Данию, Польшу, Венгрию, Латвию, Ирландию, где вид сформировал устойчивые дикорастущие популяции в естественных и антропогенных местообитаниях [Drobnik, 2023]. Постепенно расширяя ареал в Западной и Центральной Европе, лук странный формирует монодоминантный напочвенный покров в лиственных лесах, вытесняя аборигенные растения, особенно раннецветущие эфемерофиты [Evarts-Bunders, Bojāre, 2020; Drobnik, 2023]. Вид отмечен в байрачной дубраве Донецкого края на территории Донбасса [Муленкова, Гнатюк, 2024], натурализовался в Главном ботаническом саду им. Н.В. Цицина [Соколова и др., 2022].

Использование современных ГИС-технологий и алгоритмов машинного обучения позволяет формализовать экологические ниши видов в n-мерном пространстве факторов среды (Ecological Niche Models, ENMs),

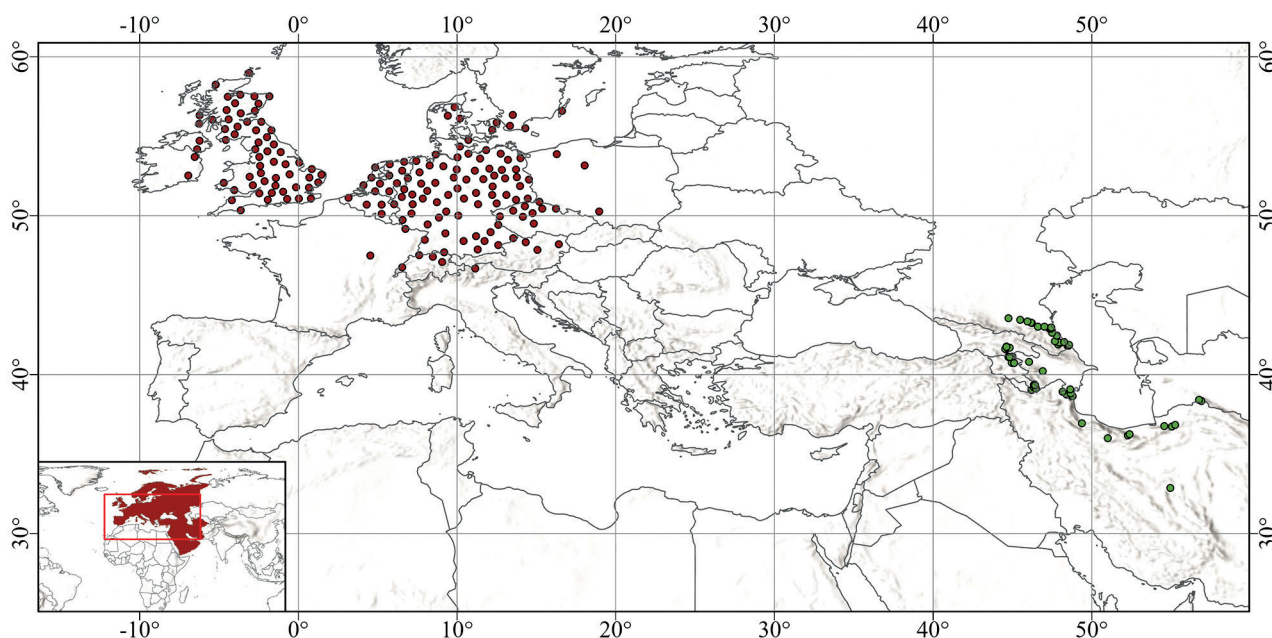
выявить важнейшие экологические предикторы их потенциального распространения (Species Distribution Models, SDMs), оценить степень и характер перекрытия/дифференциации ниш в разных частях ареала [Peterson, 2004; Guisan et al., 2017; Sillero et al., 2021]. *A. paradoxum* является подходящей биологической моделью для таких исследований, учитывая формирование видом двух чётких географически разделённых ареалов – естественного (субкавказского) и вторичного (европейского). Мы считаем, что построение ENM- и SDM-моделей нативной и инвазионной популяционных групп *A. paradoxum* позволит оценить адаптационный потенциал и консервативность ниши вида во вторичном ареале и прояснить причины ограниченности его субкавказского ареала на фоне широкого распространения в Европе.

В этой связи в задачи исследования входило: 1) выявить ключевые климатические характеристики местообитаний *A. paradoxum* в естественном и вторичном ареалах (ENM-модели); 2) проанализировать степень дифференциации/перекрытия экологических ниш субкавказской и европейской популяционных групп вида; 3) оценить характер потенциа-

льного географического распространения популяционных групп (SDM-модели). Основное допущение исследования – построение ENM- и SDM-моделей на основе только климатической составляющей реализованной ниши вида (climate envelopes) без учёта биотических взаимодействий и антропогенных факторов. Подобное допущение возможно с учётом отбора географических записей присутствия вида в лесных массивах, что в некоторой степени нивелирует изменчивость биотической среды и разнообразие антропогенно трансформированных местообитаний.

### Материал и методика

**Район исследований.** Исследуемая территория охватывала два участка современного ареала *A. paradoxum*: нативный – субкавказская группа популяций в восточной части Кавказского экорегиона, в Северном Иране и Туркменистане; инвазионный – европейская группа популяций в Западной и Центральной Европе (рис. 1). В естественном ареале вид распространён по широколиственным дубовым, грабовым и буковым лесам в предгорьях-среднегорьях. На юго-востоке ареала *A. paradoxum* отмечен в гирканских лесах Се-



**Рис. 1.** Территория исследований с местонахождениями *Allium paradoxum*, сгруппированными в два кластера географических точек: субкавказская группа популяций в границах нативного ареала (отмечена зелёным) и инвазионная европейская группа популяций (отмечена красным). Географический охват области моделирования представлен на врезке карты красной областью. Точки представляют 256 разреженных географических записей GBIF. Данные о местонахождениях были спроецированы в WGS84. Карта создана с помощью QGIS версии 3.42.2.



верного Ирана и Азербайджана, копетдагских лесах Туркменистана [Khodadadi et al., 2015]. Климат в полосе распространения этих лесов преимущественно средиземноморский с жарким летом и большей частью осадков в зимне-весенний период (тип Csa, по Кеппен – Гейгеру). Среднегодовая температура – 13 °С, среднегодовое количество осадков – около 570 мм, количество осадков в наиболее влажный квартал – около 230 мм [Пшегусов, Чадаева, 2023].

В Восточном Закавказье *A. paradoxum* отмечен в полосе низко- и среднегорных лесов южного макросклона Большого Кавказа, в широколиственных лесах Азербайджана и Армении [Туниев и др., 2016; Юсифов, 2024]. Данные районы расположены в условиях преимущественно влажного субтропического климата (тип Cfa). Среднегодовая температура здесь 12 °С, среднегодовое количество осадков – около 600 мм, количество осадков в наиболее влажный весенне-летний квартал – около 250 мм. Несколько большим количеством осадков отличается влажно-субтропическая зона Центрального Закавказья (восточная часть Грузии), где буково-грабовые формации занимают в основном полосу среднегорий на высоте 1100–1600 м над ур. м. Среднегодовая температура – 6 °С, среднегодовое количество осадков – около 900 мм, количество осадков во влажный квартал – около 350 мм [Пшегусов, Чадаева, 2023].

На Восточном Кавказе *A. paradoxum* обнаружен в Дагестане – в составе грабово-буковых и дубово-грабовых лесов юго-восточной оконечности Лесистого хребта [Алиев, 2020], хребтов Салатау [Муртазалиев, 2012] и Нарат-Тюбе [Яровенко и др., 2011]. В Чеченской Республике вид распространён по буково-грабовым лесам Терского хребта [Гапаев и др., 2012; Муртазалиев, 2012; Ханчукаев и др., 2013]. Для данного района наиболее характерен континентальный с жарким летом климат (Dfa): среднегодовая температура – 5 °С, среднегодовое количество осадков – около 630 мм, количество осадков в наиболее влажный квартал – около 260 мм [Пшегусов, Чадаева, 2023]. Западная граница северокавказской части ареала *A. paradoxum* проходит по Сунженскому хребту Северной Осетии –

Алании [Николаев, 1999]. Буково-грабовые леса здесь представлены сужающейся к северо-западу полосой, переходящей во фрагментированные участки облесённых территорий Кабардино-Балкарии. Преобладающий тип климата – континентальный с тёплым летом (Dfb): среднегодовая температура – 7 °С, среднегодовое количество осадков – около 760 мм, количество осадков в наиболее влажный квартал – около 300 мм [Пшегусов, Чадаева, 2023].

В Западной и Центральной Европе *A. paradoxum* обнаружен в полуестественных сообществах лесопарков и заброшенных парков, а также по обочинам дорог, окраинам полей, по садам, пустырям, старым деревенским кладбищам [Fabiszewski, Brej, 2007; Evarts-Bunders, Bojäre, 2020; Drobnik, 2023]. Основными природными местообитаниями вида являются широколиственные леса, нередко по берегам водоёмов [Evarts-Bunders, Bojäre, 2020; Drobnik, 2023]. Вторичный ареал *A. paradoxum* характеризуется широким диапазоном типов климата: умеренно морской (Cfb) с тёплой зимой, прохладным или нежарким летом, обильными равномерно распределёнными годовыми осадками (Великобритания, Ирландия, Нидерланды, Бельгия, частично Дания, Швейцария и Германия); умеренно-континентальный (Dfb) с более продолжительной холодной зимой и тёплым летом, меньшим количеством осадков (Чехия, Польша, Латвия, частично Швейцария и Германия); континентальный и горный (ET) с холодной зимой (горы) и жарким летом (равнины), относительно небольшим количеством осадков (Австрия, частично Швейцария, Венгрия) [Peel et al., 2007].

**Данные о встречаемости и их обработка.** Исходный набор точек присутствия включал 15 247 географических записей *A. paradoxum* из Глобальной базы данных по биологическому разнообразию GBIF [<https://www.gbif.org/>]. Использование данных GBIF нередко приводит к проблеме избыточной пространственной кластеризации точек из наиболее доступных для обследования участков. Эта проблема смещения выборки (sampling bias) в данных о встречаемости может исказить результаты и интерпретацию моделей [Hijmans,



2012; Aiello-Lammens et al., 2015]. В нашей работе также стоял вопрос исключения записей GBIF из антропогенных местообитаний (обочины дорог, элементы ландшафтного дизайна и т.п.). В анализ вошли точки присутствия вида в естественных и полуестественных ценозах (облесённые участки парков, лесопарки, леса). Соответственно исходный набор данных GBIF был скорректирован в четыре этапа.

1. Удаление дубликатов – осталось 9787 точек присутствия. Дубликаты точек удалены при помощи функции `clean duplicate` в библиотеке `ntbox` (ver. 0.7.1) в R [Osorio-Olvera et al., 2020].

2. После удаления дубликатов и фильтрации по координатной погрешности (`coordinateUncertaintyInMeters`) были оставлены только записи с указанной погрешностью, не превышающей 1000 м (что соответствует пространственному разрешению климатических данных CHELSA ~1 км), либо записи, для которых данное поле не было заполнено. Записи, датированные периодом 1830–1980 гг., составили 375 наблюдений, из которых 256 имели координаты, а после фильтрации по координатной погрешности – 106 точек (преимущественно 1970–1979 гг.).

3. Удаление точек за пределами естественных/полуестественных местообитаний – осталось 4106 записей. Использованы глобальный слой населённых пунктов (Global Human Settlement Layer) и карта индекса антропогенного воздействия (Human Footprint Index Map). Глобальный слой населённых пунктов включает пространственные растры GHS-BUILT-C (разрешение 10 м) с границами населённых пунктов [Pesaresi, Politis, 2018]. С помощью пакета `raster` (версия 3.6-20) в R [Hijmans, 2022] мы извлекли значения в точках встречаемости *A. paradoxum* из растра GHS-BUILT-C и удалили записи внутри населённых пунктов (пороговое значение 0). Карта индекса антропогенного воздействия (разрешение 1 км<sup>2</sup>) содержит интегрированную информацию об относительном антропогенном воздействии на экосистемы Земли в градации от 0 (природные экосистемы) до 100 (сильно нарушенные территории) [Scott, 2020]. С помощью пакета `raster` в R [Hijmans,

2022] мы извлекли значения в точках встречаемости вида из данного растра и удалили точки со значениями выше 60. Следует отметить, что охраняемые природные территории и лесопарки Европы, как правило, характеризуются значительно более низкими значениями индекса антропогенного воздействия (обычно <20–30, редко превышая 40), поэтому выбранный порог позволяет исключить из анализа заведомо антропогенные местообитания, не затрагивая при этом точки произрастания в рекреационных зонах и охраняемых территориях.

4. Оценка пространственной кластеризации точек и их прореживание – 256 итоговых записей GBIF (см. рис. 1). Оставшиеся 4106 точек протестированы на пространственную кластеризацию с использованием среднего индекса ближайшего соседа (Average Nearest Neighbour Index, ANNI) [Clark, Evans, 1954] в пакете `spatialEco` (версия 2.0-0) в R [Evans, Murphy, 2023]. Тестирование показало: ANNI = 0.11, что значительно ниже 1; значение оценки  $z\text{-score} = -167.5$ , т.е. за пределами критического диапазона (от -1.96 до +1.96; 95% доверительный уровень при  $p = 0.05$ ); вероятность нулевой гипотезы  $p = 0.00$ . Следовательно, нулевая гипотеза о случайном распределении точек встречаемости была отклонена. Прореживание точек проводили с использованием ожидаемого среднего расстояния (`expected mean distance`) [Pearson et al., 2007] в пакете `spThin` (версия 2.0-0) в R [Aiello-Lammens et al., 2015]. При значении ожидаемого среднего расстояния 80.7 км (против 15.3 км до прореживания точек) нулевая гипотеза о случайном распределении данных о встречаемости была принята, поскольку: ANNI = 0.91 (значение близко к 1);  $z\text{-score} = -1.66$  (значение в критическом диапазоне); уровень значимости  $p = 0.09$ .

Таким образом, в результате для моделирования было отобрано 256 точек, из которых 174 отнесены к инвазионной и 82 – к нативной частям ареала. Таким образом, итоговый набор данных для построения моделей соответствует климатическому периоду CHELSA (1981–2010 гг.) и обладает достаточным пространственным разрешением для корректной экологической интерпретации.

### Географический охват моделирования.

Построение моделей потенциального распространения *A. paradoxum* выполняли в едином географическом пространстве для обеих популяционных групп (нативной и инвазионной). Область моделирования ограничена территорией Европы и Передней Азии (включая Кавказ) в пределах условной границы между Европой и Азией (см. рис. 1). Выбор области моделирования обусловлен необходимостью включения в анализ всех известных местонахождений вида как в нативной, так и в инвазионной части ареала, при этом территория Северной Африки, а также регионы со схожей широтой, но существенно отличающиеся климатом (например, Средний Урал), были исключены из рассмотрения, чтобы избежать включения в модель климатических условий, не имеющих отношения к распространению *A. paradoxum* и не представленных в его первичном и вторичном ареалах. Единый географический охват для обеих моделей обеспечил сопоставимость результатов и соответствует рекомендациям по сравнению экологических ниш [Broennimann et al., 2012; Guisan et al., 2014].

**Климатические предикторы и их обработка.** В качестве климатических характе-

ристик местообитаний в точках присутствия использовали 13 параметров из набора данных CHELSA [<https://www.chelsa-climate.org>], отобранных экспертным способом с учётом экологии и биологии *A. paradoxum* как ранневесеннего луковичного эфемероида. Включение экологических переменных в модели без проверки на сильные корреляции может привести к неверной оценке их значимости [Sillero, Barbosa, 2021]. Поэтому мы оценили корреляцию климатических предикторов CHELSA с использованием фактора инфляции дисперсии (Variance Inflation Factor, VIF), измеряющего корреляцию каждой переменной со всеми остальными [Dormann et al., 2012]. Тест VIF провели в пакете usdm (версия 2.1-6) в R с использованием команды vifstep [Naimi et al., 2014]. При пороговом значении  $VIF \leq 5$  (умеренная корреляция) в анализе осталось 10 переменных, коэффициент корреляции Пирсона ( $r$ ) которых не превышал 0.7 (табл. 1). Разрешение растров составляло 1 км на пиксель.

**ENM-моделирование и оценка перекрытия ниш.** Для визуализации экологических ниш субкавказской и европейской популяционных групп в пространстве кли-

Таблица 1. Коэффициент корреляции Пирсона ( $r$ ) для переменных CHELSA, отобранных с помощью теста VIF (умеренная корреляция, порог  $VIF \leq 5$ )

| Переменные | bio08 | bio16 | bio19 | fcf   | fgd   | gdgfgd10 | gdgfgd5 | hursmean | scd   | swb   | VIF  |
|------------|-------|-------|-------|-------|-------|----------|---------|----------|-------|-------|------|
| bio08      | 1.00  | 0.22  | 0.07  | -0.56 | -0.31 | -0.55    | -0.67   | -0.32    | -0.69 | -0.42 | 2.23 |
| bio16      | 0.22  | 1.00  | 0.63  | -0.23 | -0.08 | -0.28    | -0.26   | 0.44     | -0.26 | 0.45  | 2.88 |
| bio19      | 0.07  | 0.63  | 1.00  | -0.19 | -0.14 | -0.17    | -0.21   | 0.37     | -0.21 | 0.36  | 1.83 |
| fcf        | -0.56 | -0.23 | -0.19 | 1.00  | 0.25  | 0.51     | 0.70    | 0.06     | 0.59  | 0.30  | 2.70 |
| fgd        | -0.31 | -0.08 | -0.14 | 0.25  | 1.00  | 0.27     | 0.44    | 0.19     | 0.49  | 0.22  | 1.36 |
| gdgfgd10   | -0.55 | -0.28 | -0.17 | 0.51  | 0.27  | 1.00     | 0.69    | 0.25     | 0.61  | 0.40  | 2.23 |
| gdgfgd5    | -0.67 | -0.26 | -0.21 | 0.70  | 0.44  | 0.69     | 1.00    | 0.35     | 0.70  | 0.47  | 4.21 |
| hursmean   | -0.32 | 0.44  | 0.37  | 0.06  | 0.19  | 0.25     | 0.35    | 1.00     | 0.42  | 0.70  | 4.76 |
| scd        | -0.69 | -0.26 | -0.21 | 0.59  | 0.49  | 0.61     | 0.70    | 0.42     | 1.00  | 0.50  | 4.14 |
| swb        | -0.42 | 0.45  | 0.36  | 0.30  | 0.22  | 0.40     | 0.47    | 0.70     | 0.50  | 1.00  | 4.89 |

*Примечание:* bio08 – средняя температура самого влажного квартала, °C; bio16 и bio19 – среднемесячные осадки самого влажного и холодного кварталов, мм/месяц; fcf (Frost Change Frequency) – число переходов температуры через 0°C в год; fgd (First Day of Growing Season) – первый день вегетационного сезона, юлианский день; gdgfgd10 и gdgfgd5 – первый день суммы эффективных температур выше 10 и 5°C соответственно, юлианский день; hursmean – средняя относительная влажность воздуха, %; scd (Snow Cover Days) – число дней со снежным покровом; swb (Soil Water Balance) – водный баланс почвы, мм.

матических переменных использовали метод KDE (Kernel Density Estimation) [Blonder et al., 2014]. KDE позволяет формализовать ниши в виде скоплений точек (климатические переменные) в пространстве осей анализа главных компонент (Principal Component Analysis, PCA) – комплексных факторов, объединяющих исходные климатические переменные. Анализ PCA выполняли в пакете FactoMineR (версия 2.7) в R [Le et al., 2008]. Оси извлечены и визуализированы в пакетах factoextra (версия 1.0.7) в R [Kassambara, Mundt, 2019] и ggplot2 (версия 3.4.0) в R [Wickham, 2009].

Для количественной оценки перекрытия ниш использовали индексы Schoener's D [Schoener, 1968] и Hellinger's I [Warren et al., 2010], а также схему COUE [Guisan et al., 2014]. Schoener's D и Hellinger's I, варьирующие от 0 (ниши совершенно разные) до 1 (ниши полностью перекрываются), рассчитаны с помощью пакета ecospat (версия 4.1.2) в R [Di Cola et al., 2017]. Метод COUE предполагает оценку четырёх параметров: Centroid shift (сдвиг центроида) – изменение среднего положения ниши; Overlap (перекрытие или стабильность) – доля ниши, присутствующая в обоих ареалах; Unfilling (незаполнение) – доля первой ниши, не перекрывающаяся со второй нишей; Expansion (расширение) – доля второй ниши, не перекрывающаяся с первой [Guisan et al., 2014]. Метрика Overlap согласуется с индексами Schoener's D и Hellinger's I [Guisan et al., 2014], поэтому для оценки изменения ниш между нативной и инвазионной популяционными группами мы рассматривали только Unfilling и Expansion. Метрики COUE рассчитывали в пакете ecospat (версия 4.1.2.) в R [Di Cola et al., 2017].

Важно отметить, что все расчёты количественной оценки сдвига экологической ниши проводили в относительном экологическом пространстве на основе двух первых осей PCA, что позволило нивелировать влияние возможных систематических ошибок, присутствующих в исходном климатическом данным, на выводы о направлениях и величине сдвига ниши. Соответствующее обсуждение ограничений, связанных с неопределённостью предикторов, приведено ниже в разделе «Обсуждение».

**SDM-моделирование.** Набор из 256 записей GBIF и 10 параметров CHELSA был использован в качестве исходных данных для моделирования пространственного распределения популяционных групп *A. paradoxum*. SDM-модели построены с использованием алгоритма Maxent v. 3.4.3 [Phillips, Dudík, 2008], генерирующего вероятность появления вида в каждом пикселе на основе значений предикторов, в той или иной степени схожих с таковыми в реальных местообитаниях [Elith et al., 2011].

Фоновые точки в числе 10 000 созданы с помощью функции random point в пакете dismo (версии 1.3-14) в R [Hijmans et al., 2017] в том же географическом пространстве, что и точки присутствия (без использования файла смещения). Оптимальные настройки моделей Maxent вычислены в пакете SDMtune (версия 1.3.1) в R [Vignali et al., 2020]. Настройки Maxent для моделей-кандидатов: 10 000 фоновых точек, предположительно представляющих всё биоклиматическое разнообразие территории; пятикратная кросс-валидация с 20% тестовых точек и 80% обучающих точек; 500 итераций во всех ячейках; типы признаков (feature types) L, H, Q, P, LQ, LP, LH, LQP, LQPH (Linear-Quadratic-Product-Hinge); множитель регуляризации (regularisation multiplier) от 0.5 до 5.0 с шагом 0.5. По этим настройкам построено 90 моделей-кандидатов для каждой из популяционных групп. Критериями предсказательной точности моделей были площадь под операционной характеристикой приемника по тестовым данным (AUCtest) [Fielding, Bell, 1997] и статистика True Skill по тестовым данным (TSStest) [Allouche et al., 2006]. Оптимально точными при прогнозировании считаются модели с высокими значениями TSStest и AUCtest.

Для субкавказской популяционной группы оптимальной была Maxent модель с настройками – тип признаков LP, множитель регуляризации 0.5 (AUCtest = 0.93, TSStest = 0.86). Для европейской популяционной группы оптимальные настройки модели – тип признака LQPH и множитель регуляризации 0.5 (AUCtest = 0.97, TSStest = 0.92). Итоговые SDM-модели распространения *A. paradoxum*

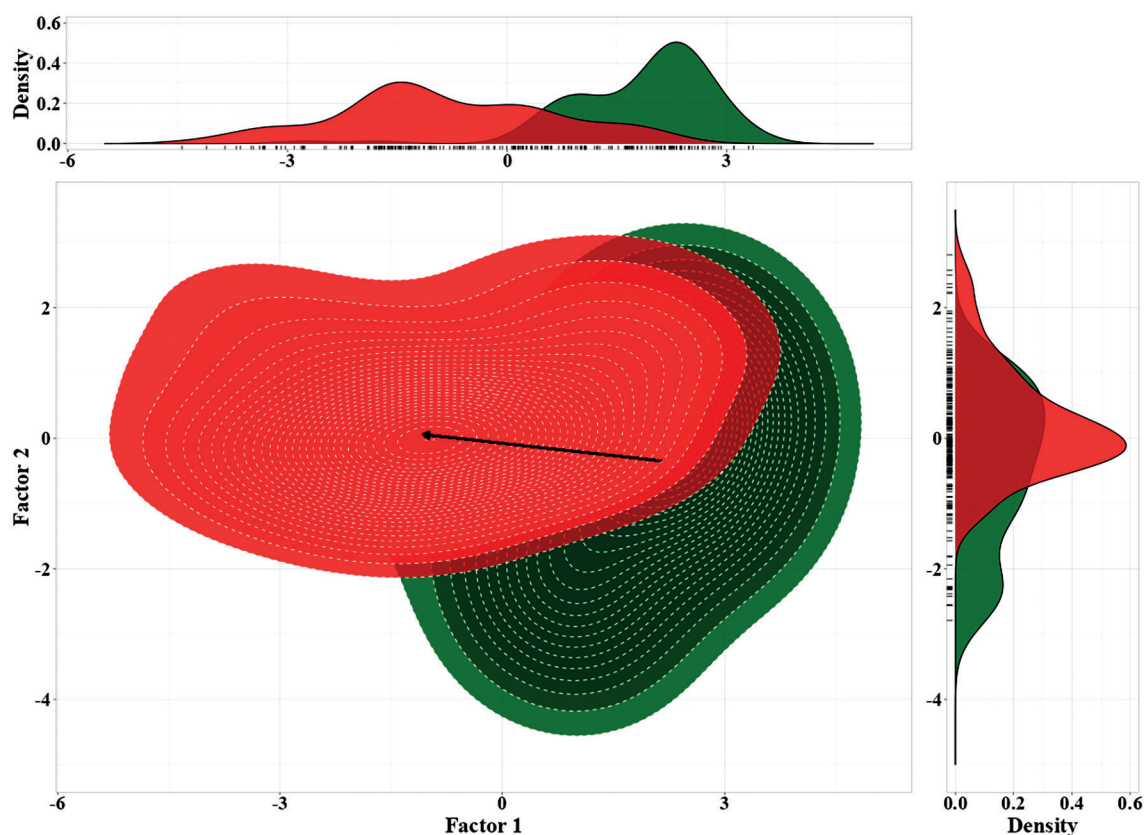
в границах нативной и инвазионной частей ареала были построены с использованием указанных настроек при пятикратной кросс-валидации в пакете *dismo* (версии 1.3-14) в R [Hijmans et al., 2017]. Усредненные значения AUCtest итоговых моделей показали их высокую прогностическую точность – AUCtest =  $0.96 \pm 0.04$  (субкавказская группа популяций) и AUCtest =  $0.96 \pm 0.00$  (европейская группа популяций).

Путём проецирования вероятностей встречаемости в географическое пространство района исследований были созданы карты потенциального распределения популяционных групп с прогнозируемой вероятностью в каждой ячейке сетки от 0.5 до 1. Выбор консервативного порога 0.5 обусловлен спецификой задачи: мы ставили целью выделение не всех потенциально возможных местообитаний, а лишь наиболее пригодных участков. Такой подход минимизирует долю ложноположительных прогнозов (commission errors), что критически важно при идентификации устойчивых рефугиумов и разработке мер сохранения, и согласуется с практикой

использования относительно высоких порогов для выделения ключевых местообитаний [Franklin, 2009]. Карта распространения *A. paradoxum* создана в пакете *tmap* (версия 3.3-3) в R [Tennekes, 2018].

## Результаты

**Экологические ниши в пространстве климатических факторов PCA.** Метод главных компонент PCA выявил два основных комплексных фактора, объясняющих около 65% общей изменчивости климатических характеристик в точках присутствия *A. paradoxum* (табл. П, Приложение). Главный Фактор 1 (45.2% общей дисперсии) включал три переменные с факторными нагрузками  $>0.7$ : среднемесячные осадки самого холодного квартала (bio19, мм/месяц); водный баланс почвы (swb, мм); первый день вегетационного сезона (fgd, юлианский день). Соответственно первый комплексный фактор PCA в основном отражает особенности водного режима местообитаний в зимне-весеннее время и сроки начала активной вегетации. Фактор 2 (19.4% дисперсии) также об-



**Рис. 2.** Экологические ниши субкавказской (отмечена зелёным) и европейской (отмечена красным) популяционных групп *Allium paradoxum* в пространстве комплексных климатических факторов PCA. Чёрная стрелка соединяет центры ниш.



разован тремя основными переменными, две из которых характеризуют особенности температурного режима местообитаний – число заморозков и оттепелей в год (fcf) и первый день суммы эффективных температур выше 5°C (gdgfgd5, юлианский день). Третья переменная с факторной нагрузкой >0.7 – число дней со снежным покровом (scd). Второй фактор PCA дифференцирует местообитания по параметрам температурной изменчивости и степени континентальности (зимней суровости климата).

По Фактору 1 экологические ниши субкавказской и европейской популяционных групп *A. paradoxum* чётко различались между собой (рис. 2). Сходство ниш отмечено по менее значимому Фактору 2, по которому значительная часть гиперобъёмов перекрывалась в экологическом пространстве.

Согласно индексу Schoener's D и менее чувствительному к различиям в экологических оптимумах индексу Hellinger's I, перекрытие ниш *A. paradoxum* в целом не превышает 20 и 40% соответственно. Следовательно, субкавказская и европейская популяционные группы вида занимают климатически существенно разные местообитания. При этом незаполнение Unfilling, характеризующее долю ниши в нативной части ареала, нереализованную в инвазионном ареале, составило всего 4%. Почти вся нативная климатическая

ниша субкавказских популяций *A. paradoxum* реализована в Западной и Центральной Европе. В свою очередь, показатель экспансии Expansion составил 40%; характерные климатические условия местообитаний во вторичном ареале отсутствуют в естественном ареале вида – вид активно осваивает новые климатические условия в Европе.

**Дифференциация ниш по исходным климатическим переменным.** Показатели перекрытия ниш популяционных групп *A. paradoxum* по исходным климатическим параметрам были рассчитаны для шести переменных с факторными нагрузками >0.7 по двум основным осям PCA. Минимальное перекрытие ниш нативных и инвазионных популяций, согласно значениям Schoener's D и Hellinger's I, характерно по переменным влагообеспеченности bio19 и swb (табл. 2). Местообитания субкавказской группы популяций достоверно отличаются более засушливыми условиями. Количество среднемесячных осадков холодного (зимне-весеннего) квартала bio19 здесь на 1184 мм меньше (см. табл. 2). Водный баланс почвы swb, отражающий соотношение между поступлением и расходом влаги за определённый промежуток времени, в обоих случаях отрицательный: почва теряет воду быстрее, чем получает, её влажность снижается. Однако в нативной части ареала дефицит почвенной влаги выра-

Таблица 2. Результаты дисперсионного анализа природно-климатических параметров местообитаний и количественные показатели дифференциации экологических ниш субкавказских и европейских популяций *Allium paradoxum*

| Параметры | Субкавказская группа | Европейская группа | F     | p    | Schoener's D | Hellinger's I | Unfilling | Expansion |
|-----------|----------------------|--------------------|-------|------|--------------|---------------|-----------|-----------|
| bio19     | 1041±415             | 2225±1054          | 95.1  | 0.00 | 0.17         | 0.27          | 0.00      | 0.43      |
| swb       | -409±270             | -34.8±25           | 225.8 | 0.00 | 0.24         | 0.40          | 0.57      | 0.05      |
| fgd       | 94.1±40.8            | 23.4±13.8          | 211.7 | 0.00 | 0.39         | 0.70          | 0.18      | 0.00      |
| fcf       | 101±49.4             | 51.6±40.4          | 57.0  | 0.00 | 0.35         | 0.59          | 0.22      | 0.02      |
| gdgfgd5   | 79.9±17.5            | 66.9±24.4          | 18.3  | 0.00 | 0.58         | 0.81          | 0.03      | 0.11      |
| scd       | 72.7±50.9            | 16.7±9.7           | 96.6  | 0.00 | 0.71         | 0.88          | 0.08      | 0.00      |

**Примечание:** представлены средние значения ± стандартное отклонение; F – критерий Фишера; p – вероятность нулевой гипотезы (различия между популяционными группами отсутствуют); Schoener's D и Hellinger's I – индексы сходства экологических ниш; Unfilling и Expansion – метрики незаполнения и расширения ниш; bio19 – среднемесячные осадки самого холодного квартала, мм/месяц; fcf – число переходов температуры через 0°C в год; fgd – первый день вегетационного сезона, юлианский день; gdgfgd5 – первый день суммы эффективных температур выше 5 °C, юлианский день; scd – число дней со снежным покровом; swb – водный баланс почвы, мм.

жен сильнее, что может быть связано с более высокой эвапотранспирацией.

Перекрытие ниш в основном обеспечивается числом дней со снежным покровом (scd) и сроками начала периода с температурой выше 5 °C (gdgfgd5), для которых отмечены высокие (>0.7) и средние (0.4–0.7) показатели Schoner's D и Hellinger's I. Тем не менее средние значения данных параметров в разных частях ареала *A. paradoxum* достоверно различаются. Снежный покров в местообитаниях субкавказских популяций держится в среднем на 56 дней дольше, а начало периода устойчивого тепла (>5°C) запаздывает на 13 дней. Выявленное кажущееся противоречие, вероятно, связано с тем, что индексы Schoner's D и Hellinger's I оценивают сходство формы плотности распределения (узкое-широкое, одно- или двумодальное распределение, асимметрия и т.п.), а не средние значения переменных. Низкое-среднее перекрытие ниш отмечено также для частоты смены заморозков (fcf) и сроков наступления вегетационного сезона (fgd) (см. табл. 2). Европейская группа популяций *A. paradoxum* начинает сезонную вегетацию в среднем на 70 дней раньше в более стабильных температурных условиях зимне-весеннего периода.

Выраженное расширение ниши (Expansion = 43%) во вторичном ареале отмечено по фактору bio19: европейские популяции освоили местообитания с высокой обеспеченностью зимними осадками, что не представлено в нативном ареале (рис. 3).

Наибольшее незаполнение ниши (Unfilling = 57%) характерно по показателю водного баланса почвы swb: субкавказские популяции занимают специфические местообитания с выраженным дефицитом почвенной влаги, отсутствующие во вторичном ареале или «игнорируемые» европейскими популяциями вида (см. рис. 3).

Некоторое расширение ниши *A. paradoxum* в инвазионной части ареала также отмечено по параметру gdgfgd5, в то время как для fcf, fgd и scd выявлено соотношение показателей Unfilling > Expansion, характеризующее сужение ниши. При этом стоит отметить, что значения показателей расширения-сужения

ниши перечисленных параметров не превышают 11–22% (см. табл. 2).

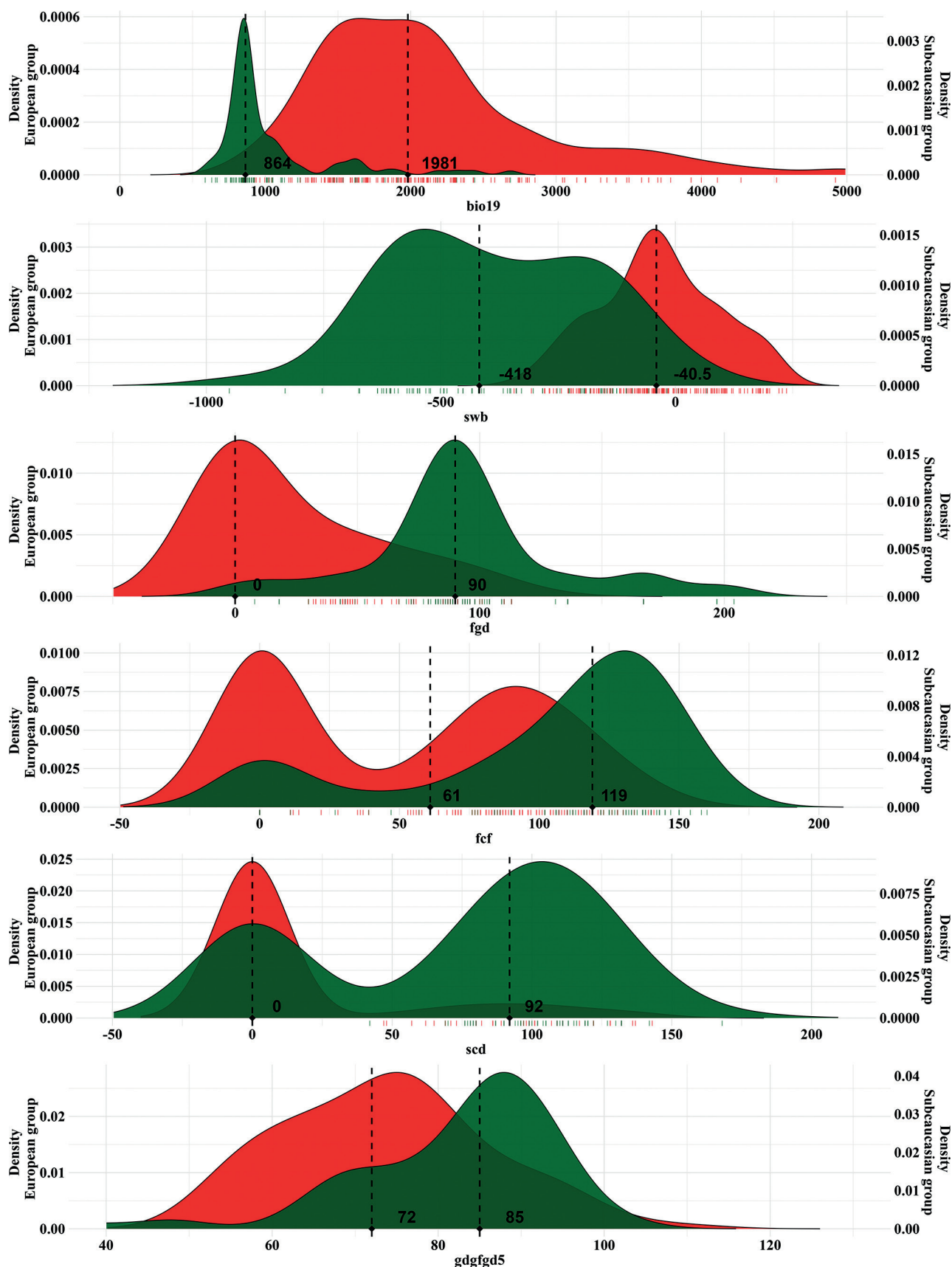
**Потенциальное распространение популяционных групп.** Площадь пригодных территорий для произрастания субкавказских популяций *A. paradoxum* (0,5 порог пригодности местообитаний) составила 1352 тыс. км<sup>2</sup>. Основное ядро прогнозируемого нативного ареала расположено в восточной и центральной частях Большого Кавказа и Закавказья, включая Каспийское побережье – в основном в границах фактического ареала вида (рис. 4). Кроме того, по условиям местообитаний субкавказских популяций спрогнозированы ещё два ядра инвазионного ареала *A. paradoxum* – в Восточной Европе, на западном побережье Чёрного моря с примыкающими восточноевропейскими странами (Румыния, Болгария, Венгрия, Словакия), и в Центральной Европе, на северо-западе в границах Польши и Чехии.

Потенциальный ареал вида, предсказанный по условиям произрастания европейских популяций (1028 тыс. км<sup>2</sup>), практически не выходит за границы Западной Европы и представляет собой географически более компактную территорию с наибольшей вероятностью обнаружения *A. paradoxum* (ядро инвазионного ареала) на Британских островах и в центральной части Ирландии, в северной (побережной), северо-восточной и центральной частях Германии (см. рис. 4).

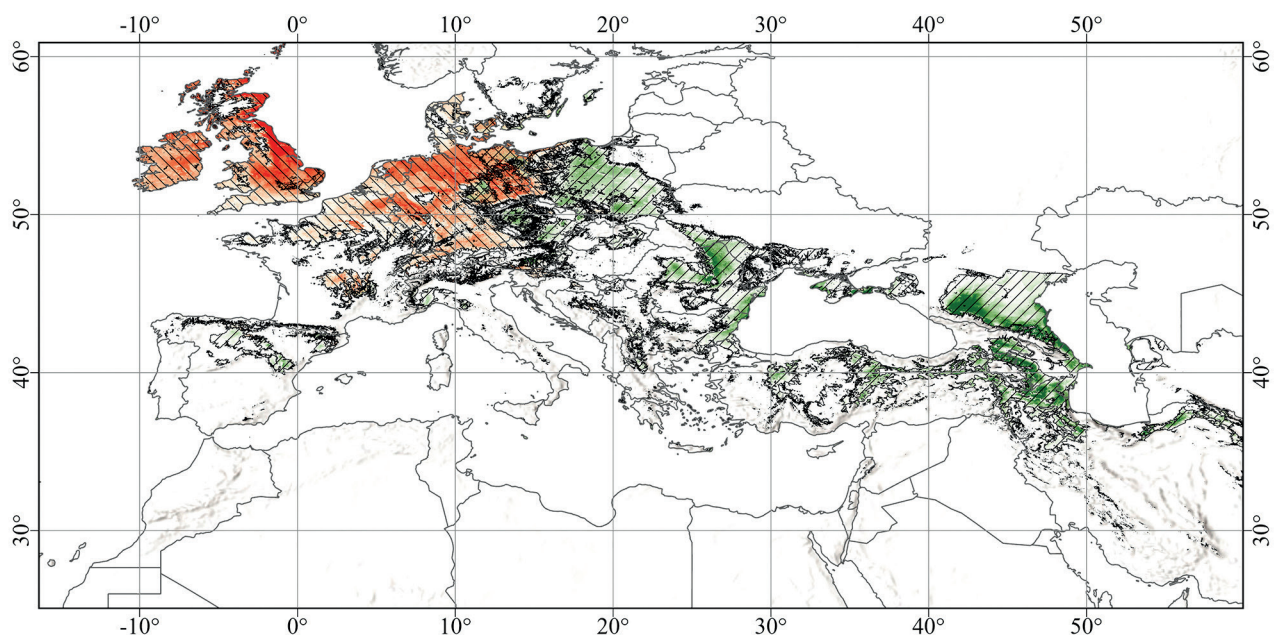
Площадь возможного перекрытия прогнозируемых ареалов двух популяционных групп составила всего 109 тыс. км<sup>2</sup>, или 4.6% от общей площади потенциального ареала вида в районе исследований. Следовательно, выявленная дифференциация экологических ниш субкавказской и европейской популяционных групп *A. paradoxum* отражается и в слабом географическом перекрытии нативной и инвазионной частей потенциального ареала вида.

### Обсуждение

Используя корреляционный подход к моделированию экологической ниши, мы формализовали климатическую компоненту ниши *A. paradoxum* в нативной и инвазионной частях ареала вида и оценили дифференциацию/перекрытие ниш между субкавказской и



**Рис. 3.** Изменения параметров экологической ниши *Allium paradoxum* между субкавказской (отмечено зелёным) и европейской (красным) группами популяций. Названия параметров приведены согласно примечанию к табл. 2. Пунктирные линии показывают медианы параметров (центроиды ниш). Неперекрывающиеся доли ниш указывают на показатели расширения Expansion и незаполнения Unfilling.



**Рис. 4.** Карта прогнозируемого распространения популяционных групп *Allium paradoxum*, построенная на основе SDM-модели с использованием 256 записей GBIF. Потенциальный ареал, спрогнозированный по местообитаниям субкавказской группы популяций, обозначен зелёным; прогнозируемый ареал по местообитаниям европейской группы популяций отмечен красным. Для обозначения областей с вероятностью встречаемости вида от 0,5 до 1 использовалась цветовая градация от бледных до насыщенных оттенков.

европейской популяционными группами. Мы также смоделировали потенциальное распространение популяционных групп и оценили площадь возможного перекрытия их ареалов в Европе.

**Климатическая компонента экологических ниш.** Проведённый анализ выявил существенные различия в экологических нишах субкавказских (нативных) и европейских (инвазионных) популяций *A. paradoxum*. Наиболее выраженная дифференциация ниш связана с параметрами влагообеспеченности местообитаний, по которым в инвазионном ареале отмечено либо расширение ниши (осадки в зимнее время), либо её сужение (дефицит почвенной влаги). Согласно литературным данным, лук странный – вид с неоднозначным отношением к водному режиму. Большинство авторов указывают на гигрофитную тенденцию в распространении вида, тяготеющего к влажным почвам вдоль водотоков, временных водоёмов и других локально увлажнённых местообитаний [Беленикин и др., 2016; Evarts-Bunders, Bojāre, 2020; Drobniak, 2023]. Некоторые исследователи относят *A. paradoxum* к ксеромезофитам, предпочитающим местообитания с умеренным увлажнением [Gurbanova, 2025], что в целом

характерно для видов рода *Allium* [Чадаева, Шхагапсоев, 2016]. Результаты нашего анализа показывают, что местообитания субкавказской группы популяций характеризуются значительно более засушливыми условиями по сравнению с европейскими популяциями. В нативной части ареала вид произрастает в условиях относительного дефицита почвенной влаги, складывающегося в нижнем ярусе сезонно-влажных листопадных лесов – типичных местообитаний вида на Кавказе и в Азии [Раджи и др., 2008; Гапаев и др., 2012; Муртазалиев, 2012; Беленикин и др., 2016]. Это, скорее, подтверждает точку зрения о принадлежности *A. paradoxum* к группе ксеромезофитов. Подобные местообитания с дефицитом почвенной влаги отсутствуют в условиях более влажного европейского климата или не осваиваются видом в инвазионной части его ареала. Здесь *A. paradoxum* осваивает участки с высокой обеспеченностью зимними осадками, не имеющие аналогов в нативном ареале, вероятно, за счёт реализации гигрофитной компоненты экологической стратегии и адаптивного потенциала к фактору влагообеспеченности местообитаний. Так, в климатических условиях Западной и Центральной Европы, где высокая влажность зимнего пе-



риода является нормой, *A. paradoxum* произрастает не только под пологом лесов, но и на более засушливых открытых участках – обочины дорог, кладбища, рудеральные участки [Evarts-Bunders, Bojāre, 2020; Drobniak, 2023], что не характерно для субкавказских популяций.

Наибольшее перекрытие ниш отмечено по числу дней со снежным покровом, что, однако, не означает экологической эквивалентности местообитаний субкавказских и европейских популяций, так как разница в продолжительности залегания снежного покрова составила 56 дней. Вероятно, в обеих частях ареала вид занимает сходную позицию относительно локального градиента данного фактора, но в его разных диапазонах. Важность длительности снежного покрова для *A. paradoxum* заключается в его принадлежности к группе ранневесенних эфемероидов, цветение которых приходится на март – май [Раджи и др., 2008; Беленикин и др., 2016; Магомедова, 2020; Умаров, 2020; Чарыева, 2022; Gurbanova, 2025], а важнейшие этапы органогенеза (закладка зачатков вегетативных и генеративных органов) происходят в зимующих луковицах под защитой почвенного и снежного покровов.

**Влияние неопределённостей климатических данных и климатической несоизмеримости на интерпретацию сдвига ниши.** При интерпретации полученных результатов необходимо учитывать два взаимосвязанных методологических ограничения: неопределённости, присущие самим климатическим данным (CHELSA), и проблему климатической аналогии между сравниваемыми регионами [Guisan et al., 2014; Brun et al., 2022].

Используемые в анализе климатические переменные CHELSA являются производными оценками, основанными на моделях downscaling и реанализе, и, следовательно, имеют определённые погрешности. Как показано в исследовании Brun et al. (2022), для большинства переменных достигается высокая корреляция с наземными наблюдениями, однако для некоторых показателей (например, числа дней со снежным покровом и относительной влажности) возможны систематические смещения, особенно в горных

регионах со сложным рельефом, к которым относится и Кавказ. Для учёта и возможного снижения влияния этих неопределённостей на выводы о сдвиге ниши были использованы различные методологические решения. Анализ проводился в пространстве главных компонент, построенном на объединённых данных нативной и инвазионной частей ареала, что переводит задачу в плоскость сравнения относительной структуры ниш, а не их абсолютного положения. Как следствие, глобальные систематические ошибки, сдвигающие все значения переменных в одном направлении, оказывают меньшее влияние на индексы перекрытия и показатели динамики ниши, поскольку они оценивают площади перекрытия и уникальных частей ниш в пределах общего экологического пространства [Broennimann et al., 2012; Di Cola et al., 2017].

Однако более существенное ограничение связано с проблемой климатической аналогии, на которую указывают Guisan et al. (2014) и Petitpierre et al. (2012). Как показано в работах этих авторов, прямое сравнение экологических ниш между регионами, существенно различающимися по набору доступных климатических условий, может приводить к ошибочным выводам об экологической пластичности вида. Полученные нами результаты ANOVA (см. табл. 2) подтверждают, что условия в точках присутствия *A. paradoxum* в нативной и инвазионной частях ареала статистически значимо различаются, особенно по показателям влагообеспеченности и зимнего температурного режима. Однако эти различия не означают полной неаналогичности климатов регионов. Они свидетельствуют о том, что вид реализует различные климатические ниши в двух регионах, используя разные части доступного климатического спектра.

Для корректной интерпретации показателя Expansion мы используем подход, предложенный в работах Petitpierre et al. (2012) и Guisan et al. (2014). Полученное расширение ниши (40%) может быть частично обусловлено наличием в Европе климатических условий (более влажный умеренный климат), которые слабо представлены в нативном ареале на Кавказе. В то же время, учитывая, что на Кавказе как горной стране присутствует ши-

рокий спектр климатических условий, часть наблюдаемого расширения, вероятно, приходится на аналоговые климаты – условия, которые доступны, но не используются видом в нативном ареале. Это позволяет интерпретировать значительную часть расширения ниши как проявление экологической пластичности вида, а не только как артефакт климатической несоизмеримости.

Дополнительным ограничением метода является чувствительность индексов перекрытия к недостаточной выборке градиента условий, особенно на периферии экологической ниши [Broennimann et al., 2012]. В нашем случае это могло повлиять на оценку степени Expansion, однако использование относительно плотной выборки точек встречаемости (174 точки в инвазионной части) и стандартизованных процедур рандомизации при тестах на эквивалентность и сходство позволяют считать полученные результаты надёжными. Кроме того, включение в анализ широкого набора климатических переменных и их фильтрация по VIF ( $VIF < 10$ ) снижают риск усиления исходных погрешностей за счёт корреляции между предикторами.

Таким образом, несмотря на указанные ограничения, выявленный сдвиг экологической ниши *A. paradoxum* в сторону более влажных и прохладных условий, вероятно, отражает реальную экологическую пластичность вида и не является артефактом неопределённости климатических данных или климатической несоизмеримости регионов. Это согласуется с литературными данными о гигрофитной тенденции вида и его способности осваивать разнообразные местообитания в условиях более влажного европейского климата [Evarts-Bunders, Bojāre, 2020; Drobnik, 2023].

**Распространение нативной и инвазионной популяционных групп.** Согласно SDM-модели, построенной по условиям местообитаний в точках присутствия субкавказских популяций, основное ядро потенциального ареала *A. paradoxum* расположено в границах фактического произрастания вида на Кавказе и в Азии (см. рис. 4). Спрогнозированные оптимальные территории (вероятность обнаружения вида более 80%)

географически совпадают с указанными в литературе локалитетами: провинции Гилан, Мазендаран и Голестан на севере Ирана [Khodadadi et al., 2015]; Сюнт-Хасардагский государственный природный заповедник на юго-западе Туркменистана [Павленко, Лактионов, 2024]; Басутчайский и Караязский заповедники Азербайджана [Талыблы, 2021; Юсифов, 2024]; Шикахохский заповедник Армении [Туниев и др., 2016]; Мелештинский заказник и леса Табасаранского района Дагестана [Муртазалиев, 2012; Алиев, 2020]; Брагунский, Парабочевский заказники Чеченской Республики [Гапаев и др., 2012; Муртазалиев, 2012; Ханчукаев и др., 2013] и т.д.

В то же время стоит отметить крупный участок климатически оптимальных местообитаний *A. paradoxum* в предгорьях-среднегорьях Кабардино-Балкарской и Карачаево-Черкесской республик, где вид в настоящее время отсутствует (см. рис. 4). Возможно, это связано с эволюционным происхождением вида в крайне восточной части его современного ареала (север Ирана, северо-восток Ирака, юго-запад Туркменистана), с последующим постепенным распространением на запад (естественным или антропогенным), которое к настоящему времени не достигло центральной части Большого Кавказа. В целом данный вопрос требует дополнительных, в том числе палеонтологических, исследований.

С другой стороны, пояс широколиственных лесов с преобладанием бука восточного *Fagus orientalis* Lipsky развит на Западном Кавказе, в Западном и Центральном Закавказье. Здесь он занимает низкогорья-среднегорья северного макросклона и полосу от Черноморского побережья до среднегорий южного макросклона [Соколов, Темботов, 1989]. Однако климатические условия данных территорий спрогнозированы как мало пригодные для произрастания *A. paradoxum* (см. рис. 4), что может объяснить отсутствие вида в Западной части Большого Кавказа.

Наличие центральноевропейского (Польша, Чехия) и восточноевропейского (Румыния, Болгария, Венгрия, Словакия) ядер потенциального ареала *A. paradoxum*, спрогнозированных по местообитаниям субкавказских популяций (см. рис. 4), свидетель-

ствуется о высоком инвазионном потенциале вида в Центральной и Восточной Европе. Фактически вид отмечен на территории Польши, Чехии, Венгрии и Болгарии – в прибрежных лиственных лесах и крупных старых парках [Evarts-Bunders, Bojäre, 2020; Drobnik, 2023], где плотность популяций достигает 420 особ./м<sup>2</sup> [Fabiszewski, Brej, 2007] с потенциалом к ежегодному удвоению занимаемой видом площади [Korda, 2013].

В то же время местонахождение *A. paradoxum* в старовозрастной дубраве на Донском кряже, позиционируемое авторами как естественная популяция в удалении на более 700 км от основного ареала [Муленкова, Гнатюк, 2024], расположено в климатических условиях, слабо соответствующих таковым в нативной части ареала вида (см. рис. 4). В качестве гипотезы мы рассматриваем вероятность непреднамеренной интродукции *A. paradoxum* на данную территорию, например в результате полемохории. Во время Великой Отечественной войны, когда лук странный был широко известен в Германии как пищевое растение [Drobnik, 2023], он мог быть случайно интродуцирован солдатами.

Крупнейшее западноевропейское ядро потенциального инвазионного ареала *A. paradoxum*, спрогнозированное по точкам присутствия вида в Западной Европе, в значительной степени изолировано от остальной части прогнозируемого вторичного ареала лука странного (см. рис. 4). Здесь предсказанные оптимальные для вида участки сконцентрированы на территориях его фактического произрастания – антропогенные местообитания, парки и пойменные лиственные леса Британских островов, Германии и Бельгии, где вид был классифицирован как инвазионный, а также Нидерландов, Дании и Швейцарии [Drobnik, 2023]. Широкому распространению *A. paradoxum* в Западной Европе, как показано выше, способствовала экспансия климатической компоненты его экологической ниши. Биологическим механизмом, обеспечивающим эффективное расселение в местах инвазии видов рода *Allium* L., в том числе лука странного, считается их способность к вивипарии [Stearn, 1987]. Фактически в инвазионной части ареала преобладает

вариация *Allium paradoxum* var. *paradoxum*, формирующая в среднем 14 дочерних луковичек в соцветиях при немногочисленных или отсутствующих цветках, обычно не вызывающих жизнеспособные семена [Barling, 1971; Evarts-Bunders, Bojäre, 2020; Drobnik, 2023]. Так как выживание дочерних лукович у дикорастущих луков в гораздо меньшей степени зависит от внешних факторов, чем прорастание семян и приживаемость проростков [Чадаева, Шагапсоев, 2016], вивипария обеспечивает эффективное возобновление популяций *A. paradoxum*. Некрупные дочерние луковички могут легко распространяться водными потоками, особенно учитывая произрастание вида по берегам крупных и малых водоёмов. Кроме того, в настоящее время в Европе *A. paradoxum* нередко позиционируется как ценное дикорастущее пищевое растение, альтернатива редкого и охраняемого лука медвежьего *Allium ursinum* L.; луковички активно распространяются садоводческими порталами, некоммерческими обществами [Drobnik, 2023].

### Заключение

Экологические ниши нативной и инвазионной популяционных групп *A. paradoxum* существенно различаются: общее перекрытие в пространстве комплексных экологических факторов не превышает 20% (индекс Schoener's D). Наиболее слабое перекрытие ниш отмечено по параметрам обеспеченности зимними осадками и дефицита почвенной влаги, наиболее высокое – по продолжительности залегания снежного покрова и срокам наступления периода устойчивого тепла (температура выше 5°C). Для последних двух факторов высокие индексы сходства ниш Schoener's D и Hellinger's I, оценивающие форму распределений, а не средние величины переменных, не свидетельствуют об экологической эквивалентности местообитаний. Средние значения параметров в двух частях ареала вида достоверно различаются: длительность сохранения снежного покрова – на 56 дней, начало периода устойчивого тепла – на 13 дней. Соответственно, при интерпретации ENM-моделей и понимании механизмов инвазионного процесса важен ана-

лиз не только формы и метрик расширения/незаполнения ниш, но и их центроидов.

В целом нативная климатическая ниша *A. paradoxum* реализована в Европе практически полностью (Unfilling = 4%), тогда как инвазионные популяции освоили 40% новых климатических условий, не представленных в естественном ареале вида. Наибольшее расширение ниши отмечено по параметру зимних осадков (Expansion = 43%), что свидетельствует о способности вида к адаптации в условиях более влажного европейского климата. Напротив, по водному балансу почвы выявлено сужение ниши (Unfilling = 57%): характерные более засушливые местообитания нативного ареала отсутствуют или не осваиваются в Европе.

Спрогнозированный ареал субкавказских популяций (1352 тыс. км<sup>2</sup>) охватывает Большой Кавказ и Закавказье, а также включает два дополнительных ядра в Центральной (Польша, Чехия) и Восточной Европе (Румыния, Болгария, Венгрия, Словакия), что указывает на высокий инвазионный потенциал вида в этих регионах. Потенциальный ареал европейских популяций (1028 тыс. км<sup>2</sup>) практически не выходит за пределы Западной Европы, концентрируясь на Британских островах и в Германии. Географическое перекрытие прогнозируемых ареалов двух популяционных групп невелико (109 тыс. км<sup>2</sup>, или 4,6% от суммарного ареала), что подтверждает экологическую дифференциацию на уровне пространственного распределения. Значительная территория Западного Кавказа и Западного Закавказья, несмотря на наличие подходящих массивов буковых лесов, прогнозируется как малопригодная для вида по климатическим условиям. На Центральном Кавказе, климатически пригодном для произрастания *A. paradoxum*, фактическое отсутствие вида может быть связано с фрагментированностью пояса широколиственных лесов или с иными факторами, не вошедшими в анализ в нашем исследовании.

Таким образом, успешное распространение *A. paradoxum* в Европе обеспечено расширением климатической ниши (прежде всего, по параметру зимних осадков), а также, вероятно, способностью вида к вивипарии и

его активным распространением садоводами-любителями. Редкость вида в границах западной части нативного ареала, вероятно, связана с климатическими ограничениями. Определённое лимитирующее влияние, учитывая интенсивный сбор местным населением в Дагестане, Чеченской Республике и Северной Осетии, может оказывать также антропогенный фактор.

### Финансирование работы

Исследования проведены в рамках государственного задания № 075-00347-19-00 по теме «Закономерности пространственно-временной динамики луговых и лесных экосистем в условиях горных территорий (российский Западный и Центральный Кавказ)».

### Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

### Соблюдение этических стандартов

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

### Литература

- Алиев Х.У. Фитоценотическая и соэкологическая оценка буковых лесов Дагестана // Ботанический вестник Северного Кавказа. 2020. № 6(2). С. 7–17. <https://doi.org/10.33580/2409-2444-2020-6-2-7-17>
- Беленикин М.С., Криницына А.А., Логачёва М.Д., Купцов С.В., Сперанская А.С. Поиск адаптивных изменений, связанных с устойчивостью к обитанию в условиях высокогорий: высокопроизводительное секвенирование и сравнительный анализ последовательностей хлоропластных геномов из нескольких видов рода *Allium* // Вестник защиты растений. 2016, № 3(89). С. 23–24.
- Гапаев Я.С., Умаров М.У., Каратаев Л.С. Современное состояние растительного покрова Парабчевского заказника // Известия высших учебных заведений. Северо-Кавказский регион. Серия: Естественные науки. 2012. № 5(171). С. 71–72.
- Кабулов З.Е., Кабулов А.З. Дендрофлора Республики Южная Осетия. Цхинвал: Южная Алания, 2015. 372 с.
- Камелин Р.В. Материалы к анализу флоры Кавказа. Оригинальность флоры Кавказа и положение Гиркании в схеме флористического районирования Земли // Ботанический журнал. 2017. Т. 102, № 4. С. 409–451. <https://doi.org/10.1134/S0006813617040019>
- Магомедова М.А. Лук странный – *Allium paradoxum* (Bieb.) G. Don fil. // Красная книга Республики Да-



- гестан. Махачкала: Типография ИП Джамалудинов М.А., 2020. С. 147.
- Муленкова Е.Г., Гнатюк Н.Ю. Находка субкавказского вида *Allium paradoxum* (Alliaceae) на Донецком кряже // *Turczaninowia*. 2024. Т. 27, № 4. С. 92–99. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.27.4.10>
- Муртазалиев Р.А. Система особо охраняемых природных территорий Восточного Кавказа и их роль в сохранении редких и исчезающих видов растений // Известия Дагестанского государственного педагогического университета. Серия: Естественные и точные науки. 2012. № 2(19). С. 29–32.
- Николаев И.А. Лук странный – *Allium paradoxum* (M. Bieb.) G. Don fil. // Красная книга Республики Северная Осетия – Алания. Владикавказ: Проект-Пресс, 1999. С. 49.
- Павленко А.В., Лактионов А.П. Высшие растения Сюнт-Хасардагского заповедника в четвёртом издании Красной книги Туркменистана // Современное состояние и проблемы сохранения биоразнообразия плато Устюрт: мат. Международ. науч.-практич. конфер. Астрахань: АГУ им. В.Н. Татищева, 2024. С. 173–179.
- Петросян В.Г., Осипов Ф.А., Фенева И.Ю., Дергунова Н.Н., Хляп Л.А. Моделирование экологических ниш самых опасных инвазионных видов топ-100 России: проверка гипотезы консерватизма экологических ниш // Известия РАН. Серия биологическая. 2023. № 7. С. S70–S92. <https://doi.org/10.31857/S102634702360022X>
- Пшегусов Р.Х., Чадаева В.А. Моделирование экологических ниш видов рода *Galinsoga* Ruiz et Pav. в границах нативного и кавказской части инвазионного ареалов // Российский журнал биологических инвазий. 2022. № 1. С. 107–122. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-15-1-107-122> [Pshergusov R., Chadaeva V. Ecological niche modeling of *Galinsoga* Ruiz et Pav. species in the native and Caucasian part of the invasive ranges // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2022. Vol. 13, no. 2. P. 107–122. <https://doi.org/10.1134/S2075111722020102>].
- Пшегусов Р.Х., Чадаева В.А. Природно-климатическая характеристика единиц высотно-поясной структуры ландшафтов Кавказа А.К. Темботова // Доклады Адыгской (Черкесской) международной академии наук. 2023. Т. 23, № 3. С. 11–27. <https://doi.org/10.47928/1726-9946-2023-23-3-11-28>
- Раджи А.Д., Гусейнов Ш.А., Муртазалиев Р.А. Лук странный – *Allium paradoxum* (M. Bieb.) G. Don fil. // Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. С. 44.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП 100) / ред. Ю.Ю. Дребуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Соколов В.Е., Темботов А.К. Млекопитающие Кавказа: Насекомоядные. М.: Наука, 1989. 548 с.
- Соколова В.В., Хомутовский М.И., Виноградова Ю.К. Инвазионный потенциал растений экспозиции флоры Кавказа в главном ботаническом саду им. Н.В. Цицина РАН // Российский журнал биологических инвазий. 2022. Т. 15, № 4. С. 55–68. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-15-4-55-68> [Sokolova V.V., Khomutovsky M.I., Vinogradova Yu.K. Invasive potential of Caucasian plants cultivated in the Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2023. Vol. 14, no. 1. P. 45–56. <https://doi.org/10.1134/S2075111723010113>].
- Талыблы Ф.Т. Мониторинг лесов Хачмазского района Азербайджана // Интернаука. 2021. № 18–2(194). С. 64–65.
- Туниев Б.С., Тимухин И.Н., Алиев Х.У. Хмелеграб обыкновенный (*Ostrya carpinifolia*, Betulaceae) – живое ископаемое Армении // Ботанический вестник Северного Кавказа. 2016. № 4. С. 41–48.
- Умаров М.У. *Allium paradoxum* (M. Bieb.) G. Don. – Лук странный // Красная книга Чеченской Республики. Ростов н/Д: Южный издательский дом, 2020. С. 195–196.
- Ханчукаев А.Р., Тайсумов М.А., Гайрабеков Х.Т., Усаева Я.С., Кушалиева Ш.А., Абубакаров А.Дж., Мантаев Х.З., Идрисова Р.А. Ботанические объекты Терского хребта, подлежащие охране // Вестник КрасГАУ. 2013. № 10(85). С. 132–134.
- Чадаева В.А., Шхагапсоев С.Х. Анализ стратегий выживания видов рода *Allium* L. российской части Кавказа // Юг России: экология, развитие. 2016. Т. 11, № 1. С. 104–118.
- Чарыева М. Лекарственное значение природных растительных богатств Туркменистана // Вестник науки. 2022. Т. 5, № 10(55). С. 260–263.
- Шхагапсоев С.Х. Растительный покров Кабардино-Балкарии. Нальчик: Тетраграф, 2015. 352 с.
- Юсифов Э.Ф. Геоботанический анализ тугайных лесов степной зоны Азербайджана // Степи Северной Евразии: мат. 10-го Международ. симпозиума. Оренбург: Институт степи УрО РАН, 2024. С. 1531–1538.
- Яровенко Е.В., Абачев К.Ю., Магомедова М.А. Особенности флоры Нараттю-Бинского хребта (Дагестан) // Ботанический журнал. 2011. Т. 96, № 1. С. 75–86.
- Aiello-Lammens M.E., Boria R.A., Radosavljevic A., Vilela B., Anderson R.P. spThin: an R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models // *Ecography*. 2015. Vol. 38(5). P. 541–545. <https://doi.org/10.1111/ecog.01132>
- Allouche O., Tsoar A., Kadmon R. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS) // *Journal of Applied Ecology*. 2006. Vol. 43(6). P. 1223–1232. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x>
- Ataev E.A., Tagyev Ch. *Allium paradoxum* // The Red data Book of Turkmenistan (plants). Ashgabat: Türkmen döwlet neşirýat gullugy, 2024. P. 250–251.
- Balfour J.H. On the occurrence of *Allium paradoxum* Don. in woods near Edinburgh // *Transactions of the Botanical Society Edinburgh*. 1866. Vol. 8(1–4). P. 458–460. <https://doi.org/10.1080/03746606609468629>
- Banerjee A.K., Mukherjee A., Guo W., Ng W.L., Huang Y. Combining ecological niche modeling with genetic lineage information to predict potential distribution of *Mikania micrantha* Kunth in South and Southeast Asia

- under predicted climate change // *Global Ecology and Conservation*. 2019. Vol. 20. Article number e00800. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00800>
- Barling D. Studies on Gloucestershire populations of *Allium paradoxum* (Bieb.) G. Don. // *Watsonia*. 1971. Vol. 8. P. 379–384.
- Blonder B., Lamanna Ch., Violle C., Enquist B.J. The n-dimensional hypervolume // *Global Ecology and Biogeography*. 2014. Vol. 23(5). P. 595–609. <https://doi.org/10.1111/geb.12146>
- Bowen A.K.M., Stevens H.H.M. Temperature, topography, soil characteristics, and NDVI drive habitat preferences of a shade-tolerant invasive grass // *Ecology and Evolution*. 2020. Vol. 10. P. 10785–10797. <https://doi.org/10.1002/ece3.6735>
- Broennimann O., Fitzpatrick M.C., Pearman P.B., Petitpierre B., Pellissier L., Yoccoz N.G., Thuiller W., Fortin M.J., Randin C., Zimmermann N.E., Graham C.H., Guisan A. Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data // *Global Ecology and Biogeography*. 2012. Vol. 21. P. 481–497. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00698.x>
- Brun P., Zimmermann N.E., Hari C., Pellissier L., Karger D.N. Global climate-related predictors at kilometer resolution for the past and future // *Earth System Science Data*. 2022. Vol. 14, no. 12. P. 5573–5603. <https://doi.org/10.5194/essd-14-5573-2022>
- Casati M., Kichey Th., Decocq G. Monographs on invasive plants in Europe: *Rhododendron ponticum* L. // *Botany Letters*. 2022. Vol. 169(2). P. 1–24. <https://doi.org/10.1080/23818107.2022.2052182>
- Čelakovský L. Květena okolí Pražského // *Živa: Sborník vědecký Musea Království českého*. 1870. Vol. 4. P. 1–164.
- CHELSA (Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas) [Electronic resource]. <https://www.chelsa-climate.org> (accessed 28.02.2026).
- Clark P.J., Evans F.C. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations // *Ecology*. 1954. Vol. 35(4). P. 445–453. <https://doi.org/10.2307/1931034>
- Di Cola V., Broennimann O., Petitpierre B., Randin Ch., Engler R., Dubuis A., D'Amen M., Pellissier L., Pottier J., Pio D., Salamin N., Breiner F., Mateo R., Hordijk W., Guisan A. ecospat: An R package to support spatial analyses and modeling of species niches and distributions // *Ecography*. 2017. Vol. 40. P. 774–787. <https://doi.org/10.1111/ecog.02671>
- Dormann C., Elith J., Bacher S., Buchmann C., Carl G., Carré G., Diekötter T., García Márquez J., Gruber B., Lafourcade B., Leitão P., Münkemüller T., McClean C., Osborne P.E., Reineking B., Schröder B., Skidmore A.K., Zurell D., Lautenbach S. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance // *Ecography*. 2012. Vol. 35. P. 1–20. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>
- Drobnik Ja. *Allium paradoxum* from Asia to Europe: Ornamental, invasive, edible, and medicinal // *Human Ecology*. 2023. Vol. 51. P. 559–567. <https://doi.org/10.1007/s10745-023-00414-z>
- Elith J., Phillips S.J., Hastie T., Dudík M., Chee Y.E., Yates C.J. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists // *Diversity and Distributions*. 2011. Vol. 17(1). P. 43–57. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>
- Evarts-Bunders P., Bojāre A. *Allium paradoxum* (M. Bieb.) G. Don – a new invasive plant species for the flora of Baltic States // *Acta Biologica Universitatis Daugavpiliensis*. 2020. Vol. 20(1). P. 55–60.
- Evans J.S., Murphy M.A. spatialEco. R package version 2.0-1. 2023 [Electronic resource]. <https://github.com/jeffrejevans/spatialEco> (accessed 22.03.2026).
- Fabiszewski J., Brej T. Powiększanie zasięgu czosnku dziwnego *Allium paradoxum* (M. Bieb.) G. Don w obszarze Wrocławia // *Annales Silesiae*. 2007. Vol. 35. P. 115–116.
- Fayvush G., Aleksanyan A., Mehdiyeva N., Alizade V., Batsatsashvili K., Khutsishvili M., Maisaia I., Sikharulidze S., Tchelidze D., Kikvidze Z., Paniagua Zambrana N.Y., Bussmann R.W. *Allium paradoxum* (M. Bieb.) G. Don, *Allium ursinum* L., *Allium victorialis* L. Ethnobotany of the Caucasus // R.W. Bussmann (Ed.). Cham: Springer International Publishing, 2017. P. 1–7. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-50009-6\\_135-1](https://doi.org/10.1007/978-3-319-50009-6_135-1)
- Fielding A.H., Bell J.F. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models // *Environment conservation*. 1997. Vol. 24(1). P. 38–49. <https://doi.org/10.1017/S0376892997000088>
- Forstner W., Hübl E. Ruderal-, Segetal- und Adventivflora von Wien. Wien: Notring Verlag, 1971.
- Franklin J. Mapping species distributions: spatial inference and prediction. Cambridge: Cambridge University Press, 2009. p. 340.
- GBIF (Global Biodiversity Information Facility) [Electronic resource]. <https://www.gbif.org/> (accessed 22.02.2026).
- Guisan A., Petitpierre B., Broennimann O., Daehler C., Kueffer Ch. Unifying niche shift studies: insights from biological invasions // *Trends in Ecology & Evolution*. 2014. Vol. 29. P. 260–269. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.02.009>
- Guisan A., Thuiller W., Zimmermann N. Habitat Suitability and Distribution Models: With Applications in R. Cambridge: Cambridge University Press, 2017. 371 p. <https://doi.org/10.1017/9781139028271>
- Gurbanova L. Distribution areas, morphoecology and prospects for use of some species of the genus *Allium* L. (Azerbaijan) // *Bulletin of Science and Practice*. 2025. Vol. 11, no. 4. C. 19–25. <https://doi.org/10.33619/2414-2948/113/02>
- Hijmans R.J. Cross-validation of species distribution models: removing spatial sorting bias and calibration with a null model // *Ecology*. 2012. Vol. 93. P. 679–688. <https://doi.org/10.1890/11-0826.1>
- Hijmans R. raster: geographic data analysis and modeling. R package version 3.5-29. 2022 [Electronic resource]. <https://CRAN.R-project.org/package=raster> (accessed 26.03.2025).
- Hijmans R.J., Phillips S.J., Leathwick J., Elith J. dismo: Species Distribution Modeling. R package version 1.3-3. 2017 [Electronic resource]. <https://CRAN.R-project.org/package=dismo> (accessed 26.02.2026).

- Kassambara A., Mundt F. Factoextra: extract and visualize the results of multivariate data analyses. R package version 1.0.7. 2019 [Electronic resource]. <https://CRAN.R-project.org/package=factoextra> (accessed 16.03.2025).
- Khodadadi S., Nejadshattari T., Naqinezhad A., Ebrahimzadeh M.A. Diversity in antioxidant properties and mineral contents of *Allium paradoxum* in the Hyrcanian forests, Northern Iran // *Biodiversitas*. 2015. Vol. 16. P. 281–287.
- Korda M. Újabb adat a magyar adventívflóra ismeretéhez: az *Allium paradoxum* (M. Bieb.) G. Don 1827 Magyarországon // *Kitaibelia*. 2013. Vol. 18(1–2). P. 31–34.
- Le S., Josse J., Husson F. FactoMineR: An R package for multivariate analysis // *Journal of Statistical Software*. 2008. Vol. 25(1). P. 1–18. <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01>
- Liu C., Wolter C., Xian W., Jeschke J.M. Most invasive species largely conserve their climatic niche // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2020. Vol. 117(38). P. 23643–23651. <https://doi.org/10.1073/pnas.2004289117>
- Meerts P. *Allium paradoxum* (M. Bieb.) G. Don var. *paradoxum*, new xenophyte for Belgium, at Wezembeek-Oppem and Waremmes // *Dumortiera*. 2000. Vol. 75. P. 24–26.
- Naimi B., Hamm N., Groen T.A., Skidmore A.K., Toxopeus A.G. Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling // *Ecography*. 2014. Vol. 37. P. 191–203. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x>
- Osorio-Olvera L., Lira-Noriega A., Soberón J., Peterson A., Falconi M., Contreras-Díaz R., Martínez-Meyer E., Barve V., Barve N. ntbox: an R package with graphical user interface for modeling and evaluating multidimensional ecological niches // *Methods in Ecology and Evolution*. 2020. Vol. 11. P. 1199–1206. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13452>
- Pearson R.G., Raxworthy Ch.J., Nakamura M., Peterson A.T. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar // *Journal of Biogeography*. 2007. Vol. 34. P. 102–117. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01594.x>
- Peel M., Finlayson B., McMahon Th. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification // *Hydrology and Earth System Sciences*. 2007. Vol. 11(5). P. 1633–1644. <https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007>
- Pesaresi M., Politis P. GHS-BUILT-C R2023A – GHS Settlement Characteristics, derived from Sentinel2 composite (2018) and other GHS R2023A data. 2023 [Electronic resource]. <http://data.europa.eu/89h/3c60ddf6-0586-4190-854b-f6aa0edc2a30> (accessed 16.03.2025).
- Peterson A. Predicting the geography of species' invasions via Ecological Niche Modeling // *The Quarterly Review of Biology*. 2004. Vol. 78. P. 419–433. <https://doi.org/10.1086/378926>
- Petitpierre B., Kueffer C., Broennimann O., Randin C., Daehler C., Guisan A. Climatic niche shifts are rare among terrestrial plant invaders // *Science*. 2012. Vol. 335. Article number 1344e1348. <https://doi.org/10.1126/science.1215933>
- Phillips S.J., Dudík M. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation // *Ecography*. 2008. Vol. 31(2). P. 161–175. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2008.5203.x>
- Pieroni A., Ahmed H.M., Zahir H. The spring has arrived: traditional wild vegetables gathered by Yarsanis (Ahl-e Haqq) and Sunni Muslims in Western Hawraman, SE Kurdistan (Iraq) // *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*. 2017. Vol. 86(1). Article number 3519. <https://doi.org/10.5586/asbp.3519>
- Qin Z., Zhang J.E., DiTommaso A., Wan R., Wu R.S. Predicting invasions of *Wedelia trilobata* (L.) Hitchc. with Maxent and GARP models // *Journal of Plant Research*. 2015. Vol. 128. P. 763–775. <https://doi.org/10.1007/s10265-015-0738-3>
- Rostański K. Interesujące gatunki synantropijne z terenu miasta Wrocławia. Część II // *Fragmenta Floristica et Geobotanica*. 1961. Vol. 7(2). P. 291–298.
- Rothmaler W. Exkursionsflora von Deutschland. Gefäßpflanzen. Aufl. 5. Berlin: Volk und Wissen Volkseigener Verlag, 1966. 480 p.
- Schoener T.W. The Anolis Lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna // *Ecology*. 1968. Vol. 49. P. 704–726.
- Scott M. The Human Footprint. NASA EarthData. 2020 [Electronic resource]. <https://www.earthdata.nasa.gov/news/feature-articles/human-footprint> (accessed 26.03.2025).
- Sillero N., Arenas-Castro S., Enriquez-Urzelai U., Vale C.G., Sousa-Guedes D., Martínez-Freiria F., Real R., Barbosa A.M. Want to model a species niche? A step-by-step guideline on correlative ecological niche modelling // *Ecological Modelling*. 2021. Vol. 456. Article number 109671. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2021.109671>
- Sillero N., Barbosa A.M. Common mistakes in ecological niche models // *International Journal of Geographical Information Science*. 2021. Vol. 35(2). P. 213–226. <https://doi.org/10.1080/13658816.2020.1798968>
- Stearn W.T. A paradoxical onion, *Allium paradoxum* var. *normale*. Kew Magazine. 1987. Vol. 4(4). P. 194–199. <https://doi.org/10.1111/j.1467-8748.1987.tb00473.x>
- Tennekes M. tmap: Thematic Maps in R // *Journal of Statistical Software*. 2018. Vol. 84(6). P. 1–39. <https://doi.org/10.18637/jss.v084.i06>
- Vignali S., Barras A.G., Arlettaz R., Braunisch V. SDMtune: An R package to tune and evaluate species distribution models // *Ecology and Evolution*. 2020. Vol. 10. P. 11488–11506. <https://doi.org/10.1002/ece3.6786>
- Warren D.L., Glor R.E., Turelli M. ENMTools: A toolbox for comparative studies of environmental niche models // *Ecography*. 2010. Vol. 33. P. 607–611. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06142.x>
- Weeda E.J. *Allium paradoxum* (Bieb.) G. Don aan de binnenduinrand in burgerend // *Gorteria*. 1979. Vol. 9(7–8). P. 278–281.
- Wickham H. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. New York: Springer-Verlag, 2009. 260 p.



## Приложение

Таблица П. Анализ главных компонент PCA (метод Varimax) климатических характеристик в местообитаниях *Allium paradoxum* в границах нативного и инвазионного ареалов

| Исходные климатические переменные                                              | Фактор 1<br>(45.23) | Фактор 2<br>(19.44) |
|--------------------------------------------------------------------------------|---------------------|---------------------|
| bio19 – среднемесячные осадки самого холодного квартала, мм/месяц              | <b>0.98</b>         | 0.15                |
| scd – число дней со снежным покровом                                           | 0.27                | <b>0.96</b>         |
| fcf – число переходов температуры через 0°C в год                              | 0.66                | <b>0.92</b>         |
| swb – водный баланс почвы, мм                                                  | <b>0.82</b>         | 0.45                |
| fgd – первый день вегетационного сезона, юлианский день                        | <b>0.86</b>         | 0.18                |
| gdgfgd5 – первый день суммы эффективных температур выше 5°C, юлианский день    | 0.30                | <b>0.73</b>         |
| bio16 – среднемесячные осадки самого влажного квартала, мм/месяц               | 0.46                | 0.68                |
| hursmean – средняя относительная влажность воздуха, %                          | 0.45                | 0.17                |
| gdgfgd10 – первый день суммы эффективных температур выше 10 °C, юлианский день | 0.36                | 0.40                |
| bio08 – средняя температура самого влажного квартала, °C                       | 0.23                | 0.01                |

Примечание: полужирным выделены факторные нагрузки >0.7. В скобках указана доля объясненной фактором дисперсии, %.

## ECOLOGICAL NICHE MODELS OF *ALLIUM PARADOXUM* (M. BIEB.) G. DON (ALLIACEAE): FROM A RARE SPECIES IN THE CAUCASUS TO AN AGGRESSIVE INVADER IN EUROPE

© 2026 Pshegusov R.H.\*, Chadaeva V.A.\*\*

Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories of the Russian Academy of Science, Nalchik 360051;  
e-mail: \*[p\\_rustem@inbox.ru](mailto:p_rustem@inbox.ru); \*\*[v\\_chadayeveva@mail.ru](mailto:v_chadayeveva@mail.ru)

The article examined the issue of ecological niche conservatism of *Allium paradoxum*, a rare species in the native range (Caucasus, Northern Iran, Turkmenistan), but an aggressive invader in Western and Central Europe. The ecological niches of the Subcaucasian and European population groups differed significantly: the overlap in the space of integrated environmental factors did not exceed 20% (Schoener's D). The weakest overlap was for moisture-related parameters, such as winter precipitations (Schoener's D = 0.17) and soil water balance (Schoener's D = 0.24). The native climatic niche was almost fully realized in Europe (Unfilling = 4%), while invasive populations had occupied 40% of novel climatic conditions (Expansion = 40%), primarily habitats with high winter precipitation (Expansion = 43%). A niche contraction in the invasive range was revealed for soil water balance (Unfilling = 57%). The predicted range of Subcaucasian populations (1,352,000 km<sup>2</sup>) covered the Caucasus and included additional cores in Central and Eastern Europe. The potential range of European populations (1,028,000 km<sup>2</sup>) was limited to Western Europe. The geographic overlap of the ranges was only 4.6%. The successful invasion of *A. paradoxum* in Europe was facilitated by the expansion of its climatic niche (particularly for winter precipitation), vivipary, and active dispersal by gardeners. The rarity of the species in its native range is associated with climatic limitations (Western Caucasus and Western Transcaucasia) and, probably, fragmentation of forest habitats (Central Caucasus).

**Key words:** *Allium paradoxum*, ecological niches, ENM- and SDM-models, native and invasive ranges, subcaucasian and European population groups.



## НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО ЧУЖЕРОДНЫМ РАСТЕНИЯМ САХАЛИНА

©2026 Серёгин А.П.<sup>1\*</sup>, Ложникова О.О.<sup>2\*\*</sup><sup>1</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Ленинские Горы, 1, Москва, 119991, Россия<sup>2</sup>Институт морской геологии и геофизики ДВО РАН, ул. Науки, 1-Б, Южно-Сахалинск, 693022, Россияe-mail: \*[botanik.seregin@gmail.com](mailto:botanik.seregin@gmail.com), <https://orcid.org/0000-0002-1824-7453>;\*\*[o.lozhnikova@imgg.ru](mailto:o.lozhnikova@imgg.ru), <https://orcid.org/0000-0001-6259-0307>

Поступила в редакцию 15.03.2026. После доработки 28.05.2026. Принята к публикации 13.08.2026

Мы приводим сведения о 61 чужеродном виде сосудистых растений, которые были найдены авторами в 2025 г.: это 41 новый для флоры Сахалина вид; 16 видов, первые находки которых были сделаны с 2015 по 2024 г.; 4 вида, для которых учтены более ранние находки. Для флоры Дальнего Востока мы впервые приводим 9 видов (*Geum* × *spurium*, *Prunus cerasifera*, *Rubus allegheniensis*, *Amelanchier alnifolia*, *Circaea* × *intermedia*, *Cirsium incanum*, *Salix cinerea*, *Salix triandra*, *Viola* × *wittrockiana*). Три вида, впервые встреченные на Сахалине, включены ранее в «Чёрную книгу флоры Дальнего Востока» (*Bidens frondosa*, *Pimpinella saxifraga*, *Parthenocissus inserta*). Цитируются все известные местонахождения новых для острова видов и приведены сведения об их находках на соседних территориях. Большинство новых видов попали на Сахалин из культуры (18 видов), ещё 8 видов мы считаем случайно попавшими с человеком (на одежде, обуви, с грязью на автотранспорте), по 5 видов были случайно интродуцированы с травосмесями и со строительной техникой. Большинство новых находок были сделаны в различных местообитаниях по краям дачных посёлков и в населённых пунктах. Авторами обобщены данные по расселению на Сахалине 16 известных здесь чужеродных видов, которые появились на острове за последние 10 лет. Среди этих растений есть как стремительно расселившиеся виды (например, *Medicago lupulina*, *Veronica filiformis* и др.), так и растения, которые так и остаются известными по редким случайным находкам. Для каждого из этих видов также приведены все известные находки. Специально обсуждается возможный сценарий расселения по Сахалину *Silene dioica*. Также показана история расселения *Telekia speciosa*, *Fragaria* × *ananassa*, *Hesperis matronalis*, *Stellaria aquatica*, для которых учтены более ранние находки, ускользавшие от внимания исследователей. Чужеродная флора Сахалина насчитывает сейчас 370 видов.

**Ключевые слова:** сосудистые растения, флора, чужеродные виды, остров Сахалин, Дальний Восток, новые находки, инвазии.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-3-158-182

## Введение

Основой современных знаний по флоре Сахалина является, с одной стороны, фундаментальная обобщающая восьмитомная сводка «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» [1985–1996] и последовавший за ней том дополнений [Флора..., 2006]. С другой стороны, базисом региональных исследований стал «Список видов сосудистых растений острова Сахалин» [Баркалов, Таран, 2004]. Благодаря этому списку в дальнейшем появились многочисленные публикации, сообщающие о находках отдельных видов, в том числе чужеродных [Баркалов и др., 2009; Таран, 2016; Сабирова, Сабиров, 2018; Коротеева, 2023, 2024; Ложникова и др., 2023ab; Ложникова, 2024 и др.]. Кроме того, сведе-

ния по чужеродным видам флоры Дальнего Востока были обобщены отдельно, а их распространение детализировано по административным единицам и их основным подразделениям [Кожевников, Кожевникова, 2011].

Автор (О.Л.) изучает чужеродные растения Сахалина с 2019 г. Подготовленный на начало 2025 г. конспект включал 295 видов [Ложникова, 2025], в том числе несколько десятков новых для острова видов [Ложникова и др., 2023ab; Ложникова, 2024 и др.]. К началу обработки наших материалов в этом конспекте было учтено уже 311 видов. Таким образом, все имевшиеся на тот момент данные по чужеродной флоре Сахалина были надлежащим образом обобщены и имелись у нас под рукой.

Что могло привлечь интерес исследователя в качестве потенциальных мест находок новых видов? Особенностью Сахалина является островное местоположение, что резко снижает вероятность традиционных маршрутов и способов проникновения новых видов из других регионов вдоль шоссейных и железных дорог.

По векторам появления чужеродных видов, которые могут представлять особый интерес, специфической чертой Сахалина являются виды рекультивационных травосмесей – как включённые в них намеренно, так и случайные сорняки. По-видимому, первым, кто обратил на это внимание, был В.Ю. Баркалов, собравший в 2008 г. *Silene dichotoma* Ehrh. [Баркалов и др., 2009]. Он связал появление этого вида с семенами злаков, завезёнными для рекультивации трассы газопровода, и отметил его дальнейшее расселение [Баркалов и др., 2009]. А.А. Таран [2016] напрямую связал с рекультивационными травосмесями первые находки *Anthemis ruthenica* M. Bieb., *A. tinctoria* L., *Echium vulgare* L., *Lotus corniculatus* L., *Medicago falcata* L., при этом для первых двух видов находки отмечены с 2006 г. В других регионах активное появление и внедрение видов из травосмесей в литературе не отмечено.

Многие находки чужеродных видов последних лет были сделаны в окрестностях областного центра и прилегающих местностях. Похожая тенденция отмечается в большинстве регионов России, поскольку центры регионов, как правило, являются крупными транспортными узлами, в них сосредоточены важные промышленные объекты, активно ведётся благоустройство и озеленение территорий, отмечается разнообразие растений в дачных культурах. Ранее было показано, что по степени адвентизации урбанофлоры Южно-Сахалинска занимает лидирующие позиции среди городов российского Дальнего Востока [Сабиров и др., 2019], что также определило наш интерес в выборе места работ.

Отслеживание новейших инвазий во флору России в последнее время идёт практически в режиме реального времени благодаря росту популярности платформы iNaturalist

[Seregin et al., 2020]. Юг Сахалинской области неплохо покрыт данными от сотен активных пользователей платформы, в том числе по чужеродным растениям. Это позволяет восстанавливать картину расселения видов по острову, уточнять дату и место первой находки, оценивать массовость вида и даже оконтуривать очаги инвазий. При подготовке этой статьи, помимо наших оригинальных сборов и наблюдений, мы использовали свыше 130 фотонаблюдений 35 авторов, что сделало наш обзор максимально полным.

## Материалы и методы

В 2025 г. мы специально обследовали некоторые местообитания, которые, на наш взгляд, могли преподнести находки новых видов. Это лесопарковая зона вокруг областного центра; пойменные местообитания; берега прудов и других искусственных водоёмов; городские газоны; обочины шоссейных дорог; стоянки грузового транспорта; городское озеленение (полосы кустарников, приствольные круги); городские клумбы, подвесные вазоны и кашпо; края СНТ (в том числе лесные); места складирования растительного мусора (например, вырванных после прополки сорняков и отцветших летников, обрезанных ветвей деревьев и кустарников и т.п.); стихийные компостные кучи; городские пустыри; нарушенные участки со снятым почвенным покровом; края сельскохозяйственных полей; антропогенные луговины и сеянные луга; лесные дороги и просеки вблизи населённых пунктов; рекультивированные участки, на которых использованы травосмеси (обочины новых дорог, широкие просеки ЛЭП и трубопроводов); заброшенные карьеры.

Здесь и далее сборы и наблюдения авторов отмечены как А.С. (А. Серёгин) и О.Л. (О. Ложникова).

В 2025 г. мы проводили экскурсии в следующих пунктах на юге Сахалина: **г. Южно-Сахалинск:** район ул. Емельянова и руч. Пригородный, 6.09.2025 (А.С., О.Л.); городской парк имени Ю.А. Гагарина и сквер Героев, 6.09.2025 (А.С., О.Л.), 18.09.2025 (О.Л.); курорт Горный Воздух, г. Лысая и спуск по Юго-Западному серпантину, 6.09.2025 (А.С., О.Л.); лесные просеки вдоль ново-

го сегмента ул. Горького, 8.09.2025 (А.С., О.Л.); окрестности СНТ «Дружба», 8.09.2025 (А.С., О.Л.); пойма р. Сусуя, 9.09.2025 (А.С., О.Л.); район ул. Емельянова, Пограничная, Пушкина, 9.09.2025 (А.С., О.Л.); маршрут от парка имени Ю.А. Гагарина на пик Чехова, 14.08.2025 (А.С.); маршрут от р. Уюновка по просеке газопровода к магистральной ЛЭП, далее по ней на юг до Горного Воздуха, 16.08.2025 (А.С.); район руч. Пригородный и ж.д. (от платф. Университет до ул. Пуркаева), 1.09.2025 (А.С.); с. Старорусское, 11.10.2025 (О.Л.); **Анивский округ:** мыс Анастасия и окрестности, с 27.06.2025 по 1.07.2025 и с 24.07.2025 по 30.07.2025 (О.Л.), с 18.08.2025 по 29.08.2025 (А.С.); с. Рыбацкое, 18.08.2025 (А.С.); окрестности с. Высокое, долина р. Лютога, 30.08.2025 (А.С., А. Берестецкий); **Макаровский округ:** хр. Жданко, бывший карьер у начала пешей тропы на хребет, 2.09.2025 (А.С. и др.); окрестности грязевого вулкана Магунтан, луговина у шоссе и ж.д., 4.09.2025 (А.С. и др.); **Корсаковский округ:** центр города и окрестности оз. Мерея, 7.09.2025 (А.С., Т. Колмакова); **Холмский округ:** с. Яблочное и г. Холмск, 30.08.2025 (А.С., А. Берестецкий); **Долинский округ:** г. Долинск, 14.07.2025 (О.Л.), 10.08.2025 (О.Л.), 10.10.2025 (О.Л.); с. Быков, 29.08.2025 (О.Л.); с. Сокол, 26.06.2025 (О.Л.), с. Углезаводск, 24.05.2025 (О.Л.); **Смирныховский округ:** с. Победино, с 13.06.2025 по 14.06.2025 (О.Л.).

Во время совместных экскурсий авторам всегда удавалось находить больше новых для Сахалина видов, чем экскурсируя в другие дни по одиночке. Так, 6 сентября 2025 г. мы обнаружили 15 новых видов для флоры острова, а 8 сентября – 18 видов. Образцы А.С., собранные на Сахалине за период с 14.08.2025 по 9.09.2025, переданы в Гербарий Московского университета (MW). Образцы О.Л., в том числе дублиеты с совместных экскурсий, хранятся в Гербарии ИМГиГ ДВО РАН (SAK). Фотонаблюдения авторов размещены на платформе iNaturalist в рамках проекта по флоре России [Seregin et al., 2020]. В цитированиях старые наименования административных единиц (районы) и новые наименования (городские округа) стандартизированы.

## Результаты

Ниже мы приводим наиболее интересные находки чужеродных видов на Сахалине. Это как новые виды (часть 1), так и виды с первыми находками на Сахалине в 2015–2024 гг., дальнейшее расселение которых нам удалось задокументировать (часть 2). Растения в обоих блоках даны по алфавиту семейств и видов. Структура описаний такова: латинское название с авторами, необходимые синонимы, перечень оригинальных материалов (сборы, наблюдения), ссылки на места хранения образцов (например, MW, SAK) и (или) номера фотонаблюдений в iNaturalist (например, iNat 319759622), перечень других изученных материалов (если таковые были, также со ссылками на образцы и (или) номера фотонаблюдений), ближайшие находки в соседних регионах с необходимыми ссылками.

### Часть 1. Новые чужеродные виды флоры Сахалина

Здесь мы приводим сведения о 41 новом для флоры Сахалина чужеродном виде, что были найдены авторами в 2025 г. Для флоры Дальнего Востока при этом мы впервые приводим 9 видов (*Geum* × *spurium*, *Prunus cerasifera*, *Rubus allegheniensis*, *Amelanchier alnifolia*, *Circaea* × *intermedia*, *Cirsium incanum*, *Salix cinerea*, *Salix triandra*, *Viola* × *wittrockiana*). Три вида, впервые приведённые для Сахалина (*Bidens frondosa*, *Pimpinella saxifraga*, *Parthenocissus inserta*), включены ранее в «Чёрную книгу флоры Дальнего Востока» [Виноградова и др., 2021].

#### Amaranthaceae

***Lipandra polysperma* (L.) S. Fuentes et al. (*Chenopodium polyspermum* L.)**

**Оригинальные материалы:** 46.91461° с.ш., 142.76220° в.д., 130 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск (вост. окраина), ЛЭП между р. Еланька и СНТ «Дружба» (вдоль нового сегмента ул. Горького), выровненный бульдозером участок, 8.09.2025, А.С., О.Л., № S-2858 (MW, SAK; iNat 319523897).

Вид известен на Дальнем Востоке по единичным случайным находкам в Еврейской АО [Рубцова, Антонова, 2020] и Хабаровском крае [Антонова, 2017]. В Приморском крае, где изначально был отмечен как сорняк в Ботаническом саду БСИ ДВО РАН, стал по-



степенно из него расселяться [Кожевникова, 2021].

***Oxybasis rubra* (L.) S. Fuentes et al. (*Chenopodium rubrum* L.)**

**Оригинальные материалы:** 46.91513° с.ш., 142.76250° в.д., 130 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск (вост. окраина), ЛЭП между р. Еланька и СНТ «Дружба» (вдоль нового сегмента ул. Горького), выровненный бульдозером участок, открытый влажный грунт, 8.09.2025, А.С., О.Л., № S-2850 (MW, SAK; iNat 319523465); 46.95132° с.ш., 142.69915° в.д., 20 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск, левобережная пойма р. Сусуя, прирусловой наилок у реки, 9.09.2025, А.С., О.Л., № S-2909 (MW, SAK; iNat 319759622).

Время от времени вид отмечается в материковой части Дальнего Востока, где известен в Еврейской АО [Рубцова, Антонова, 2020], Хабаровском крае [Антонова, 2017], Приморском крае [Kozhevnikov et al., 2019], Магаданской области [Мочалова, Хорева, 2011]. С 2019 г. известен в Милюково на Камчатке по многочисленным наблюдениям О. Куряковой (iNat 31716276) [Дудов, Серёгин, 2026]; в 2025 г. найден также в Вилучинске А. Беловым (iNat 301787189) и в Петропавловске-Камчатском О.А. Чернягиной (iNat 303938434). Отдельно обратим внимание, что на Сахалине вид найден нами как во вторичном местообитании, так и на речном наилке вдоль русла р. Сусуя.

#### Apiaceae

##### ***Pimpinella saxifraga* L.**

**Оригинальные материалы:** 46.97346° с.ш., 142.76532° в.д., 200 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск (вост. окраина), луговая просека магистральной ЛЭП (южный склон к р. Рогатка), 16.08.2025, А.С., № S-2129 (MW; iNat 315514656); 46.62756° с.ш., 142.88036° в.д., 5–10 м н.у.м., Корсаковский округ, 8 км к В от г. Корсаков, луговая обочина шоссе перед оз. Мерея, 7.09.2025, А.С., Т. Колмакова, № S-2830 (MW; iNat 319518802).

Вид включён в «Чёрную книгу флоры Дальнего Востока» [Виноградова и др., 2021]. Известен в Хабаровском и Приморском краях [Пименов, Остроумова, 2012; Антонова, 2017; Kozhevnikov et al., 2019; Щеглова, 2023]. Первое указание для Камчатки имеет интересную историю: имевшаяся точка на карте близ Елизово [Пименов, 1987] оставалась единственным указанием [Якубов, Чернягина, 2004], но в «Зонтичных России» [Пименов, Остроумова, 2012] это указание позднее не фигури-

ровало. В связи с этим дальнейшие указания с Камчатки [Чернягина и др., 2014; Девятова и др., 2016] также были сняты. Впрочем, образец из-под Елизово (17.08.1969, В. Ворошилов, МНА) вскоре был «переоткрыт» [Виноградова и др., 2021]. Позднее на Камчатке отмечался близ Петропавловска-Камчатского в 2020 г. (iNat 56818526) и Милюково в 2025 г. (iNat 309388946). В Магаданской области известен с 1980 г. [Виноградова и др., 2021].

#### Asteraceae

***Arctium ×ambiguum* (Čelak.) Nyman (*A. lappa* L. × *A. tomentosum* Mill.)**

**Оригинальные материалы:** 46.01590° с.ш., 142.17174° в.д., 2–5 м н.у.м., Анивский округ, п-ов Крыльон, мыс Анастасия, территория биостанции, каменистый луговой участок на берегу, 27.08.2025, А.С., № S-2517 (MW; iNat 318174728); там же, 19.08.2025, А.С. (iNat 315964410).

Этот гибрид отмечен на Дальнем Востоке в Приморском крае [Kozhevnikov et al., 2019], однако все три лопуха, которые известны на Сахалине в качестве чужеродных растений (*A. lappa*, *A. tomentosum*, *A. minus* (Hill) Bernh.), легко могут давать помеси между собой при совместном произрастании. Новые находки таких гибридов вполне ожидаемы.

##### ***Bidens frondosa* L.**

**Оригинальные материалы:** 47.16625° с.ш., 142.05889° в.д., 2–5 м н.у.м., Холмский округ, с. Яблочное, кювет у шоссе, 30.08.2025, А.С., А. Берестецкий, № S-2570 (MW; iNat 318557830); 46.91457° с.ш., 142.76221° в.д., 130 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск (вост. окраина), ЛЭП между р. Еланька и СНТ «Дружба» (вдоль нового сегмента ул. Горького), край лесной грунтовок, кучи грунта, которые также, вероятно, были местом вывала растительного мусора (см. «Материалы и методы») с СНТ, 8.09.2025, А.С., О.Л., № S-2872 (MW; iNat 319571454, 322564711); 46.95103° с.ш., 142.70097° в.д., 20 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск, левобережная пойма р. Сусуя, лесной берег озера, 9.09.2025, А.С., О.Л. (iNat 319750682, 312775963); 46.95065° с.ш., 142.70044° в.д., там же, луговой берег озера, 9.09.2025, А.С. (iNat 319759606). **Другие материалы:** 47.43766° с.ш., 142.76036° в.д., Долинский округ, с. Стародубское – с. Советское, устье р. Найба, 25.08.2023, Т. Коротева (iNat 180106081); 47.48070° с.ш., 142.70823° в.д., там же, 23.08.2025, Т. Коротева (iNat 308367726); 47.44612° с.ш., 142.74960° в.д., там же, 19.09.2025, Т. Коротева (iNat 315128312).

Вид включён в «Чёрную книгу флоры Дальнего Востока» [Виноградова и др., 2021]. Известен в Приморском крае [Kozhevnikov et



al., 2019], на Курильских островах [Баркалов, 2009], Хабаровском крае [Антонова, 2017]. На Камчатке эта черед известна только по единственной находке 2021 г. (судя по всему, одна особь), сделанной Б. Большаковым в Петропавловске-Камчатском (iNat 94889964); здесь вид не закрепился и больше отмечен не был [Чернягина, 2024].

#### *Bidens maximowicziana* Oett.

**Оригинальные материалы:** 46.96669° с.ш., 142.76079° в.д., 80 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск, городской парк имени Ю.А. Гагарина, как сорное на клумбе с декоративными летниками, 6.09.2025, А.С., О.Л., № S-2780 (MW, SAK; iNat 319477381, 319477392, 322383278); там же, 18.09.2025, О.Л. (iNat 337286279); 46.95763° с.ш., 142.75639° в.д., 80 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск, ул. Горького, напротив сквера Героев, у тротуара, 6.09.2025, А.С., 6.09.2025, А.С., О.Л. (iNat 319491176).

В соседних регионах вид известен в Приморском крае [Kozhevnikov et al., 2019], Хабаровском крае [Щеглова, 2023], на Курильских островах [Баркалов, 2009]. На материковой части Дальнего Востока, на Хоккайдо, Итуруп и Кунашире является видом природной флоры, где связан с пойменными местообитаниями, однако на Сахалине вид никогда не отмечался. В 2025 г. отмечен в Южно-Сахалинске как сорняк декоративных летников. Посадочный материал в сахалинские питомники, при этом, поступает с материка (Т. Колмакова, личн. сообщ.).

#### *Callistephus chinensis* (L.) Nees

**Оригинальные материалы:** 46.90719° с.ш., 142.76789° в.д., г. Южно-Сахалинск (вост. окраина), край СНТ «Дружба» (вдоль нового сегмента ул. Горького), проезд вверх от новой дороги, как сорное по проезду вдоль СНТ (со стороны опушки); вне культуры, 8.09.2025, А.С., О.Л. (SAK; iNat 319738837, 322565853).

Широко распространённый в культуре декоративный летник. Вырос из случайно просыпанных семян. Известен из Хабаровского края [Антонова, 2017] и Приморского края [Kozhevnikov et al., 2019].

#### *Centaurea stoebe* L. s. l. (*C. pseudomaculosa* Dobrocz.)

**Оригинальные материалы:** 46.98019° с.ш., 142.74630° в.д., 100 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск (вост. окраина), подъём от р. Уюновка вдоль газопровода к магистральной ЛЭП, луговая просека газопровода, 16.08.2025, А.С., № S-2088 (MW; iNat 315478232).

На Дальнем Востоке известен по единичным находкам из Приморского края [Кожевников, Кожевникова, 2014] и Хабаровского края [Антонова, 2017].

#### *Cirsium incanum* (S.G. Gmel.) Fisch. ex M. Bieb. (*C. arvense* var. *vestitum* Wimm. et Grab.)

**Оригинальные материалы:** 46.91532° с.ш., 142.76189° в.д., 130 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск (вост. окраина), ЛЭП между р. Еланька и СНТ «Дружба» (вдоль нового сегмента ул. Горького), выровненный бульдозером участок, 8.09.2025, А.С., О.Л., № S-2862 (MW; iNat 319561898, 336671466); 46.95080° с.ш., 142.70023° в.д., 20 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск, левобережная пойма р. Сусуя, сорно-луговой участок между озером и рекой, 9.09.2025, А.С., О.Л., № S-2907 (MW; iNat 319759607).

Новый вид для флоры Дальнего Востока. Это более южная раса широко распространённого комплекса *C. arvense* (L.) Scop. s.l. Ближайшие природные местообитания *C. incanum* отмечены на юге Бурятии [Жирова, 1997]. На Сахалине, как и всюду на Дальнем Востоке, в качестве чужеродного растения из этого комплекса отмечался только *C. setosum* (Willd.) Bess. [Баркалов, Таран, 2004; Виноградова и др., 2021]. Кроме того, европейский *C. arvense* s.str. приводился для Владивостока [Баркалов и др., 1992].

#### *Hypochaeris radicata* L.

**Оригинальные материалы:** 48.09799° с.ш., 142.52264° в.д., 240 м н.у.м., Макаровский округ, хр. Жданко, 1,25 км к ССЗ от горы Владимирова, бывший карьер у начала пешей тропы на хребет, 2.09.2025, А.С., № S-2674 (MW; iNat 318865616). **Другие материалы:** Долинский округ, пос. Взморье, край луговой просеки трубопровода, 29.06.2025, В. Береснев, опр. Д. Бочков (iNat 293615589).

Европейский вид, широко расселившийся в умеренных областях Земли, который был случайно отмечен один раз в Сибири (MW0971591) [Пяк и др., 2023]. Последовавшие находки на Камчатке [Майоров, Чернягина, 2023] и Сахалине кажутся случайными и неожиданными, однако вид давно известен в качестве натурализовавшегося растения в Японии [Flora of Japan, 1995], на Алеутских островах и далее на юг по тихоокеанскому побережью Северной Америки [Turkington, Aarssen, 1983].

#### *Symphotrichum* × *salignum* (Willd.) G.L. Nesom (*Aster* × *salignum* Willd.)

**Оригинальные материалы:** 47.31590° с.ш., 142.78710° в.д., г. Долинск, ул. Гоголя, бурьян на пустыре, 4.09.2024, О.Л., опр. А.С. (iNat 272620957); 46.96880° с.ш., 142.76852° в.д., 120 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск (вост. окраина), просека магистральной ЛЭП (южный склон к р. Рогатка), луговой участок в долине реки, 16.08.2025, А.С., № S-2145, опр. Д. Бочков (MW; iNat 315756257); 47.16813° с.ш., 142.05938° в.д., 2–5 м н.у.м., Холмский округ, с. Яблочное, основание лугового склона морской террасы, у перехода через ж.-д. пути, 30.08.2025, А.С., А. Берестецкий, № S-2575, опр. Д. Бочков (MW; iNat 318559674); 46.96252° с.ш., 142.75810° в.д., 80 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск, городской парк имени Ю.А. Гагарина, смешанный лес у ж.-д., 6.09.2025, А.С. (iNat 319419260); 46.94929° с.ш., 142.78895° в.д., 500 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск, курорт Горный Воздух, гора Лысая, лесная опушка между дорогой и смотровой, 6.09.2025, А.С., О.Л., № S-2793, опр. Д. Бочков (MW; iNat 319478711); 46.95159° с.ш., 142.69938° в.д., 20 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск, левобережная пойма р. Сусуя, каменная защитная дамба у реки, 9.09.2025, О.Л., опр. А.С. (iNat 323615096). **Другие материалы:** несколько наблюдений дичающих американских астр, к сожалению, трудно определить по фото, поскольку на них не видно деталей строения оберток. Некоторые из них по бледному цвету краевых цветков вполне могут принадлежать к этому виду (например, iNat 30345413, 141235699, 141235797, 313297526).

На Дальнем Востоке вид отмечен в Хабаровском крае [Антонова, 2014]. По-видимому, сюда же принадлежат указания *Aster lanceolatus* Willd. из Приморского края [Баркалов и др., 1992 и др.]. Также нашими сборами подтверждено произрастание *Symphotrichum novi-belgii* (L.) G.L. Nesom – этот вид на вторичных местообитаниях попадает заметно реже. По мнению Д.А. Бочкова, некоторые собранные нами экземпляры не могут быть уверенно отнесены ни к *S. ×salignum*, ни к *S. novi-belgii*.

### *Tanacetum vulgare* L. s. str.

**Оригинальные материалы:** 46.91329° с.ш., 142.76499° в.д., 140 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск (вост. окраина), ЛЭП между р. Еланька и СНТ «Дружба» (вдоль нового сегмента ул. Горького), край просеки; вероятно, очень давнее проникновение с растительным мусором (см. «Материалы и методы») из СНТ; понемногу расселяется, 8.09.2025, А.С., О.Л., № S-2891 (MW, SAK; iNat 319741028, 322567206).

На Сахалине в качестве вида природной флоры широко распространена северная пижма *T. boreale* Fisch. ex DC. (*T. vulgare* subsp. *boreale* (Fisch. ex DC.) Á. Löve et D. Löve). В то же время обыкновенная пижма, которую мы также встречали в качестве культурного

растения в палисадниках Южно-Сахалинска, для Сахалина пока не приводилась. В соседних регионах известна в Еврейской АО [Рубцова, Антонова, 2020], Хабаровском крае [Антонова, 2017], Приморском крае [Kozhevnikov et al., 2019], Курильских островах (Итуруп) [Fukuda et al., 2014; sub nom. *T. vulgare* var. *vulgare*], а также в Петропавловске-Камчатском [Якубов, Чернягина, 2004; Чернягина и др., 2014; Девятова и др., 2016].

## Campanulaceae

### *Campanula persicifolia* L.

**Оригинальные материалы:** 46.91643° с.ш., 142.76209° в.д., 140 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск (вост. окраина), ЛЭП между р. Еланька и СНТ «Дружба» (вдоль нового сегмента ул. Горького), опушка на просеке; вероятно, очень давнее проникновение с растительным мусором (см. «Материалы и методы») из СНТ, 8.09.2025, А.С., О.Л., № S-2845 (MW, SAK; iNat 319522748, 322561547).

Культивируется как декоративное в южных районах Дальнего Востока [Кожевников, 1996]. Отмечен как чужеродное на газоне в Петропавловске-Камчатском [Чернягина, 2024] и как убегающее из культуры на территории СНТ под Хабаровском (КНА15549) [Vernoslova et al., 2026].

## Caryophyllaceae

### *Silene chalconica* (L.) E.H.L. Krause (*Lychnis chalconica* L.)

**Оригинальные материалы:** 49.83746° с.ш., 142.83746° в.д., Смирныховский округ, с. Победино, лесная опушка, по обочине дороги, примерно в 10 м от забора, среди разнотравья, единичное растение, 14.06.2025, О.Л. (iNat 339285761) – за год до этого в том же месте отмечено цветущим.

Иногда культивируется как декоративное растение, в том числе на Дальнем Востоке. Отмечен как чужеродное в Хабаровском крае [Антонова, 2017], а также рядом с аэропортом Петропавловска-Камчатского (iNat 233883772).

## Convolvulaceae

### *Calystegia sepium* (L.) R.Br. s. str.

**Оригинальные материалы:** 46.95326° с.ш., 142.76822° в.д., 130 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск, курорт Горный Воздух, край СНТ «Шахтёр», сорный бурьян за забором СНТ, 6.09.2025, А.С., О.Л., № S-2818 (MW; 319491164, 322384847); 46.95324° с.ш., 142.76407° в.д., г. Южно-Сахалинск, курорт Горный Воздух, забор нижней

станции, 6.09.2025, А.С. (iNat 319491172, 336669836); 46.91449° с.ш., 142.76222° в.д., 130 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск (вост. окраина), ЛЭП между р. Еланька и СНТ «Дружба» (вдоль нового сегмента ул. Горького), край лесной грунтолки, кучи грунта, которые также, вероятно, были местом вывала растительного мусора (см. «Материалы и методы») с СНТ, 8.09.2025, А.С., О.Л., № S-2875 (MW, SAK; iNat 319571467, 322565218); 46.90709–46.90762° с.ш., 142.76601–142.76989° в.д., г. Южно-Сахалинск (вост. окраина), край СНТ «Дружба» (вдоль нового сегмента ул. Горького), проезд вверх от новой дороги, бурьян, 8.09.2025, А.С. (iNat 319738060, 322566350, 319738845, 322566552). **Другие материалы:** 47.02542° с.ш., 142.72138° в.д., г. Южно-Сахалинск, пос. Луговой, пойма р. Красносельская, лесная опушка у дороги, 1.08.2022, Т. Коротева, опр. А.С. (iNat 141323867).

На Дальнем Востоке вид был известен только в качестве растения, которое культивировалось во Владивостоке [Пробатова, 1989], но в дальнейшем он был отмечен здесь уже в качестве чужеродного [Кожевников, Кожевников, 2011; Kozhevnikov et al., 2019]. По-видимому, на Сахалине вид также появился именно как беглец из культуры. Легко отличается от других видов дальневосточных повоев белыми цветками.

## Cyperaceae

### *Carex hirta* L.

**Оригинальные материалы:** 46.91530° с.ш., 142.76193° в.д., 130 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск (вост. окраина), ЛЭП между р. Еланька и СНТ «Дружба» (вдоль нового сегмента ул. Горького), выровненный бульдозером участок, 8.09.2025, А.С., О.Л., № S-2863 (MW, SAK; iNat 319561901, 322563146).

В качестве чужеродного растения на Дальнем Востоке известна из Приморского края [Кожевников, 1988; Kozhevnikov et al., 2019]. Найденные нами на Сахалине растения не цвели и не плодоносили – вид был обнаружен в результате тщательного обследования участка с большим числом новых видов, а затем надёжно определён по признакам вегетативной сферы (длинные ползучие корневища, удлинённые междоузлия вегетативных побегов, мелкое густое опушение, особенно в районе листовых влагалищ).

## Fabaceae

***Medicago × varia* Martyn (*M. falcata* L. × *M. sativa* L.)**

**Оригинальные материалы:** 47.09793° с.ш., 142.75613° в.д., округ Южно-Сахалинск, 3 км к Ю от с. Березняки, луговой край поля, 13.07.2022, О.Л. (iNat

320095786); 47.32352° с.ш., 142.79992° в.д., г. Долинск, ул. Октябрьская, луговой газон, 14.07.2025, О.Л. (iNat 298104990); 46.98039° с.ш., 142.74874° в.д., 140 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск (вост. окраина), подъём от р. Уюновка вдоль газопровода к магистральной ЛЭП, луговая просека газопровода, 16.08.2025, А.С., № S-2095 (MW; iNat 315484218); 47.16591° с.ш., 142.05886° в.д., 2–5 м н.у.м., Холмский округ, с. Яблочное, обочина шоссе, 30.08.2025, А.С., А. Берестецкий (iNat 318557828); 48.09882° с.ш., 142.52253° в.д., 240 м н.у.м., Макаровский округ, хр. Жданко, 1,25 км к ССЗ от горы Владимировка, бывший карьер у начала пешей тропы на хребет, 2.09.2025, А.С. (iNat 318845460); 46.94845° с.ш., 142.78965° в.д., 500 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск, курорт Горный Воздух, дорога от горы Лысая до средней станции (Юго-Западный серпантин), обочина новой дороги, 6.09.2025, А.С., О.Л., № S-2804 (MW; iNat 319480721). **Другие материалы:** 51.39696° с.ш., 143.34237° в.д., Ногликский округ, около 45 км к Ю от пос. Ноглики, инфраструктурный объект, нарушенный участок, 8.08.2019, А. Ефремов (iNat 107037349); 51.40024° с.ш., 143.34364° в.д., там же, 8.08.2019, А. Ефремов (iNat 107037393); 51.40019° с.ш., 143.34447° в.д., там же, 8.08.2019, А. Ефремов (iNat 107037439); 46.63243° с.ш., 142.93011° в.д., Корсаковский округ, близ устья р. Мерее, обочина шоссе, 7.08.2023, Т. Коротева, опр. Ю. Шнер (iNat 177142966); 47.13940° с.ш., 142.75473° в.д., округ Южно-Сахалинск, пос. Березняки, луговой газон, 25.08.2023, Т. Коротева, опр. Ю. Шнер (iNat 180103750); 46.95106° с.ш., 142.79280° в.д., г. Южно-Сахалинск, курорт Горный Воздух, гора Большевик, рекультивированный участок, 29.07.2024, И. Сухов, опр. А.С. (iNat 241105847); 47.51786° с.ш., 141.96305° в.д., Холмский округ, 4,5 км к С от с. Ново-сибирское, обочина шоссе, 3.07.2025, Т. Коротева, опр. А.С. (iNat 294799174).

Ещё один вид, который формально не был пока указан в литературе для Сахалина, хотя его находки фиксируются с 2019 г. По-видимому, широко распространился благодаря травосмесиам: как используемым для рекультивации, так и кормовым. На Дальнем Востоке отмечен в Хабаровском крае [Антонова, 2017; Probatova et al., 2017]. Наблюдения на iNaturalist есть также из Приморского края и Камчатского края. Иногда гибридные формы не выделяются из состава кормовой люцерны *M. sativa* L. [Chepinoga et al., 2024].

## Lamiaceae

***Mentha × verticillata* L. (*M. arvensis* L. × *M. aquatica* L.)**

**Оригинальные материалы:** 46.93590° с.ш., 142.73219° в.д., 30 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск, гаражи (между ул. Пуркаева, ж.д. и ул. Ленина), край проезда, 1.09.2025, А.С., № S-2611 (MW; iNat 318580247); 46.90833° с.ш., 142.76452° в.д., 100 м н.у.м., г. Южно-Са-



халинск (вост. окраина), край СНТ «Дружба» (вдоль нового сегмента ул. Горького), у ручья вдоль забора в прогоне между участками, 8.09.2025, А.С., О.Л., № S-2880 (MW, SAK; iNat 319738055).

По-видимому, новый гибрид для флоры Дальнего Востока. Из дичающих гибридов мят ранее для Сахалина были указаны: *M. ×gracilis* Sole [Ложникова и др., 2023b] и *M. ×piperita* L. [Ложникова, 2024]. В подходящих местообитаниях культурные мяты легко разрастаются вегетативно и натурализуются.

#### Onagraceae

*Circaea ×intermedia* Ehrh. (*C. alpina* L. × *C. lutetiana* L.)

**Оригинальные материалы:** 46.96618° с.ш., 142.75218° в.д., 80 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск, городской парк имени Ю.А. Гагарина, тенистый газон вдоль ручья, 6.09.2025, А.С., О.Л., № S-2772 (MW; iNat 319476058, 319476064). **Другие материалы:** 46.96638° с.ш., 142.76491° в.д., г. Южно-Сахалинск (вост. окраина), долина р. Рогатка у лыже-роллерной трассы, 14.08.2016, С. Нестерова, опр. А.С. (iNat 39741773); 46.96640° с.ш., 142.74738° в.д., г. Южно-Сахалинск, городской парк имени Ю.А. Гагарина, у пруда, 6.08.2020, О. Асеева, опр. А.С. (iNat 55569366); 46.96632° с.ш., 142.76027° в.д., г. Южно-Сахалинск (вост. окраина), долина р. Рогатка у лыже-роллерной трассы, 17.09.2022, Т. Коротеева, опр. А.С. (iNat 141491467).

Странный двулепестник наблюдался в районе городского парка и прилегающей лыже-роллерной трассе по нарушенным тенистым местам вдоль долины р. Рогатка с 2016 г., но не был должным образом определён, несмотря на массовость. Расстояние между крайними известными точками не превышает 1,5 км.

Новый вид для флоры Дальнего Востока. В азиатской части России также неизвестен, зато есть сборы с о-ва Хоккайдо [Tsuchiya, 2023; Yanagisawa, 2025]. Широко распространён в Западной Европе, в том числе в городах в качестве сорного растения. На наш взгляд, проник из Европы и в Южно-Сахалинске полностью натурализовался на ограниченной территории.

*Epilobium pseudorubescens* A.K. Skvortsov (*E. ciliatum* auct. p.p.)

**Оригинальные материалы:** 46.98007° с.ш., 142.74539° в.д., 90 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск (вост. окраина), подъём от р. Уюновка вдоль газопровода к магистральной ЛЭП, луговая просека газопровода,

16.08.2025, А.С., № S-2085 (MW; iNat 315478227); 46.02178° с.ш., 142.16935° в.д., 10 м н.у.м., Анивский округ, п-ов Крильон, близ мыса Анастасия, низовья р. Анастасия, развалины бывшей погранзащиты Атласово, 19.08.2025, А.С., № S-2211 (MW; iNat 315780095); 46.96557° с.ш., 142.75416° в.д., 80 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск, городской парк имени Ю.А. Гагарина, дамба пруда, 06.09.2025, А.С. (iNat 319419280), О.Л. (iNat 322382078); 46.96618° с.ш., 142.75218° в.д., там же, тенистый газон вдоль ручья, 06.09.2025, А.С. (iNat 319476059); 46.90696° с.ш., 142.76698° в.д., 100 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск (вост. окраина), край СНТ «Дружба» (вдоль нового сегмента ул. Горького), проезд вверх от новой дороги, кювет, 08.09.2025, А.С. (iNat 319738065); 46.95106° с.ш., 142.70116° в.д., 20 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск, левобережная пойма р. Сусуя, пойменный лес на берегу озера, 09.09.2025, А.С. (iNat 319750690). **Другие материалы:** 46.94459° с.ш., 142.73489° в.д., 30 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск, пересечение ул. Пограничная и ул. Амурская, среди тротуарной плитки, 22.07.2023, И. Руденко (iNat 182318082).

Вид из рода *E. ciliatum* Raf. На Дальнем Востоке растение давно известно из Хабаровского края [Скворцов, 1995], недавно найдено в Петропавловске-Камчатском [Майоров, Чернягина, 2023]. Также имеются оригинальные неопубликованные наблюдения из Благовещенска (30.07.2019, А.С., iNat 36222824).

*Oenothera depressa* Greene (*O. villosa* Thunb.)

**Оригинальные материалы:** 46.01531° с.ш., 142.17049° в.д., 2–5 м н.у.м., Анивский округ, п-ов Крильон, мыс Анастасия, территория биостанции, нарушенное место, 23.08.2025, А.С., № S-2400 (MW; iNat 317207610); там же, 19.08.2025, А.С. (iNat 315785865); 47.17525° с.ш., 142.75260° в.д., округ Южно-Сахалинск, с. Старорусское, сельскохозяйственное поле, 11.10.2025, О.Л. (SAK; iNat 320102888). **Другие материалы:** 2–5 м н.у.м., Анивский округ, п-ов Крильон, мыс Анастасия, территория биостанции, нарушенное место, 4.08.2025, И. Яценко, опр. Д. Бочков (iNat 308128475); Долинский округ, с. Стародубское, луговой газон, 27.09.2025, Н. Наконечный (iNat 326302429).

В соседних регионах этот вид отмечен в Приморском крае [Kozhevnikov et al., 2019]; Хабаровском крае [Антонова, 2017; Щеглова, 2023]; Курильских островах [Barkalov in Chepinoga et al., 2024].

*Oenothera glazioviana* Micheli

**Оригинальные материалы:** 46.95328° с.ш., 142.76702° в.д., 120 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск, курорт Горный Воздух, край СНТ «Шахтёр», сорный бурьян за забором СНТ, по ручью ниже места, куда время от времени попадают растительные остатки с участков; 2



экземпляра, 6.09.2025, А.С., О.Л., № S-2822 (MW, SAK; iNat 319491168, 322384923).

Долгое время вид был известен на Кунашире только по сбору 1936 г. [Баркалов, 2009; sub nom. *O. erythrosepala* (Borbás) Borbás], однако в 2021 г. вновь обнаружен там С.Ю. Стефановым около пос. Головинино (iNat 255975429).

### *Oenothera rubricaulis* Kleb.

**Оригинальные материалы:** 46.69751° с.ш., 142.52044° в.д., 0–2 м н.у.м., Анивский округ, с. Рыбачское, луг на песчаном берегу р. Лютога у причалов, 18.08.2025, А.С. (iNat 315761013); 46.96728° с.ш., 142.75825° в.д., 80 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск, городской парк имени Ю.А. Гагарина, сорный газон у ж.д., 6.09.2025, А.С., О.Л., № S-2776 (MW; iNat 319476081, 322383125).

Известен в Приморском крае [Kozhevnikov et al., 2019], а с 2023 г. также на Кунашире, где был обнаружен И.В. Руденко (iNat 181699328). Точки в Амурской области и Хабаровском крае на карте «Атласа флоры России» [Дудов, Серёгин, 2026] поставлены по базе данных гербария АВГИ и без сканов не могут быть верифицированы.

### Orobanchaceae

#### *Euphrasia brevipila* Burnat et Gremli

**Оригинальные материалы:** 46.96577° с.ш., 142.76910° в.д., 120 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск (вост. окраина), луговая просека магистральной ЛЭП (северный склон к р. Рогатка), 16.08.2025, А.С., № S-2153 (MW; iNat 315757160); там же, 14.08.2025, А.С. (iNat 314973691).

На Дальнем Востоке эта очанка недавно отмечена как адвентивный вид для Охотской провинции [Cherpinoga et al., 2024], а также многократно собрана на вторичных местообитаниях на Камчатке М.Н. Кожиным (MW0954218 и др.; неопубл.). На Сахалине известно 2 вида аборигенных очанок – *E. maximowiczii* Wettst. и *E. yezoensis* Hara, от которых новый вид легко отличался коротким железистым опушением всего растения. По-видимому, в наших сахалинских сборах на вторичных местообитаниях нам удалось распознать также нежелезистый вид *E. stricta* J.P. Wolff ex J.F. Lehm. s. str., однако его наличие на Дальнем Востоке пока не подтверждается [Cherpinoga et al., 2024].

### Poaceae

#### *Eragrostis imberbis* (Franch.) Prob. (*E. pilosa* subsp. *imberbis* (Franch.) Tzvelev)

**Оригинальные материалы:** 46.84779° с.ш., 142.29362° в.д., 60–80 м н.у.м., Анивский округ, долина р. Лютога, 4 км к С от с. Высокое, полевая дорога от шоссе к реке, разбитые колеи, 30.08.2025, А.С., А. Берестецкий, № S-2564 (MW; iNat 318554576).

Преимущественно дальневосточный вид, широко распространённый в России в бассейне Амура [Цвелев, Пробатова, 2019]. К *E. imberbis* мы относим нежелезистые по киллю влагалища (в отличие от *E. amurensis* Prob.) сибирские и дальневосточные аллювиальные полевички. Имея сходную экологию с *E. amurensis*, вид часто растёт на речных отмелях вместе с ней, особенно в бассейне Амура [Серёгин, 2012]. На юго-востоке Сахалина была известна близкая *E. multicaulis* Steud. [Баркалов, Таран, 2004], которая отличается небольшими метёлками с гладкими или почти гладкими веточками без длинных волосков в их пазухах и с ножками боковых колосков 0,5–2 мм длиной [Цвелев, Пробатова, 2019].

#### *Poa supina* Schrad. (*Ochlopoa supina* (Schrad.) H. Scholz et Valdés)

**Оригинальные материалы:** 46.90835° с.ш., 142.77193° в.д., 160 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск (вост. окраина), край СНТ «Дружба» (вдоль нового сегмента ул. Горького), тенистая низкотравная поляна у временных хозяйственных построек в лесу у СНТ; вегетативный клон около 2 м<sup>2</sup>, 8.09.2025, А.С., О.Л., № S-2886 (MW, SAK; iNat 319738846, 322566721).

На Дальнем Востоке как чужеродный вид хорошо известен по ряду находок в Хабаровском крае, Камчатском крае и Магаданской области [Кожевников, Кожевникова, 2011; Черныгина и др., 2014; Антонова, 2017; Цвелев, Пробатова, 2019; Щеглова, 2023].

### Ranunculaceae

#### *Aquilegia vulgaris* L.

**Оригинальные материалы:** 46.90839° с.ш., 142.76473° в.д., 100 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск (вост. окраина), край СНТ «Дружба» (вдоль нового сегмента ул. Горького), тенистый бурьян у забора СНТ; активное семенное возобновление, 8.09.2025, А.С., О.Л., № S-2882 (MW, SAK; iNat 319738059); 46.94125° с.ш., 142.73231° в.д., г. Южно-Сахалинск, ул. Ленина, под ступеньками металлической лестницы магазина, 9.09.2025, А.С., О.Л. (iNat 319770190, 336673140). **Другие материалы:** 46.92996° с.ш., 142.74174° в.д., г. Южно-Сахалинск,

старое кладбище, натурализовалось, 9.06.2023, С. Стефанов (iNat 166982025); 46.67028° с.ш., 141.86559° в.д., г. Невельск, ул. Сельская; махровая форма, 1.07.2023, Т. Коротева (iNat 192423572).

На Дальнем Востоке вид известен из Хабаровского края [Антонова, 2017; Щеглова, 2023]; Камчатского края [Чернягина и др., 2014; Девятова и др., 2016]; Магаданской области [Луферов, Стародубцев, 1995].

#### Rosaceae

*Amelanchier alnifolia* (Nutt.) Nutt. ex M. Roem.

**Оригинальные материалы:** 46.98097° с.ш., 142.74473° в.д., 80 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск (вост. окраина), подъём от р. Уюновка по просеке газопровода к магистральной ЛЭП, опушка лиственничника у дач, 16.08.2025, А.С., № S-2080 (MW; iNat 315478219). **Другие материалы:** окрестности г. Томари, лесная опушка, 3.07.2025, Т. Коротева, опр. Д. Бочков (iNat 294801278).

Новый вид для флоры Дальнего Востока. Ближайшие местонахождения вне культуры находятся в Бурятии (наблюдения на iNaturalist).

*Amelanchier ×spicata* (Lam.) K. Koch

**Оригинальные материалы:** 47.32140° с.ш., 142.80578° в.д., вне культуры в г. Долинске, на окраине пригородного леса в цветущем состоянии, единичный куст, 16.06.2022, О.Л. (SAK; iNat 320093142).

Известен из Хабаровского края [Антонова, 2017; Щеглова, 2023]. Другие указания для Дальнего Востока [например, Cherinoga et al., 2024] не подтверждаются: выяснилось, что они относятся частично к культурным растениям, а частично к *A. alnifolia*.

*Argentina anserina* (L.) Rydb. s. str. (*Potentilla anserina* L. s. str.)

**Оригинальные материалы:** 46.91441° с.ш., 142.76263° в.д., 130 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск (вост. окраина), ЛЭП между р. Еланька и СНТ «Дружба» (вдоль нового сегмента ул. Горького), край лесной грунтолки, 8.09.2025, А.С., О.Л., № S-2868 (MW; iNat 319571440, 336671759).

В регионах Дальнего Востока вид известен в Хабаровском крае, Приморском крае, Еврейской АО, Амурской области [Кожевников, Кожевникова, 2011]. Не следует путать чужеродную луговую *A. anserina* s. str. с широко распространённой на юге Дальнего Востока литоральной *A. pacifica* (Howell) Rydb. (*P. pacifica* Howell), которая севернее посте-

пенно замещается на другую литоральную лапчатку – *A. egedii* (Wormsk.) Rydb. (*P. egedii* Wormsk.), образуя с ней в Северной Пацифике комплекс переходных форм [Курбатский, 2016].

*Geum ×spurium* С.А. Mey. (*G. aleppicum* Jacq. × *G. urbanum* L.)

**Оригинальные материалы:** 46.96467° с.ш., 142.76077° в.д., 80 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск, городской парк имени Ю.А. Гагарина, смешанный лес, у дорожки; один ветвистый экземпляр, 6.09.2025, А.С., О.Л., № S-2787 (MW; iNat 319477397); там же, 14.08.2025, А.С. (iNat 314935782).

Новый гибрид для флоры Дальнего Востока. Ближайшие местонахождения находятся в Томской области [Эбель, 2012].

*Prunus cerasifera* Ehrh.

**Оригинальные материалы:** 46.96716° с.ш., 142.75504° в.д., 80 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск, городской парк имени Ю.А. Гагарина, под деревом к северу от пруда; проросток 0,5 м, 6.09.2025, А.С., О.Л., № S-2775 (MW, SAK; iNat 319476072, 336670987).

Новый вид для флоры Дальнего Востока. Ближайшие местонахождения вне культуры находятся в Томской области [Эбель, 2012].

*Rubus allegheniensis* Porter

**Оригинальные материалы:** 46.91446° с.ш., 142.76227° в.д., 130 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск (вост. окраина), ЛЭП между р. Еланька и СНТ «Дружба» (вдоль нового сегмента ул. Горького), край лесной грунтолки, кучи грунта, которые также, вероятно, были местом вывала растительного мусора (см. «Материалы и методы») с СНТ, 8.09.2025, А.С., О.Л., № S-2873 (MW, SAK; iNat 319571455, 322564614).

Новый вид для флоры Дальнего Востока. Ближайшие местонахождения вне культуры находятся под Новосибирском (MW0953863, MW0953864) [Серёгин, 2020].

*Rubus caesius* L.

**Оригинальные материалы:** 46.91489° с.ш., 142.76237° в.д., 130 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск (вост. окраина), ЛЭП между р. Еланька и СНТ «Дружба» (вдоль нового сегмента ул. Горького), край выровненного бульдозером участка; обширный вегетативный клон (несколько десятков кв. метров), 8.09.2025, А.С., О.Л., № S-2860 (MW, SAK; iNat 319524094, 322563438, 322562645).

В соседних регионах известен в Хабаровском крае [Антонова, 2017] и в Приморском крае [Kozhevnikov et al., 2019].

## Salicaceae

### *Salix alba* L.

**Оригинальные материалы:** 46.91399° с.ш., 142.76348° в.д., 130 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск (вост. окраина), ЛЭП между р. Еланька и СНТ «Дружба» (вдоль нового сегмента ул. Горького), просека, сорное место, 8.09.2025, А.С., О.Л., № S-2893 (MW, SAK; iNat 319741032, 322567507).

Довольно широко культивируется в южных районах Дальнего Востока как декоративное растение [Недолужко, 1995]. Ближайшее местонахождение в России вне культуры – Иркутская область [Дудов, Серёгин, 2026].

### *Salix cinerea* L.

**Оригинальные материалы:** 46.94028° с.ш., 142.73383° в.д., 30 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск, ул. Емельянова (от ул. Ленина до ул. Пушкина), один случайно выросший куст среди посаженных в ряд у тротуара кустов спиреи, 6.09.2025, А.С., О.Л., № S-2754 (MW, SAK; iNat 319413220, 322380122).

Новый вид для флоры Дальнего Востока. Ближайшее местонахождение в России – Красноярский край [Большаков, 1992].

### *Salix triandra* L. s. str.

**Оригинальные материалы:** 46.94044° с.ш., 142.73514° в.д., 30 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск, ул. Емельянова (от ул. Ленина до ул. Пушкина), один случайно выросший куст среди посаженных в ряд у тротуара кустов спиреи, 6.09.2025, А.С., О.Л., № S-2758 (MW, SAK; iNat 319413239, 322380556).

Новый вид для флоры Дальнего Востока. Ближайшее местонахождение в России находятся в Якутии [Большаков, 1992]. На юге Дальнего Востока, в том числе на Сахалине, замещается на *S. subfragilis* Andersson (*S. nipponica* Franch. et Sav., *S. triandra* subsp. *nipponica* (Franch. et Sav.) A.K. Skvortsov), вид с сизоватым налётом на годичных (особенно у молодых растений) и порослевых побегах. Наш образец такого налёта не имел и в целом был совершенно неотличим от среднерусских растений.

## Solanaceae

### *Solanum lycopersicum* L. (*Lycopersicon esculentum* Mill.)

**Оригинальные материалы:** 47.32481° с.ш., 142.79548° в.д., г. Долинск, сорное на газоне, 10.08.2025, О.Л. (iNat 327338460); 46.01608° с.ш., 142.17170° в.д., 2–5 м н.у.м., Анивский округ, п-ов Крильон, мыс Анастасия, территория биостанции, нарушенное место, 19.08.2025, А.С. (iNat 315966816); 46.01619°

с.ш., 142.17139° в.д., там же, 19.08.2025, А.С. (iNat 315966829); 47.32059° с.ш., 142.55494° в.д., Долинский округ, с. Быков, сорное на краю тротуара, 29.08.2025, О.Л. (iNat 327338476).

Во всех случаях отмечены единичные нецветущие особи. На Сахалине, по-видимому, неспособен к натурализации, хотя, например, в Петропавловске-Камчатском в конце лета цветёт и даже плодоносит на местах пикников [Чернягина, 2024]. Также указан как эфемерофит для Амурской области [Старченко, 2016].

## Ulmaceae

### *Ulmus pumila* L.

**Оригинальные материалы:** 46.94043° с.ш., 142.73330° в.д., 30 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск, перекресток ул. Ленина и ул. Емельянова, под мостом через руч. Пригородный, 6.09.2025, А.С., О.Л., № S-2750 (MW, SAK; iNat 319413203).

На Сахалине давно известен в городских посадках, особенно часто в Александровске и Южно-Сахалинске [Воробьев и др., 1974], но натурализация вида не отмечалась. Известен в Приморском крае [Kozhevnikov et al., 2019], Еврейской АО [Рубцова, Антонова, 2020], Хабаровском крае [Антонова, 2017]. Границы естественного и вторичного ареала в материковой части юга Дальнего Востока остаются неясными [Дудов, Серёгин, 2026].

## Violaceae

### *Viola ×wittrockiana* Gams

**Оригинальные материалы:** 46.94991° с.ш., 142.76748° в.д., г. Южно-Сахалинск, курорт Горный Воздух, южный край СНТ «Шахтёр», лесная опушка под ЛЭП, 12.06.2022, О.Л., опр. А.С. (iNat 336344087); 48.01342° с.ш., 142.53704° в.д., Макаровский округ, бухта Тихая, 30.05.2024, О.Л., опр. А.С. (iNat 272625558); 46.95342° с.ш., 142.76799° в.д., 130 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск, курорт Горный Воздух, край СНТ «Шахтёр», сорный бурьян за забором СНТ, на месте, куда время от времени попадают растительные остатки с участков, 6.09.2025, А.С., О.Л., № S-2819 (MW; iNat 319491165). **Другие материалы:** 46.86798° с.ш., 142.88858° в.д., округ Южно-Сахалинск, окрестности скалы Лягушка, 26.05.2022, А. Оботуров, опр. А.С. (iNat 120311069); 46.85747° с.ш., 143.16010° в.д., Корсаковский округ, с. Охотское, 29.05.2024, М. Бухарева, опр. Д. Бочков (iNat 219057765); 53.59199° с.ш., 142.94723° в.д., г. Оха, 30.06.2024, Л. Ефимцева, опр. А.С. (iNat 229339375); 46.65455° с.ш., 141.87350° в.д., г. Невельск, 20.07.2025, Т. Коротеева, опр. А.С. (iNat 299477478).

По-видимому, новый вид для флоры Дальнего Востока. По крайней мере, восточ-



нее Байкальского заповедника [Гамова и др., 2025] в литературе не отмечен. Вне культуры на Сахалине известен с 2022 г., но садовые анютины глазки не отличали здесь от давно известной *V. tricolor* L.

#### Vitaceae

##### *Parthenocissus inserta* (A. Kern.) Fritsch

**Оригинальные материалы:** 46.91444° с.ш., 142.76224° в.д., 130 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск (вост. окраина), ЛЭП между р. Еланька и СНТ «Дружба» (вдоль нового сегмента ул. Горького), край лесной грунтовки, кучи грунта, которые также, вероятно, были местом вывала растительного мусора (см. «Материалы и методы») с СНТ, 8.09.2025, А.С., О.Л., № S-2870 (MW, SAK; iNat 319571462, 322564141).

Вид включён в «Чёрную книгу флоры Дальнего Востока» [Виноградова и др., 2021]. Отмечен вне культуры в Хабаровском крае и Приморском крае [Антонова, 2017; Kozhevnikov et al., 2019]. Указание для Еврейской АО [Кожевников, Кожевникова, 2011] позднее не подтверждено [Виноградова и др., 2021].

#### **Часть 2. Чужеродные виды с первыми находками на Сахалине в 2015–2024 гг.**

Помимо новых видов, в 2025 г. мы встретили ещё 16 чужеродных видов, которые были впервые найдены на Сахалине за последние 10 лет (т.е. первая известная находка была сделана не ранее 2015 г.).

В нашей литературе так сложилось, что в публикациях по чужеродным растениям численно преобладают короткие сообщения о находках новых видов – в общем это верно и для Сахалина. Большинство авторов-флористов вслед за публикацией первых находок отдельных растений теряют к этим видам какой-либо интерес, поспешно считая их либо достаточно обычными, либо не представляющими специального интереса. К моменту очередного обобщения по флоре того или иного региона, что бывает нечасто, недавняя новинка может стать обычной, а может остаться редкостью. Таким образом, процесс расселения новых видов часто остаётся за рамками публикаций.

Здесь мы попытаемся частично восполнить этот пробел для обнаруженных нами видов – в настоящей статье мы хотим пока-

зать как динамику числа находок некоторых видов флоры Сахалина, начиная с года первой находки и заканчивая концом 2025 г., так и характер дальнейших экспансий этих растений. Во многих случаях похожий сценарий для данных видов может наблюдаться и в других регионах юга Дальнего Востока, хотя физико-географические условия Сахалина, особенно его южной части, и степень его антропогенной трансформации в общем уникальны. При этом для некоторых видов нами были установлены находки за более ранние годы: *Silene dioica* (2016 г.), *Epilobium hirsutum* (2017 г.), *Leonurus quinquelobatus* (2016 г.), *Mentha ×gracilis* (2016 г.). Распространение видов по регионам Дальнего Востока здесь не приводится, поскольку оно было указано при публикации первой находки.

#### Asteraceae

*Achillea ptarmica* var. *multiplex* (P. Renault) Heimerl (*Ptarmica vulgaris* Hill var. *multiplex* (P. Renault) DC.)

**Оригинальные материалы:** 53°35'30" с.ш., 142°57'26" в.д., г. Оха, обочина дороги, на пустыре и прогалине, 29.08.2021, О.Л. [Ложникова и др., 20236]; 47.04809° с.ш., 142.72589° в.д., г. Южно-Сахалинск, Ново-Александровск, 12.07.2022, О.Л. (iNat 272644978); 46.95036° с.ш., 142.70137° в.д., 20 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск, левобережная пойма р. Сусуя, кювет грунтовки к СНТ, 9.09.2025, А.С., О.Л., № S-2912 (MW; iNat 319764142). **Другие материалы:** 47°03'23" с.ш., 142°43'49" в.д., г. Южно-Сахалинск, на пустыре вблизи заброшенного строения, 3.09.2020, Н.Д. Сабирова [Ложникова и др., 20236]; 46.60151° с.ш., 141.82144° в.д., Невельский округ, с. Лопатино, 20.07.2025, Т. Коротева (iNat 299475950).

Махровая форма птармики регулярно разводится как традиционная декоративная культура. Впервые собрана в 2020 г. в Южно-Сахалинске (по-видимому, в месте бывлой культуры), а в 2021 г. в Охе [Ложникова и др., 20236]. Затем последовали отдельные находки в Невельском округе и Южно-Сахалинске (под Ново-Александровском и в пойме р. Сусуя). Не размножается семенами, однако корневища выбрасываются с растительным мусором (см. «Материалы и методы») из СНТ на прилегающие пустыри, где растение затем образует вегетативные клоны, а также способен неопределённо долго сохраняться в местах бывлой культуры. *Achillea ptarmica* L.

s. str. на Сахалине в качестве чужеродной не известна.

### *Centaurea jacea* L.

**Оригинальные материалы:** 50,72898° с.ш., 142,70851° в.д., Тымовский округ, Кировское – Красная Тымь, 16.08.2021, О.Л. (iNat 276327418); 50°43'45" с.ш., 142°42'30" в.д., [там же], во вторичных разнотравных луговых сообществах, образует локальные группировки, 25.08.2021, О.Л. [Ложникова и др., 2023a]; 46°59'33" с.ш., 142°42'26" в.д., пригородная территория г. Южно-Сахалинск, единичные особи по окраинам сельскохозяйственных полей, 27.07.2022, О.Л. [Ложникова и др., 2023a]; 48.10421° с.ш., 142.52412° в.д., Макаровский округ, подножье хр. Жданко, 4.09.2022, О.Л. (iNat 272646453); 46.98019° с.ш., 142.74650° в.д., 110 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск (вост. окраина), подъём от р. Уюновка вдоль газопровода к магистральной ЛЭП, луговая просека газопровода, 16.08.2025, А.С., № S-2090 (MW; iNat 315478236); 46.97539° с.ш., 142.76156° в.д., г. Южно-Сахалинск (вост. окраина), просека магистральной ЛЭП (от газопровода до склона к р. Рогатка), 16.08.2025, А.С. (iNat 315514620). **Другие материалы:** 46.98639° с.ш., 142.67734° в.д., г. Южно-Сахалинск, 9.08.2022, Т. Коротева (iNat 141236496); 46.93779° с.ш., 142.78845° в.д., там же, 31.07.2023, Т. Коротева (iNat 175922386); 46.57935° с.ш., 142.35324° в.д., Анивский округ, с. Таранай, р. Ольховатка, 31.08.2022, С. Макеев, опр. Ю. Шнер (iNat 133374943); 47.13980° с.ш., 142.75500° в.д., округ Южно-Сахалинск, с. Березняки, 25.08.2023, Т. Коротева (iNat 180103589).

Впервые на Сахалине собран в 2021 г. в северной части острова [Ложникова и др., 2023a]. Постепенно расселяется по Южному Сахалину – сейчас большинство находок сделаны в ближайших окрестностях Южно-Сахалинска, но также в Тымовском, Макаровском и Анивском округах. По всей видимости, входит в состав травосмесей для рекультивации широких просек (трубопроводы, ЛЭП), а также кормовых травосмесей. Впрочем, по луговому обочинам дорог постепенно расселяется.

### *Tanacetum parthenium* (L.) Sch. Bip. (*Pyrethrum parthenium* (L.) J.G.Sm.)

**Оригинальные материалы:** 47°03'23" с.ш., 142°43'49" в.д., г. Долинск, на сорных местах, иногда на газонах, 12.08.2022, О.Л. [Ложникова и др., 2023b]; 46.95326° с.ш., 142.76822° в.д., 130 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск, курорт Горный Воздух, край СНТ «Шахтёр», сорный бурьян за забором СНТ, 6.09.2025, А.С., О.Л., № S-2817 (MW; iNat 319491162, 312061458). **Другие материалы:** 46°58'03" с.ш., 142°42'04" в.д., г. Южно-Сахалинск, юго-западная окраина городской территории, обочина дороги, где образует монодоминантные

группировки, 27.08.2022, Н.Д. Сабирова [Ложникова и др., 2023b]; 47.01238° с.ш., 142.71615° в.д., г. Южно-Сахалинск, Луговое, 10.09.2024, Т. Коротева (iNat 240878199).

В августе 2022 г. вид найден вне культуры как в Долинске, так и в Южно-Сахалинске [Ложникова и др., 2023b]. Новых находок немного, вид далеко от дач и мест культуры в населённых пунктах не уходит.

### Boraginaceae

#### *Myosotis arvensis* (L.) Hill

**Оригинальные материалы:** 46°57'47" с.ш., 142°44'28" в.д., окрестности г. Южно-Сахалинск, обочины автомобильных дорог, 21.07.2019, О.Л. [Ложникова и др., 2023a]; 47°19'31" с.ш., 142°38'04" в.д., Долинский округ, с. Углезадовск, на рудеральных местообитаниях, 23.08.2021, О.Л. [Ложникова и др., 2023a]; 46.95334° с.ш., 142.76803° в.д., 130 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск, курорт Горный Воздух, край СНТ «Шахтёр», сорный бурьян за забором СНТ, на месте, куда время от времени попадают растительные остатки с участков, 6.09.2025, А.С., О.Л., № S-2820 (MW; iNat 319491166); 46.91487° с.ш., 142.76230° в.д., 130 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск (вост. окраина), ЛЭП между р. Еланька и СНТ «Дружба» (вдоль нового сегмента ул. Горького), выровненный бульдозером участок, 8.09.2025, А.С., О.Л., № S-2856 (MW; iNat 319523894). **Другие материалы:** 46.74392° с.ш., 142.11325° в.д., Анивский округ, шоссе на Невельск, 13.08.2023, Т. Коротева (iNat 178161901); 47.33238° с.ш., 142.71931° в.д., Долинский округ, Долинск – Покровка, 4.07.2024, Т. Коротева (iNat 227039222); 46.81212° с.ш., 142.74330° в.д., Анивский округ, Мицулевка – Южно-Сахалинск, 6.07.2024, Т. Коротева (iNat 227487207); 46.72485° с.ш., 142.59400° в.д., Анивский округ, Песчанское, 18.06.2025, Т. Коротева (iNat 290620617); 46.72465° с.ш., 142.59434° в.д., там же, 18.06.2025, Т. Коротева (iNat 290620421); 46.62989° с.ш., 142.88824° в.д., Корсаковский округ, оз. Меря, 25.06.2025, Т. Коротева (iNat 292574663); 46.73098° с.ш., 142.73439° в.д., Корсаковский округ, с. Соловьевка, 25.06.2025, Т. Коротева (iNat 292976593).

Впервые вид обнаружен в 2019 г. по обочинам дорог у Южно-Сахалинска [Ложникова и др., 2023a]. В южной части Сахалина (Долинский, Анивский, Корсаковский округа и Южно-Сахалинск) встречается регулярно по обочинам шоссежных дорог, но также найден в населённых пунктах и как сорняк дачных участков.

#### *Phacelia tanacetifolia* Benth.

**Оригинальные материалы:** 47°00'28" с.ш., 142°42'56" в.д., [Южно-Сахалинск], Луговое, сельскохозяйственные угодья, 23.07.2019, О.Л. [Ложникова и др., 2023a]; 46°37'42" с.ш., 142°47'19" в.д., г. Корсаков,

на пустыре в черте города, единичные экземпляры, 27.07.2021, О.Л. [Ложникова и др., 2023a]; 46°59'36" с.ш., 142°42'25" в.д., окрестности г. Южно-Сахалинск, сельскохозяйственные поля, 27.07.2022, О.Л. [Ложникова и др., 2023a]; 46.94473° с.ш., 142.73558° в.д., 30 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск, ул. Пограничная, сорное под караганой, 9.09.2025, А.С., О.Л., № S-2918 (MW; iNat 319770199).

Вид известен на Сахалине с 2019 г. [Ложникова и др., 2023a]. Находок на краю сельхозугодий больше не последовало, а вот в качестве случайного сорняка городских клумб и газонов вид продолжает попадаться, но, по всей видимости, каждый раз появляется там заново, не образуя местных популяций.

### Caryophyllaceae

*Silene dioica* (L.) Clairv. (*Melandrium dioicum* (L.) Coss. et Germ.)

**Оригинальные материалы:** 47°01'47" с.ш., 142°43'01" в.д., [Южно-Сахалинск], Ново-Александровск, территория ИМГиГ ДВО РАН, 11.06.2021, О.Л. [Ложникова и др., 2023a]; 46.94990° с.ш., 142.76747° в.д., г. Южно-Сахалинск, 12.06.2022, О.Л. (iNat 272639493); 47.32078° с.ш., 142.80131° в.д., г. Долинск, на клумбах и в палисадниках, как сорное, 24.07.2024, О.Л. (наблюдение); 46.02564° с.ш., 142.17038° в.д., Анивский округ, р. Анастасия, 29.06.2025, О.Л. (iNat 294283408); 46.01910° с.ш., 142.16832° в.д., 10 м н.у.м., Анивский округ, п-ов Крильон, близ мыса Анастасия, низовья р. Анастасия, между биостанцией и бывшей заставой Атласово, пойменный лес, у дороги, 19.08.2025, А.С., № S-2225 (MW; iNat 315784788); 46.01631° с.ш., 142.16992° в.д., Анивский округ, мыс Анастасия, 20.08.2025, А.С. (iNat 316181672); 46.09726° с.ш., 142.17106° в.д., 10–20 м н.у.м., Анивский округ, п-ов Крильон, пойма р. Могучи, 2,5 км от устья реки, заросшая лесная дорога (с глубокими кюветами), 21.08.2025, А.С., № S-2297 (MW; iNat 316477696); 46.09738° с.ш., 142.17238° в.д., 10–20 м н.у.м., Анивский округ, п-ов Крильон, пойма р. Могучи, 2,25 км от устья реки, заросшая лесная дорога (с глубокими кюветами); цветки белые, 21.08.2025, А.С., № S-2300 (MW; iNat 316480900); 46.09732° с.ш., 142.17333° в.д., 10–20 м н.у.м., Анивский округ, п-ов Крильон, пойма р. Могучи, 2,25 км от устья реки, заросшая лесная дорога (с глубокими кюветами); цветки малиновые, 21.08.2025, А.С., № S-2302 (MW; iNat 316480904); 46.09734° с.ш., 142.17542° в.д., Анивский округ, п-ов Крильон, пойма р. Могучи, 2 км от устья реки, 21.08.2025, А.С. (iNat 316230871); 46.01845° с.ш., 142.16834° в.д., Анивский округ, р. Анастасия, 28.08.2025, А.С. (iNat 318233053). **Другие материалы:** 47.08073° с.ш., 142.66764° в.д., округ Южно-Сахалинск, с. Ключи, 14.08.2016, С. Нестерова (iNat 39610350); 46.01629° с.ш., 142.16909° в.д., Анивский округ, мыс Анастасия, 10.07.2019, В. Степанов, опр. Б. Большаков (iNat 30086591); 46.01629° с.ш., 142.17011° в.д., там

же, 9.08.2025, И. Яценко (iNat 307756732); 46.94990° с.ш., 142.76748° в.д., г. Южно-Сахалинск, 2.06.2022, Т. Коротеева (iNat 141109618); 46.94069° с.ш., 142.75000° в.д., там же, 7.07.2022, @zefirka2022 (iNat 125107868); 46.86807° с.ш., 142.87714° в.д., там же, 18.06.2024, @helen\_sun, опр. Т. Коротеева (iNat 223849097); 46.90508° с.ш., 142.75991° в.д., там же, 6.06.2025, А. Кордюков (iNat 322576051); 46.98676° с.ш., 142.76042° в.д., там же, 20.06.2025, Т. Коротеева (iNat 291126344); 46.71895° с.ш., 142.52007° в.д., г. Анива, 6.08.2022, С. Макеев (iNat 129653687); 46.09742° с.ш., 142.17421° в.д., Анивский округ, р. Могучи, 23.08.2022, С. Макеев (iNat 133132579); 46.08930° с.ш., 142.19491° в.д., там же, 6.08.2023, С. Макеев (iNat 177753593); 46.08980° с.ш., 142.19500° в.д., там же, 19.08.2023, И. Яценко, опр. Д. Бочков (iNat 188668148); 46.09540° с.ш., 142.18173° в.д., там же, 23.08.2023, О. Яценко, опр. Т. Коротеева (iNat 189731617); 47.65301° с.ш., 142.57216° в.д., Долинский округ, с. Фирсово, 16.06.2025, А. Сальников, опр. Д. Бочков (iNat 307813082); 46.00971° с.ш., 142.15341° в.д., Анивский округ, р. Анастасия – р. Атласовка, 5.08.2025, И. Яценко, опр. Д. Бочков (iNat 308113539); 46.01907° с.ш., 142.16841° в.д., Анивский округ, р. Анастасия, 6.08.2025, И. Яценко, опр. Д. Бочков (iNat 307892378); 46.01882° с.ш., 142.16842° в.д., там же, 6.08.2025, И. Яценко, опр. Д. Бочков (iNat 307892383); 46.01883° с.ш., 142.16870° в.д., там же, 6.08.2025, И. Яценко, опр. Д. Бочков (iNat 307892384); 46.02763° с.ш., 142.18019° в.д., Анивский округ, маяк у мыса Анастасия, 14.08.2025, И. Яценко, опр. А.С. (iNat 306676398); 46.03156° с.ш., 142.18180° в.д., там же, 14.08.2025, И. Яценко, опр. А.С. (iNat 306676424); 46.03166° с.ш., 142.18161° в.д., там же, 14.08.2025, О. Яценко, опр. А.С. (iNat 307659587).

Считалось, что вид был впервые обнаружен в 2019 г. на территории академического института в Ново-Александровске, но с важным примечанием: «Кроме этого отмечается на селитебных территориях южной части о-ва Сахалин, в палисадниках, клумбах, вблизи жилых домов и отчасти в пригородных лесах как ушедший из культуры вид. В основном встречается единичными особями, крупных сообществ не образует. Наиболее вероятной причиной появления его на Сахалине может быть случайная интродукция семян с почвой при перевозке посадочного материала для целей озеленения» [Ложникова и др., 2023a].

Однако первая задокументированная находка под Южно-Сахалинском была сделана ещё в 2016 г., а в 2019 г. вид был отмечен на мысе Анастасия. Здесь, по пойменным лесам вдоль рек восточного побережья Крильона вид является фоновым, несмотря на отсутствие активной хозяйственной деятельности. Вид давно известен на Хоккайдо – во всяком



случае, отсюда нам известны сборы этого вида за 1937 г. [Yamamoto, 2025]. Мы осторожно можем предположить, что вид появился и закрепился на восточном Крильоне ещё при японцах (это была исключительно освоенная территория к началу 1940-х гг.), однако этот плохо изученный угол Сахалина был почти неизвестен исследователям.

В пользу догадки длительного пребывания *S. dioica* на Крильоне мы нашли ещё один интересный факт, который долго не могли для себя объяснить. Здесь по рекам Могучи и Анастасия встречаются не только особи с малиновыми цветками, но и с белыми, а также различной переходной окраски (оттенки розового). В Средней России цветки переходной окраски однозначно бы интерпретировались как гибридизация между *S. dioica* и *S. alba* (Mill.) E.H.L. Krause, но на Крильоне, с одной стороны, чужеродная *S. alba* неизвестна, а с другой стороны, белые (и розовые) цветки есть у особей, которые по другим признакам относятся именно к *S. dioica*. Мы интерпретируем этот факт как один из генетико-автоматических процессов (в данном случае эффект основателя), который только при длительной изоляции мог привести к высокой частотности белоцветковых особей в *S. dioica* и переходных форм на Крильоне.

Вероятно, в дальнейшем вид проник отсюда в окрестности Южно-Сахалинска, хотя возможность другой волны находок из европейской части России также не исключена. Во всяком случае, под Южно-Сахалинском известны только особи с малиновыми цветками. В Долинском округе и на Хоккайдо задокументированы особи с розовыми цветками (наблюдения на iNaturalist).

## Fabaceae

### *Medicago lupulina* L.

**Оригинальные материалы:** 47.25193° с.ш., 142.75079° в.д., Долинский округ, с. Сокол, 13.07.2022, О.Л. (iNat 320101846); 47.31575° с.ш., 142.78723° в.д., г. Долинск, 4.09.2024, О.Л. (iNat 272620936); 47.25925° с.ш., 142.75351° в.д., Долинский округ, с. Сокол, 26.06.2025, О.Л. (iNat 292794611); 46.01586° с.ш., 142.17054° в.д., Анивский округ, мыс Анастасия, 24.07.2025, О.Л. (iNat 302591846); 46.69763° с.ш., 142.52178° в.д., Анивский округ, с. Рыбацкое, 18.08.2025, А.С. (iNat 315761023); 46.01593° с.ш., 142.17028° в.д., 2–5 м н.у.м., Анивский округ, п-ов

Крильон, мыс Анастасия, территория биостанции, антропогенный луг, 27.08.2025, А.С., № S-2525 (MW; iNat 318176043); 46.01590° с.ш., 142.17007° в.д., там же, 19.08.2025, А.С. (iNat 316072148); 47.43257° с.ш., 142.76879° в.д., Долинский округ, с. Стародубское, 4.09.2025, А.С. (iNat 318867195). **Другие материалы:** 47°19'57" с.ш., 142°43'10" в.д., Долинский округ, пересечение автомобильной дороги «Долинск – Быков» с трассой нефтегазопровода «Сахалин-2», в 1 км северо-восточнее с. Покровка, обочина грунтовой подъездной дороги на полосе отвода нефтегазопровода, 23.08.2015, К.А. Корзников (MW0157554) [Виноградова и др., 2021]; 46.93649° с.ш., 142.75752° в.д., г. Южно-Сахалинск, 11.07.2019, К. Зайцева (iNat 28766480); 46.97020° с.ш., 142.77459° в.д., там же, 1.08.2020, О. Асеева (iNat 55023840); 46.93115° с.ш., 142.76369° в.д., там же, 4.07.2023, Т. Коротева (iNat 175208703); 46.94223° с.ш., 142.74163° в.д., там же, 10.07.2023, И. Руденко (iNat 172145796); 46.95381° с.ш., 142.75743° в.д., там же, 10.07.2023, И. Руденко (iNat 172168832); 46.93077° с.ш., 142.76469° в.д., там же, 22.07.2023, И. Руденко (iNat 182294078); 46.93304° с.ш., 142.77261° в.д., там же, 22.07.2023, И. Руденко (iNat 182246009); 46.65120° с.ш., 142.76348° в.д., Корсаков, 25.06.2022, Н. Ромакин (iNat 123308408); 46.62605° с.ш., 142.76847° в.д., там же, 8.07.2024, Н. Виноградов, опр. О. Чернягина (iNat 227971559); 46.80222° с.ш., 142.74061° в.д., Анивский округ, с. Мицулевка, 14.07.2022, Т. Коротева (iNat 141328083); 46.79961° с.ш., 142.74190° в.д., там же, 20.07.2022, С. Макеев (iNat 127063749); 48.44946° с.ш., 142.71242° в.д., Макаровский округ, Угледарск – Гребенское, 5.08.2022, С. Богданович, опр. С. Майоров (iNat 130785955); 46.64092° с.ш., 141.85056° в.д., г. Невельск, 1.07.2023, Т. Коротева (iNat 192423763); 46.65693° с.ш., 141.86027° в.д., там же, 24.06.2024, Л. Ефимцева, опр. А.С. (iNat 225098911); 46.65692° с.ш., 141.86026° в.д., там же, 24.06.2024, Л. Ефимцева (iNat 225098831); 49.16208° с.ш., 142.12233° в.д., Углегорский округ, пос. Шахтёрск, 17.07.2023, @olgaf, опр. А. Верхозина (iNat 173406212); 46.67634° с.ш., 142.48535° в.д., Анивский округ, Анива – Таранай, 22.07.2023, С. Макеев (iNat 174218526); 47.76018° с.ш., 142.06361° в.д., г. Томари, 2.07.2024, Л. Ефимцева (iNat 229496466); 47.26032° с.ш., 142.02221° в.д., Холмский округ, с. Пионеры, 2.07.2024, Л. Ефимцева (iNat 229654118); 47.57998° с.ш., 141.96469° в.д., Холмский округ, р. Рыбница, 2.07.2024, Л. Ефимцева (iNat 229651062); 46.43037° с.ш., 141.84809° в.д., Невельский округ, с. Шебунино, 29.06.2025, Т. Коротева (iNat 293667883); 46.01584° с.ш., 142.17045° в.д., Анивский округ, мыс Анастасия, 4.08.2025, О. Яценко (iNat 308130375); 46.01591° с.ш., 142.17041° в.д., там же, 6.08.2025, И. Яценко (iNat 307887772); 46.01612° с.ш., 142.17009° в.д., там же, 7.08.2025, О. Яценко, опр. С. Леднев (iNat 321891261);

Вид включён в «Чёрную книгу флоры Дальнего Востока» [Виноградова и др., 2021]. Впервые эта люцерна собрана на Сахалине в полосе отчуждения магистрального трубопровода в Долинском округе в 2015 г. [Вино-

градова и др., 2021], но за 10 лет стремительно расселилась вдоль путей сообщения и по населённым пунктам. Известна уже в девяти административных округах, на север вплоть до Шахтёрска в Углегорском округе, где обнаружена в 2023 г.

#### Geraniaceae

##### *Erodium cicutarium* (L.) L'Hér.

**Оригинальные материалы:** 48.94366° с.ш., 142.21130° в.д., Углегорский округ, с. Краснополье, на месте бывших и зарастающих сельскохозяйственных угодий, 11.08.2019, О.Л. (iNat 273100551), 48°56'36" с.ш., 142°12'37" в.д., там же, 10.08.2019, О.Л. [Ложникова и др., 2023a]; 46.94886° с.ш., 142.78935° в.д., 500 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск, курорт Горный Воздух, дорога от горы Лысая до средней станции (Юго-Западный серпантин), обочина новой дороги, 6.09.2025, А.С., О.Л., № S-2799 (MW; iNat 319480699); 47.32342° с.ш., 142.79712° в.д., г. Долинск, как сорное на клумбе с однолетниками, 10.10.2025, О.Л. (iNat 319873966); 47.17502° с.ш., 142.75344° в.д., округ Южно-Сахалинск, с. Старорусское, 11.10.2025, О.Л. (iNat 320102371). **Другие материалы:** 46.99437° с.ш., 142.71132° в.д., г. Южно-Сахалинск, 14.09.2023, Т. Коротева (iNat 183175040); 46.95685° с.ш., 142.73970° в.д., там же, 13.09.2025, Т. Коротева (iNat 313527531); 47.10739° с.ш., 142.67324° в.д., округ Южно-Сахалинск, СНТ «Ясная Поляна», 12.08.2024, Т. Коротева (iNat 235266671).

Впервые вид отмечен на Сахалине 2019 г. как сегетальный сорняк на западном побережье [Ложникова и др., 2023a] с примечанием: «Встречается единичными экземплярами и устойчивых ценопопуляций не образует». В 2023–2025 гг. уже регулярно отмечался в областном центре и его окрестностях (сельхозугодья; городские клумбы и газоны; обочины дорог, рекультивированные луговыми травосмесями), а также один раз в г. Долинске как сорняк на клумбе.

#### Juncaceae

##### *Juncus tenuis* Willd.

**Оригинальные материалы:** 49°04'29" с.ш., 142°05'57" в.д., окрестности г. Углегорск, в придорожных кюветах, 9.09.2019, О.Л. [Ложникова и др., 2023a]; 46.96965° с.ш., 142.78790° в.д., г. Южно-Сахалинск, окрестности вдхр. на р. Рогатка, 14.08.2025, А.С. (iNat 314975228); 46.97766° с.ш., 142.75426° в.д., 210 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск (вост. окраина), просека магистральной ЛЭП (от газопровода до склона к р. Рогатка), мокрая колея, 16.08.2025, А.С., № S-2113 (MW; iNat 315505844); 46.84750° с.ш., 142.29275° в.д., Анивский округ, долина р. Лютога, 4 км к С от с. Высокое, полевая дорога от шоссе к реке, 30.08.2025, А.С. (iNat

318550884); 46.96608° с.ш., 142.75403° в.д., г. Южно-Сахалинск, городской парк имени Ю.А. Гагарина, 6.09.2025, А.С. (iNat 319419285), О.Л. (iNat 322382213). **Другие материалы:** Тымовский р-н, водораздел рек Пиленга и Набиль, лесовозная дорога, на обочине, 15.07.2019, Е.А. Марчук, М.Н. Колдаева (VBGI102171) [Виноградова и др., 2021]; 46.97205° с.ш., 142.81561° в.д., Южно-Сахалинск, 7.08.2022, С. Богданович (iNat 131765037); 46.93593° с.ш., 142.79279° в.д., г. Южно-Сахалинск, 10.07.2025, Д. Шильников (iNat 302630544); 46.71501° с.ш., 142.56228° в.д., Анивский округ, с. Песчанское, 15.07.2025, Д. Шильников (iNat 303721679).

Вид включён в «Чёрную книгу флоры Дальнего Востока» [Виноградова и др., 2021]. Североамериканский вид с большим вторичным ареалом, в том числе в Евразии. Впервые на Сахалине собран в 2019 г. на севере острова в Тымовском округе [Виноградова и др., 2021] и на западном побережье в Углегорске [Ложникова и др., 2023a]. В 2022 г. обнаружен близ Южно-Сахалинска по краю грунтовой дороги на с. Лесное, а в 2025 г. последовали находки в Анивском округе и новые находки в Южно-Сахалинске и прилегающих горах. По-видимому, уже широко распространён на Южном Сахалине вдоль путей сообщения и в населённых пунктах.

#### Lamiaceae

##### *Galeopsis tetrahit* L. s. str.

**Оригинальные материалы:** 46.99267° с.ш., 142.70372° в.д., г. Южно-Сахалинск, сельскохозяйственное поле, 27.07.2022, О.Л. (iNat 272617285); 46.96669° с.ш., 142.76079° в.д., 80 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск, городской парк имени Ю.А. Гагарина, как сорное на клумбе с декоративными летниками, 6.09.2025, А.С., О.Л., № S-2783 (MW; iNat 319477383). **Другие материалы:** 47.02500° с.ш., 142.72111° в.д., г. Южно-Сахалинск, Луговое, на обочине тропинки по периферии молодого ивняка-ольховника, единичные растения, 1.08.2022, Т. Коротева (SAK, ALTB; iNat 171353928) [Коротева, 2024].

Впервые вид приведён для Сахалина из-под Лугового по сбору августа 2022 г. [Коротева, 2024], но несколько раньше мы отмечали этот вид по краю сельхозугодий на северной окраине Южно-Сахалинска. Новая находка была сделана на клумбе городского парка, где вид успешно рос в качестве сорняка. По-видимому, должны последовать новые находки, так как это растение успешно даёт семена. В старой литературе [например, Sugawara, 1937, 1939, 1940ab] под этим названием приводили широко распространённый *G. bifida* Boenn., поэтому общие сведения нуждаются в пере-

проверке. Как отдельный таксон (наряду с *G. bifida*) по единичным находкам приведён из Приморского края [Пробатова, Крестовская, 1995], Курильских островов (Шикотан) [Баркалов, 2009; Баркалов и др., 2009], Камчатки [Якубов, Чернягина, 2009; iNat 178818968].

### *Glechoma hederacea* L.

**Оригинальные материалы:** 47.32406° с.ш., 142.79278° в.д., г. Долинск, 23.05.2023, О.Л. (iNat 272645552); 49.84478° с.ш., 142.81050° в.д., Смирныховский округ, с. Победино, 13.06.2025, О.Л. (iNat 289186856); 46.94031° с.ш., 142.73405° в.д., 30 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск, ул. Емельянова (от ул. Ленина до ул. Пушкина), газон у тротуара, 6.09.2025, А.С., О.Л., № S-2757 (MW; iNat 319413228). **Другие материалы:** 47°04' с.ш., 142°43' в.д., г. Южно-Сахалинск, с.-в. часть, на территории Института морской геологии и геофизики ДВО РАН, 10.07.2015 (SAK) [Сабирова, Сабиров, 2018]; 46°57' с.ш., 142°44' в.д., г. Южно-Сахалинск, городской парк, вдоль дороги, 12.07.2016, Н.Д. Сабирова, Р.Н. Сабиров (SAK, LE) [Сабирова, Сабиров, 2018; Виноградова и др., 2021]; 46.96118° с.ш., 142.74683° в.д., г. Южно-Сахалинск, 6.07.2020, О. Асеева (iNat 52445907); 46.96602° с.ш., 142.74734° в.д., там же, 12.05.2025, Т. Коротева (iNat 280888052); 46.92871° с.ш., 142.74691° в.д., там же, 2.11.2025, Н. Наконечный (iNat 325266657); 49.21841° с.ш., 143.09346° в.д., г. Поронайск, 26.06.2024, Л. Ефимцева (iNat 227209303); 53.58036° с.ш., 142.50837° в.д., округ Охинский, с. Москальво, 29.06.2024, Л. Ефимцева (iNat 229324812); 47.76010° с.ш., 142.06332° в.д., г. Томари, 2.07.2024, Л. Ефимцева (iNat 229496467).

Вид включён в «Чёрную книгу флоры Дальнего Востока» [Виноградова и др., 2021]. Будра впервые найдена на Сахалине в 2015 г. в качестве сорняка на территории академического института [Сабирова, Сабиров, 2018]. Постепенно расселяется – известна в пяти населённых пунктах пяти административных округов, на север вплоть до с. Победино Смирныховского округа.

### *Leonurus quinquelobatus* Gilib.

**Оригинальные материалы:** 48°56'36" N, 142°12'37" E, Углегорский округ, с. Краснополье, обочина дороги, 15.08.2018, О.Л. [Ложникова и др., 2023a]; 48.94307° с.ш., 142.21380° в.д., там же, 19.08.2019, О.Л. (iNat 272626123); 47.31966° с.ш., 142.68867° в.д., Долинский округ, с. Сосновка, на пустыре, 25.07.2022, О.Л. (iNat 272625761); 47°19'10" с.ш., 142°41'19" в.д., там же, 26.07.2022, О.Л. [Ложникова и др., 2023a]; 46.99160° с.ш., 142.70419° в.д., г. Южно-Сахалинск, 27.07.2022, О.Л. (iNat 314333842); 48.94485° с.ш., 142.21470° в.д., Углегорский округ, с. Краснополье, 24.07.2023, О.Л. (iNat 272626108); 46.93593° с.ш., 142.73009° в.д., 30 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск, гаражи (между ул. Пуркае-

ва, ж.д. и ул. Ленина), заросли сорных многолетников, 1.09.2025, А.С., № S-2608 (MW; iNat 318580241). **Другие материалы:** 47.80858° с.ш., 142.08354° в.д., Томаринский округ, с. Неводское, 17.08.2016, С. Нестерова (iNat 39876071); 47.76717° с.ш., 142.07088° в.д., г. Томари, 4.08.2017, С. Нестерова (iNat 41025547); 47.41368° с.ш., 142.80210° в.д., Долинский округ, с. Стародубское, 28.07.2023, Т. Коротева (iNat 175922588).

Первые находки вида на Сахалине были сделаны ещё в 2016 и 2017 гг. на западном побережье в Томаринском округе. Сейчас вид известен из шести населённых пунктов в четырёх округах, но нигде не является массовым или обычным растением, хотя «в указанных районах растения встречаются небольшими группами, иногда образуют сомкнутые заросли, активно цветут и плодоносят, что свидетельствует о вполне успешной натурализации вида» [Ложникова и др., 2023a].

### *Mentha ×gracilis* Sole (*M. arvensis* L. × *M. spicata* L.)

**Оригинальные материалы:** 46.90708° с.ш., 142.76739° в.д., 100 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск (вост. окраина), край СНТ «Дружба» (вдоль нового сегмента ул. Горького), проезд вверх от новой дороги, кювет, 8.09.2025, А.С., О.Л., № S-2883 (MW; iNat 319738066, 322565545). **Другие материалы:** 47.7502° с.ш., 142.0503° в.д., окрестности г. Томари, 20.08.2016, С. Нестерова, опр. А.С. (iNat 39954588), 22.08.2016, С. Нестерова, опр. А.С. (iNat 40027796); 46°59'03" с.ш., 142°41'01" в.д., окрестности г. Южно-Сахалинска, юго-западная часть, по обочине дороги среди сельскохозяйственных угодий, 10.09.2021, Н.Д. Сабирова [Ложникова и др., 2023б].

Находку 2021 г. исследователи связали с биологической рекультивацией магистрального нефтегазопровода, для осуществления которой иностранные компании использовали завезённые из Канады травосмеси, куда случайно попали семена этого вида [Ложникова и др., 2023б]. В свете новых данных с этим нельзя согласиться: этот вид регулярно встречается в дачной культуре, откуда и попал на край дороги под Томари (первая находка этого таксона на Сахалине, таким образом, датируется 2016 г.) и в кювет около СНТ «Дружба» в Южно-Сахалинске. Да и находка 2021 г. была сделана среди сельхозугодий близ частного сектора.

### *Mentha longifolia* (L.) L.

**Оригинальные материалы:** 53°35'30" с.ш., 142°57'26" в.д., г. Оха, обочина городской дороги, вблизи



индивидуальных жилых домов, 26.08.2021, О.Л. [Ложникова и др., 2023a]; 47°19'31" с.ш., 142°38'04" в.д., Долинский округ, с. Углезаводск, около дачных участков, 20.08.2022, О.Л. [Ложникова и др., 2023a]; 46.94422° с.ш., 142.73661° в.д., 30 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск, край большого пустыря на ул. Пушкина, вегетативная заросль, 9.09.2025, А.С., О.Л., № S-2919 (MW; iNat 319770205); 46.94409° с.ш., 142.73720° в.д., там же, 9.09.2025, А.С. (iNat 319770218). **Другие материалы:** 46.96958° с.ш., 142.76451° в.д., г. Южно-Сахалинск, 15.08.2021, Н. Ликсакова, опр. М. Маллалиев (iNat 106630587); 46.96631° с.ш., 142.74757° в.д., там же, 17.09.2022, Т. Коротева, опр. А.С. (iNat 141348841); 46.96815° с.ш., 142.76189° в.д., там же, 12.08.2023, Д. Попов (iNat 178067917); 46.96962° с.ш., 142.76741° в.д., там же, 8.08.2024, И. Сухов, опр. А.С. (iNat 243301984); 46.96872° с.ш., 142.75954° в.д., там же, 8.08.2024, И. Сухов (iNat 243301920).

Вид был впервые обнаружен на острове в августе 2021 г. как в Южно-Сахалинске, так и в Охе [Ложникова и др., 2023a]. Вид регулярно встречается в культуре наряду с другими видами мяты. При этом активно разрастается вегетативно как в местах, куда попадают корневища, так и в виде остатка былой культуры на давно заброшенных участках. Пока отмечен только в трёх населённых пунктах, но наверняка последуют и новые находки.

## Onagraceae

### *Epilobium hirsutum* L.

**Оригинальные материалы:** 46.96928° с.ш., 142.76100° в.д., г. Южно-Сахалинск, близ лыжероллерной трассы, обочина, 14.08.2025, А.С. (iNat 315474902); 46.94323° с.ш., 142.72846° в.д., 30 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск, ж.д. (между руч. Пригородный и пл. Университет), полоса отчуждения, 1.09.2025, А.С., № S-2600 (MW; iNat 318580215); 46.96661° с.ш., 142.76114° в.д., г. Южно-Сахалинск, городской парк имени Ю.А. Гагарина, 6.09.2025, А.С., О.Л. (iNat 319477395); 46.95053° с.ш., 142.69836° в.д., г. Южно-Сахалинск, левобережная пойма р. Сусуя, 9.09.2025, О.Л. (iNat 312769992). **Другие материалы:** 46.93406° с.ш., 142.72686° в.д., г. Южно-Сахалинск, обочина дороги, у дренажной канавы, 31.07.2017, К. Корзников (VBGI38652, n.v.); 47.02340° с.ш., 142.71994° в.д., г. Южно-Сахалинск, Луговое, обочина тропинки, в зарослях высокотравья в канаве, 1.08.2022, Т. Коротева (iNat 141081202) [Коротева, 2023]; 47.40308° с.ш., 142.85192° в.д., Долинский округ, с. Стародубское, 19.08.2022, Т. Коротева, опр. Д. Бочков (iNat 141491859); 47°00'42.9" с.ш., 142°44'10.3" в.д., г. Южно-Сахалинск, обочина дороги, заросли высокотравья (*Cirsium*, *Reynoutria sachalinensis*) в придорожной канаве, 8.09.2022, Т. Коротева (SAK) [Коротева, 2023]; 47.01194° с.ш., 142.73625° в.д., г. Южно-Сахалинск, 29.07.2023, Т. Коротева (iNat 175508562); 46.96998° с.ш., 142.77071° в.д., там же, 11.08.2024, И. Сухов (iNat

243610377); 46.98664° с.ш., 142.75355° в.д., там же, 17.08.2024, Т. Коротева (iNat 236250964); 46.96141° с.ш., 142.73263° в.д., там же, 31.07.2025, Т. Коротева (iNat 304375326); 46.95074° с.ш., 142.79035° в.д., там же, 16.08.2025, Т. Коротева (iNat 306687681).

Вид включён в раздел по локальным инвазиям «Чёрной книги флоры Дальнего Востока» [Виноградова и др., 2021]. Единственная известная на тот момент на Дальнем Востоке популяция в Находке с 1998 г. тенденции к распространению не обнаруживала. На Сахалине картина принципиально иная: впервые вид найден на острове в 2017 г. на пересечении ул. Паркаева и ул. Железнодорожная, на 5 лет раньше, чем считалось до этого [Коротева, 2023]. Сейчас известно уже более 10 точек этого вида в областном центре и его ближайших окрестностях. За пределами этой территории растение пока найдено только один раз – близ Стародубского Долинского округа в 2022 г.

## Plantaginaceae

### *Veronica filiformis* Sm.

**Оригинальные материалы:** 46°57'15" с.ш., 142°45'13" в.д., г. Южно-Сахалинск, на газонах, 26.05.2020, О.Л. [Ложникова и др., 2023a]; 47°19'19" с.ш., 142°47'38" в.д., г. Долинск, на клумбах и придомовых парадниках, 17.06.2021, О.Л. [Ложникова и др., 2023a]; 47.32117° с.ш., 142.79962° в.д., г. Долинск, 18.05.2022, О.Л. (iNat 272639224); 47.02976° с.ш., 142.71623° в.д., г. Южно-Сахалинск, Луговое, 31.05.2022, О.Л. (iNat 272639350); 47.32560° с.ш., 142.63301° в.д., Долинский округ, с. Углезаводск, 24.05.2025, О.Л. (iNat 284524620); 46.94037° с.ш., 142.73139° в.д., 30 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск, руч. Пригородный (от ул. Ленина до ж.д.), обочина проезда вдоль русла, 1.09.2025, А.С., № S-2591 (MW; iNat 318576434); 46.96233° с.ш., 142.75633° в.д., г. Южно-Сахалинск, городской парк имени Ю.А. Гагарина, 6.09.2025, А.С., О.Л. (iNat 319419271); 46.91516° с.ш., 142.76249° в.д., Южно-Сахалинск (вост. окраина), ЛЭП между р. Еланька и СНТ «Дружба» (вдоль нового сегмента ул. Горького), 8.09.2025, А.С., О.Л. (iNat 319523468). **Другие материалы:** 46.96046° с.ш., 142.74774° в.д., г. Южно-Сахалинск, 23.06.2021, А. Тебенков (iNat 84116223); 46.96617° с.ш., 142.7613° в.д., там же, 21.05.2022, Т. Коротева, опр. И. Кобузева (iNat 141111833), 30.05.2022, Т. Коротева (iNat 141588585); 46.96646° с.ш., 142.76130° в.д., там же, 23.05.2023, Т. Коротева (iNat 175922023); 46.96609° с.ш., 142.74832° в.д., там же, 17.05.2024, В. Архипов, опр. Д. Альбах (iNat 227060133); 46.94372° с.ш., 142.75650° в.д., там же, 31.05.2024, В. Потопаева, опр. Д. Альбах (iNat 219498376); 46.98692° с.ш., 142.75825° в.д., там же, 5.06.2024, Т. Коротева, опр. Д. Альбах (iNat 220653218); 46.95912° с.ш., 142.74479° в.д., там же, 3.07.2024, Л.

Ефимцева (iNat 226890867); 46.95898° с.ш., 142.74415° в.д., там же, 15.07.2024, @assoliter (iNat 229431930); 47.02395° с.ш., 142.75308° в.д., там же, 13.06.2025, А. Голубева (iNat 292327121); 46.95890° с.ш., 142.75735° в.д., там же, 14.06.2025, А. Сальников, опр. Д. Альбах (iNat 301034945); 47.16938° с.ш., 142.75634° в.д., округ Южно-Сахалинск, с. Старорусское, 24.05.2022, В. Ковалёва (iNat 118500001); 46.86543° с.ш., 143.15048° в.д., Корсаковский округ, Охотское, 26.05.2022, В. Ковалёва (iNat 118992643); 46.78864° с.ш., 142.44022° в.д., Анивский округ, с. Урожайное, 14.05.2023, С. Макеев (iNat 161554644); 46.78789° с.ш., 142.48972° в.д., Анивский округ, с. Петропавловское, 19.05.2024, В. Архипов (iNat 251294470); 46.79522° с.ш., 142.48760° в.д., Анивский округ, СНТ «Медик», 23.05.2024, В. Архипов (iNat 251307681); 46.71844° с.ш., 142.52662° в.д., г. Анива, 3.06.2024, В. Лузанов (iNat 222832709); 47.26011° с.ш., 142.02268° в.д., Холмский округ, с. Пионеры, 2.07.2024, Л. Ефимцева (iNat 229654116); 46.65457° с.ш., 141.87370° в.д., г. Невельск, 11.05.2025, Т. Коротеева (iNat 280174254).

Вид известен по сборам с 2020 г. [Ложникова и др., 2023а]. Широко распространился по Южному Сахалину, как правило, в населённых пунктах, реже у дорог. Сейчас известен как минимум из девяти поселений на территории шести округов. Легко формирует вегетативные ковры на дачах и по краям СНТ, на газонах, вдоль дорожек и тротуаров. Исключительно активен на территории Ботанического сада (наблюдения 2025 г.).

## Обсуждение

### 1. Ранние находки ряда видов

В нашем предварительном перечне интересных находок по итогам работ 2025 г. было ещё несколько видов, которые лишь недавно были приведены для Сахалина в литературе или вовсе казались нам новинками. Однако внимательная работа с источниками позволила выяснить, что они появились на острове раньше, чем считалось.

*Telekia speciosa* (Schreb.) Baumg. Телекия только недавно была указана в литературе для Сахалина [например, Cherinoga et al., 2024], хотя известна тут, как минимум, с 2007 г.: окрестности г. Южно-Сахалинска, обочина лыжно-роллерной трассы, 6.08.2007, В. Покатайкин, опр. С. Майоров (<https://www.plantarium.ru/page/image/id/162933.html>). В дальнейшем на iNaturalist разными авторами было опубликовано свыше 20 наблюдений из-под Южно-Сахалинска, сделанных

в 2016–2025 гг. На основании этих данных точка попала на карты «Атласа флоры России» [Дудов, Серёгин, 2026]. Сейчас общая площадь местности, очерченной крайними известными точками вида (включает упомянутую трассу, городской парк, прилегающие городские кварталы, просеки ЛЭП и обочины горной дороги на пос. Лесной, а также нижнюю станцию Горного Воздуха), составляет 6 км², а расстояние между самыми дальними точками – 4 км. В этих местах по состоянию на 2025 г. образует крупные постепенно расселяющиеся популяции. В то же время находка в Долинском р-не пока единственная.

*Fragaria ×ananassa* (Duchesne ex Weston) Duchesne ex Rozier. Одицавшая клубника (садовая земляника) впервые отмечена на Сахалине по материалам экспедиций ВИР 2003–2013 гг. по нескольким сборам в окрестностях Южно-Сахалинска, в Долинском и Холмском округах [Сабитов и др., 2014]. По нашим наблюдениям и сборам 2025 г., она является нередкой и представлена здесь формой без столонов. Нами один раз была встречена форма со столонами (вероятно, интродуцированные из европейской части растения): 46.01718° с.ш., 142.17050° в.д., 2–5 м н.у.м., Анивский р-н, п-ов Крильон, мыс Анастасия, территория биостанции, приморский луг на старых антропогенных ямах и насыпях, активно размножается усами, 27.08.2025, А.С., № S-2531 (MW; iNat 318176610). Возможно, растения со столонами и без них относятся к разным гибридным таксонам.

*Hesperis matronalis* L. Вид включён в «Чёрную книгу флоры Дальнего Востока» [Виноградова и др., 2021]. Помимо того, «первые» был указан из-под Южно-Сахалинска по сбору 2022 г., также в обсуждении было упомянуто наблюдение из Невельска за 2019 г. [Коротеева, 2023]. Однако из Холмского округа вид уже был известен по более раннему сбору: окрестности пос. Правда, у жилья, 15.08.1982, anonymous (МНА) [Виноградова и др., 2021]. К концу 2025 г. отмечен в девяти населённых пунктах в шести административных округах. Большинство наблюдений сделаны в районе Горного Воздуха, городского парка и прилегающих местностей. Успешно плодоносит и легко расселяется семенами.

*Stellaria aquatica* (L.) Scop. (*Myosoton aquaticum* (L.) Moench). Вид не был собран отечественными исследователями на Сахалине и не опал в чеклист [Баркалов, Таран, 2004]. Позднее В.Ю. Баркалов (2012) сообщил: «Одно из широко распространённых растений в Японии, характерных для берегов водоёмов и обочин дорог на низменности [Ohwi, 1965]. S. Sugawara [1937, 1939, 1940ab] указывает *Myosoton aquaticum* для Монерона и Корсакова. Однако в российских ботанических источниках сведения по этому виду отсутствуют. Сборы также отсутствуют». Ранее на основании тех же данных показан для Монерона [Баркалов и др., 2006], но на карте «Атласа флоры России» эта точка поставлена под сомнение [Дудов, Серёгин, 2026]. Вид собран нами в одном месте: 46.95892° с.ш., 142.75628° в.д., 80 м н.у.м., г. Южно-Сахалинск, ул. Горького, напротив сквера Героев, свежий газон, у тротуара, 6.09.2025, А.С., О.Л., № S-2823 (MW, SAK; iNat 319491174, 322385309); там же, 16.08.2025, А.С. (iNat 315757810). Известен также из Приморского края [Кожевников и др., 2018; Кожевникова, 2021]. На Камчатке был известен около 100 лет назад [Hultén, 1928], а повторно был задокументирован только в 2020 г. Б. Большаковым (iNat 57432614, опр. Д. Бочков).

## 2. Векторы появления и местообитания новых чужеродных видов

**Векторы появления новых видов.** По векторам мы разделили приведённые нами новинки (41 вид) на несколько основных групп: беглецы из культуры, сорняки культурных растений, заносы со строительной техникой, заносы с травосмесями, случайное проникновение с человеком (на обуви, одежде и т.п.). Специальная группа – это гибриды с участием чужеродных видов.

Беглецами из культуры являются 18 видов. Это 9 видов декоративных (в том числе ампельных) растений (*Aquilegia vulgaris*, *Callistephus chinensis*, *Calystegia sepium*, *Campanula persicifolia*, *Oenothera glazioviana*, *Parthenocissus inserta*, *Silene chalcidonica*, *Symphotrichum ×salignum*, *Tanacetum vulgare*, *Viola ×wittrockiana*); 6 видов пищевых и ароматических растений (*Amelanchier ×spi-*

*cata*, *Amelanchier alnifolia*, *Mentha ×verticillata*, *Prunus cerasifera*, *Rubus allegheniensis*, *Solanum lycopersicum*); 2 вида деревьев из регулярного озеленения (*Salix alba*, *Ulmus pumila*).

Случайно интродуцированными сорняками городского озеленения являются 3 вида: *Salix cinerea* и *Salix triandra*, отмеченные в качестве случайной примеси в регулярных городских посадках спиреи, и *Bidens maximowicziana*, характерный для цветочных клумб.

Нам удалось выяснить проникновение некоторых видов со строительной техникой. При обследовании выровненного бульдозером большого участка под ЛЭП между р. Еланька и СНТ «Дружба» (вдоль нового сегмента ул. Горького) на снятом грунте в одном месте нами было обнаружено сразу несколько растений, характерных для опушечных и луговых местообитаний в Средней России. Новинками для Сахалина стали 5 видов: *Argentina anserina* s.str., *Carex hirta*, *Lipandra polysperma*, *Oxybasis rubra*, *Rubus caesius*. Тут же были отмечены такие нередкие в средней полосе виды, как *Limosella aquatica* L., *Androsace filiformis* Retz., *Sagina procumbens* L., *Spergularia rubra* (L.) J. Presl et C. Presl, *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Ranunculus sceleratus* L.

С рекультивационными травосмесями сюда попали 5 новых видов для флоры Сахалина: *Centaurea stoebe* s.l., *Euphrasia brevipila*, *Hypochaeris radicata*, *Medicago ×varia*, *Pimpinella saxifraga*. Это растения, отмеченные как вдоль трубопроводов, так и на широких рекультивированных просеках под ЛЭП на восточной окраине Южно-Сахалинска. Кроме того, *Pimpinella saxifraga* и *Hypochaeris radicata* были по одному разу найдены вдоль дорог или у мест автостоянок.

Ещё 8 видов мы считаем случайно попавшими на остров с человеком (на одежде, обуви или, возможно, с грязью на автотранспорте). Это растения с цепкими или очень мелкими семенами, всего 8 видов: *Bidens frondosa*, *Circaea ×intermedia*, *Cirsium incanum*, *Epilobium pseudorubescens*, *Eragrostis imberbis*, *Oenothera depressa*, *Oenothera rubricaulis*, *Poa supina*.



Небольшую группу представляют гибридогенные виды, которые образовались на Сахалине в местах совместного произрастания чужеродных видов (2 вида): *Arctium ×ambiguum*, *Geum ×spurium*. Такие растения традиционно относятся к чужеродным [Виноградова и др., 2021].

**Местообитания новых видов.** По местообитаниям мы разделили приведённые нами новинки (41 вид) на несколько основных групп: антропогенные луга, края дачных посёлков, пригородные леса, участки со снятым грунтом, населённые пункты, поймы, рекультивированные участки. Если какой-то вид был встречен в двух и более местообитаниях, мы относили его к тому, где он более активно внедряется в естественные сообщества (например, поймы, а не участки со снятым грунтом).

Больше всего видов (12) было отмечено по краям дачных посёлков, где они растут на стихийных компостных кучах, по кюветам, краям дорожек, по сорным местам вдоль оград, прилегающим лесным тропинкам и просекам, куда также время от времени попадает дачный сор. Это *Aquilegia vulgaris*, *Callistephus chinensis*, *Calystegia sepium* s.str., *Campanula persicifolia*, *Mentha ×verticillata*, *Oenothera glazioviana*, *Parthenocissus inserta*, *Poa supina*, *Rubus allegheniensis*, *Silene chalcidonica*, *Salix alba*, *Tanacetum vulgare*, *Viola ×wittrockiana*. Кроме того, *Aquilegia vulgaris* натурализовалась на старом городском кладбище и иногда попадает в городе в щелях асфальта, а *Mentha ×verticillata* отмечена в областном центре у гаражей.

В пригородных лесах и на лесных участках городских парков (как правило, на опушках и вдоль дорожек) мы отметили 6 видов: *Circaea ×intermedia*, *Geum ×spurium*, *Symphyotrichum ×salignum*, *Prunus cerasifera*, *Amelanchier ×spicata*, *Amelanchier alnifolia*. Последние 2 вида легко разносятся птицами из дачной культуры, в том числе на большие расстояния.

В широкую группу растений, которые растут в населённых пунктах, попали 5 видов: *Bidens maximowicziana*, *Epilobium pseudorubescens*, *Salix cinerea*, *Salix triandra*, *Ulmus pumila*. Пути их появления и вытекающие из них характерные местообитания обо-

значены выше.

На нарушенных участках со снятым грунтом мы отметили 5 видов: *Argentina anserina*, *Carex hirta*, *Lipandra polysperma*, *Rubus caesius*, *Solanum lycopersicum*. Последний вид иногда в виде проростков вырастает на городских газонах.

На искусственных лугах на месте рекультивированных участков в основном растут следующие 5 видов: *Centaurea stoebe*, *Euphrasia brevipila*, *Hypochaeris radicata*, *Medicago ×varia*, *Pimpinella saxifraga*.

В поймах крупных рек (Сусуя, Найба, Лютога) отмечены 4 вида: *Bidens frondosa*, *Cirsium incanum*, *Eragrostis imberbis*, *Oxybasis rubra*. Они растут в различных местообитаниях – на прирусловом наилке, в колеях грунтовых дорог, по луговым участкам, по берегам водоёмов.

Наконец, преимущественно на антропогенных лугах отмечены 3 вида: *Arctium ×ambiguum*, *Oenothera depressa*, *Oenothera rubricaulis*.

### Заключение

В настоящем сообщении мы привели для Сахалина 41 новый вид. Большинство (32 вида) впервые зафиксированы в 2025 г.: *Amelanchier alnifolia*, *Arctium ×ambiguum*, *Argentina anserina* s.str., *Bidens maximowicziana*, *Callistephus chinensis*, *Campanula persicifolia*, *Carex hirta*, *Centaurea stoebe* s.l., *Cirsium incanum*, *Eragrostis imberbis*, *Euphrasia brevipila*, *Geum ×spurium*, *Hypochaeris radicata*, *Lipandra polysperma*, *Mentha ×verticillata*, *Oenothera depressa*, *Oenothera glazioviana*, *Oenothera rubricaulis*, *Oxybasis rubra*, *Parthenocissus inserta*, *Pimpinella saxifraga*, *Poa supina*, *Prunus cerasifera*, *Rubus allegheniensis*, *Rubus caesius*, *Salix alba*, *Salix cinerea*, *Salix triandra*, *Silene chalcidonica*, *Solanum lycopersicum*, *Tanacetum vulgare* s.str., *Ulmus pumila*. Более ранние находки учтены для 9 видов: *Amelanchier ×spicata* (2022 г.), *Aquilegia vulgaris* (2023 г.), *Bidens frondosa* (2023 г.), *Calystegia sepium* s.str. (2022 г.), *Circaea ×intermedia* (2016 г.), *Epilobium pseudorubescens* (2023 г.), *Medicago ×varia* (2019 г.), *Symphyotrichum ×salignum* (2024 г.), *Viola ×wittrockiana* (2022 г.).

Большинство новых видов – это беглецы из культуры (18 видов), ещё 8 видов мы считаем случайными попавшими с человеком (на одежде, обуви или, возможно, с грязью на автотранспорте), по 5 видов были случайно интродуцированы с травосмесями и со строительной техникой. Различные местообитания по краям дачных посёлков и в населённых пунктах дали большинство новых находок. Именно по этим векторам и местообитаниям следует ждать новых находок.

Среди чужеродных растений, первые находки которых на Сахалине были сделаны с 2015 по 2024 г., есть как стремительно расселившиеся виды (например, *Medicago lupulina*, *Veronica filiformis* и др.), так и растения, которые остаются известными по редким случайным находкам. Также нами показана история расселения *Telekia speciosa*, *Fragaria ×ananassa*, *Hesperis matronalis*, *Stellaria aquatica*, для которых учтены более ранние находки, и возможный сценарий расселения по Сахалину *Silene dioica*.

Чужеродная флора Сахалина насчитывает сейчас 370 видов.

### Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

### Благодарности

Полевые работы А.П. Серёгина на Сахалине были поддержаны грантом Некоммерческого благотворительного фонда «Поддержка биоисследований “БИОМ”» (грант № 12/2025-гр). Оцифровка гербарных материалов по флоре Сахалина в Гербарии МГУ, в том числе обширных новых включений А.П. Серёгина, идёт по проекту РНФ «Атлас флоры России: система документации и анализа пространственного разнообразия растений» (грант № 21-77-20042).

Полевые работы О.О. Ложниковой были выполнены в рамках государственного задания ИМГиГ ДВО РАН по теме «Наземные растения Сахалина и Курильских островов: внутренняя структура, сообщества и биоразнообразие в условиях различной напряжённости среды» (FWWM-2024-0004).

Авторы выражают благодарность всем пользователям платформы iNaturalist, которые разместили свои наблюдения по чужеродным растениям флоры Сахалина: Т. Коротеева, А. Голубева, А. Ефремов, А. Кордюков, А. Оботуров, А. Сальников, А. Тебенков, В. Архипов, В. Береснев, В. Ковалёва, В. Лузанов, В. Потопаева, В. Степанов, Д. Попов, Д. Шильников, И. Руденко, И. Сухов, И. Яценко, К. Зайцева, Л. Ефимцева, М. Бухарева, Н. Виноградов, Н. Ликсакова, Н. Наконечный, Н. Ромакин, О. Асеева, О. Яценко, С. Богданович, С. Макеев, С. Нестерова, С. Стефанов, а также анонимным пользователям @assoliter, @helen\_sun, @olgarf, @zefirka2022. Отдельные наблюдения в разное время были определены коллегами-экспертами проекта «Флора России» (А. Верховзина, Б. Большаков, Д. Альбах, Д. Бочков, И. Кобузева, М. Маллалиев, О. Чернягина, С. Леднев, С. Майоров, Т. Коротеева, Ю. Шнер).

Отдельно выражаем благодарности О. Яценко, И. Яценко (ГБС РАН), А. Кокорину, Н. Гамовой, Д. Бочкову (МГУ) за перевозку в Москву, препарирование и дальнейшую сушку сахалинских коллекций А.С.

### Литература

- Антонова Л.А. Адвентивный компонент флоры морского побережья Хабаровского края // Комаровские чтения. 2014. Вып. 62. С. 63–105.
- Антонова Л.А. Современное состояние чужеродного компонента флоры Хабаровского края // Региональные проблемы. 2017. Т. 20, № 2. С. 5–12.
- Баркалов В.Ю. Флора Курильских островов. Владивосток: Дальнаука, 2009. 468 с.
- Баркалов В.Ю. Заметки о видах сосудистых растений Сахалина и Курильских островов по материалам гербариев Хоккайдского университета, Япония // Растительный и животный мир островов северо-западной части Тихого океана: мат. Международного курильского и Международного сахалинского проектов. Владивосток: Дальнаука, 2012. С. 79–102.
- Баркалов В.Ю., Таран А.А. Список видов сосудистых растений острова Сахалин // Растительный и животный мир острова Сахалин: мат. Международного сахалинского проекта. Ч. 1. Владивосток: Дальнаука, 2004. С. 39–66.
- Баркалов В.Ю., Коробков А.А., Цвелев Н.Н. Астровые (Сложноцветные) – Asteraceae (Compositae) // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 6. СПб: Наука, 1992. С. 1–428.
- Баркалов В.Ю., Такахаша Х., Павлова Н.С., Таран А.А. Флора острова Монерон // Растительный и животный

- мир острова Монерон: мат. Международного сахалинского проекта. Владивосток: Дальнаука, 2006. С. 55–130.
- Баркалов В.Ю., Якубов В.В., Таран А.А. Флористические находки на Сахалине и Курильских островах // Ботанический журнал. 2009. Т. 94, № 11. С. 1715–1725.
- Большаков Н.М. Salicaceae – Ивовые // Флора Сибири. Т. 5: Salicaceae – Ericaceae. Новосибирск: Наука, 1992. С. 8–59.
- Виноградова Ю.К., Антонова Л.А., Дарман Г.Ф. и др. Чёрная книга флоры Дальнего Востока: инвазионные виды растений в экосистемах Дальневосточного федерального округа. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2021. 510 с.
- Воробьев Д.П., Ворошилов В.Н., Гурзенков Н.Н. и др. Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов. Л.: Наука, 1974. 372 с.
- Гамова Н.С., Юрцева О.В., Бочков Д.А., Коротков Ю.Н. Флористические находки в Байкальском заповеднике и на сопредельных территориях: адвентивные виды // Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича. 2025. Вып. 36. С. 106–125.
- Девятова Е.А., Чернягина О.А., Абрамова Л.М. Конспект адвентивной флоры г. Петропавловска-Камчатского // Вестник Северо-Восточного федерального университета им. М.К. Аммосова. 2016. № 4(54). С. 5–16.
- Дудов С.В., Серёгин А.П. (ред.). Атлас флоры России [Электронный ресурс]. М.: МГУ, 2026. <https://plant.dero.msu.ru/> (проверено 28.01.2026).
- Жирова О.С. *Cirsium Hill* – Бодяк // Флора Сибири. Т. 13: Asteraceae (Compositae). Новосибирск: Наука, 1997. С. 213–222.
- Кожевников А.Е. Сытевые – *Superaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 3. Л.: Наука, 1988. С. 175–403.
- Кожевников А.Е. Колокольчиковые – *Campanulaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 8. СПб.: Наука, 1996. С. 269–301.
- Кожевников А.Е., Кожевникова З.В. Комплекс адвентивных видов растений как компонент природной флоры Дальнего Востока России: разнообразие и пространственное изменение таксономической структуры // Комаровские чтения. 2011. Вып. 58. С. 5–36.
- Кожевников А.Е., Кожевникова З.В. Таксономический состав и особенности природной флоры Приморского края // Комаровские чтения. 2014. Вып. 62. С. 7–62.
- Кожевников А.Е., Кожевникова З.В., Андерберг А. и др. Северная граница распространения *Myosoton aquaticum* (L.) Moench (Caryophyllaceae) в Восточной Азии // Комаровские чтения. 2018. Вып. 65. С. 83–88.
- Кожевникова З.В. Новые и редкие чужеродные виды сосудистых растений в Приморском крае // Turczaninowia. 2021. Т. 24, № 4. С. 186–201.
- Коротеева Т.И. Новые и редкие инвазионные виды во флоре о. Сахалин (Российский Дальний Восток) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2023. Т. 128, вып. 3. С. 63–65.
- Коротеева Т.И. Флористические находки на острове Сахалин // Turczaninowia. 2024. Т. 27, № 1. С. 108–113.
- Курбатский В.И. Определитель видов рода *Potentilla* L. (лапчатка) Азиатской России. Томск: Изд-во Томского ун-та, 2016. 52 с.
- Ложникова О.О. Новые чужеродные виды растений семейства Lamiaceae для флоры острова Сахалин // Ботанический журнал. 2024. Т. 109, № 5. С. 518–521.
- Ложникова О.О. Чужеродные виды растений во флоре острова Сахалин: мат. 6-й (14-й) Международной ботанической конф. молодых учёных в Санкт-Петербурге (21–25 апреля 2025 г.). СПб.: БИН РАН, 2025. С. 100.
- Ложникова О.О., Сабирова Н.Д., Сабиров Р.Н. Новые виды чужеродных растений во флоре острова Сахалин // Ботанический журнал. 2023а. Т. 108, № 4. С. 383–387.
- Ложникова О.О., Сабирова Н.Д., Сабиров Р.Н. Новые чужеродные виды сосудистых растений во флоре острова Сахалин // Turczaninowia. 2023б. Т. 26, № 4. С. 52–58.
- Луферов А.Н., Стародубцев В.Н. Лютиковые – Ranunculaceae // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 7. СПб.: Наука, 1995. С. 9–144.
- Майоров С.Р., Чернягина О.А. К чужеродной флоре Камчатского края // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: мат. 24-й Международной научной конференции. Петропавловск-Камчатский: Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, 2023. С. 142–145.
- Мочалова О.А., Хорева М.Г. Особенности флоры заповедника «Магаданский» // Вестник Дальневосточного отделения РАН. 2011. № 2(156). С. 107–113.
- Недолужко В.А. Ивовые – Salicaceae // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 7. СПб.: Наука, 1995. 395 с.
- Пименов М.Г. Сельдерейные (Зонтичные) – Apiaceae (Umbelliferae) // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 2. Л.: Наука, 1987. С. 203–277.
- Пименов М.Г., Остроумова Т.А. Зонтичные (Umbelliferae) России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 477 с.
- Пробатова Н.С. Вьюнковые – Convolvulaceae // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 4. Л.: Наука, 1989. С. 356–364.
- Пробатова Н.С., Крестовская Т.В. Lamiaceae (Labiatae) – Яснотковые (Губоцветные) // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 7. СПб.: Наука, 1995. С. 294–379.
- Рубцова Т.А., Антонова Л.А. Адвентивный компонент флоры Еврейской автономной области: современный список видов, дополнения // Региональные проблемы. 2020. Т. 23, № 2. С. 12–22.
- Сабиров Р.Н., Сабирова Н.Д., Ложникова О.О. Адвентивные виды сосудистых растений во флоре г. Южно-Сахалинска и его окрестностей // Вестник Сахалинского музея. 2019. № 4. С. 54–66.
- Сабирова Н.Д., Сабиров Р.Н. Новые адвентивные виды во флоре Сахалина // Ботанический журнал. 2018. Т. 103, № 7. С. 930–933.



- Сабитов А.Ш., Чебукин П.А., Чжан Ц., Бурляева М.О. Мобилизация генетического разнообразия диких родичей культурных растений Дальнего Востока России и Северо-Восточного Китая (по материалам экспедиций ДВОС ВИР 2001–2013 гг.) // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2014. Т. 175, № 4. С. 28–45.
- Серёгин А.П. Флористические заметки по некоторым видам *Eragrostis* (Gramineae) в России // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2012. Т. 117, вып. 6. С. 73–75.
- Серёгин А.П. Флористические находки в окрестностях Новосибирска // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2020. Т. 125, вып. 4. С. 41–45.
- Скворцов А.К. К систематике и номенклатуре адвентивных видов рода *Epilobium* (Onagraceae) во флоре России // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1995. Т. 100, вып. 1. С. 74–78.
- Сосудистые растения советского Дальнего Востока: Т. 1. Л.: Наука, 1985. 398 с. Т. 2. Л.: Наука, 1987. 446 с. Т. 3. Л.: Наука, 1988. 421 с. Т. 4. Л.: Наука, 1989. 380 с. Т. 5. Л.: Наука, 1991. 390 с. Т. 6. СПб.: Наука, 1992. 428 с. Т. 7. СПб.: Наука, 1995. 395 с. Т. 8. СПб.: Наука, 1996. 383 с.
- Старченко В.М. Адвентивная флора долины Бурей (Амурская область) // Учёные записки Забайкальского государственного университета. Серия: Биологические науки. 2016. Т. 11, № 1. С. 52–58.
- Таран А.А. Новые и редкие виды сосудистых растений для флоры острова Сахалин // Бюллетень Главного ботанического сада. 2016. Вып. 202 (2/2016). С. 29–32.
- Флора российского Дальнего Востока: Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока». Т. 1–8 (1985–1996). Владивосток: Дальнаука, 2006. 456 с.
- Цвелев Н.Н., Пробатова Н.С. Злаки России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2019. 646 с.
- Чернягина О.А. Дополнение к списку чужеродной флоры г. Петропавловска-Камчатского // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: мат. 25-й Всероссийской научной конференции. Петропавловск-Камчатский; М.: BCC Press, 2024. С. 189–192.
- Чернягина О.А., Штрекер Л., Девятова Е.А. Адвентивные виды во флоре полуострова Камчатка // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: докл. 14-й Международной научной конференции. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2014. С. 113–121.
- Щеглова И.П. Флора городских поселений побережья залива Советская Гавань (Хабаровский край) // Комаровские чтения. 2023. Вып. 71. С. 191–242.
- Эбель А.Л. Конспект флоры северо-западной части Алтае-Саянской провинции. Кемерово: Ирбис, 2012. 568 с.
- Якубов В.В., Чернягина О.А. Каталог флоры Камчатки (сосудистые растения). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2004. 165 с.
- Chepinoga V.V., Barkalov V.Y., Ebel A.L. et al. Checklist of vascular plants of Asian Russia // Botanica Pacifica. 2024. Vol. 13, no. S3. P. 3–310.
- Flora of Japan / Ed. by K. Iwatsuki et al. Vol. IIb. [Angiospermae, Dicotyledoneae, Sympetalae(b)]. Tokyo: Kodansha LTD, 1995. 181 p.
- Fukuda T., Taran A.A., Sato H. et al. Alien plants collected or confirmed on the islands of Shikotan, Kunashir and Iturup on the 2009–2012 botanical expeditions // Bulletin of the Hokkaido University Museum. 2014. Vol. 7 [Biodiversity and Biogeography of the Kuril Islands and Sakhalin. Vol. 4]. P. 8–26.
- Hultén E. Flora of Kamtchatka and the adjacent islands. Vol. II. Dicotyledoneae, Salicaceae – Cruciferae [Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar, Ser. 3. Vol. 5. Pt. 2]. Uppsala: Almqvist & Wiksell, 1928. 218 p.
- Kozhevnikov A.E., Kozhevnikova Z.V., Kwak M., Lee B.Y. 2019. Illustrated flora of the Primorsky Territory (Russian Far East). Incheon: National Institute of Biological Resources, 2019. 1124 p.
- Ohwi J. Flora of Japan. Washington: Smithsonian Institution, 1965. 1067 p.
- Probatova N.S., Krivenko D.A., Barkalov V.Y. Further chromosome studies on the flora of Sakhalin and the Kurils, with additions from adjacent regions of the Russian Far East // Botanica Pacifica. 2017. Vol. 6, no. 2. P. 69–75.
- Seregin A.P., Bochkov D.A., Shner J.V. et al. “Flora of Russia” on iNaturalist: a dataset // Biodiversity Data Journal. 2020. Vol. 8. e59249.
- Sugawara Sh. Illustrated flora of Saghalien: with descriptions and figures of phanerogams and higher cryptogams indigenous to Saghalien. Tokyo: Ganshodo: Vol. 1. 1937. Pp. 1–508; Vol. 2. 1939. Pp. 509–1144; Vol. 3. 1940a. Pp. 1145–1684; Vol. 4. 1940b. Pp. 1685–1957.
- Tsuchiya T. Botanical collection of Gifu Prefecture Museum // National Museum of Nature and Science, Japan. 2023. Occurrence dataset (<https://doi.org/10.15468/g42ebk>). Accessed via GBIF.org 28.01.2026.
- Turkington R., Aarssen L.W. *Hypochoeris radicata* L. (*Achyrophorus radicans* (L.) Scop.) (Biological Flora of the British Isles. No. 156) // Journal of Ecology. 1983. Vol. 71, no. 3. P. 999–1022.
- Vernoslova M., Kryukova M., Seregin A. KHA Herbarium: collections of vascular plants. Version 1.6 // Institute of Water and Ecological Problems FEB RAS. 2026. Occurrence dataset (<https://doi.org/10.15468/hprpv6>). Accessed via GBIF.org on 14.02.2026.
- Yamamoto A. Plant specimens of Otaru Museum. Version 1.10 // National Museum of Nature and Science, Japan. 2025. Occurrence dataset (<https://doi.org/10.15468/g9sbtb>). Accessed via GBIF.org on 16.02.2026.
- Yanagisawa E. Vascular plant specimens of Nagano Environmental Conservation Research Institute // Nagano Prefecture National Museum of Nature and Science, Japan. 2025. Occurrence dataset (<https://doi.org/10.15468/dt7vzu>). Accessed via GBIF.org on 28.01.2026.

# NEW DATA ON ALIEN PLANTS OF SAKHALIN

©2026 Seregin A.P.<sup>1\*</sup>, Lozhnikova O.O.<sup>2\*\*</sup>

<sup>1</sup>Lomonosov Moscow State University, Leninskie Gory 1, Moscow, 119991, Russia,

<sup>2</sup>Institute of Marine Geology and Geophysics FEB RAS, Nauki Str. 1-B, Yuzhno-Sakhalinsk, 693022, Russia,

e-mail: \*[botanik.seregin@gmail.com](mailto:botanik.seregin@gmail.com), <https://orcid.org/0000-0002-1824-7453>;

\*\*[o.lozhnikova@imgg.ru](mailto:o.lozhnikova@imgg.ru), <https://orcid.org/0000-0001-6259-0307>

We report data on 61 alien vascular plant species recorded by the authors in 2025. These include 41 species new to the flora of Sakhalin, 16 species first recorded between 2015 and 2024, and 4 species for which earlier undocumented records were accounted for. Nine species are reported for the first time in the flora of the Russian Far East: *Geum* ×*spurium*, *Prunus cerasifera*, *Rubus allegheniensis*, *Amelanchier alnifolia*, *Circaea* ×*intermedia*, *Cirsium incanum*, *Salix cinerea*, *Salix triandra*, and *Viola* ×*wittrockiana*. Three species recorded on Sakhalin for the first time were previously included in the *Black Data Book of the Flora of the Russian Far East* (*Bidens frondosa*, *Pimpinella saxifraga*, and *Parthenocissus inserta*). All known localities for the species new to the island are cited, alongside information regarding their occurrences in adjacent territories is given. The majority of the new species escaped from cultivation (18 species), while eight are considered accidental introductions by humans (on clothing, footwear, or vehicles). Five species each were accidentally introduced via commercial seed mixtures and construction machinery. Most new records were found in various habitats on the outskirts of summer settlements and within urban areas. Data on the dispersal of 16 alien species that appeared on Sakhalin over the last decade are summarised. These include both rapidly spreading species (e.g., *Medicago lupulina*, *Veronica filiformis*) and those that remain restricted to rare, occasional occurrences. All known records for each of these species are provided. A potential dispersal scenario for *Silene dioica* on Sakhalin is discussed in detail. Furthermore, the dispersal histories of *Telekia speciosa*, *Fragaria* ×*ananassa*, *Hesperis matronalis*, and *Stellaria aquatica* are presented, accounting for earlier records that had previously been neglected. The alien flora of Sakhalin Island currently comprises 370 species.

**Key words:** vascular plants, flora, alien species, Sakhalin Island, Russian Far East, new records, invasions.

# ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ЧУЖЕРОДНОГО ВИДА *HELIX POMATIA* LINNAEUS, 1758 (HELICIDAE) НА ЮГЕ СРЕДНЕРУССКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ ПО ДАННЫМ АНАЛИЗА МИКРОСАТЕЛЛИТНЫХ ЛОКУСОВ

©2026 Снегин Э.А.\*, Сычёв А.А., Артемчук О.Ю., Снегина Е.А.

Белгородский государственный национальный исследовательский университет, Белгород, 308015, Россия  
e-mail: \*[snegin@bsuedu.ru](mailto:snegin@bsuedu.ru)

Поступила в редакцию 01.04.2026. После доработки 04.07.2026. Принята к печати 03.08.2026

Изучена генетическая структура популяций чужеродного вида *Helix pomatia* L. на юге Среднерусской возвышенности (Белгородская область) и сопредельных территориях с использованием микросателлитных локусов ДНК (STR). Было исследовано 156 особей из семи популяций. Для сопоставления была использована одна популяция *Helix thessalica* (Boettger, 1886) (20 особей), обитающая в районе исследования. Всего в пяти изученных STR-локусах было выделено 20 аллелей, из них 6 (30%) оказались приватными. При этом приватные аллели обнаружены в четырёх изученных популяциях, что составляет 50% от их общего числа. В среднем для всех групп были отмечены низкие уровни генетической изменчивости ( $H_o = 0.204 \pm 0.039$ ,  $H_e = 0.193 \pm 0.035$ ) и высокие показатели генетической подразделённости ( $F_{st} = 0.467$ ,  $\Phi_{st} = 0.439$ ,  $N_m = 0.736$ ). С помощью двух непараметрических методов: метод Чжао1-бс и метод «складного ножа» первого порядка (1<sup>st</sup> order jackknife), было оценено потенциальное генетическое разнообразие, ожидаемое при увеличении объёма выборки до бесконечности ( $N_{max}$ ). Три из восьми групп оказались с очень низким как реальным, так и потенциальным генетическим разнообразием. Кластерный анализ позволил выявить две группы популяций *H. pomatia*, имеющих, вероятно, различное происхождение. Группа *H. thessalica* (окрестности пос. Яблоново, Белгородская область), известная с конца XIX века, характеризуется устойчивой натурализацией в естественной среде. Сравнительный анализ генетических дистанций по М. Нею выявил значимую дифференциацию данной группы от популяций *H. pomatia*, что служит молекулярно-генетическим подтверждением её видового статуса. Оценка эффективной численности популяций ( $N_e$ ), проведённая с использованием метода неравновесного сцепления (LD), метода избытка гетерозигот (HetEx) и метода с использованием молекулярной родословной (MC), позволила получить статистически достоверные значения лишь для двух выборок (диапазон  $N_e$  составил 0,6–4,8). В остальных исследованных группах расчёт  $N_e$  оказался невозможен вследствие крайне низкого уровня генетической изменчивости. Дефицит аллельного полиморфизма в сочетании с выраженной генетической дифференциацией исследуемых выборок детерминирован эффектом основателя и генетической гетерогенностью исходных линий. Редукция эффективного размера популяций  $N_e$  и параметров генетического разнообразия указывает на низкий адаптивный потенциал и повышенную уязвимость данных групп к стохастическим факторам.

**Ключевые слова:** *Helix pomatia*; *Helix thessalica*; Среднерусская возвышенность; генетическая структура популяций; STR-маркеры.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-3-183-195

## Введение

Исследования популяционной структуры видов на границе ареалов являются важной составляющей понимания эволюционных процессов, так как часто здесь разворачиваются события, приводящие к направленным изменениям генетической структуры популяций. Особенно это актуально в случае с адвентивными видами, которые, попадая в новые условия через так называемые «экологиче-

ские плацдармы», претерпевают определённые структурные перестройки, приводящие в дальнейшем к освоению новых территорий и вытеснению местных видов.

*Helix pomatia* (Linnaeus, 1758) – это наземный брюхоногий моллюск, центром происхождения которого являются районы Средней и Юго-Восточной Европы [Шилейко, 1978]. В настоящее время вид активно расширяет границы своего ареала, продвигаясь



на север и восток Европейского континента [Шиков, 2007, 2022, Egorov, 2015; Лобачёв и др., 2015; Шихова, 2023; Адамова, 2025]. Заселение восточных регионов Европы связано с человеческим фактором, так как моллюск издавна являлся важным пищевым объектом и часто разводился с этой целью в различных подсобных хозяйствах.

Исследования проводили в восточной части его современного ареала, включающего преимущественно юг Среднерусской возвышенности (Белгородская область) и сопредельные территории, где вид является адвентивным. Также для сопоставления была исследована одна адвентивная популяция, обитающая в окрестностях г. Житомир (Украина).

В настоящее время в районе исследования *H. pomatia* встречается преимущественно в урбанизированных элементах ландшафта с неполноценными сообществами, где занимает нишу консументов первого порядка. В естественных экосистемах вид встречается крайне редко.

Ранее авторами неоднократно предпринимались попытки проанализировать генетическую структуру популяций этого вида с использованием различных подходов, включающих конхиометрический и фенетический анализ, анализ аллозимов и межмикросателлитных (ISSR) фрагментов ДНК [Snegin, Artemchuk, 2016, 2017; Snegin et al., 2018; Артемчук, Снегин, 2022]. Полученные данные свидетельствуют о значительной генетической вариабельности, о выраженной популяционной дифференциации и эффективном размере популяций исследуемого вида, что сопоставимо с аналогичными показателями аборигенных таксонов. Сформулирована гипотеза, согласно которой в адвентивных поселениях моллюска происходит формирование сбалансированной генетической структуры. Данный процесс в сочетании со специфическими биологическими и экологическими характеристиками вида детерминирует его высокую адаптивную способность к условиям урбанизированной среды и инвазионный потенциал при освоении новых территорий Восточной Европы.

Кроме *H. pomatia* на территории района исследования обитает как минимум одна

популяция предположительно чужеродного вида *Helix thessalica* (Boettger, 1886) (фессалийская улитка), ранее считавшегося подвигом виноградной улитки. В настоящее время на основе морфологического и молекулярно-филогенетического анализа выделен в отдельный вид [Korabek et al., 2016]. Выборка из указанного локалитета, представляющего собой восточную точку экспансии вида, привлечена нами для проведения сравнительного анализа. Исходный ареал этого вида приходится на Центральную Европу, юг Балканского полуострова, Карпаты.

Цель настоящей работы – изучить популяционную структуру *H. pomatia* на юге Среднерусской возвышенности и сопредельных территориях с использованием микросателлитных локусов ДНК (STR, short tandem repeats).

## Материал и методы

Для анализа популяционно-генетической структуры *H. pomatia* был использован материал криобанка НИЦ геномной селекции НИУ «БелГУ» (табл. 1). Всего было отобрано 156 образцов тканей от взрослых особей *H. pomatia* из семи природных популяций моллюска, обитающих на территории Среднерусской возвышенности и сопредельных регионов. Также для сопоставления была взята одна группа *H. thessalica* (20 особей), обитающая в районе исследования.

Для изучения популяционной структуры были использованы пять микросателлитных локусов [Krapal et al., 2016], объединённых в одну мультиплексную панель (табл. 2).

Праймеры были синтезированы в компании «Синтол» (Россия), при этом прямой праймер каждого локуса с 5'-конца был помечен соответствующей флуоресцентной меткой.

Выделение ДНК проводили из фрагмента ноги моллюска, тщательно отжатого от слизи, следуя инструкции к набору «ДНК-Экстрат-2» («Синтол», Россия). Состав реакционных смесей в расчёте на одну пробу включал: 2.5 × Реакционная смесь (ПЦР-буфер Б [KCl, трисHCl (pH 8.8), 6.25 mM MgCl<sub>2</sub>], SynTaq ДНК-полимераза – 5 Е/мкл, dNTP – 2.5 mM, глицерол, Tween 20) – 8 мкл; MgCl<sub>2</sub>

**Таблица 1.** Описание пунктов сбора *H. pomatia* и *H. thessalica*

| Пункт                | Описание пункта                                                                                                                      | Координаты                              | Число особей |
|----------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------|--------------|
| <i>H. pomatia</i>    |                                                                                                                                      |                                         |              |
| 1. «Маршалково»      | г. Строитель, Яковлевский район Белгородской области. Природный парк «Маршалково»                                                    | 50°77'75.89" с.ш.,<br>36°49'07.96" в.д. | 20           |
| 2. «Белгород»        | г. Белгород, заросли ивы в пойме р. Везёлка, вблизи от комплекса зданий НИУ «БелГУ»                                                  | 50°59'49.62" с.ш.,<br>36°56'42.99" в.д. | 25           |
| 3. «Стаханов»        | г. Стаханов, Луганская область. Заросли культурного винограда возле гаражных построек                                                | 48°57'52.27" с.ш.,<br>38°66'09.03" в.д. | 23           |
| 4. «Курск»           | г. Курск, территория лесного массива, примыкающего к гаражам и свалке строительного мусора                                           | 51°70'64.17" с.ш.,<br>36°13'47.54" в.д. | 24           |
| 5. «Ржавец»          | х. Ржавец, Шебекинский район, Белгородская область. Пойменный луг недалеко от ж/д насыпи с посадками дуба черешчатого и тополя       | 50°44'24.74" с.ш.,<br>36°76'18.36" в.д. | 24           |
| 6. «Житомир»         | г. Житомир, лесопарковая зона поймы реки Тетерев, на противоположной стороне реки городской парк культуры и отдыха им. А.Ю. Гагарина | 50°24'18.74" с.ш.,<br>28°66'10.73" в.д. | 20           |
| 7. «Майский»         | п. Майский, Белгородский район, Белгородская область. Байрачная дубрава                                                              | 50°51'64.36" с.ш.,<br>36°45'34.95" в.д. | 20           |
| <i>H. thessalica</i> |                                                                                                                                      |                                         |              |
| 8. «Яблоново»        | с. Яблоново, Валуйский район, Белгородская область. Урочище «Лисья гора». Снытьевая дубрава                                          | 50.22'18.14" с.ш.,<br>38.01'11.59" в.д. | 20           |

**Таблица 2.** Микросателлитные локусы *H. pomatia*, объединённые в одну мультиплексную панель

| Локус  | Повторяющийся мотив | Краситель | Диапазон длин | Праймеры                                           |
|--------|---------------------|-----------|---------------|----------------------------------------------------|
| HP 228 | (TGT) <sub>n</sub>  | Rox       | 168–174       | F: GTACGTCACAGGAGGGCAAT<br>R: GGTGTTCTAGCCAGCCACTC |
| HP458  | (CA) <sub>n</sub>   | Rox       | 130–152       | F: TGTGCTGCACCGTCAACTA<br>R: TTCCCTACCCAAGCTCAGAA  |
| HP500  | (GT) <sub>n</sub>   | R6G       | 114–126       | F: GGATGGAGAGAATACGCGAG<br>R: AAGCGTGGCAAACACTCAG  |
| HP535  | (AGT) <sub>n</sub>  | R6G       | 175–181       | F: GGGAGCTTGTGTCTAATGGG<br>R: GAGATATCCGAGGGCAATGA |
| HP558  | (GACT) <sub>n</sub> | Fam       | 143–159       | F: TATTCGCTGACACAGGAACG<br>R: CCTGGTTGTCTAATCGGCTC |

25 мМ – 0.5 мкл; геномная ДНК 30–60 нг, по 5 рМ каждого праймера. До нужного объёма пробу доводили деионизированной водой.

ПЦР проводили в ДНК-амплификаторе Veriti (Thermo Fisher Scientific, США). Параметры ПЦР: один цикл: 94 °С – 3 мин, четыре цикла: 98 °С – 30 с, 61 °С – 2 мин, 72 °С – 1,5 мин, шесть циклов: 94 °С – 30 с, 61 °С – 2 мин, 72 °С – 1,5 мин, 22 цикла: 90 °С – 30 с, 61 °С – 2 мин, 72 °С – 1.25 мин, 68 °С – 30 с, один цикл 68 °С – 20 мин.

Для фрагментного анализа на генетическом анализаторе Нанофор-05 («Синтол», Россия) использовали 1 мкл смеси ампли-

конов, 9 мкл формамида Hi-Di™ и 0.5 мкл стандарта длины СД-450 («Синтол», Россия). Размер фрагментов определяли в программном обеспечении GeneMapper v 4.1 (Thermo Fisher Scientific, США).

Уровень дифференциации изучаемых популяций в пределах изучаемой территории оценивали с помощью характеристик генного разнообразия, предложенных С. Райтом [Wright, 1951], а также с помощью анализа молекулярной дисперсии (AMOVA) [Excoffier et al., 1992].

Оценку генетической изменчивости, расчёты генетических дистанций, определе-

ние полокусных значений коэффициентов инбридинга и уровня потока генов, а также анализ молекулярной дисперсии проводили при помощи программного обеспечения GenAlEx v.6.5 [Peakall, Smouse, 2006]. Достоверность дефицита гетерозигот оценивали по формуле  $\chi^2 = F^2 N(k - 1)$ ,  $df = k - 1$ , где  $F$  — коэффициент инбридинга;  $N$  — объём выборки;  $k$  — число аллелей [Ли, 1978].

Для углубленного анализа генетических взаимоотношений исследуемых популяций был применён кластерный анализ методом невзвешенного попарного среднего (UPGMA) на основе генетических дистанций по М. Нею. Анализ проводили в программе PAST v.4.06 [Hammer et al., 2001]. Дополнительно структура генетической изменчивости и уровни гибридизации (адмиксии) оценивали с помощью алгоритмов байесовской кластеризации в программном комплексе STRUCTURE v. 2.3.1 [Pritchard et al., 2000]. Согласно результатам моделирования адмиксового происхождения особей, наиболее вероятным признано разделение выборки на три кластера ( $k = 3$ ), что соответствует количеству выделенных групп популяций.

Учитывая тот факт, что для оценки состояния популяционных генофондов улиток были использованы выборки ограниченной численности, содержащие лишь небольшую часть популяционного аллелофонда, в каждой группе было оценено общее количество мультилокусных генотипов ( $N_{MLG}$ ) и число уникальных мультилокусных генотипов ( $N_{MLG-I}$ ), т.е. тех генетических комбинаций, которые были отмечены в одной единственной популяции. В дальнейшем, основываясь на распределении частот мультилокусных генотипов, для каждой популяции было вычислено потенциальное генетическое разнообразие, ожидаемое при увеличении объёма выборки до бесконечности ( $N_{max}$ ). Анализ проводили с помощью двух непараметрических методов: метод Chao1-bc (bias-corrected form for the Chao1) [Chao, 2005] и метод «складного ножа» первого порядка (1<sup>st</sup> order jackknife) [Burnham, Overton, 1978]. Все расчёты были проведены с помощью программы SPADE [Chao A., Shen, 2009]. Стоит отметить, что данный подход был успешно апробирован

ранее как для оценки состояния популяционных генофондов особо охраняемых видов [Snegin et al., 2017a, b], так и для описания адвентивных групп [Kramarenko, Snegin, 2015].

На заключительном этапе нами была проведена оценка эффективной численности популяций *H. pomatia* с использованием трёх различных моделей: 1) метод с поправкой на систематическую ошибку, основанную на неравновесии по сцеплению (LD-метод, Linkage disequilibrium method) [Hill, 1981; Waples, 2006; Waples, Do, 2010]; 2) метод, основанный на использовании избытка гетерозигот (HetEx – метод, Heterozygote excess method) [Pudovkin et al., 1996; Zhdanova, Pudovkin, 2008]; 3) метод с использованием молекулярной родословной (МС-метод, Molecular coancestry method) [Nomura, 2008]. Для вычислений использовали программу NeEstimator [Do et al., 2014].

## Результаты

Частотные характеристики обнаруженных аллелей систематизированы в табл. 3. Всего в пяти изученных STR-локусах было выделено 20 аллелей.

На основе полученных эмпирических данных проведена сравнительная оценка частоты встречаемости частных аллелей в исследуемых выборках. Маркерный анализ позволил дифференцировать локальные популяции по наличию таких генетических вариантов. Лocus HP228 продемонстрировал наибольший потенциал для межпопуляционной дифференциации. В частности, уникальные для исследуемых популяций профили были обнаружены в группах № 4 (аллель 156), 3 (аллель 141) и 7 (аллели 132 и 135). Особый интерес представляет мономорфная группа № 8, идентифицированная как вид *H. thessalica*. Несмотря на отсутствие внутривидового полиморфизма, в ней выявлены специфические маркеры – частные аллели 154 (locus HP228) и 161 (locus HP535).

Анализ полиморфизма исследуемых локусов выявил гетерогенную структуру популяционных выборок. Подробные параметры генетической изменчивости, включая уровни наблюдаемой ( $H_o$ ) и ожидаемой ( $H_e$ ) гетерозиготности, среднего число аллелей на locus



**Таблица 3.** Частоты аллелей STR-локусов в популяциях рода *Helix*

| Лocus | Аллель | Популяция |       |       |       |       |       |       |     |
|-------|--------|-----------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-----|
|       |        | 1         | 2     | 3     | 4     | 5     | 6     | 7     | 8   |
| HP228 | 132    |           |       |       |       |       |       | 0.100 |     |
|       | 135    |           |       |       |       |       |       | 0.125 |     |
|       | 138    | 0.950     | 0.220 | 0.022 | 0.271 | 0.521 | 0.450 |       |     |
|       | 141    |           |       | 0.043 |       |       |       |       |     |
|       | 150    | 0.050     | 0.780 |       | 0.688 |       |       | 0.775 |     |
|       | 153    |           |       | 0.935 |       | 0.479 | 0.550 |       |     |
|       | 154    |           |       |       |       |       |       |       | 1.0 |
|       | 156    |           |       |       | 0.042 |       |       |       |     |
| HP458 | 111    | 0.725     | 0.580 | 0.478 | 0.583 | 0.729 | 1.0   | 1.0   | 1.0 |
|       | 113    |           | 0.420 |       |       | 0.063 |       |       |     |
|       | 125    | 0.275     |       | 0.500 | 0.417 | 0.208 |       |       |     |
|       | 127    |           |       | 0.022 |       |       |       |       |     |
| HP500 | 96     |           |       |       |       | 0.021 |       | 0.150 |     |
|       | 98     | 1.0       | 1.0   | 1.0   | 1.0   | 0.938 | 1.0   | 0.850 |     |
|       | 106    |           |       |       |       | 0.042 |       |       | 1.0 |
| HP535 | 158    | 1.0       | 1.0   | 1.0   | 1.0   | 1.000 | 1.0   | 1.0   |     |
|       | 161    |           |       |       |       |       |       |       | 1.0 |
| HP558 | 124    | 0.100     | 1.0   | 0.5   | 0.333 | 0.125 | 0.225 | 1.0   |     |
|       | 125    |           |       |       |       |       |       |       |     |
|       | 128    | 0.900     |       | 0.5   | 0.667 | 0.875 | 0.775 |       | 1.0 |

**Таблица 4.** Результаты оценки генетического разнообразия популяций рода *Helix*

| № популяции                   | N  | <i>A</i>  | <i>Ae</i>   | <i>I</i>    | <i>Ho</i>   | <i>He</i>   | <i>F</i>      |
|-------------------------------|----|-----------|-------------|-------------|-------------|-------------|---------------|
| 1                             | 20 | 1.60±0.24 | 1.198±0.123 | 0.222±0.110 | 0.130±0.066 | 0.135±0.074 | 0.014±0.054   |
| 2                             | 25 | 1.40±0.24 | 1.295±0.193 | 0.241±0.150 | 0.224±0.142 | 0.166±0.104 | −0.339*±0.036 |
| 3                             | 23 | 2.0±0.45  | 1.446±0.246 | 0.352±0.166 | 0.296±0.160 | 0.229±0.117 | −0.229±0.107  |
| 4                             | 24 | 1.80±0.37 | 1.514±0.211 | 0.412±0.169 | 0.225±0.1   | 0.277±0.113 | 0.177±0.137   |
| 5                             | 24 | 2.2±0.37  | 1.428±0.188 | 0.415±0.136 | 0.233±0.078 | 0.252±0.093 | 0.016±0.075   |
| 6                             | 20 | 1.4±0.24  | 1.303±0.199 | 0.244±0.152 | 0.170±0.107 | 0.169±0.106 | −0.007±0.002  |
| 7                             | 20 | 1.6±0.40  | 1.188±0.122 | 0.222±0.142 | 0.150±0.095 | 0.126±0.079 | −0.190±0.009  |
| Среднее для <i>H. pomatia</i> |    | 1.71±0.13 | 1.339±0.067 | 0.301±0.053 | 0.204±0.039 | 0.193±0.035 | −0.063±0.038  |
| 8                             | 20 |           | 1.0±0.0     | 1.0±0.0     | 0.0±0.0     | 0.0±0.0     | 0.0±0.0       |

*Примечание.* *N* – число особей в выборке; \* – случаи достоверного отличия значений ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности ( $p \leq 0,05$ ).

(*A*), эффективного числа аллелей (*Ae*), индекса Шеннона (*I*) и коэффициента инбридинга (индекс фиксации *F*), приведены в табл. 4.

Результаты математического моделирования с оценкой потенциального генетического разнообразия в долгосрочной перспективе отражены в табл. 5. Построенные прогнозные модели (включая непараметрические индексы Chao1-bc и Jackknife 1-го порядка) позволили оценить ожидаемый объём скрытого ге-

нетического полиморфизма, который не был выявлен при текущем объёме выборки.

Данные, полученные в ходе расчёта популяционных коэффициентов инбридинга, а также результаты анализа молекулярной дисперсии (AMOVA) представлены в табл. 6 и 7 соответственно.

Для выяснения степени различий между отдельными популяциями были вычислены значения попарных показателей генетиче-

**Таблица 5.** Количество отмеченных мультилокусных генотипов и оценки потенциального генетического разнообразия, полученные разными методами для исследованных популяций рода *Helix*

| № популяции | $N_{MLG}$ | $N_{MLG-1}$ | Метод            |            |                                 |           |
|-------------|-----------|-------------|------------------|------------|---------------------------------|-----------|
|             |           |             | Chao1-bc         |            | 1 <sup>st</sup> order jackknife |           |
|             |           |             | $N_{max} \pm SE$ | 95% CI     | $N_{max} \pm SE$                | 95% CI    |
| 1           | 6         | 2           | 6.3±0.9          | 6.0–11.7   | 7.9±1.9                         | 6.4–15.9  |
| 2           | 5         | 0           | 5.0±0.0          | 5.0–5.0    | 5.0±0.0                         | 5.0–5.0   |
| 3           | 9         | 4           | 10.9±2.8         | 9.2–24.4   | 12.8±2.7                        | 10.1–22.5 |
| 4           | 14        | 6           | 16.1±2.4         | 14.3–26.9  | 19.8±3.4                        | 16.0–30.6 |
| 5           | 14        | 10          | 35.6±18.6        | 19.0–106.9 | 23.6±4.3                        | 18.1–36.3 |
| 6           | 7         | 1           | 7.0±0.1          | 7.0–7.0    | 8.0±1.4                         | 7.1–14.5  |
| 7           | 4         | 0           | 4.0±0.0          | 4.0–4.0    | 4.0±0.0                         | 4.0–4.0   |
| 8           | 1         | 0           | 1.0±0.0          | 1.0–1.0    | 1.0±0.0                         | 1.0–1.0   |

Примечание:  $N_{max}$  – объём выборки до бесконечности;  $N_{MLG}$  – общее количество мультилокусных генотипов;  $N_{MLG-1}$  – число уникальных мультилокусных генотипов;  $SE$  – стандартная ошибка; 95% CI – доверительный интервал при 95%-ном уровне значимости.

**Таблица 6.** Полокусные значения коэффициентов инбридинга и уровня потока генов в семи популяциях *H. pomatia*

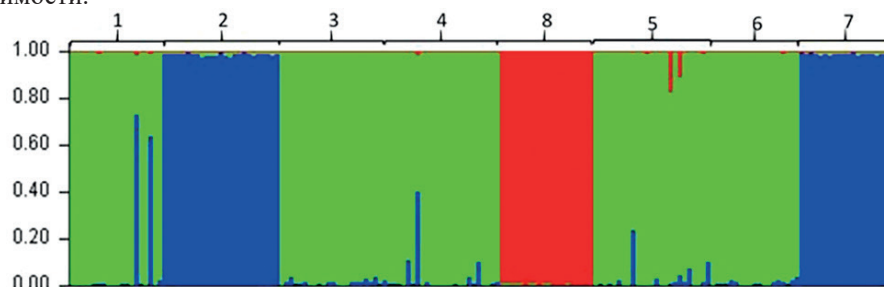
| Локус   | $F_{is}$     | $F_{it}$    | $F_{st}$    | $N_m$       |
|---------|--------------|-------------|-------------|-------------|
| HP228   | –0.102       | 0.465       | 0.515       | 0.236       |
| HP458   | –0.137       | –0.026      | 0.097       | 2.325       |
| HP500   | –            | 1.000       | 1.000       | 0.000       |
| HP535   | –0.071       | 0.167       | 0.223       | 0.872       |
| HP558   | 0.005        | 0.504       | 0.501       | 0.249       |
| Среднее | –0.076±0.027 | 0.422±0.134 | 0.467±0.156 | 0.736±0.423 |

Примечание:  $F_{is}$  – коэффициент инбридинга особи относительно субпопуляции;  $F_{it}$  – коэффициент инбридинга особи относительно большой популяции;  $F_{st}$  – коэффициент инбридинга субпопуляции относительно большой популяции<sup>1</sup>;  $N_m$  – средний показатель интенсивности обмена генами между популяциями.

**Таблица 7.** Значения молекулярной дисперсии (AMOVA) по STR-локусам в семи популяциях *H. pomatia*

| Источник изменчивости | $df$ | SS      | MS     | V     | %   |  | $\Phi_{st}$ | $P$   |
|-----------------------|------|---------|--------|-------|-----|--|-------------|-------|
| Между популяциями     | 6    | 108.156 | 18.026 | 0.394 | 44  |  | 0.439       | 0.001 |
| Внутри популяций      | 305  | 153.386 | 0.503  | 0.503 | 56  |  |             |       |
| Итого                 | 311  | 261.542 |        | 0.897 | 100 |  |             |       |

Примечание: источник изменчивости (source of variation) – это структурный уровень популяции, на который списывается часть общего генетического разнообразия;  $df$  – число степеней свободы;  $SS$  – сумма квадратов;  $MS$  – средний квадрат;  $V$  – дисперсия;  $\Phi_{st}$  – индекс дифференциации или степень генетического разобщения популяций;  $P$  – уровень значимости.



**Рис. 1.** Популяционная структура выборки из 176 улиток рода *Helix* из восьми популяций, полученная в программе STRUCTURE по данным STR-анализа 5 локусов ( $k = 3$ ) (номера популяций указаны сверху рисунка согласно табл. 2). Высота столбика внутри колонки образца показывает апостериорную вероятность отнесения этого образца к определённой популяции.

<sup>1</sup> В качестве субпопуляций (Subpopulation) определены исследуемые локальные выборки; роль большой популяции (Total population) выполняет генеральная совокупность всех существующих в регионе групп.

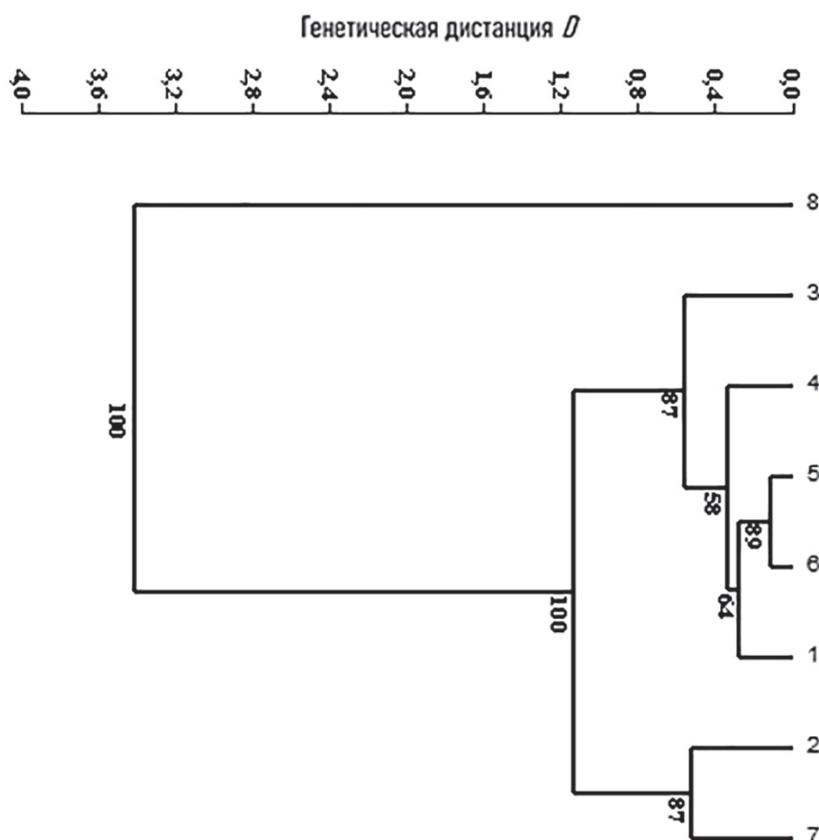
**Таблица 8.** Генетическое расстояние по Нею между популяциями рода *Helix*

| Популяции | 1     | 2     | 3     | 4     | 5     | 6     | 7     | 8     |
|-----------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| 1         | 0.000 |       |       |       |       |       |       |       |
| 2         | 0.428 | 0.000 |       |       |       |       |       |       |
| 3         | 0.307 | 0.365 | 0.000 |       |       |       |       |       |
| 4         | 0.143 | 0.352 | 0.027 | 0.000 |       |       |       |       |
| 5         | 0.052 | 0.408 | 0.126 | 0.037 | 0.000 |       |       |       |
| 6         | 0.091 | 0.360 | 0.134 | 0.054 | 0.019 | 0.000 |       |       |
| 7         | 0.472 | 0.057 | 0.373 | 0.363 | 0.421 | 0.327 | 0.000 |       |
| 8         | 1.052 | 2.063 | 1.501 | 1.224 | 0.966 | 0.943 | 1.542 | 0.000 |

**Таблица 9.** Оценки эффективной численности популяции ( $N_e$ ) различных популяций улиток рода *Helix*, рассчитанные с использованием LD-метода, MC-метода и HetEx -метода

| Популяция | $N_e$ (LD) | 95% CI        | $N_e$ (MC) | 95% CI   | $N_e$ (HetEx) | 95% CI        |
|-----------|------------|---------------|------------|----------|---------------|---------------|
| 1         | 1.0        | 0.1–31.4      | 4.8        | 0.0–23.9 | $\infty$      | 3.2– $\infty$ |
| 2         | $\infty$   | 0.1– $\infty$ | $\infty$   | $\infty$ | 2.0           | 1.3–4.7       |
| 3         | $\infty$   | 0.7– $\infty$ | $\infty$   | $\infty$ | 2.9           | 1.3– $\infty$ |
| 4         | $\infty$   | 2.3– $\infty$ | $\infty$   | $\infty$ | $\infty$      | 2.3– $\infty$ |
| 5         | $\infty$   | 0– $\infty$   | $\infty$   | $\infty$ | $\infty$      | 2.8– $\infty$ |
| 6         | $\infty$   | 0– $\infty$   | 2.4        | 0.0–12.2 | $\infty$      | $\infty$      |
| 7         | 0.6        | 0–11.7        | 1.3        | 0.8–1.8  | 3.8           | 2.2–23.0      |
| 8         | $\infty$   | $\infty$      | $\infty$   | $\infty$ | $\infty$      | $\infty$      |

Примечание: 95% CI – доверительный интервал при 95%-ном уровне значимости.



**Рис. 2.** Дендрограмма популяций улиток рода *Helix*, построенная на основе генетических расстояний по Нею с использованием бутстреп-оценки при 1000 генерациях (метод UPGMA).



ской дистанции (по Нею) между исследуемыми группами виноградной улитки, которые приведены в табл. 8. Результаты кластеризации изученных популяций отражены на рис. 1 и 2. Результаты вычислений эффективного размера популяций приведены в табл. 9.

### Обсуждение

Анализ генетической структуры исследуемых выборок свидетельствует о низком уровне генетического разнообразия. Значения коэффициента инбридинга ( $F$ ) в большинстве групп минимальны, что указывает на соответствие частот генотипов равновесию Харди – Вайнберга. Статистически значимый дефицит гетерозигот ( $p \leq 0.05$ ) зафиксирован только в выборке № 2 «Белгород». Особого внимания заслуживает популяция № 8 (*H. thessalica*), продемонстрировавшая полную мономорфность по всем анализируемым локусам, что подчёркивает её глубокую генетическую дифференциацию от остальных групп улиток.

Что касается анализа мультилокусных генотипов, то среди всех групп по количеству как реальных, так и потенциальных генетических комбинаций лидируют группы № 4 «Курск» и 5 «Ржавец». В этих же группах отмечено наибольшее число уникальных генетических комбинаций. Самыми генетически бедными, помимо упомянутой группы № 8, являются популяции № 2 и 7.

Анализ генетической подразделённости с использованием F-статистики Райта и молекулярной дисперсии (AMOVA) показал во многом сходные результаты. При этом уровень потока генов за поколение ( $Nm$ ) оказался меньше единицы, что свидетельствует о разобщении групп улиток, вероятно, ведущих свою родословную от разных основателей.

Кластерный анализ выборок выявил дивергенцию исследуемых популяций *H. pomatia* на две ветви (рис.2). В состав первого кластера вошли группы № 2 и 7 (г. Белгород и его окрестности), характеризующиеся минимальным разнообразием мультилокусных генотипов (см. табл. 5). Вторая ветвь объединила все остальные локалитеты, включая референтную популяцию из г. Житомир (№ 6), что свидетельствует об их генетическом сход-

стве. Группа *H. thessalica* (№ 8) демонстрирует выраженную генетическую дистанцию по отношению ко всем изученным выборкам *H. pomatia*.

Данная дифференциация подтверждается результатами анализа популяционной структуры с применением адмикс-модели (рис. 1). Характер распределения генотипов свидетельствует о высокой степени генетической гомогенности и филогенетической близости выборок № 2 и 7 при выраженной обособленности кластера № 8. В остальных популяциях преобладают генетически близкие особи с незначительной долей интрогрессии аллелей, характерных для первой ветви. Так, в группе № 2 обнаружены две особи с генотипами, сходным с группами 2 и 7. Также в группе № 5 присутствуют две особи, имеющие определённое генетическое сходство с другим видом *H. thessalica* (№ 8). Таким образом, на территории района исследования присутствуют как минимум две различные по происхождению группы популяций *H. pomatia*. Что касается популяции *H. thessalica* (№ 8), то данная группа, обитающая в Валуйском районе Белгородской области, была отмечена ещё в конце XIX века [Величковский, 1910] и является единственной из изученных популяций, натурализовавшейся в естественной среде. Несмотря на филогенетическую близость данного таксона к *H. pomatia* и на имеющиеся сведения о межвидовой гибридизации [Korabek, Hausdorf, 2024], анализ микросателлитных маркеров указывает на отсутствие генного потока между популяциями этих видов в исследуемом районе. Выявленная 100%-ная гомозиготность группы по локусам, исходно разработанным для *H. pomatia*, служит дополнительным аргументом в пользу её видовой самостоятельности.

Это согласуется с тем фактом, что STR-маркеры часто характеризуются высокой видоспецифичностью. Несмотря на кросс-видовую переносимость исследуемых локусов, их амплификация у филогенетически близких таксонов отличается выраженной редукцией выявляемого полиморфизма. В межвидовом анализе данная тенденция носит системный характер, что детерминировано как экспрессией неамплифицируемых

(нулевых) аллелей, так и локальным снижением уровня генетического разнообразия вследствие нуклеотидных замен в сайтах отжига праймеров. Эмпирические данные подтверждают эту закономерность на примере различных семейств наземных брюхоногих моллюсков. Например, у *Helix lutescens* по локусам HP228, HP500, HP535 и HP558 зафиксировано наличие лишь единичных аллелей (165, 112, 184 и 155 соответственно), а вид *Helix lucorum* проявил мономорфность по локусу HP500 (аллель 116) [Krapal et al., 2016]. При тестировании микросателлитных маркеров, разработанных для вида древесных улиток *Mandarina mandarina*, на близкородственном виде *Mandarina chichijimana* также наблюдалось значительное падение аллельного разнообразия. [Kondo et al., 2022]. При описании STR-маркеров для *Cepaea nemoralis* в последующих кросс-видовых тестах на родственных таксонах продуктов амплификации получить не удалось, кроме *Cepaea hortensis*, у которого большинство локусов оказались мономорфными [Davison A., 1999]. Аналогичное падение уровня изменчивости у родственных видов зафиксировано при кросс-амплификации микросателлитных маркеров у моллюсков рода *Helicopsis* [Сычёв, Снегин, 2025]. Таким образом, падение аллельного разнообразия и высокая частота мономорфизма являются типичным следствием увеличения филогенетической дистанции между целевым таксоном и видом-донором маркеров.

Результат вычислений эффективной численности ( $N_e$ ) показал, что по всем трём вариантам расчёта удалось получить информационно значимый результат только для двух популяций (№ 1 и 7). Для других групп  $N_e$  удалось вычислить либо только по отдельным методикам, либо она оказалась равной бесконечности, что, вероятно, является следствием низкой генетической изменчивости и (или) ошибкой выборки. Для получения более реальной картины необходимо увеличить и количество анализируемых локусов, и объём выборок. Наибольший эффективный размер был получен для группы № 1 с использованием МС-метода и группы № 7 с использованием NetEx-метода.

Сопоставление текущих результатов с данными наших предыдущих исследований [Snegin, Artemchuk, 2016, 2017; Snegin et al., 2018] подтверждает, что выявленный уровень варибельности STR-маркеров соотносится со значениями, установленными с помощью иных методических подходов (табл. 10). При этом установленный уровень генетического разнообразия по аллозимным локусам незначительно превысил аналогичные параметры ДНК-маркеров, за исключением данных ISSR-анализа, выполненного с помощью метода капиллярного электрофореза. В то же время показатели генетической дифференциации популяций ( $F_{st}$  и  $\Phi_{st}$ ), рассчитанные на основе STR-маркеров, оказались значительно выше. Данная диспозиция наиболее отчётливо проявляется при сопоставлении со сведениями по ISSR-маркерам (559 локусов, капиллярный электрофорез), где доля межпопуляционной компоненты изменчивости составила лишь 7% [Snegin et al., 2018], что указывает на высокую степень генетической однородности по доминантным маркерам на фоне выраженной структурированности микросателлитных локусов. Дело в том, что использование ISSR-маркеров, характеризующихся доминантным типом наследования, ограничивает возможность точной дифференциации гетерозиготных состояний, и это приводит к получению консервативных и усреднённых оценок генетического разнообразия.

Что касается увеличения степени подразделённости и уменьшения эффективного размера популяций, выявленных по STR-маркерам, по сравнению с аллозимами, то это явление может быть вызвано следующими причинами. Во-первых, гены изоферментов кодируют функциональные белки и меняются медленно из-за действия стабилизирующего отбора, отражая состояние популяции на больших временных отрезках (древние события). Селективно нейтральные микросателлиты, наоборот, крайне чувствительны к недавним изменениям (инбридинг, фрагментация), поэтому они показывают «современную» (часто меньшую) эффективную численность. Во-вторых, из-за того, что микросателлиты мутируют намного быстрее локусов, кодиру-

**Таблица 10.** Значения уровня изменчивости, уровня подразделённости и эффективного размера популяций *H. pomatia*, полученные с использованием других методов (обозначения, как в табл. 4, 6, 7)

| Метод                                                 | $H_o$           | $H_e$           | $A_e$           | $I$             | F-Статистика |          |          |       | AMOVA       |       | $N_e$ (95% CIs)      |
|-------------------------------------------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|--------------|----------|----------|-------|-------------|-------|----------------------|
|                                                       |                 |                 |                 |                 | $F_{is}$     | $F_{it}$ | $F_{st}$ | $N_m$ | $\Phi_{st}$ | $P$   |                      |
| Аллозимный анализ [Snegin, Artemchuk, 2016]           | 0.217<br>±0.035 | 0.248<br>±0.100 | 1.459<br>±0.224 | 0.392<br>±0.151 | 0.306        | 0.512    | 0.246    | 1.128 | 0.295       | 0.010 | 9.8<br>(3.9–25.1)    |
| ISSR-агарозный электрофорез [Snegin, Artemchuk, 2017] |                 | 0.190<br>±0.025 | 1.315<br>±0.046 | 0.295<br>±0.035 |              |          |          |       | 0.233       | 0.01  | 3,1<br>(2.0–4.9)     |
| ISSR-капиллярный электрофорез [Snegin et al., 2018]   |                 | 0.095<br>±0.002 | 1.129<br>±0.003 | 0.167<br>±0.002 |              |          |          |       | 0.074       | 0.001 | 41,8<br>(11.5–152.3) |

ющих аллозимы, они гораздо быстрее накапливают приватные аллели в изолированных группах. Если разделение популяций произошло недавно по эволюционным меркам, то аллозимные маркеры могут демонстрировать общее предковое полиморфное состояние, когда сортировка предковых линий (lineage sorting) ещё не завершилась. STR-маркеры в тех же условиях стремительно дивергируют, фиксируя межпопуляционную генетическую дистанцию на начальных этапах пространственного разобщения.

### Заключение

Таким образом, анализ генетической структуры семи популяций *H. pomatia*, обитающих на территории юга Среднерусской возвышенности и сопредельных районов с использованием STR-маркеров, показал низкий уровень аллельного разнообразия и довольно высокий уровень генетической подразделённости анализируемых групп. Данный факт, вероятно, обусловлен эффектом основателя и происхождением интродуцированных популяций от различных предковых линий (как минимум двух). Низкие показатели эффективной численности и генетического разнообразия свидетельствуют о высокой уязвимости исследуемых популяций. Согласно концепции М.Е. Сулея [Soule, 1985], существует прямая корреляция меж-

ду данными параметрами и долгосрочной жизнеспособностью таксона: сокращение генетической изменчивости ограничивает адаптивный потенциал, что существенно повышает риск элиминации популяций на недавно освоенных территориях в краткосрочной перспективе. Полученные данные частично расходятся с результатами наших предыдущих исследований, основанных на анализе аллозимных и ISSR-маркеров, в которых высказывалось предположение о формировании сбалансированной генетической структуры в адвентивных популяциях виноградной улитки. Такое несоответствие обусловлено более высокой разрешающей способностью микросателлитных маркеров. Данный инструмент позволяет точнее фиксировать современные микроэволюционные сдвиги, включая генетико-автоматические процессы в популяциях.

В ходе сравнительного анализа были выявлены статистически значимые межвидовые различия между *H. pomatia* и *H. thessalica*. Учитывая высокую видоспецифичность микросателлитных локусов, для получения верифицируемых данных о генетической структуре популяции *H. thessalica* представляется необходимым проектирование и внедрение оригинальной панели микросателлитных маркеров, адаптированной непосредственно для данного вида.



## Финансирование

Исследование было проведено в рамках бюджетного финансирования Белгородского государственного национального исследовательского университета.

## Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

## Соблюдение этических стандартов

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

## Литература

- Адамова В.В. Моделирование потенциального распространения наземных моллюсков-вселенцев на территории Восточной Европы // Российский журнал биологических инвазий. 2025. Т. 18, № 1. С. 2–25. DOI: 10.35885/1996-1499-18-1-002-025
- Артемчук О.Ю., Снегин Э.А. Анализ изменчивости морфогенетических признаков в популяциях *Helix pomatia* (Linnaeus, 1758) из Белгородской и Луганской областей // Ruthenica. 2022. Vol. 32, no. 4. P. 149–158. DOI: [https://doi.org/10.35885/ruthenica.2022.32\(4\).2](https://doi.org/10.35885/ruthenica.2022.32(4).2)
- Величковский В. Моллюски. Очерк фауны Валуйского уезда Воронежской губернии. Харьков. 1910. Вып. 6. 111 с.
- Ли Ч.Ч. Введение в популяционную генетику / пер. с англ. Е.А. Салменковой, Е.Я. Тетушкина, под ред. Ю.П. Алтухова, Л.А. Животовского. М.: Мир, 1978. 555 с.
- Лобачёв Е.А., Лобачёва Е.В., Петрова Е.С. и др. Виноградная улитка *Helix pomatia* L. – новый неназивный вид в Мордовии // Вестник Мордовского университета. 2015. Т. 25, № 2. С. 139–151. DOI: 10.15507/VMU.025.201502.139
- Сычёв А.А., Снегин Э.А. Изменчивость микросателлитных маркеров у степных моллюсков рода *Helicopsis* (Gastropoda; Pulmonata) в условиях юга Среднерусской возвышенности // Ruthenica. 2025. Т. 35, № 3: С. 157–165. [https://doi.org/10.35885/ruthenica.2025.35\(3\).4](https://doi.org/10.35885/ruthenica.2025.35(3).4)
- Шилейко А.А. Наземные моллюски надсемейства *Helicoidea* / Фауна СССР. Моллюски. Нов. сер. Л.: Наука, 1978. Т. 3, вып. 6. 384 с.
- Шиков Е.В. Новые находки наземных моллюсков (Gastropoda, Pulmonata) на Русской равнине // Вестник ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2007. № 22(50). С.118–122.
- Шиков Е.В. Изменения степени натурализации адвентивных видов наземных моллюсков в центре Русской равнины // Вестник ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2022. № 2(66). С. 72–80.
- Шихова Т.Г. Виноградная улитка *Helix pomatia* Linnaeus, 1758 (Pulmonata, Helicidae) – новый адвентивный вид Кировской области // Полевой журнал биолога. 2023. Т. 5, № 2. С. 126–135. DOI: 10.52575/2712-9047-2023-5-2-126-135
- Burnham K.P., Overton W.S. Estimation of the size of a closed population when capture probabilities vary among animals // Biometrika. 1978. 65. P. 625–633.
- Chao A. Species richness estimation. In: Balakrishnan N., Read C.B., Vidakovic B. editors. Encyclopaedia of Statistical Science. New York. Wiley. 2005. P. 7907–7916.
- Chao A., Shen T.J. 2009. SPADE. <http://chao.stat.nthu.edu.tw>. (cited 12.03.2015).
- Davison A. (Characterisation of polymorphic microsatellite loci in the land snail *Cepaea nemoralis* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata). Molecular Ecology. 1999. No. 8. P. 1960–1961.
- Do C., Waples R.S., Peel D. et al. NeEstimator v2: re implementation of software for the estimation of contemporary effective population size (*N<sub>e</sub>*) from genetic data // Mol. Ecol. Resour. 2014. Vol. 14, no. 1. P. 209–214. DOI: 10.1111/1755-0998.12157
- Egorov R. *Helix pomatia* Linnaeus, 1758: the history of its introduction and recent distribution in European Russia // Malacologica Bohemoslovaca. 2015. No. 14. P. 91–101.
- Excoffier L., Smouse P.E., Quattro J.M. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data // Genetics. 1992. No. 131. P. 479–491.
- Hammer Ø., Harper D., Ryan P. D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // Palaeontologia electronic. 2001. Vol. 4. P. 9.
- Hill W.G. Estimation of effective population size from data on linkage disequilibrium // Genetics Research. 1981. Vol. 38, no. 3. P. 209–216.
- Kondo M., Chiba S., & Kurita K. Characterization of polymorphic microsatellite markers for the endangered land snail *Mandarina mandarina* (Gastropoda: Camaenidae) // BMC Research Notes. 2022. 15(1), 255. P. 1–5. DOI: 10.1186/s13104-022-06147-4
- Korabek O., Juříčková L., Petrusek A. Splitting the Roman Snail *Helix pomatia* Linnaeus, 1758 (Stylommatophora: Helicidae) into two: redescription of the forgotten *Helix thessalica* Boettger, 1886 // Journal of Molluscan Studies. 2016. Vol. 82, no. 1. P. 11–22. DOI: 10.1093/mollus/eyv048
- Korabek O., Hausdorf B. Accelerated mitochondrial evolution and asymmetric fitness of hybrids contribute to the persistence of *Helix thessalica* in the *Helix pomatia* range // Molecular Ecology. 2024. 33 (16). e17474. DOI: 10.1111/mec.17474
- Kramarenko S.S., Snegin E.A. Genetic structure of the continuous and ephemeral populations of the land snail *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda; Pulmonata; Enidae) // Russian Journal of Genetics: Applied Research. 2015. Vol. 5, no. 5. P. 469–478. DOI: 10.1134/S2079059715050068
- Krapal A.M., Popa O.P., Iorgu E.I. et al. Development of the first polymorphic microsatellite markers for the Roman

- Snail *Helix pomatia* L., 1758 (Helicidae) and cross-species amplification within the genus *Helix* // Genetics and Molecular Research 2016. 15 (3): gmr.15038817. DOI: <http://dx.doi.org/10.4238/gmr.15038817>
- Nomura T. Estimation of effective number of breeders from molecular coancestry of single cohort sample // Evolutionary Applications. 2008. Vol. 1, no. 3. P. 462–474. DOI: 10.1111/j.1752-4571.2008.00015.x
- Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // Mol Ecol Notes. 2006. Vol. 6, no. 1. P. 288–295. DOI: 10.1111/j.1471-8286.2005.01155.x
- Pudovkin A.I., Zaykin D.V., Hedgecock D. On the potential for estimating the effective number of breeders from heterozygote excess in progeny // Genetics. 1996. Vol. 144(1). P. 383–387.
- Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data // Genetics. 2000. Vol. 155(2). P. 945–959.
- Snegin E.A., Artemchuk O.Yu. Morphogenetic analysis of *Helix pomatia* L. (Pulmonata, Helicidae) populations from south-eastern and eastern parts of the modern area // Russian Journal of Genetics: Applied Research. 2016. Vol. 6, no. 2. P. 152–162. DOI: 10.1134/S207905971602012X
- Snegin E.A., Artemchuk O.Yu. Population Genetic Structure of *Helix pomatia* L. (Mollusca, Pulmonata) from the Southeastern and Eastern Parts of the Range // Russian Journal of Genetics. 2017. Vol. 53, no. 3. P. 348–357. DOI: 10.1134/S1022795417030127
- Snegin E. A., Artemchuk O. Yu., Sychev A. A. Estimation of the Genetic Structure of *Helix pomatia* L. Populations (Mollusca, Pulmonata) by Capillary Electrophoresis of ISSR DNA Fragments // Cytology and Genetics. 2018. Vol. 52, no. 2. P. 112–116. DOI: 10.3103/S0095452718020093
- Snegin E. A., Snegina E. A., Novomlinskaya T. A. The Genetic Structure of Populations of the Specially Protected *Androsace kozopoljanskii* Ovsz. Species under the Conditions of the Southern Central Russian Upland Based on DNA Markers // Russian Journal of Genetics: Applied Research. 2017a. Vol. 7, no. 6. P. 617–625. DOI: 10.1134/S2079059717060120
- Snegin E.A., Snegina E.A., Adamova V.V. et al. Ecological aspects of multi-locus variability of DNA markers in animals // International Journal of Green Pharmacy. 2017b. 11(3), P. 615–619. <https://doi.org/10.22377/ijgp.v11i03.1183>
- Soule M. E. What is conservation biology? // Bioscience. 1985. No. 35. P. 727–734.
- Waples R.S. A bias correction for estimates of effective population size based on linkage disequilibrium at unlinked gene loci // Conservation Genetics. 2006. Vol. 7, no. 2. P. 167–184. DOI: 10.1007/s10592-005-9100-y
- Waples R.S., Do C. Linkage disequilibrium estimates of contemporary *N<sub>e</sub>* using highly variable genetic markers: a largely untapped resource for applied conservation and evolution // Evolutionary Applications. 2010. Vol. 3, no. 3. P. 244–262. DOI: 10.1111/j.1752-4571.2009.00104.x
- Wright S. The genetical structure of populations // Ann. Eugenics. 1951. 15. P. 323–354.
- Zhdanova O., Pudovkin A.I. Nb\_HetEx: A Program to Estimate the Effective Number of Breeders // Journal of Heredity. 2008. Vol. 99(6). P. 694–695. DOI:10.1093/jhered/esn061

# GENETIC STRUCTURE OF POPULATIONS OF THE ALIEN SPECIES *HELIX POMATIA* LINNAEUS, 1758 (HELICIDAE) IN THE SOUTH OF THE CENTRAL RUSSIAN UPLAND BASED ON MICROSATELLITE LOCI ANALYSIS

Snegin E.A.\*, Sychev A.A., Artemchuk O. Yu., Snegina E.A.

Belgorod State National Research University, Belgorod, Russia  
e-mail: \*[snegin@bsuedu.ru](mailto:snegin@bsuedu.ru)

The genetic structure of alien *Helix pomatia* L. populations in the southern Central Russian Upland (Belgorod Region) and adjacent territories was studied using microsatellite DNA loci (SSR, STR). A total of the 156 individuals from seven populations were analyzed. One adventive group of *Helix thessalica* (Boettger, 1886) (20 individuals) inhabiting the study area was used for comparison. A total of the 20 alleles were identified in the five STR loci studied, of which six (30%) were private. Private alleles were found in four of the studied populations, constituting 50 % of their total number. On average, all groups showed low levels of genetic variability ( $H_o=0.204\pm0.039$ ,  $H_e=0.193\pm0.035$ ) and high rates of genetic originality ( $F_{st}=0.467$ ,  $\Phi_{st}=0.439$ ,  $N_m=0.736$ ). With the help of two nonparametric methods: the Chao1-bc method and the first-order jackknife one, the potential genetic diversity was assessed, which was expected under increasing the amount of sampling ad infinitum ( $N_{max}$ ). Three of the eight groups turned out to have very low both real and potential genetic diversity. The cluster analysis revealed two groups of *H. pomatia* populations that likely have different origins. The *H. thessalica* group (near the village of Yablonovo, Belgorod region), known since the end of the 19th century, is characterized by stable naturalization in the natural environment, has significantly distanced itself from the *H. pomatia* populations, confirming its species status. Calculation of effective population size using the *LD* method, the *HetEx* method, and the *MS* method revealed that, across all three calculation methods, significant results were obtained for only two populations ( $N_e$  varied from 0.6 to 4.8). Due to low genetic variability,  $N_e$  could not be calculated for the other groups. Deficiency in allelic polymorphism together with expressed genetic differentiation of samples under study is determined by effect of founder and genetic heterogeneity of initial lines. The reduction of effective size of populations  $N_e$  and parameters of genetic diversity points to a low adaptive potential and increased vulnerability of these groups to stochastic factors.

**Keywords:** *Helix pomatia*; *Helix thessalica*; Central Russian Upland; genetic structure of populations; STR markers.

# ПАРАЗИТЫ ДВУХ ИНВАЗИОННЫХ ВИДОВ РЫБ – РОТАНА *PERCCOTTUS GLENII* (АСТИНОПТЕРЫГИИ: ОДОНТОБУТИДЫЕ) И СЕРЕБРЯНОГО КАРАСЯ *CARASSIUS AURATUS* COMPLEX (АСТИНОПТЕРЫГИИ: ЦУПРИНИДЫЕ) – В ПРУДАХ ГОРОДА МОСКВЫ

© 2026 Соколов С.Г., Воропаева Е.Л., Пикель К.В., Хасанов Ф.К.,  
Петровский А.Б., Решетников А.Н.\*

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071, Россия,  
e-mail: [sokolovsg@mail.ru](mailto:sokolovsg@mail.ru), [kts2@yandex.ru](mailto:kts2@yandex.ru), [kirillpikel@yandex.ru](mailto:kirillpikel@yandex.ru), [meph@bk.ru](mailto:meph@bk.ru), [anreshetnikov@yandex.ru](mailto:anreshetnikov@yandex.ru)

\*автор для переписки

Поступила в редакцию 08.04.2026. После доработки 14.07.2026. Принята к публикации 13.08.2026.

В пресноводных водоёмах планеты активно расселяются различные чужеродные виды рыб, что ведёт к трансформации сложившихся паразитарных систем. Мы сконцентрировали своё внимание на паразитофауне двух чужеродных инвазионных видов рыб (ротан *Perccottus glenii* и серебряный карась *Carassius auratus* complex), широко распространённых в прудах г. Москва, поскольку оценка разнообразия паразитов способствует пониманию экологической роли вышеупомянутых рыб в водоёмах мегаполиса. В трёх городских прудах было выявлено 10 таксонов паразитов у ротана и 28 таксонов – у серебряного карася. При этом видов паразитов, общих для этих видов рыб, не обнаружено. Данные различия связаны отчасти со специфичностью ряда паразитических видов к хозяину, однако причины отсутствия у ротана и карася общих неспецифичных видов паразитов остаются неясными. Анализ подтвердил, что ротан в обследованных водоёмах Москвы способствует заражению паразитами беспозвоночных планктона и, возможно, бентоса, а серебряный карась – в основном бентоса. Жизненные циклы почти всех обнаруженных паразитов проходят в конкретной водной экосистеме и не связаны с наземными животными. Ни один из видов паразитов, обнаруженных у ротана и карася, не представляет опасности для здоровья домашних животных и человека.

**Ключевые слова:** экология города, *Carassius gibelio*, *Goussia obstinata*, *Gyrodactylus perccotti*, *Myxobolus diversus*, *Myxobolus ocsardiensis*, *Nippotaenia*, *Sphaerospora*, *Spironucleus salmonis*.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-3-196-207

## Введение

В настоящее время в пресноводных водоёмах России активно расселяются разные чужеродные виды рыб [Interesova, 2016; Reshetnikov et al., 2017a, 2025a; Karabanov et al., 2021; Makhrov et al., 2023; Artamonova et al., 2025; Bardukov et al., 2025], некоторые из которых могут служить хозяевами чужеродных паразитов, что представляет потенциальную угрозу для благополучия аборигенных видов рыб [Zhokhov et al., 2019; Lebedeva et al., 2024]. Мы сконцентрировали своё внимание на двух чужеродных видах, широко распространённых в парковых прудах Москвы: ротан *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae) и серебряный карась *Carassius auratus* (Linnaeus, 1758) sensu lato (Cyprinidae) или, как часто указывают в лите-

ратуре, *C. auratus* complex [Накояма, Iguchi, 2003]. Эти рыбы признаны инвазионными чужеродными видами в ряде регионов планеты [Copp et al., 2005; Britton, 2011], в том числе внесены в список Топ-100 инвазионных видов, наиболее опасных для природы России [Вехов и др., 2018; Решетников и др., 2018]. Оба вида способны быстро заселять свободные или нарушенные местообитания, что характерно для видов-эксплерентов [Makhrov et al., 2026].

Ротан – аборигенный вид южной части дальневосточного региона России, Северной Кореи и северо-восточных районов Китая. На значительной части северной части Евразии ротан является чужеродным видом, распространившимся после многократных случайных и преднамеренных интродукций и



последующего саморасселения [Pupina et al., 2015; Reshetnikov, Karyagina, 2015; Rakauskas et al., 2016; Šmejkal et al., 2024; Reshetnikov et al., 2025b]. Ротан является «агрессивным» вселенцем, вытесняющим из реципиентных водоёмов некоторые другие виды рыб, а также многие виды амфибий и крупных беспозвоночных [Reshetnikov, 2003; Somogyi et al., 2023]. Кроме того, он активно включается в паразитарные системы [Sokolov et al., 2012; 2013, 2015; Antal et al., 2015; ; Polyayeva, Yablokov, 2017; Đikanović et al., 2018; Vancheva, Georgiev, 2025]. Важно отметить, что в числе паразитов ротана известны виды, представляющие серьёзную угрозу для здоровья человека [Liu et al., 2011]. Ранее считалось, что ротаны, заселившие водоёмы Московской области России, являются потомками родительской популяции, сформированной во второй половине 1950-х годов в Таракановском пруду (Одинцовский городской округ) в результате выпуска рыб-основателей аквариумного содержания [Ильин, 1987; Голубцов, 1990]. Однако паразитологические исследования продемонстрировали куда более сложную историю формирования популяций подмосковного ротана, связанную как с выпуском рыб аквариумного содержания, так и со случайной непреднамеренной интродукцией вместе с коммерческими прудовыми карповыми рыбами [Reshetnikov et al., 2017b].

Серебряный карась *Carassius auratus* complex – таксономически сложная группа пресноводных рыб с неоднозначной интерпретацией морфологической изменчивости и плоидности разных популяций [Nakamura, 1969; Вехов и др., 2018; Knytl et al., 2022]. Традиционно в пределах комплекса серебряных карасей выделяли два таксона – прусский карась *Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1782) (или *C. gibelio*) и золотая рыбка *Carassius auratus auratus* (Linnaeus, 1758) (или *C. auratus*), рассматриваемых в ранге подвидов или отдельных видов; причём первый из них обычно тоже подразделяли на несколько субтаксонов [Берг, 1949; Hensel, 1971; Kottelat, Freyhof, 2007; Sakai et al., 2009; Takada et al., 2010; Yamamoto et al., 2010]. Серебряного карася, широко распространённого в водных

объектах Московского региона, традиционно относили к первой из вышеупомянутых форм, т.е. к *C. auratus gibelio* [Шатуновский и др., 1988; Соколов, Цепкин, 1992]. Происхождение популяций серебряного карася в европейской части России и Восточной Европе до конца не ясно. Обычно присутствие этой рыбы в водоёмах Восточно-Европейской равнины связывают с масштабной интродукцией хозяйственно значимых карповых рыб из бассейна р. Амур [Подушка, 2004; Lusková et al., 2010; Вехов и др., 2018]. Достигая высокой плотности популяций, серебряный карась может конкурировать за кормовые ресурсы с местными видами рыб [Tapkir et al., 2022]. Также он образует гибриды с аборигенным золотым карасём *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758), что ставит под угрозу выживание этого редкого вида [Smartt, 2007]. Серебряный карась является хозяином разнообразных паразитов [Daghighi Roohi et al., 2014; Demir, Karakişi, 2016], в том числе опасных для здоровья человека [Martínez-Aquino et al., 2019]. Для популяций серебряного карася известны случаи внезапной массовой гибели из-за распространения специфичного патогена – герпесвируса карповых рыб 2-го типа [Reshetnikov, Akhatov, 2025]; в такой ситуации разложение большой биомассы рыб может создавать угрозу для выживания других синтопичных гидробионтов.

Оба рассматриваемых вида рыб предпочитают стоячие или слабо проточные водоёмы [Никольский, 1956] и высоко толерантны к колебаниям абиотических факторов среды и воздействию разных типов антропогенного загрязнения [Golovanova, 2010; Wang et al., 2015; Golovanova et al., 2019; Karanova et al., 2024; Petrovskiy et al., 2024, 2025; Liang et al., 2025]. Эти экологические особенности, включая способность потреблять самые разные доступные корма, способствуют успешному заселению данными рыбами городских водоёмов, в том числе прудов г. Москва.

Цель данного исследования – паразитологическая оценка ротана и серебряного карася в прудах г. Москва. Оценка разнообразия паразитов ротана и серебряного карася способствует пониманию экологической роли этих рыб в водоёмах мегаполиса. Кроме того, та-

кое исследование необходимо для проверки возможного присутствия в городских водоёмах видов паразитов, потенциально опасных для здоровья домашних животных и человека.

### Материалы и методы

Рыб отлавливали в прудах г. Москва на территории национального парка «Лосиный остров» в Бабаевском пруду (координаты: 55.8308 с.ш.; 37.8085 в.д.) и Верхнем Богородском пруду (55.8204 с.ш.; 37.6982 в.д.), а также на территории природно-исторического парка «Измайлово» в Совхозном пруду (55.7811 с.ш.; 37.7788 в.д.). Все водоёмы находятся на удалении друг от друга и не имеют прямой связи между собой. Ротана отлавливали на удочку в прибрежной зоне на глубине до 60 см. Приманкой служил дождевой червь *Lumbricus* sp. Карасей отлавливали также в прибрежной зоне на глубине 50–70 см при помощи верши размером 50×80 см с ячейей сетки 25 мм и размером входа 7×15 см. Верши устанавливали на сутки.

Свежевыловленных рыб исследовали методом полного паразитологического вскрытия, включающим взятие мазков крови [Быховская-Павловская, 1985]. Характеристика изученных выборок рыб, включая даты отлова, число рыб и их размеры (абсолютная длина тела, L), представлена в таблице 1.

Цестод фиксировали 70-градусным этанолом. Эктопаразитов родов *Gyrodactylus* Nordmann, 1832 и *Dactylogyrus* Diesing, 1850 заключали в глицерин-желатиновый препарат после кратковременной мацерации в пресной воде. Образцы тканей хозяина со зрелыми плазмодиями миксоспоридий также заключали в глицерин-желатиновый препа-

рат. Мазки слизи с инфузориями рода *Trichodina* Ehrenberg, 1830 высушивали на воздухе с последующим серебрением в 0.5%-ном растворе нитрата серебра ( $\text{AgNO}_3$ ). Остальных инфузорий, ихтиоспорию и кинетопластидных жгутиконосцев, кишечных и почечных кокцидий исследовали *in vivo*. Дополнительно кокцидии из кишечника карасей были изучены с применением молекулярных методов. Для этой цели использовали мазки кишечной слизи, зафиксированные в 96%-этанол. Видовую принадлежность всех паразитов, за исключением кишечных кокцидий, идентифицировали по морфологическим признакам по Байер [1984, 1985, 1987], Lukes [1993], Callahan et al. [2005] и Suhaimi et al. [2025]. Кишечных кокцидий идентифицировали по молекулярным данным, полученным при амплификации фрагмента гена *18S* рРНК. Частичную последовательность гена длиной 549 п.н. амплифицировали с использованием праймеров #HepF300 (5'-GTITCTGACCTATCAGCTTICGAC-3') и Hep900 (5'-CAAATCTAAGAATTICACCTCTGAC-3') [Sikkel et al., 2020]. Полимеразная смесь (25 мкл) состояла из 0.5  $\mu\text{M}$  каждого праймера, 200  $\mu\text{M}$  дезоксирибонуклеозидтрифосфатов, 1.5  $\mu\text{M}$   $\text{MgCl}_2$  и 0.5 ед. Taq-полимеразы. Условия ПЦР-реакции включали предварительную денатурацию ДНК при 94 °C в течение 5 минут с последующими 35 циклами при 94 °C в течение 1 мин, отжигом при 55 °C в течение 1 мин и полимеризацией при 72 °C в течение 1 мин. В качестве завершающей стадии ПЦР-реакции использовали пост-амплификационную инкубацию при 72 °C в течение 7 мин. Продукты ПЦР-реакции очищали после электрофореза в агарозном геле с помощью набора PCR clean-up Gel extraction (Macherey-Nagel

Таблица 1. Характеристика изученных выборок рыб из водоёмов Москвы

| Вид рыбы          | Название пруда      | Дата отлова       | n  | L, мм:<br>средняя (min-max) |
|-------------------|---------------------|-------------------|----|-----------------------------|
| Ротан             | Бабаевский          | 12.05.2025        | 20 | 121 (110–139)               |
| Ротан             | Верхний Богородский | 21–22.05.2025     | 20 | 154 (88–195)                |
| Ротан             | Совхозный           | 14, 20.05.2025    | 19 | 118 (92–155)                |
| Серебряный карась | Бабаевский          | 22, 23.06.2025    | 20 | 220 (144–287)               |
| Серебряный карась | Верхний Богородский | 07.06.2025        | 20 | 160 (145–175)               |
| Серебряный карась | Совхозный           | 09, 12–14.06.2025 | 20 | 131 (103–205)               |

GmbH, Duren, Германия) и секвенировали по двум цепям (прямой и обратной) в компании «Евроген» (Москва) с использованием описанных выше праймеров. Полученная последовательность была зарегистрирована в международной базе генетических данных GenBank (NCBI) под номером PZ241087.

Для количественной характеристики заражённости рыб паразитами применяли общепринятые в паразитологии показатели: экстенсивность инвазии ЭИ (доля заражённых особей хозяина, %), индекс обилия ИО (среднее число особей паразита в особи хозяина, включая незаражённых рыб, безразмерная величина) и интенсивность инвазии ИИ (число особей паразита в заражённой особи хозяина, минимальное и максимальное значения, экз.). Заражённость протистами и миксоспоридиями, численность которых практически

не поддаётся оценке, охарактеризована только встречаемостью.

## Результаты

**Паразиты ротана.** Суммарно у ротана из трёх изученных прудов выявлено 10 таксонов паразитов. Большинство из них (6) обнаружено во всех трёх изученных прудах, но их встречаемость различалась (табл. 2). Доминирующими по встречаемости (ЭИ  $\geq 50\%$ ) во всех трёх прудах были только два вида паразитов – *N. mogurndae* s. l. и *S. salmonis*. Однако в каждом отдельном водоёме отмечен дополнительный список доминантов (см. табл. 2).

**Паразиты серебряного карася.** У серебряного карася из трёх изученных водоёмов обнаружены 28 таксонов паразитов (табл. 3). Однако только 9 видов паразитов были выявлены во

Таблица 2. Видовой состав паразитов и показатели заражённости ротана (*Perccottus glenii*) в парковых прудах г. Москва

| Паразит                                                                     | Локализация                       | Бабаевский пруд, n=20 |      |         | Верхний Богородский пруд, n=20 |       |          | Совхозный пруд, n=19 |      |          |
|-----------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------|-----------------------|------|---------|--------------------------------|-------|----------|----------------------|------|----------|
|                                                                             |                                   | ЭИ, %                 | ИО   | ИИ, экз | ЭИ, %                          | ИО    | ИИ, экз. | ЭИ, %                | ИО   | ИИ, экз. |
| Oligohymenophorea<br><i>Trichodina</i> spp.*                                | Жабры                             | 100                   | –    | –       | 25                             | –     | –        | 68.4                 | –    | –        |
| Phyllopharyngea<br><i>Chilodonella piscicola</i> (Zacharias, 1894)          | Жабры                             | 10                    | –    | –       | –                              | –     | –        | –                    | –    | –        |
| Eopharyngea<br><i>Spironucleus salmonis</i> (Moore, 1923)                   | Кишечник                          | 95                    | –    | –       | 55                             | –     | –        | 68.4                 | –    | –        |
| Conoidasida<br><i>Goussia obstinata</i> Sokolov & Moshu, 2014               | Кишечник                          | 10                    | –    | –       | –                              | –     | –        | 42.1                 | –    | –        |
| Monopisthocotyla<br><i>Gyrodactylus perccotti</i> Ergens & Yukhimenko, 1973 | Плавники и жабры                  | 85                    | 2.90 | 1–8     | 30                             | 0.50  | 1–2      | –                    | –    | –        |
| Cestoda<br><i>Nippotaenia mogurndae</i> Yamaguti & Miyata, 1940 s. lato     | Кишечник                          | 95                    | 7.40 | 2–19    | 100                            | 14.85 | 1–77     | 100                  | 3.37 | 1–12     |
| <i>Archigetes sieboldi</i> Leuckart, 1878                                   | Кишечник                          | 5                     | 0.05 | 1       | –                              | –     | –        | –                    | –    | –        |
| Ichthyostraca<br><i>Argulus foliaceus</i> (Linnaeus, 1758)                  | Плавники                          | –                     | –    | –       | –                              | –     | –        | 5.30                 | 0.05 | 1        |
| Bivalvia<br>Unionidae gen. sp. (глохидии)                                   | Плавники, жабры и жаберные крышки | 70                    | 5.90 | 1–26    | 5                              | 0.15  | 3        | 89.50                | 13.4 | 1–40     |

\* Совместная встречаемость *Trichodina nigra* Lom, 1960 и *Trichodina mutabilis* Kazubski & Migala, 1968.

всех трёх прудах: моногенеи *D. anchoratus*, *D. baueri*, *D. dulkeiti*, *D. formosus*, *D. inexpectatus*, *D. intermedius* и *D. vastator*, кишечная кокцидия *Goussia* sp., а также кинетопластидный жгутиконосец *I. necator* s. *L.* (см. табл. 3 и рисунок). BLAST-анализ выявил высокое сходство (99.64%) частичной последовательности гена 18S рРНК данной кокцидии с таковой *Goussia* sp. из кишечника серебряного карася из Венгрии (GenBank NCBI, GU479672),

что свидетельствует о принадлежности обоих сравниваемых образцов к одному виду. Моногенеи рода *Dactylogyrus* и кокцидия *Goussia* sp. составляют доминирующую по встречаемости (ЭИ  $\geq 50\%$ ) группу паразитов во всех трёх исследованных прудах. Среди остальных паразитов большинство видов (61%), отмечены только в одном из изученных прудов, причём часть из них являются в нём доминирующими видами (см. табл. 3).

Таблица 3. Видовой состав паразитов и показатели заражённости серебряного карася (*Carassius auratus* complex) в парковых прудах г. Москва

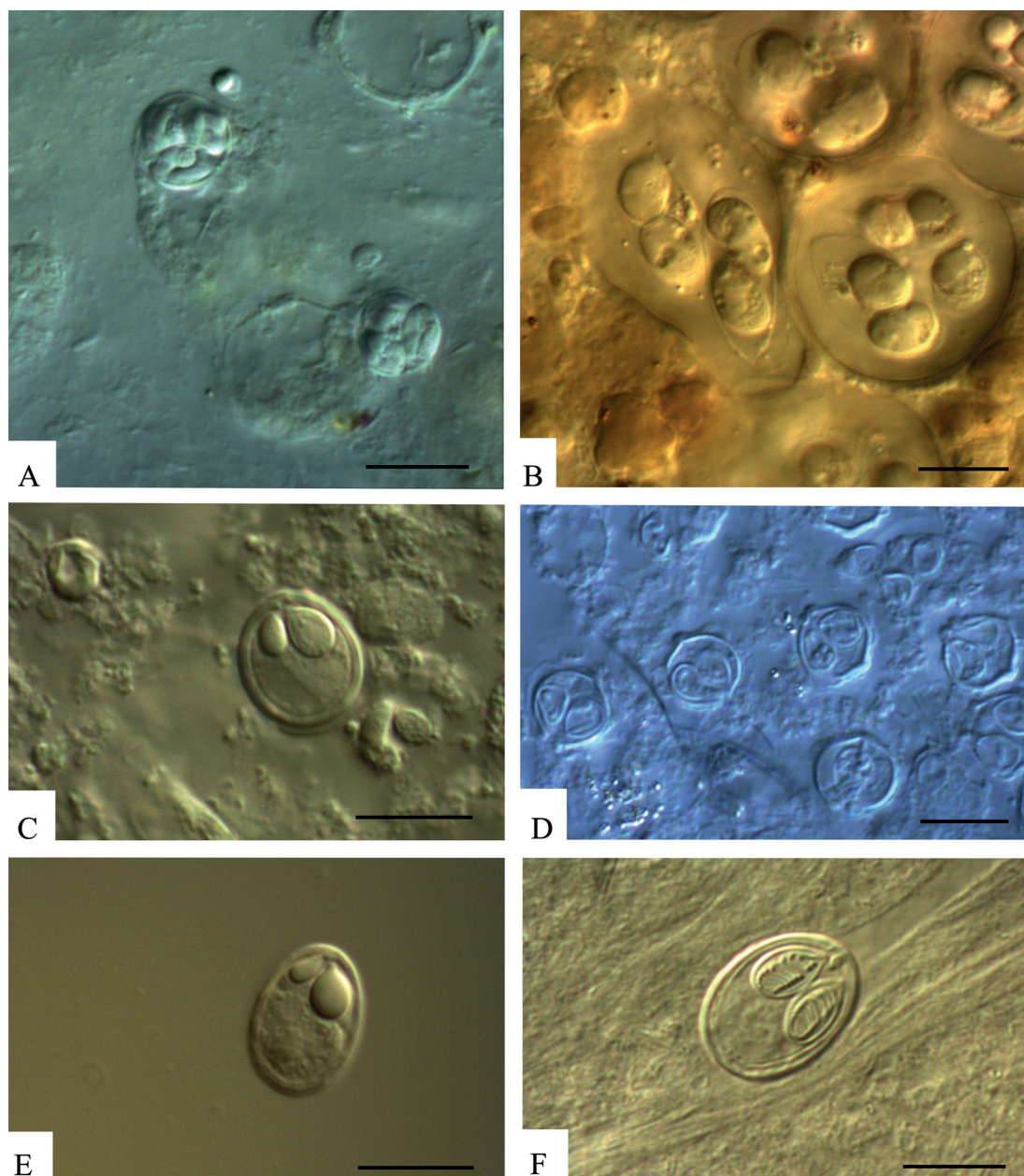
| Паразит                                                                         | Локализация  | Бабаевский пруд, n=20 |    |          | Верхний Богородский пруд, n=20 |    |          | Совхозный пруд, n=20 |    |          |
|---------------------------------------------------------------------------------|--------------|-----------------------|----|----------|--------------------------------|----|----------|----------------------|----|----------|
|                                                                                 |              | ЭИ, %                 | ИО | ИИ, экз. | ЭИ, %                          | ИО | ИИ, экз. | ЭИ, %                | ИО | ИИ, экз. |
| Oligohymenophorea<br><i>Trichodina reticulata</i><br>Hirschmann & Partsch, 1955 | Жабры        | 15                    | –  | –        | –                              | –  | –        | –                    | –  | –        |
| <i>Trichodinella</i> spp.*                                                      | Жабры        | 60                    | –  | –        | –                              | –  | –        | –                    | –  | –        |
| <i>Scyphidia</i> sp.                                                            | Жабры        | 5                     | –  | –        | –                              | –  | –        | –                    | –  | –        |
| <i>Apiosoma</i> sp.                                                             | Жабры        | 10                    | –  | –        | –                              | –  | –        | –                    | –  | –        |
| <i>Ichthyophthirius multifiliis</i><br>Fouquet, 1876                            | Жабры        | 70                    | –  | –        | –                              | –  | –        | –                    | –  | –        |
| Litostomatea<br><i>Hemiphrys branchiarum</i><br>(Wenrich, 1924)                 | Жабры        | 20                    | –  | –        | –                              | –  | –        | 15                   | –  | –        |
| Kinetoplastida<br><i>Ichthyobodo necator</i> (Henneguy, 1883) s. <i>lato</i>    | Жабры        | 10                    | –  | –        | 5                              | –  | –        | 10                   | –  | –        |
| <i>Cryptobia branchialis</i> Nie in Chen, 1955                                  | Жабры        | 15                    | –  | –        | –                              | –  | –        | –                    | –  | –        |
| Conoidasida<br><i>Goussia</i> sp.                                               | Кишечник     | 100                   | –  | –        | 50                             | –  | –        | 80                   | –  | –        |
| <i>Goussia leucisci</i> (Shulman & Zaika, 1964)                                 | Почки        | 5                     | –  | –        | –                              | –  | –        | –                    | –  | –        |
| Ichthyosporea<br><i>Dermocystidium</i> (s. <i>lato</i> ) sp.                    | Плавники     | –                     | –  | –        | 10                             | –  | –        | –                    | –  | –        |
| Myxozoa<br><i>Myxobolus diversus</i> Nie & Li, 1973                             | Плавники     | 5                     | –  | –        | –                              | –  | –        | –                    | –  | –        |
| <i>Myxobolus diversicapsularis</i><br>Slukhai, 1966                             | Жабры        | –                     | –  | –        | –                              | –  | –        | 10                   | –  | –        |
| <i>Myxobolus ocsardiensis</i><br>Suhaimi, Cech, Molnár, Székely & Sellyei, 2025 | Почки        | 15                    | –  | –        | –                              | –  | –        | –                    | –  | –        |
| <i>Sphaerospora</i> sp.                                                         | Кожа и жабры | –                     | –  | –        | 5                              | –  | –        | –                    | –  | –        |
| Trematoda<br><i>Diplostomum</i> sp.                                             | Хрусталик    | –                     | –  | –        | –                              | –  | –        | 10                   | 1  | 0.10     |



|                                                      |                  |     |       |         |    |       |       |     |       |        |
|------------------------------------------------------|------------------|-----|-------|---------|----|-------|-------|-----|-------|--------|
| Monopisthocotyla<br><i>Dactylogyrus</i> spp.**       | Жабры            | 100 | 56.30 | 112–198 | 95 | 26.57 | 2–106 | 100 | 51.30 | 16–166 |
| <i>Gyrodactylus sprostonae</i><br>Ling, 1962         | Жабры            | 15  | 2.80  | 2–50    | –  | –     | –     | 30  | 1.80  | 2–18   |
| <i>Gyrodactylus longoacuminatus</i> Žitňan, 1964     | Плавники и жабры | 65  | 2.25  | 1–7     | –  | –     | –     | –   | –     | –      |
| Cestoda<br><i>Khawia rossittensis</i> (Szidat, 1937) | Кишечник         | 5   | 0.05  | 1       | –  | –     | –     | –   | –     | –      |
| Ichthyostraca<br><i>Argulus foliaceus</i>            | Плавники         | –   | –     | –       | –  | –     | –     | 25  | 1     | 0.25   |

\* Совместная встречаемость *Trichodinella epizootica* (Raabe, 1950) и *Trichodinella subtilis* Lom, 1959.

\*\* Совместная встречаемость нескольких видов *Dactylogyrus* в разных комбинациях: *D. anchoratus* (Dujardin, 1845), *D. baueri* Gusev, 1955, *D. dulkeiti* Bychowsky, 1936, *D. formosus* Kulwicz, 1927, *D. inexpectatus* Isjumova in Gusev, 1955, *D. intermedius* Wegener, 1910 и *D. vastator* Nybelin, 1924.



**Рис.** Микрофотографии некоторых паразитов серебряного карася: А – спорулированные ооцисты *Goussia* sp.; В – спорулированные ооцисты *Goussia leucisci*; С – споры *Myxobolus diversicapsularis*; D – споры *Sphaerospora* sp.; Е – споры *Myxobolus diversus*; F – споры *Myxobolus ocsardiensis*. Масштабные линейки: 10 мкм.

## Обсуждение

Таким образом, паразиты обнаружены у обоих исследованных видов рыб в московских прудах. При этом у серебряного карася их число почти втрое больше, чем у ротана. Среди паразитов рыб выявлены чужеродные виды, что характерно не только для изученных нами видов, но и для многих других рыб в бассейне р. Волга [Zhokhov et al., 2019].

**Паразиты ротана.** Три вида паразитов, отмеченных у обследованных ротанов, являются специфичными для этого вида рыб и были совместно интродуцированы вместе с ним из водоёмов Дальнего Востока: *N. mogurndae* s. L., *G. obstinata* и *G. perccotti*. Согласно недавно полученным данным, разные изоляты *Nippotaenia* из ротана принадлежат к пяти филогенетическим линиям, имеющим высокую степень генетической дифференциации друг от друга, сопоставимую с видовыми различиями у цестод других систематических групп [Sokolov et al., 2025]. Нельзя исключить, что *S. salmonis* также был интродуцирован совместно с ротаном с Дальнего Востока, поскольку ранее проведённое молекулярно-генетическое исследование выявило группирование изолятов этого вида, встречающихся у данного хозяина, в отдельную филогенетическую линию [Denikina et al., 2019]. Все отмеченные в данном исследовании виды паразитов ротана ранее были зарегистрированы у этого вида рыб в других водоёмах европейской части его ареала [Sokolov et al., 2014; Sokolov, Reshetnikov, 2020]. Ни один из выявленных у ротана паразитов не представляет опасности для домашних млекопитающих (например, кошек, собак) и человека.

**Паразиты серебряного карася.** Серебряный карась в обследованных водоёмах заражён как видами специфичными для рыб рода *Carassius* Jarocki, 1822, так и видами, не проявляющими строгой приуроченности к хозяину. К специфичным для карасей паразитам могут быть отнесены: *M. diversus*, *M. ocsardiensis*, *G. longoacuminatus*, *K. rossittensis*, все обнаруженные виды рода *Dactylogyrus* [Bayer, 1985; Molnár, Székely, 2003; Suhaimi et al., 2025] и, по-видимому, *Goussia* sp.

Отдельного упоминания заслуживает миксоспоридия *Sphaerospora* sp. По локали-

зации плазмодиев (кожа, жабры) данный вид сходен с *Sphaerospora molnari* Lom, Dyková, Pavlásková & Grupcheva, 1983, отмеченным у обыкновенного карпа и серебряного карася в Центральной Европе [Suhaimi et al., 2025]. Однако споры *Sphaerospora* sp. заметно меньше таковых *S. molnari*: 7.5–7.6×7.6–8.1 мкм у первого и 8.7–11.1×9–11.2 мкм у второго вида соответственно [Lom et al., 1983; Eszterbauer et al., 2013; Suhaimi et al., 2025].

Циркуляция миксоспоридий, цестоды *K. rossittensis* и, вероятно, кокцидий связана с водными олигохетами [Steinhagen, Körtling, 1990; Протасова и др., 1990; Molnár et al., 2005; Okamura et al., 2015]. Остальные виды, кроме редкого у серебряного карася *Diplostomum* sp., имеют прямой жизненный цикл, не требующий участия промежуточного или паратенического хозяина. Все паразиты, идентифицированные нами до уровня номинальных видов, а также *Goussia* sp. уже были отмечены ранее у этой рыбы в других водоёмах европейской части его ареала [Мирошниченко, 2008; Lukes, 1993; Molnár, 1996; Molnár, Székely, 2003; Давыдов и др., 2012; Šimková et al., 2013; Rosenthal et al., 2016; Pakosta et al., 2018; Suhaimi et al., 2025]. Ни один из паразитов, выявленных у карася в данном исследовании, не представляет опасности для человека и домашних млекопитающих.

В итоге мы констатируем отсутствие в исследованных водоёмах видов паразитов, общих для ротана и серебряного карася. Во многом данные различия связаны с хозяйинной специфичностью отмеченных видов. Однако причины отсутствия у этих видов рыб общих эвригостальных паразитов, не проявляющих явной приуроченности к определённой систематической группе хозяев (паразитические инфузории, кинетопластидные жгутиконосцы, глохидии, *Diplostomum* sp. и *A. sieboldi*), остаются неясными. Учитывая основные пути циркуляции отмеченных видов паразитов, можно утверждать, что ротан в обследованных водоёмах Москвы способствует заражению паразитами беспозвоночных планктона и, возможно, бентоса, а серебряный карась – в основном бентоса. Все обнаруженные паразиты, за исключени-



ем *Diplostomum* sp., являются автогенными видами, т.е. все этапы их жизненного цикла проходят в конкретной водной экосистеме и не связаны с наземными животными.

### Заключение

Таким образом, нами установлено, что ротан в трёх обследованных прудах г. Москва заражён десятью видами паразитов, три из которых специфичны для этого хозяина и были интродуцированы вместе с ним из нативного ареала. Серебряный карась в этих же водоёмах заражён 28 видами паразитов с разной степенью специфичности к своему хозяину.

Ротан и серебряный карась в обследованных прудах обеспечивают паразитарную нагрузку на планктонных и бентосных беспозвоночных. Оба вида рыб участвуют в функционировании паразитарных систем эвригостальных видов паразитов, способных заражать аборигенных европейских рыб. Кроме того, ротан во всех обследованных прудах способствует поддержанию популяций местных двусторчатых моллюсков семейства Unionidae, поскольку на его плавниках и жабрах развиваются глосидии этих моллюсков. Ни один из видов паразитов, обнаруженных у ротана и карася, не представляет опасности для здоровья домашних животных (кошки, собаки) и человека.

### Финансирование работы

Исследование выполнено при поддержке Правительства Москвы и Департамента природопользования и охраны окружающей среды г. Москва. Подготовка публикации выполнена в рамках Госзадания № 1022040700480-0-1.6.15.

### Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность за всестороннюю поддержку руководству и сотрудникам Департамента природопользования и охраны окружающей среды г. Москва.

### Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

### Соблюдение этических стандартов

Протокол исследования был одобрен комиссией по биоэтике Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук (заключение № 112 от 26.04.2025).

### Список литературы

- Бауер О.Н. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 1. Л.: Наука, 1984. 431 с.
- Бауер О.Н. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1985. 425 с.
- Бауер О.Н. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 3. Л.: Наука, 1987. 583 с.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 3. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 930–1383 с.
- Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука, 1985. 121 с.
- Вехов Д.А., Решетников А.Н., Дгебуадзе Ю.Ю. *Carassius auratus* complex // Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / под ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Т-во научных изданий КМК, 2018. С. 528–537.
- Голубцов А.С. Эколого-генетический анализ популяций ротана *Perccottus glenii* Dyb. в естественном и приобретённом ареалах: дис. ... канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1990 (Russian).
- Давыдов О.Н., Лысенко В.Н., Куровская Л.Я., Неборачек С.И. Анализ видового разнообразия паразитов карася серебряного южной Палеарктики // Рибогосподарська наука України. 2012. Т. 3. С. 63–72.
- Ильин И.И. Биохимический полиморфизм ротана *Perccottus glenii* Dyb. (Eleotridae) в исходном ареале и районах интродукции: дис. ... канд. биол. наук. М.: ИБР, 1987 (Russian).
- Мирошниченко А.И. Моногеней // Каталог гельминтов позвоночных Украины. Ч. 2. Киев: Институт зоологии НАНУ; Украинское научное общество паразитологов, 2008. С. 62–137.
- Никольский Г.В. Рыбы бассейна Амура. Итоги Амурской ихтиологической экспедиции 1944–1949 гг. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 551 с.
- Подушка С.Б. О причинах вспышки численности серебряного карася // Научно-технический бюллетень лаборатории ихтиологии ИНЭНКО. 2004. № 8. С. 5–15.
- Протасова В.Н., Куперман Б.И., Ройтман В.А., Поддубная Л.Г. Кариофиллиды фауны СССР. М.: Наука, 1990. 238 с.
- Решетников А.Н., Зиброва М., Дгебуадзе Ю.Ю. *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 // Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / под ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Т-во научных изданий КМК, 2018. С. 553–562.
- Соколов Л.И., Цепкин Е.А. Антропогенные изменения ихтиофауны речных систем Центрального района России (на примере Москвы-реки) // Вестник Московского университета. Биология. 1992. № 1. С. 33–39.

- Шатуновский М.И., Огнев Е.Н., Соколов Л.И., Цепкин Е.А. Рыбы Подмосквья. М.: Наука, 1988. 141 с.
- Antal L., Székely C., Molnár K. Parasitic infections of two invasive fish species, the Caucasian dwarf goby and the Amur sleeper, in Hungary // *Acta Veterinaria Hungarica*. 2015. Vol. 63, no. 4. P. 472–484. DOI: 10.1556/004.2015.044
- Artamonova V.S., Gajduchenko H.S., Koulishev A.V., Medvedev D.A., et al. 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 // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2025. Vol. 16, no. 4. P. 502–514. DOI: 10.1134/S2075111725600417
- Bardukov N.V., Bugakov A.A., Gajduchenko H.S., Koulishev A.V., et al. Pathways of invasion of the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) into the basins of the Black and Caspian seas // *Hydrobiologia*. 2025. Vol. 852, no. 8. P. 2455–2470. DOI: 10.1007/s10750-024-05617-z
- Britton R. *Carassius gibelio* (Prussian carp) CABI/Invasive species compendium. 2011. Accessed 15.12.2025, from <https://doi.org/10.1079/cabicompndium.90562>.
- Callahan H.A., Litaker R.W., Noga E.J. Genetic relationships among members of the *Ichthyobodo necator* complex: implications for the management of aquaculture stocks // *Journal of Fish Diseases*. 2005. Vol. 28, no. 2. P. 111–118. DOI: 10.1111/j.1365-2761.2004.00603.x
- Copp G.H., Bianco P.G., Bogutskaya N.G., Erős T., et al. To be, or not to be, a non-native freshwater fish? // *Journal of Applied Ichthyology*. 2005. Vol. 21, no. 4. P. 242–262. DOI: 10.1111/j.1439-0426.2005.00690.x
- Daghighe Roohi J., Sattari M., Nezamabadi H., Ghorbanpour N. Occurrence and intensity of parasites in Prussian carp, *Carassius gibelio* from Anzali wetland, Southwest Caspian Sea // *Iranian Journal of Fisheries Sciences*. 2014. Vol. 13, no. 2. P. 276–288.
- Demir S., Karakiş H. Metazoan parasite fauna of the Prussian carp, *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) (Cyprinidae), from Marmara Lake, Turkey // *Acta Zoologica Bulgarica*. 2016. Vol. 68, no. 2. P. 265–268.
- Denikina N.N., Kondratov I.G., Belkova N., Sokolov S.G. The phylogenetic position of *Spironucleus* sp. (Diplomonadida: Hexamitidae) from the intestine of Chinese sleeper *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Actinopterygii: Odontobutidae) // *Acta Parasitologica*. 2019. Vol. 64. P. 347–351.
- Dikanović V., Simonović P., Cakić P., Nikolić V. Parasitofauna of allochthonous fish species in the open waters of the Danube River Basin (Serbian part) – impact on the native fish fauna // *Applied Ecology and Environmental Research*. 2018. Vol. 16, no. 5. P. 6129–6142. DOI: 10.15666/aer/1605\_61296142
- Eszterbauer E., Sipos D., Forró B., Ová P.B., et al. Molecular characterization of *Sphaerospora molnari* (Myxozoa), the agent of gill sphaerosporosis in common carp *Cyprinus carpio carpio* // *Diseases of Aquatic Organisms*. 2013. Vol. 104, no. 1. P. 59–67. DOI: 10.3354/dao02584
- Golovanova I.L. Influence of biogenic metals (Cu, Zn) on the activity of carbohydrases in juvenile fish in vitro // *Inland Water Biology*. 2010. Vol. 3, no. 1. P. 90–95. DOI: 10.1134/S1995082910010128
- Golovanova I.L., Golovanov V.K., Chuiko G.M., Podgor-naya V.A., et al. Effects of roundup herbicide at low concentration and of thermal stress on physiological and biochemical parameters in Amur sleeper *Perccottus glenii* Dybowski juveniles // *Inland Water Biology*. 2019. Vol. 12, no. 4. P. 462–469. DOI: 10.1134/S1995082919040059
- Hakoyama H., Iguchi K. Male mate choice on the gynogenetic-sexual complex of crucian carp, *Carassius auratus* // *Acta Ethologica*. 2003. Vol. 4, no. 2. P. 85–90.
- Hensel K. Some notes on the systematic status of *Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1782) with further record of this fish from the Danube River in Czechoslovakia // *Věstník Československé Společnosti Zoologické*. 1971. Vol. 35. P. 186–198.
- Interesova E.A. Alien fish species in the Ob River basin // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2016. Vol. 7, no. 2. P. 156–167. DOI: 10.1134/S2075111716020089
- Karabanov D.P., Kodukhova Y.V., Pashkov A.N., Reshetnikov A.N., et al. “Journey to the West”: Three phylogenetic lineages contributed to the invasion of Stone moroko, *Pseudorasbora parva* (Actinopterygii: Cyprinidae) // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2021. Vol. 12, no. 1. P. 67–78. DOI: 10.1134/S2075111721010070
- Karanova M.V., Gagarinsky E.L., Petrukhin O.V., Reshetnikov A.N. Dynamics of secondary metabolites and free amino acids in the heart of the fish Amur sleeper *Perccottus glenii* (Odontobutidae) during winter hypobiosis // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2024. Vol. 15. P. 584–593. DOI: 10.1134/S2075111724700462
- Knytl M., Forsythe A., Kalous L. A fish of multiple faces, which show us enigmatic and incredible phenomena in nature: biology and cytogenetics of the genus *Carassius* // *International Journal of Molecular Sciences*. 2022. Vol. 23, no. 15. P. 8095. DOI: 10.3390/ijms23158095
- Kottelat M., Freyhof J. Handbook of European freshwater fishes. Berlin: Maurice Kottelat, 2007. 646 p.
- 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, no. 4. P. 358–368. DOI: 10.3390/parasitologia4040031
- Liang H., Mi H., Wang K., Ren M., et al. Enhancement of hypoxia tolerance of Gibel carp (*Carassius auratus gibelio*) via a ferroporphyrin-rich diet // *Antioxidants*. 2025. Vol. 14, no. 6. P. 738. DOI: 10.3390/antiox14060738
- Liu X., Liu G., Zhang W. Infection status of wild freshwater fish with Metacercariae of *Clonorchis sinensis* in west Liaoning // *Chinese Journal of Parasitology and Parasitic Diseases*. 2011. Vol. 29, no. 2. P. 157–158.
- Lom J., Dyková I., Pavlásková M., Grupcheva G. *Sphaerospora molnari* sp.nov. (Myxozoa: Myxosporae), an agent of gill, skin and blood sphaerosporosis of common carp in Europe // *Parasitology*. 1983. Vol. 86, no. 3. P. 529–535. DOI: 10.1017/S003118200005071X
- Lukes J. A coccidian (Apicomplexa: Eimeriidae) with extracytoplasmally located stages in the kidney tubules of golden carp (*Carassius auratus gibelio* L.) (Cyprinidae) // *Folia Parasitologica*. 1993. Vol. 40, no. 1. P. 1–7.



- Lusková V., Lusk S., Halačka K., Vetešník L. *Carassius auratus gibelio* – The most successful invasive fish in waters of the Czech Republic // Russian Journal of Biological Invasions. 2010. Vol. 1, no. 3. P. 176–180. DOI: 10.1134/S2075111710030069
- Makhrov A.A., Artamonova V.S., Sun Yue-Hua, Fang Yun, 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, no. 3. P. 317. DOI: 10.3390/d15030317
- 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. DOI: 10.31610/trudyzin/2026.330.1.41
- Martínez-Aquino A., Chan-Martin A.J., García-Teh J.G., Ceccarelli F.S., et al. Metacercariae of *Haplorchis pumilio* (Looss, 1896) in *Carassius auratus* (Linnaeus, 1758) from Mérida City, Yucatán, Mexico: a co-introduced parasite // BioInvasions Records. 2019. Vol. 8. P. 712–728. DOI: 10.3391/bir.2019.8.3.29
- Molnár K. Remarks on the morphology, site of infection and validity of some coccidian species from fish // Acta Veterinaria Hungarica. 1996. Vol. 44, no. 3. P. 295–307.
- Molnár K., Székely C. Infection in the fins of the goldfish *Carassius auratus* caused by *Myxobolus diversus* (Myxosporae) // Folia Parasitologica. 2003. Vol. 50, no. 1. P. 31–36.
- Molnár K., Ostoros G., Baska F. Cross-infection experiments confirm the host specificity of *Goussia* spp. (Eimeriidae: Apicomplexa) parasitizing cyprinid fish // Acta Protozoologica. 2005. Vol. 44. P. 43–49.
- Nakamura M. Cyprinid fishes of Japan. Tokyo: Research Institute for Natural Resources. 1969. 455 p.
- Okamura B., Gruhl A., Bartholomew J.L. An introduction to myxozoan evolution, ecology and development // Myxozoan evolution, ecology and development / eds. B. Okamura, A. Gruhl, J.L. Bartholomew. Cham: Springer International Publishing. 2015. P. 1–20. DOI: 10.1007/978-3-319-14753-6\_1
- Pakosta T., Vetešník L., Šimková A. A long temporal study of parasitism in asexual-sexual populations of *Carassius gibelio*: does the parasite infection support coevolutionary red queen dynamics? // BioMed Research International. 2018. Vol. 2018. P. 6983740. DOI: 10.1155/2018/6983740
- Petrovskiy A.B., Ksenofontov D.A., Kozhanova E.I., Reshetnikov A.N. Concentrations of trace elements (Mn, Zn, Cu, Fe, Ni, Co, and Cd) in invasive fish *Perccottus glenii* in water bodies of Moscow // Russian Journal of Biological Invasions. 2024. Vol. 15, no. 1. P. 112–118. DOI: 10.1134/S2075111724010119
- Petrovskiy A.B., Pelgunova L.A., Ksenofontov D.A., Tyshchenko A.M., Reshetnikov A.N. Macro- and microelement composition of muscles of the invasive fish rotan *Perccottus glenii* (Odontobutidae): assessment of pollution in metropolitan water bodies // Environmental Monitoring and Assessment. 2025. Vol. 197, no. 10. P. 1153. DOI: 10.1007/s10661-025-14562-w
- Polyaeva K.V., Yablokov N.O. The first data on parasites of the Amur sleeper *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Osteichthyes: Odontobutidae) in the Yenisei River basin (Bugach Reservoir) // Russian Journal of Biological Invasions. 2017. Vol. 8, no. 1. P. 104–107. DOI: 10.1134/S207511171701012X
- Pupina A., Pupins M., Skute A., Pupina Ag., et al. The distribution of the invasive fish Amur sleeper, rotan *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Osteichthyes, Odontobutidae), in Latvia // Acta Biologica Universitatis Daugavpiliensis. 2015. Vol. 15, no. 2. P. 329–341.
- Rakauskas V., Stakėnas S., Virbickas T., Bukelskis E. Non-indigenous fish in the northern branch of the central European invasion corridor // Reviews in Fish Biology and Fisheries. 2016. Vol. 26, no. 3. P. 491–508. DOI: 10.1007/s11160-016-9438-x
- Reshetnikov A., Karyagina A. Further evidence of naturalisation of the invasive fish *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Perciformes: Odontobutidae) in Germany and necessity of urgent management response // Acta Zoologica Bulgarica. 2015. Vol. 67, no. 4. P. 553–556.
- Reshetnikov A.N. The introduced fish, rotan (*Perccottus glenii*), depresses populations of aquatic animals (macroinvertebrates, amphibians, and a fish) // Hydrobiologia. 2003. Vol. 510, no. 1. P. 83–90. DOI: 10.1023/B:HYDR.0000008634.92659.b4
- Reshetnikov A.N., Golubtsov A.S., Zhuravlev V.B., Lomakin S.L., et al. Range expansion of rotan *Perccottus glenii*, sunbleak *Leucaspis delineatus*, and bleak *Alburnus alburnus* in the Ob River basin // Contemporary Problems of Ecology. 2017a. Vol. 10, no. 6. P. 612–620. DOI: 10.1134/S1995425517060105
- 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. 2017b. Vol. 788, no. 1. P. 65–73. DOI: 10.1007/s10750-016-2987-0
- Reshetnikov A.N., Akhatov E.A. First detection of dangerous fish pathogen Cyprinid herpesvirus 2 (CyHV-2) in Russia // Russian Journal of Biological Invasions. 2025. Vol. 16, no. 4. P. 717–725. DOI: 10.1134/S2075111725600168
- Reshetnikov A.N., Raldugina A.O., Grinchenko D.V., Kidov A.A., et al. Predatory interactions between two global aquatic invaders beyond their native ranges: An experimental approach // NeoBiota. 2025a. Vol. 102. P. 173–189. DOI: 10.3897/neobiota.102.145644
- Reshetnikov A.N., Interesova E.A., Borovikova E.A. Using a combined approach to analyse the invasion history of the fish rotan, widespread in northern Eurasia // Biological Invasions. 2025b. Vol. 27, no. 2. P. 84. DOI: 10.1007/s10530-025-03550-3
- Rosenthal B.M., Dunams-Morel D., Ostoros G., Molnár K. Coccidian parasites of fish encompass profound phylogenetic diversity and gave rise to each of the major parasitic groups in terrestrial vertebrates // Infection, Genetics and Evolution. 2016. Vol. 40. P. 219–227. DOI: 10.1016/j.meegid.2016.02.018
- Sakai H., Iguchi K., Yamazaki Y., Sideleva V.G., et al. Morphological and mtDNA sequence studies on three

- crucian carps (*Carassius*: Cyprinidae) including a new stock from the Ob River system, Kazakhstan // *Journal of Fish Biology*. 2009. Vol. 74. P. 1756–1773.
- Sikkel P.C., Pagan J.A., Santos J.L., Hendrick G.C., et al. Molecular detection of apicomplexan blood parasites of coral reef fishes from free-living stages of ectoparasitic gnathiid isopods // *Parasitology Research*. 2020. Vol. 119, no. 6. P. 1975–1980. DOI: 10.1007/s00436-020-06676-6
- Šimková A., Košar M., Vetešník L., Vyskočilová M. MHC genes and parasitism in *Carassius gibelio*, a diploid-triploid fish species with dual reproduction strategies // *BMC Evolutionary Biology*. 2013. Vol. 13. P. 122. DOI: 10.1186/1471-2148-13-122
- Smartt J. A possible genetic basis for species replacement: preliminary results of interspecific hybridisation between native crucian carp *Carassius carassius* (L.) and introduced goldfish *Carassius auratus* (L.) // *Aquatic Invasions*. 2007. Vol. 2, no. 1. P. 59–62. DOI: 10.3391/ai.2007.2.1.7
- Šmejkal M., Dočkal O., Thomas K., Verma C.R., et al. First record of highly invasive Chinese sleeper *Percottus glenii* Dybowski, 1877 (Perciformes: Odontobutidae) in the Elbe River Basin, Czechia // *Aquatic Ecology*. 2024. Vol. 58, no. 1. P. 125–130. DOI: 10.1007/s10452-023-10036-8
- Sokolov S., Protasova E., Reshetnikov A. First data on parasites of the rotan, *Percottus glenii* Dybowski, 1877 (Perciformes: Odontobutidae) from Germany, with a detection of the previously unknown merocercoid of the gryporhynchid cestode *Mashonalepis macrosphincter* (Fuhrmann, 1909) // *Acta Zoologica Bulgarica*. 2015. Vol. 67, no. 4. P. 557–560.
- Sokolov S.G., Protasova E.N., Reshetnikov A.N., Voropaeva E.L. Interactions of the introduced rotan *Percottus glenii* Dybowski, 1877 (Osteichthyes, Odontobutidae) with aboriginal fish species: The parasitological aspect // *Biology Bulletin*. 2012. Vol. 39, no. 10. P. 829–833. DOI: 10.1134/S1062359012100081
- Sokolov S.G., Protasova E.N., Reshetnikov A.N. Parasite fauna of rotan *Percottus glenii* Dybowski, 1877 (Osteichthyes, Odontobutidae) in some waterbodies of European Russia // *Biology Bulletin*. 2013. Vol. 40, no. 10. P. 862–871. DOI: 10.1134/S1062359013100087
- Sokolov S.G., Reshetnikov A.N., Protasova E.N. A checklist of parasites in non-native populations of rotan *Percottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae) // *Journal of Applied Ichthyology*. 2014. Vol. 30, no. 3. P. 574–596. DOI: 10.1111/jai.12281
- Sokolov S.G., Reshetnikov A.N. A checklist of parasites of non-native populations of the fish rotan *Percottus glenii* (Odontobutidae): Communication II // *Journal of Applied Ichthyology*. 2020. Vol. 36, no. 5. P. e14075. DOI: 10.1111/jai.14075
- Sokolov S.G., Vlasenko P.G., Urabe M., Atopkin D.M., et al. Hidden diversity of cestode *Nippotaenia* in a widely distributed invasive fish *Percottus glenii* // *Hydrobiologia*. 2025. Vol. 852, no. 7. P. 1903–1920. DOI: 10.1007/s10750-024-05787-w
- Somogyi D., Erős T., Mozsár A., Czeglédi I., et al. 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 (*Percottus glenii* Dybowski, 1877) // *NeoBiota*. 2023. Vol. 83. P. 91–107. DOI: 10.3897/neobiota.83.95680
- Steinhagen D., Körting W. The role of tubificid oligochaetes in the transmission of *Goussia carPELLi* // *The Journal of Parasitology*. 1990. Vol. 76, no. 1. P. 104–107.
- Suhaimi N.S., Cech G., Molnár K., Székely C., et al. Infection of the Gibel carp (*Carassius auratus gibelio* Berg, 1932) with myxozoan parasites in a pond farm of Hungary // *Aquaculture Reports*. 2025. Vol. 42. P. 102833. DOI: 10.1016/j.aqrep.2025.102833
- Takada M., Tachihara K., Kon T., Yamamoto G., et al. Biogeography and evolution of the *Carassius auratus*-complex in East Asia // *BMC Evolutionary Biology*. 2010. Vol. 10, no. 1. P. 7. DOI: 10.1186/1471-2148-10-7
- Tapkir S., Boukal D., Kalous L., Bartoň D., et al. Invasive gibel carp (*Carassius gibelio*) outperforms threatened native crucian carp (*Carassius carassius*) in growth rate and effectiveness of resource use: Field and experimental evidence // *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. 2022. Vol. 32, no. 12. P. 1901–1912. DOI: 10.1002/aqc.3894
- Vancheva N., Georgiev B.B. The first record of *Gyrodactylus perccotti* Ergens & Yushmanenko, 1973 (Monopisthocotyla: Gyrodactylidae), a parasite of the alien Chinese sleeper (*Percottus glenii* Dybowski, 1877), in Bulgaria // *Acta Parasitologica*. 2025. Vol. 70, no. 4. P. 182. DOI: 10.1007/s11686-025-01120-0
- Wang X., Chu Z., Zha F., Liu S., et al. Determination of heavy metals in water and tissues of Crucian carp (*Carassius auratus gibelio*) collected from subsidence pools in Huainan coal fields (China) // *Analytical Letters*. 2015. Vol. 48, no. 5. P. 861–877. DOI: 10.1080/00032719.2014.961606
- Yamamoto G., Takada M., Iguchi K., Nishida M. Genetic constitution and phylogenetic relationships of Japanese crucian carps (*Carassius*) // *Ichthyological Research*. 2010. Vol. 57, no. 3. P. 215–222. DOI: 10.1007/s10228-010-0152-8
- Zhokhov A.E., Pugacheva M.N., Molodozhnikova N.M., Berechikidze I.A. Alien parasite species of the fish in the Volga River basin: a review of data on the species number and distribution // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2019. Vol. 10, no. 2. P. 136–152. DOI: 10.1134/S2075111719020140

# PARASITES OF TWO INVASIVE FISH SPECIES (ROTAN *PERCCOTTUS GLENII*; ACTINOPTERYGII: ODONTOBUTIDAE) AND THE SILVER CRUCIAN CARP *CARASSIUS AURATUS* COMPLEX; ACTINOPTERYGII: CYPRINIDAE) IN THE PONDS OF MOSCOW CITY

© 2026 Sokolov S.G., Voropaeva E.L., Pikel K.V., Khasanov F.K.,  
Petrovskiy A.B., Reshetnikov A.N.\*

Ecology and Evolution Institute, RAS, Moscow, 119071, Russia

e-mail: [sokolovsg@mail.ru](mailto:sokolovsg@mail.ru), [kts2@yandex.ru](mailto:kts2@yandex.ru), [kirillpikel@yandex.ru](mailto:kirillpikel@yandex.ru), [meph@bk.ru](mailto:meph@bk.ru), [anreshetnikov@yandex.ru](mailto:anreshetnikov@yandex.ru)

\*Corresponding author

Various alien fish species are actively spreading in freshwater bodies across the planet, leading to the transformation of established parasitic systems. We focused on the parasite fauna of two alien invasive fish species (rotan *Perccottus glenii* and the silver crucian carp *Carassius auratus* complex), which are widespread in the ponds of Moscow City, since assessing parasite diversity contributes to understanding the ecological role of the aforementioned fishes in the water bodies of a large metropolis. In three urban ponds, 10 parasite taxa were detected in rotan and 28 taxa in the silver crucian carp. Notably, no parasite species common to both these species were found. These differences are partly related to the host specificity of certain parasitic species; however, the reasons for the absence of shared non-specific parasite species in rotan and silver crucian carp remain unclear. The analysis confirmed that rotan facilitates the colonization by parasites in planktonic invertebrates, and possibly benthos, while the silver crucian carp does so mainly in benthos in the studied Moscow ponds. The life cycles of almost all detected parasites are completed within the specific aquatic ecosystem and are not associated with terrestrial animals. None of the parasite species found in rotan and silver crucian carp pose a threat to the health of domestic animals or humans.

**Key words:** *Carassius gibelio*, *Goussia obstinata*, *Gyrodactylus perccotti*, *Myxobolus diversus*, *Myxobolus ocsardiensis*, *Nippotaenia*, *Sphaerospora*, *Spirotrichium salmonis*, urban ecology.

## ОЦЕНКА ИЗМЕНЧИВОСТИ ВИДОВОГО СОСТАВА И РАЗНООБРАЗИЯ АССАМБЛЕЙ ЖУЖЕЛИЦ (COLEOPTERA, CARABIDAE) В ПРОИЗВОДНЫХ СЕРООЛЬХОВЫХ ЛЕСАХ (*ALNETUM INCANAE AEGORODIOSUM*) С РАЗЛИЧНЫМ ПРОЕКТИВНЫМ ПОКРЫТИЕМ *SOLIDAGO CANADENSIS*

© 2026 Сушко Г.Г.\*, Лакотко А.А.\*\*\*, Ткаченко А.С.\*\*\*, Литвенкова И.А.\*\*\*\*

Витебский государственный университет имени П.М. Машерова, г. Витебск, 210015, Беларусь  
e-mail: \*[gennadis@rambler.ru](mailto:gennadis@rambler.ru); \*\*[anatoly.lakotko@yandex.by](mailto:anatoly.lakotko@yandex.by); \*\*\*[updown9700@gmail.com](mailto:updown9700@gmail.com);  
\*\*\*\*[inna.litvenkova@yandex.ru](mailto:inna.litvenkova@yandex.ru)

Поступила в редакцию 13.04.2026. После доработки 19.07.2026. Принята к публикации 13.08.2026

Представлены результаты сравнительного анализа альфа- и бета-разнообразия ассамблей жуужелиц производных сорооольховых лесов в местообитаниях с различной степенью распространения *Solidago canadensis* L. s.l. (абсолютное доминирование, около 50% проективного покрытия и минимальное (<5% в покрытии) присутствие). Исследования выполнены в 2025 г. в условиях севера Республики Беларусь. Отмечено низкое видовое разнообразие ( $H' = 0.73 - 1.86$ ) жуужелиц, которое значимо ( $F = 145.8$ ;  $p < 0.01$ ) варьировало на участках с различным проективным покрытием *Solidago canadensis* s.l. В ассамблеях преобладали характерные лесные виды жуужелиц *Pterostichus niger*, *P. oblongopunctatus*, *P. melanarius*, *Carabus nemoralis*, относительное обилие которых варьировало в местообитаниях с различным проективным покрытием *Solidago canadensis* s.l. Участки с абсолютным и умеренным доминированием золотарника канадского характеризовались отчётливыми различиями видового состава жуужелиц по сравнению с участками с минимальным присутствием инвайдера. Основными драйверами альфа-разнообразия жуужелиц местообитаний с разным проективным покрытием *Solidago canadensis* s.l. были высота и видовое богатство растений травяного яруса, формирующие микроклиматические показатели на поверхности почвы и ширину трофических сетей, а также влажность почвы.

**Ключевые слова:** жуужелицы, *Solidago canadensis* L. s.l., биоразнообразие, Беларусь.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-3-208-221

### Введение

В настоящее время сформировалась точка зрения, что биологические инвазии входят в пятёрку основных угроз биоразнообразию во всём мире и часто являются причиной деградации различных экосистем и снижения продуктивности сельскохозяйственных культур [Прохоров, 2025]. Особое опасение в Республике Беларусь вызывает распространение золотарника канадского. В настоящее время на территории страны широкое распространение имеет не собственно золотарник канадский (*Solidago canadensis* L. s. str.), а промежуточная между *S. canadensis* s. str. и *Solidago altissima* L. s. str. форма – *Solidago canadensis* L. s.l. [Тихомиров и Ровенская, 2019].

Золотарник канадский появился в Беларуси в 1950-е годы как декоративный вид. В 2000-х годах произошло его неконтролируемое по-

всеместное распространение на территории страны. Вид широко распространился на пустырях, заброшенных сельскохозяйственных землях и приусадебных участках, землях под ЛЭП, а также на территории кладбищ и в других, преимущественно открытых местах. В таких открытых, хорошо прогреваемых и инсолируемых биотопах золотарник канадский формирует густые заросли высотой до 2 м и плотностью более 300 побегов на 1 м<sup>2</sup> [Виноградова и др., 2010; Парфёнов и Пугачевский, 2020]. В последние годы наблюдается тенденция проникновения золотарника и в биотопы с невысокой освещённостью, например под полог лесов различных типов, которые имеют разную степень сомкнутости (0,3–0,9). К 2020 годам в Беларуси сформировались лесные фитоценозы, в которых в травяном ярусе доминировал *Solidago canadensis*. Втор-



жению подвергались в первую очередь леса с высокой антропогенной трансформацией, расположенные вблизи территорий с зарослями *Solidago canadensis* [Гусев и Шпилевская, 2021]. В числе таких фитоценозов – сероольховые леса, наиболее широко распространённые на севере Беларуси. В основном это производные леса, которые формируются на месте вырубок, заброшенных сельскохозяйственных земель и в результате естественного зарастания лугов [Юркевич и др., 1963]. Благодаря аллелопатическим свойствам травостой *Solidago canadensis* способен подавлять естественное возобновление местных деревьев и кустарников, замедляя сукцессионные процессы [Gusev, 2019; Прохоров, 2025]. В результате формируются весьма специфические фитоценозы.

Исследования, выполненные на территории Белорусского Полесья, показали, что леса с *Solidago canadensis* имеют высокую степень антропогенной трансформации флоры, которая выражается в увеличении представительства синантропных и чужеродных растений [Гусев и Шпилевская, 2021]. Как видно, внедрение *Solidago canadensis* в растительные сообщества различных типов сопровождается изменениями их фитоценотического состава и снижением доли видов специализированных растений, приуроченных к определённым комплексам экологических условий. Это может оказать влияние на видовой состав и в целом на структуру зооценозов в местах распространения золотарника канадского, так как изменяются микроклиматические условия в напочвенном ярусе вследствие увеличения высоты и плотности травяного яруса, а также разнообразия кормовых растений фитофагов. Также это может сопровождаться упрощением трофических сетей, в том числе и за счёт исчезновения многих зоофагов.

Имеется ряд исследований, демонстрирующих видовой состав насекомых, регистрируемых на инвазионных растениях, включая фитофагов и антофилов, а также их трофические связи [Maron and Vilà, 2001; Keane and Crawley, 2002; Liu et al., 2006; Кривошеина, 2009; Пестов и Филиппов, 2014; Лысенков и Устинова, 2019; Ustinova and Lysenkov, 2020;

Ustinova et al., 2021; Устинова и др., 2022; Куikli и др., 2024].

В Беларуси внимание уделялось собственным чужеродным видам насекомых различных таксонов, а также насекомым-фитофагам, посещающим фитоценозы с участием чужеродных растений [Буга и Мелешко, 2014; Жоров, 2013; Сауткин, 2021; Гляковская, 2018]. Однако до настоящего времени исследования видового состава и разнообразия наземных беспозвоночных животных в местообитаниях, трансформированных инвазионными видами растений, в Беларуси не выполнялись. В связи с этим изучение зооценозов, ассоциированных с местообитаниями, трансформированными в ходе расселения чужеродных видов растений, представляет серьёзный научный интерес. Одним из наиболее чувствительных и признанных биоиндикаторов экологических условий в напочвенном ярусе наземных экосистем являются жесткокрылые семейства Жужелицы. Это обусловлено их высокой численностью и разнообразием, а также относительно невысокой мобильностью (большинство видов брахицерны, т.е. не способны к полёту) [Rainio and Niemelä, 2003; Nolte et al., 2019].

Цель представленных исследований – дать оценку видового состава и разнообразия жужелиц в условиях производного мелколистного леса, подверженного инвазии золотарника канадского.

### Материалы и методы

Исследования проводились в северной части Республики Беларусь (Белорусское Поозерье) на территории Витебской области в 2025 г. в сероольшаниках снытевых (*Alnetum incanae aegopodiosum*) с наличием в травяном ярусе *Solidago canadensis* s.l (координаты 55°18' с.ш.; 29°72' в.д.). Данный тип леса широко распространён в Белорусском Поозерье. Биотопы, выбранные в качестве стационаров исследований, являются производными и сформированы на месте бывших агроценозов. В настоящее время золотарник канадский занимает различную долю в проективном покрытии травяного яруса сероольшаников снытевых, вытесняя аборигенные виды. Возраст древостоя исследованных се-

роолюшаников варьирует от 35 до 40 лет. Его сомкнутость составляет 0,5–0,8. Сборы материала осуществлялись в локалитетах 3 типов:

1) участки с абсолютным доминированием *Solidago canadensis* s.l (80–100% проективного покрытия);

2) участки с умеренным доминированием *Solidago canadensis* s.l (около 50% проективного покрытия);

3) участки с минимальным присутствием *Solidago canadensis* s.l (менее 5% проективного покрытия).

Сбор материала осуществлялся с помощью ловушек Барбера, в качестве которых взяты пластиковые стаканчики диаметром 72 мм. Жуков собирали с интервалом 10–14 дней с середины апреля до начала ноября. В качестве фиксатора использовалась 9%-ная уксусная кислота. Для установки ловушек было выбрано по 5 учётных площадок 10×10 м со сходным проективным покрытием золотарника канадского (80–100%, около 50% и менее 5% соответственно). На каждой площадке устанавливалось по 3 ловушки на расстоянии 2 м друг от друга, что было принято за выборочную совокупность. Идентификация жужелиц выполнена с использованием ключей [Freude et al., 2004].

На каждой из площадок на выбранных участках были измерены основные фитоценоотические показатели (3 раза в течение сезона) и абиотические показатели (во время каждого съёма ловушек). Фитоценоотические показатели травяного яруса измеряли в 5 квадратах 1×1 м на местах установки ловушек на каждой учётной площадке. Подсчитано число видов и видовой состав травянистых растений, высота травяного яруса и его общее проективное покрытие (%). На площадках 10×10 м подсчитано количество деревьев без учёта полеска и их высота для расчёта средних показателей по древесному ярусу в целом. Высоту деревьев определяли с помощью лазерного оптического дальномера RGK D 1500. Проективное покрытие травяного яруса оценивали методом фотоплощадок [Бузук и Созинов, 2014]. Проективное покрытие отдельных видов растений исследованных локалитетов определяли по шкале: (+) – менее 1%; 1 – менее 5%; 2 – 6–15%; 3 – 16–25%; 4 –

26–50%; 5 – более 50% [Миркин и др., 2002; Гусев и Шпилевская, 2021].

Для измерения абиотических показателей, таких как влажность почвы (%) на глубине 5 см, pH и электропроводность (для оценки общего содержания минеральных солей) почвы, использованы pH-метр Hanna Instruments 981030, кондуктометр Hanna Instruments 98331 и измеритель влажности Aqua-Lab AQ-M20SO1.

Перед выполнением статистического анализа данные были проверены на соответствие закону нормального распределения с использованием теста Шапиро – Уилка. Если данные соответствовали этому закону, для оценки различий между измеренными экологическими переменными и показателями альфа-разнообразия использовался дисперсионный анализ (ANOVA) и апостериорный тест Тьюки, в противном случае – непараметрический критерий Краскела – Уоллиса и апостериорный тест Дана [McCune and Grace, 2002].

Для оценки альфа-разнообразия применены индексы Шеннона (H') и Пиелу (J'). Дополнительно были построены кривые разрежения и экстраполяции, являющиеся графическим отображением чисел Хилла: q0 – соответствует видовому богатству, q1 – экспоненциальному индексу Шеннона и q2 – инверсному индексу Симпсона. Данная методика с использованием трансформированных индексов позволяет не только выявить основные тренды альфа-разнообразия, но и проводить асимптотическую оценку ожидаемого числа видов и видового разнообразия, которая основана на двух подходах. Первый подход основан на построении кривых по минимальной выборке (разрежение), второй – на удвоении выборки (экстраполяция) [Magurran, 2004; Chao et al., 2014]. Для построения кривых использовано по 50 псевдореplikаций.

Бета-разнообразие ассамблей жужелиц исследовано с помощью непараметрического теста ANOSIM (analysis of similarity), выявляющего сходства или различия видового состава. Визуализация выполнена с применением метода ординации – неметрического многомерного шкалирования (non-metric multidimensional scaling, NMDS) на основе

меры расстояния Брея – Кёртиса. Для выявления видов, которые вносят наибольший вклад в гетерогенность ассамблей жуужелиц и уровень их приуроченности, к участкам с различным проективным покрытием золотарника канадского применена статистическая процедура Ind Val (Indicator Value) [Dufrêne and Legendre, 1997].

Для оценки влияния измеренных показателей среды на параметры альфа-разнообразия применён регрессионный анализ (обобщённая смешанная модель множественной регрессии Generalized Linear Mixed Models – GLMM). Для выявления возможной мультиколлинеарности объясняющих переменных был проведён анализ главных компонент (Principal Component Analysis, PCA). Для корректировки мультиколлинеарности при построении моделей рассчитан фактор инфляции дисперсии (Variation Inflation Factor – VIF). В случае  $VIF > 5$  переменные исключены из анализа [Crawley, 2007; Zuur et al., 2007].

Для выявления наиболее важных предикторов было проведено усреднение моделей на основе информационно-теоретического подхода с использованием функции dredge (пакет R MuMIn) методом пошагового исключения переменных на основе информационного критерия Акаике (Akaike Information Criterion – AIC). В анализ были включены только модели с наивысшим рейтингом в пределах  $\Delta AICC < 3$  [Bartoń, 2020; Bates et al., 2015].

Анализы выполнены с использованием статистической среды R 4.4.3 [R Core Team, 2025] и приложения PAST 4.16c [Hammer et

al., 2001]. Для расчёта показателей альфа- и бета-разнообразия использовались пакеты R vegan, indicpecies, factoextra и iNEXT. Для построения моделей использовались пакеты performance, lme4 и glmmTMB [Chao et al., 2014; Bates et al., 2015; Bartoń, 2020; Oksanen et al., 2025].

## Результаты

При сравнительном анализе эдафических условий местообитаний на участках с различным проективным покрытием золотарника канадского выявлены значимые различия ( $p < 0.05$ ) влажности почвы, тогда как электропроводность и pH не различались значимо ( $p > 0.05$ ) (табл. 1). При этом максимальная влажность отмечена в условиях умеренного доминирования *Solidago canadensis* s.l. Также отмечены значимые различия высоты ( $p < 0.05$ ) травяного яруса, которая возрастала по мере увеличения проективного покрытия золотарника канадского. Число видов растений травяного яруса, наоборот, снижалось. Однако средние значения данного показателя не были значимыми ( $p > 0.05$ ). Сходный тренд продемонстрировало проективное покрытие доминанта данного яруса *Aegopodium podagraria*. Кроме того, по мере возрастания покрытия золотарника снизилось представительство злаков, включая *Festuca ovina* и представителей рода *Poa*, а также *Oxalis acetosella* и чужеродного вида *Impatiens noli-tangere* (табл. 2).

Для снижения размерности данных и создания набора наиболее важных переменных (главных компонент), а также выявления

**Таблица 1.** Средние значения ( $\pm$  стандартная ошибка) измеренных переменных среды исследуемых участков сероольшанника снытевого (*Alnetum incanae aegopodiosum*), подверженных вторжению *Solidago canadensis* s.l

| Переменная                                   | Участок 1<br>(абсолютное<br>доминирование) | Участок 2<br>(умеренное<br>доминирование) | Участок 3<br>(минимальное<br>присутствие) | p      |
|----------------------------------------------|--------------------------------------------|-------------------------------------------|-------------------------------------------|--------|
| Электропроводность почвы (mS/cm)             | 0.02 $\pm$ 0.004                           | 0.02 $\pm$ 0.008                          | 0.01 $\pm$ 0.002                          | 0.11   |
| pH                                           | 3.77 $\pm$ 0.42                            | 3.96 $\pm$ 0.50                           | 3.43 $\pm$ 0.08                           | 0.98   |
| Влажность почвы (%)                          | 29.74 $\pm$ 2.25                           | 37.56 $\pm$ 1.86                          | 21.2 $\pm$ 2.00                           | 0.003  |
| Высота травяного яруса (см)                  | 98.04 $\pm$ 4.93                           | 85.54 $\pm$ 7.59                          | 63.76 $\pm$ 4.30                          | <0.001 |
| Количество деревьев (на 100 м <sup>2</sup> ) | 76.80 $\pm$ 6.34                           | 73.40 $\pm$ 8.30                          | 60.60 $\pm$ 5.95                          | 0.06   |
| Проективное покрытие травяного яруса (%)     | 87.80 $\pm$ 2.85                           | 48.40 $\pm$ 4.89                          | 4.00 $\pm$ 0.71                           | 0.001  |
| Число видов растений травяного яруса         | 9 $\pm$ 0.81                               | 10 $\pm$ 0.66                             | 12 $\pm$ 0.40                             | 0.65   |

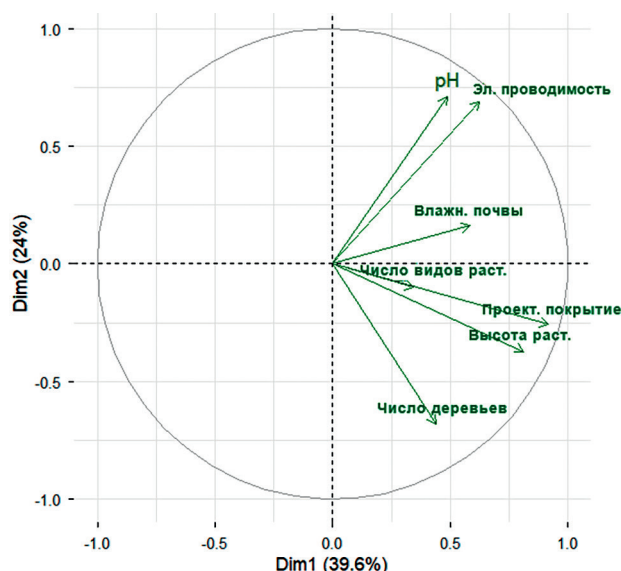
Таблица 2. Видовой состав и проективное покрытие растений исследуемых участков сероольшанника снытевого (*Alnetum incanae aegopodiosum*), подверженных вторжению *Solidago canadensis* s.l

| Вид                                             | Участок 1 (абсолютное доминирование) | Участок 2 (умеренное доминирование) | Участок 3 (минимальное присутствие) |
|-------------------------------------------------|--------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|
| Древесный ярус                                  |                                      |                                     |                                     |
| <i>Alnus incana</i> L.                          | 5                                    | 5                                   | 5                                   |
| <i>Betula pendula</i> Roth                      | 2                                    | 2                                   | 2                                   |
| Подлесок                                        |                                      |                                     |                                     |
| <i>Quercus robur</i> L.                         |                                      | +                                   | +                                   |
| <i>Acer platanoides</i> L.                      |                                      |                                     | +                                   |
| <i>Picea abies</i> L.                           | +                                    |                                     | +                                   |
| <i>Salix</i> sp.                                | +                                    | +                                   | +                                   |
| <i>Sorbus aucuparia</i> L.                      |                                      | +                                   |                                     |
| <i>Frangula alnus</i> Mill.                     | +                                    | +                                   | +                                   |
| Травяной ярус                                   |                                      |                                     |                                     |
| <i>Solidago canadensis</i> L.                   | 5                                    | 4                                   | 1                                   |
| <i>Aegopodium podagraria</i> L.                 | 2                                    | 3                                   | 1                                   |
| <i>Rubus idaeus</i> L.                          | 1                                    | 1                                   | +                                   |
| <i>Impatiens noli-tangere</i> L.                | 2                                    | 1                                   | +                                   |
| <i>Urtica dioica</i> L.                         | 2                                    | 2                                   | 1                                   |
| <i>Equisetum sylvaticum</i> L.                  |                                      |                                     | +                                   |
| <i>Achillea millefolium</i> L.                  |                                      |                                     | +                                   |
| <i>Poa</i> sp.                                  | +                                    | +                                   | 3                                   |
| <i>Lysimachia vulgaris</i> (L.) Hoffm.          | +                                    | +                                   | +                                   |
| <i>Geum rivale</i> L.                           |                                      | +                                   | +                                   |
| <i>Lythrum salicaria</i> L.                     |                                      | +                                   |                                     |
| <i>Festuca ovina</i> L.                         | +                                    | +                                   | 2                                   |
| <i>Oxalis acetosella</i> L.                     | 1                                    | 1                                   | 2                                   |
| <i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.        | +                                    | +                                   |                                     |
| <i>Humulus lupulus</i> L.                       | +                                    | +                                   |                                     |
| <i>Chaerophyllum aromaticum</i> L.              | +                                    | +                                   |                                     |
| <i>Lamium album</i> L.                          | +                                    | +                                   | +                                   |
| <i>Campanula patula</i> L.                      |                                      |                                     | +                                   |
| <i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott.        | +                                    | +                                   | +                                   |
| <i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth ex Mert. | +                                    | +                                   | +                                   |
| <i>Rumex acetosa</i> L.                         |                                      |                                     | +                                   |
| <i>Chelidonium majus</i> L.                     | +                                    | +                                   | +                                   |
| <i>Stellaria media</i> (L.) Vill.               |                                      | +                                   | +                                   |

корреляции между измеренными экологическими факторами использована ординация (РСА) (рис. 1). Первая главная компонента (РС 1) объясняет 39.6% общей дисперсии, вторая (РС 2) – 24%. Первые две оси РСА вместе объясняют приблизительно 63.7% вариации. Векторы факторов, соответствующих влажности почвы и проективного покрытия травяного яруса, расположены ближе всего к РСА1, что указывает на их ведущую

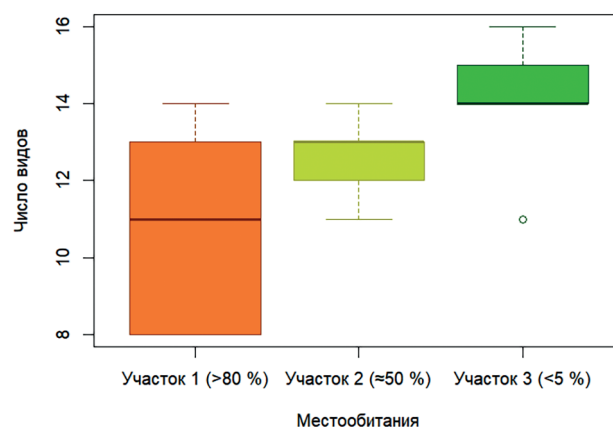
роль в дисперсии переменных. РСА 2 показала положительную корреляцию с влажностью почвы, тогда как проективное покрытие – отрицательную корреляцию. С другой стороны, ординация выявила высокую корреляцию ряда измеренных переменных, в частности: числа видов растений и проективного покрытия травяного яруса, а также рН и электропроводности, проективного покрытия и высоты травяного яруса.





**Рис. 1.** Диаграмма PCA ординации (анализ главных компонент) измеренных переменных среды исследуемых участков сероольшанника снытевого (*Alnetum incanae aegopodiosum*), подверженных вторжению *Solidago canadensis*.

За период исследований на всех участках выявлено 1055 особей жесткокрылых семейства Carabidae, принадлежащих к 23 видам 14 родов. Наименьшее число видов отмечено на участках с максимальным покрытием золотарника (17 видов), на участках со средним и минимальным покрытием наблюдалось по 20 видов (табл. 3). Средние значения видового богатства по выборкам отражают данную тенденцию. Однако значимые различия данного показателя не выявлены ( $F = 3.09$ ;  $p = 0.08$ ) (рис. 2). Выполненная прогностическая оценка видового богатства с помощью числа Хилла  $q_0$  показала высокую вероятность обнаружения других видов в исследованных



**Рис. 2.** Средние значения ( $\pm$  стандартная ошибка) видового богатства жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сероольшаннике снытевом (*Alnetum incanae aegopodiosum*) с различным проективным покрытием *Solidago canadensis* s.l.

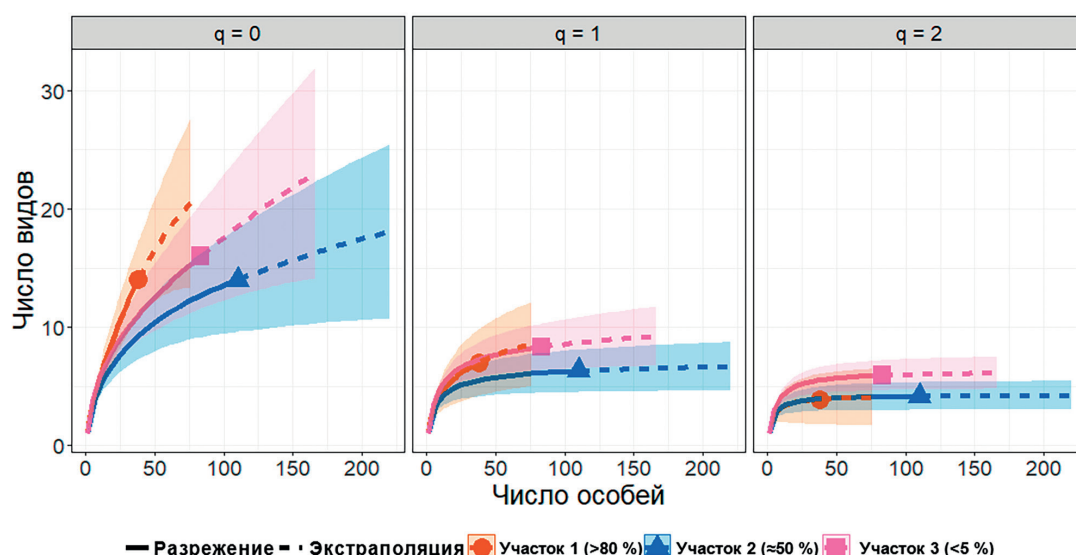
биотопах, так как построенные кривые разрежения и экстраполяции видового богатства не соответствуют асимптоте (рис. 3). В наибольшей степени это демонстрирует кривая, характеризующая ассамблеи жуужелиц на участках с максимальным покрытием золотарника канадского.

Среднее число особей по выборкам на исследуемых участках различалось значимо ( $\chi^2 = 8.01$ ;  $p = 0.02$ ) (см. табл. 3). При этом обнаружен тренд к увеличению обилия жуужелиц на участках со средним проективным покрытием золотарника канадского и к его снижению по мере возрастания проективного покрытия последнего. На участке с минимальным покрытием золотарника зафиксировано промежуточное обилие жуужелиц (рис. 4).

Видовое разнообразие было невысоким ( $H' = 0.73 - 1.86$ ) и продемонстрировало зна-

**Таблица 3.** Средние значения ( $\pm$  стандартная ошибка) измеренных переменных среды исследуемых участков сероольшанника снытевого (*Alnetum incanae aegopodiosum*), подверженных вторжению *Solidago canadensis* s.l

| Параметр биоразнообразия                                      | Участок 1 (абсолютное доминирование) | Участок 2 (умеренное доминирование) | Участок 3 (минимальное присутствие) | p     |
|---------------------------------------------------------------|--------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|-------|
| Общее выявленное число видов                                  | 17                                   | 20                                  | 20                                  |       |
| Среднее число видов в выборках ( $\pm$ ст. ошибка)            | $10.80 \pm 1.24$                     | $12.60 \pm 0.51$                    | $14.00 \pm 0.84$                    | 0.08  |
| Среднее число особей в выборках ( $\pm$ ст. ошибка)           | $50.20 \pm 5.68$                     | $94.20 \pm 10.90$                   | $66.60 \pm 4.92$                    | 0.02  |
| Среднее значение индекса Шеннона ( $H'$ ) ( $\pm$ ст. ошибка) | $1.86 \pm 0.08$                      | $0.73 \pm 0.02$                     | $0.85 \pm 0.03$                     | <0.05 |
| Среднее значение индекса Пielу ( $J'$ ) ( $\pm$ ст. ошибка)   | $0.63 \pm 0.06$                      | $0.48 \pm 0.01$                     | $0.70 \pm 0.06$                     | 0.03  |

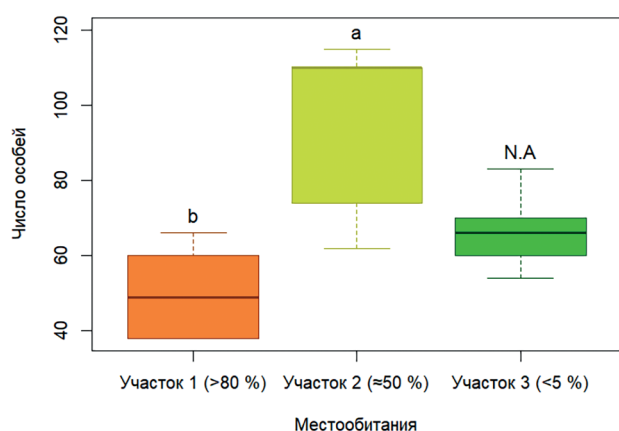


**Рис. 3.** Кривые разрежения (сплошная линия) и экстраполяции (пунктирная линия) на основе чисел Хилла ассамблей жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сероольшаннике снытевом (*Alnetum incanae aegopodiosum*) с различным проективным покрытием *Solidago canadensis* s.l.

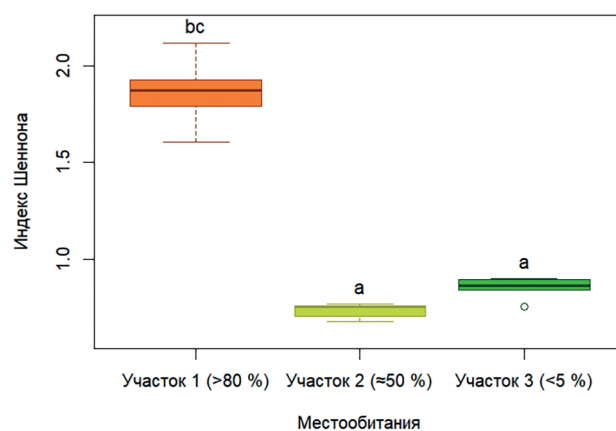
чимые ( $F = 145.8$ ;  $p < 0.01$ ) различия на исследуемых участках с разным проективным покрытием *Solidago canadensis* s.l. (см. табл. 2, рис. 5). Максимальное значение индекса Шеннона отмечено на участке с максимальным покрытием золотарника, тогда как минимальное – на участке со средними показателями проективного покрытия. Прогностическая оценка видового разнообразия с помощью методов разрежения и экстраполяции определила, что кривые ( $q1$  и  $q2$ ), соответствующие двум индексам разнообразия (экспоненциальному индексу Шеннона и инверсному индексу Симпсона), выходят на плато. Следовательно, наблюдаемое разнообразие согласно

числам Хилла  $q1$  и  $q2$  в высокой степени соответствует реальному (см. рис. 3).

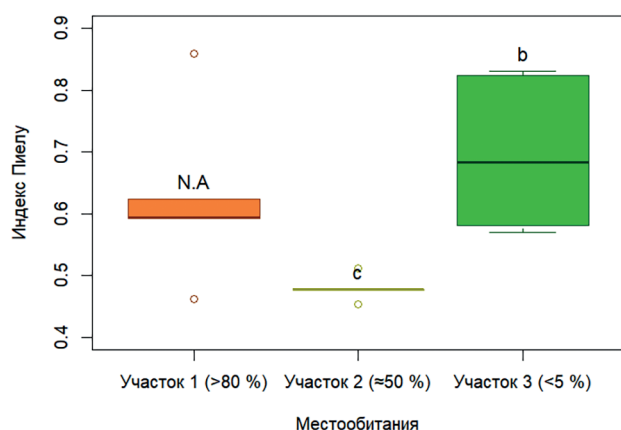
Выравненность видов в ассамблеях по обилию на исследуемых участках варьирует в диапазоне между 0.48–0.70 (см. табл. 2). Различия между участками по значению индекса Пielу были статистически значимыми ( $F = 4.99$ ;  $p = 0.02$ ) (рис. 6). Показатели выравненности напрямую связаны с числом и относительным обилием доминирующих видов. На участке с максимальным покрытием золотарника канадского преобладали *Pterostichus niger* (45.42%), *Carabus nemoralis* (13.15%), *Pterostichus oblongopunctatus* (10.76%), *Carabus granulatus* (9.16%) и *C. hortensis* (5.51%).



**Рис. 4.** Средние значения ( $\pm$  стандартная ошибка) обилия жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сероольшаннике снытевом (*Alnetum incanae aegopodiosum*) с различным проективным покрытием *Solidago canadensis* s.l.



**Рис. 5.** Средние значения ( $\pm$  стандартная ошибка) видового разнообразия жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сероольшаннике снытевом (*Alnetum incanae aegopodiosum*) с различным проективным покрытием *Solidago canadensis* s.l.



**Рис. 6.** Средние значения ( $\pm$  стандартная ошибка) выравненности жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сероольшаннике снытевом (*Alnetum incanae aegopodiosum*) с различным проективным покрытием *Solidago canadensis* s.l.

Сходный состав группы доминантов выявлен на участках со средним покрытием *Solidago canadensis*: *Pterostichus niger* (43.74%), *Carabus nemoralis* (21.23%), *P. oblongopunc-*

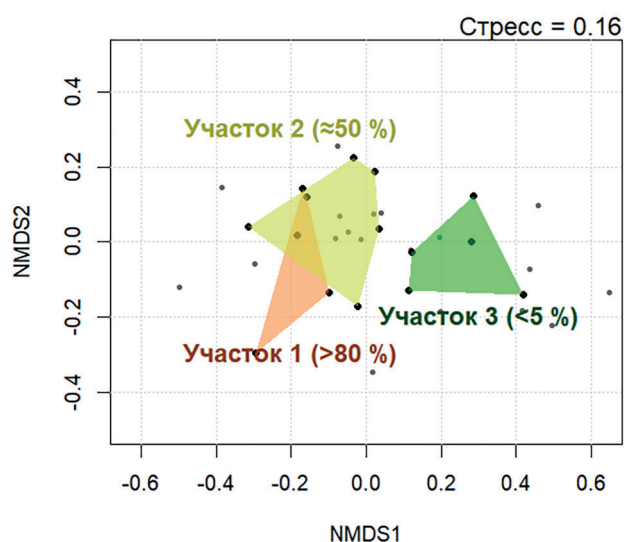
*tatus* (8.49%) и *Carabus granulatus* (6.58%). На участке с минимальным покрытием золотарника канадского преобладали *Pterostichus niger* (25.83%), *Carabus nemoralis* (13.81%), *Pterostichus melanarius* (13.51%), *P. oblongopunctatus* (12.91%), *Carabus granulatus* (5.41%) и *C. hortensis* (5.11%) (табл. 4).

Анализ бета-разнообразия выявил значимые различия (ANOSIM;  $R = 0.46$ ;  $p < 0.001$ ) видового состава жуужелиц во всех изученных биотопах. Ординация NMDS показала сходство видового состава жуужелиц участков с абсолютным и умеренным доминированием золотарника канадского в проективном покрытии. Тогда как участок с минимальным покрытием золотарника по видовому составу жуужелиц в наибольшей степени отличался от остальных (рис. 7).

Тест IndVal позволил выявить виды, в наибольшей степени приуроченные к участ-

**Таблица 4.** Видовой состав и относительное обилие жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сероольшаннике снытевом (*Alnetum incanae aegopodiosum*) с различным проективным покрытием *Solidago canadensis* s.l.

| Вид                                                  | Участок 1<br>(абсолютное<br>доминирование) | Участок 2<br>(умеренное<br>доминирование) | Участок 3<br>(минимальное<br>присутствие) |
|------------------------------------------------------|--------------------------------------------|-------------------------------------------|-------------------------------------------|
| <i>Leistus terminatus</i> Panzer, 1793               | 1.99                                       | 0.85                                      | 0.30                                      |
| <i>Noctiophilus palustris</i> Duftschmid, 1812       | 0.80                                       | 0.21                                      | 3.30                                      |
| <i>Carabus nemoralis</i> Müller, 1764                | 13.15                                      | 21.23                                     | 13.81                                     |
| <i>Carabus granulatus</i> Linnaeus, 1758             | 9.16                                       | 6.58                                      | 5.41                                      |
| <i>Carabus hortensis</i> Linnaeus, 1758              | 5.58                                       | 3.40                                      | 5.11                                      |
| <i>Carabus cancellatus</i> Illiger, 1798             | 0.80                                       | 1.91                                      | 1.20                                      |
| <i>Cychrus caraboides</i> Linnaeus, 1758             | 0                                          | 0                                         | 0.60                                      |
| <i>Epaphius secalis</i> Paykull, 1790                | 0                                          | 0.42                                      | 1.50                                      |
| <i>Harpalus laevipes</i> Zetterstedt, 1828           | 0.80                                       | 1.06                                      | 1.20                                      |
| <i>Harpalus rufipes</i> DeGeer, 1774                 | 0                                          | 0.85                                      | 4.20                                      |
| <i>Badister bullatus</i> Schrank, 1798               | 0                                          | 0                                         | 0.60                                      |
| <i>Platynus assimilis</i> Paykull, 1790              | 0.40                                       | 0.21                                      | 0                                         |
| <i>Oxypselaphus obscurus</i> Herbst, 1784            | 0.40                                       | 0.21                                      | 0                                         |
| <i>Poecilus cupreus</i> Linnaeus, 1758               | 1.59                                       | 1.06                                      | 2.70                                      |
| <i>Poecilus versicolor</i> Sturm, 1824               | 2.79                                       | 4.67                                      | 1.80                                      |
| <i>Pterostichus oblongopunctatus</i> Fabricius, 1787 | 10.76                                      | 8.49                                      | 12.91                                     |
| <i>Pterostichus melanarius</i> Illiger, 1798         | 3.19                                       | 2.55                                      | 13.51                                     |
| <i>Pterostichus strenuus</i> Panzer, 1796            | 1.59                                       | 1.27                                      | 3.00                                      |
| <i>Pterostichus niger</i> Schaller, 1783             | 45.42                                      | 43.74                                     | 25.83                                     |
| <i>Calathus micropterus</i> Duftschmid, 1812         | 0                                          | 0.21                                      | 0                                         |
| <i>Synuchus vivalis</i> Illiger, 1798                | 0.40                                       | 0.85                                      | 0.30                                      |
| <i>Synuchus</i> sp.                                  | 0                                          | 0                                         | 2.40                                      |
| <i>Amara communis</i> Panzer, 1797                   | 1.20                                       | 0.21                                      | 0.30                                      |



**Рис. 7.** Диаграмма NMDS ординации (неметрическое многомерное шкалирование) ассамблей жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в сероольшаннике снытевом (*Alnetum incanae aegopodiosum*) с различным проективным покрытием *Solidago canadensis* s.l.

кам с различным проективным покрытием золотарника канадского. К местообитаниям с минимальным покрытием золотарника

приурочены *Pterostichus melanarius* (IndVal = 0.85;  $p = 0.002$ ), *Notiophilus palustris* (IndVal = 0.79;  $p = 0.008$ ) и *Harpalus rufipes* (IndVal = 0.63;  $p = 0.02$ ). Участок с умеренным доминированием золотарника характеризуется приуроченностью *Pterostichus niger* (IndVal = 0.73;  $p = 0.01$ ) и *Carabus nemoralis* (IndVal = 0.61;  $p = 0.04$ ). На участке с максимальным покрытием золотарника канадского видов с высокой степенью приуроченности не обнаружено.

Регрессионный анализ выявил, что измеренные факторы среды не оказали значимого ( $p > 0.05$ ) влияния на видовое богатство жуужелиц. На обилие жуужелиц значимо ( $p < 0.05$ ) влияли влажность почвы и число видов растений травяного яруса. Основными факторами, влияющими на видовое разнообразие, были влажность почвы и высота травяного яруса. При этом разнообразие с повышением влажности снижалось (табл. 5).

**Таблица 5.** Влияние измеренных переменных среды на число особей, видовое богатство и разнообразие жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) сероольшанника снытевого (*Alnetum incanae aegopodiosum*) с участием золотарника канадского (результаты построения обобщённых смешанных моделей множественной регрессии GLMM)

| Переменная среды                     | Коэффициент (Estimate) | Стандартная ошибка (Standard. Error) | Значения критериев Вальда (z) и Стьюдента (t) | p-уровень   |
|--------------------------------------|------------------------|--------------------------------------|-----------------------------------------------|-------------|
| Видовое богатство                    |                        |                                      |                                               |             |
| Свободный член (Intercept)           | 3.21                   | 0.63                                 | 5.03                                          | <0.001      |
| Высота травяного яруса (см)          | -0.17                  | 0.16                                 | -1.09                                         | 0.17        |
| Число особей                         |                        |                                      |                                               |             |
| Свободный член (Intercept)           | 5.32                   | 0.51                                 | 3.66                                          | <0.001      |
| pH                                   | 0.32                   | 0.51                                 | 0.64                                          | 0.51        |
| Электропроводность почвы (mS)        | 5.16                   | 6.55                                 | 0.78                                          | 0.43        |
| Влажность почвы (%)                  | 0.31                   | 0.11                                 | 2.83                                          | 0.004       |
| Высота травяного яруса (см)          | -0.02                  | 0.15                                 | -1.43                                         | 0.15        |
| Количество деревьев                  | -0.12                  | 0.24                                 | -0.49                                         | 0.61        |
| Число видов растений травяного яруса | 0.67                   | 0.34                                 | 1.93                                          | <b>0.05</b> |
| Видовое разнообразие (H')            |                        |                                      |                                               |             |
| Свободный член (Intercept)           | -1.65                  | 1.45                                 | -1.13                                         | 0.25        |
| pH                                   | -0.48                  | 0.53                                 | -0.91                                         | 0.36        |
| Электропроводность почвы (mS)        | 10.81                  | 7.44                                 | 1.45                                          | 0.14        |
| Влажность почвы (%)                  | -0.47                  | 0.12                                 | -3.65                                         | <0.001      |
| Высота травяного яруса (см)          | 0.52                   | 0.16                                 | 3.22                                          | 0.001       |
| Количество деревьев                  | 0.39                   | 0.27                                 | 1.41                                          | 0.15        |
| Число видов растений травяного яруса | 0.11                   | 0.37                                 | 0.27                                          | 0.78        |



## Обсуждение

Ряд исследований продемонстрировали, что *Solidago canadensis* s.l. является видом, который можно отнести к экологическим инженерам и который в значительной степени изменяет экологические условия, на чьих территориях он распространяется [Гусев, 2015; Гусев 2016; Гусев и Шпилевская, 2021; Gusev, 2021]. Выявлено, что инвазия золотарника канадского в аборигенные растительные сообщества изменяет их облик, нарушает сукцессионные связи, образуя значительные по площади одновидовые сообщества, что негативно сказывается на биоразнообразии [Прохоров, 2025].

Представленные результаты исследований демонстрируют отклик параметров биоразнообразия беспозвоночных животных, обитающих на поверхности почвы, на примере жесткокрылых семейства Жужелицы, в местообитаниях, трансформированных *Solidago canadensis* s.l. Исследования вызывают интерес в связи с тем, что такие местообитания соответствуют промежуточной стадии зарастания неэксплуатируемого агроценоза, с одной стороны, и подвержены сукцессионным процессам, которые сопутствуют распространением *Solidago canadensis* s.l., – с другой.

Выявлено, что с увеличением проективного покрытия золотарника канадского общее число видов жужелиц снижается. Однако различия среднего числа видов на участках были незначимыми ( $p < 0.05$ ). Тогда как обилие жужелиц продемонстрировало тенденцию к возрастанию на участках с умеренным доминированием золотарника и к снижению на участках с абсолютным доминированием последнего. Прогнозная оценка возможного видового богатства исследованных ассамблей жужелиц показала высокую вероятность обнаружения других видов и вариабельность видового богатства, что в целом характерно для нестабильных демулационных комплексов, формирующихся в ходе вторичной сукцессии [Brose, 2003].

Предыдущие исследования показали, что сероольховые леса характеризуются наиболее высоким разнообразием и выравненностью жужелиц среди мелколиственных лесов в Бе-

лорусском Поозерье [Солодовников, 2008]. Видовое разнообразие, выявленное в ходе наших исследований, в целом было невысоким, что продемонстрировали значения индекса Шеннона ( $H' = 0.73–1.86$ ). Следует отметить, что оно возрастало на участках с абсолютным доминированием *Solidago canadensis* s.l. по сравнению с участками с его минимальным присутствием. Повышение видового разнообразия жужелиц на таких участках, по всей видимости, обусловлено снижением обилия отдельных видов, которое способствовало большей выравненности в ассамблеях на участках с абсолютным доминированием золотарника канадского.

Наибольшим относительным обилием во всех ассамблеях отличался *Pterostichus niger*. Причём на участках с высоким и средним проективным покрытием доля золотарника канадского составляла не менее 40%. В условиях Беларуси данный вид приурочен как к лесам различных типов, а также к открытым биотопам с умеренным режимом влажности [Хотько, 1993; Солодовников, 2008; Александрович, 2014]. Второй по обилию вид *Carabus nemoralis* обитает в лесах различных типов, садах, парках, скверах и на полях [Александрович, 2014]. Раннее выполненные исследования указывают на некоторые отличия в структуре доминирования сероольшаников по сравнению с полученными нами. В частности, основным доминантом в таких лесах являлся *Pterostichus oblongopunctatus*, а доля *Pterostichus niger* и *P. melanarius* была невысока [Солодовников, 2008]. В целом группа доминантов на всех участках представлена в основном мезофильными лесными видами, широко распространёнными в мелколиственных лесах [Хотько, 1993; Солодовников, 2008; Александрович, 2014]. Вопреки ожиданиям обилие эвритопных видов, представленных в основном *Poecilus cupreus* и *P. versicolor*, было невысоким.

Несмотря на относительно стабильный состав группы доминантов на участках с разным проективным покрытием золотарника канадского, видовой состав жужелиц имел значимые различия по результатам теста ANOSIM. Эти различия обусловлены видами с невысоким обилием, а также вариациями

учётной плотности доминантов. Наибольшими отличиями характеризовались участки с минимальным покрытием золотарника, что подчёркивает его роль в изменении условий обитания жуужелиц. С другой стороны, когда доля *Solidago canadensis* s.l. в травяном ярусе составляет около 50%, видовой состав жуужелиц претерпевает значительные изменения и близок к ассамблеям участков с абсолютным доминированием данного растения. Дифференциация местообитаний в ходе захвата поверхности почвы золотарником отражается и на специфике приуроченности отдельных видов жуужелиц к участкам с различным проективным покрытием, которая обнаружена с помощью теста IndVal. В данном случае следует обратить внимание на участки с минимальным покрытием золотарника канадского, где среди видов с наибольшей приуроченностью отмечен миксофитофаг *Harpalus rufipes*. Это, вероятно, обусловлено наибольшим представительством в таких местообитаниях в травяном ярусе злаков, которые входят в состав рациона видов рода *Harpalus* [Freude et al., 2004]. Следовательно, по мере вытеснения золотарником растений, характерных для определённого фитоценоза, повышается вероятность утраты экологических ниш жуужелиц со смешанным типом питания. Если учесть, что такие виды (например, представители родов *Amara* и *Harpalus*) вследствие широты пищевой специализации и способности к полёту ассоциированы с ранними стадиями сукцессионного ряда [Brose, 2003], то можно констатировать изменение протекания сукцессионных процессов и в комплексах эпигейных беспозвоночных животных в местообитаниях с абсолютным доминированием золотарника. Изменение траектории восстановительной сукцессии производных фитоценозов с участием инвазионных растений уже продемонстрировано в ряде исследований. В частности, относительно густой травостой, сформированный золотарником канадским, способен задерживать дальнейшее развитие первичной сукцессии на неопределённо длительное время [Гусев, 2016; Gusev, 2019].

Число видов растений травяного яруса оказалось одним из драйверов обилия жуужелиц.

Вероятно, снижение видового богатства растений по мере возрастания проективного покрытия *Solidago canadensis* s.l. обуславливает упрощение торфических цепей и снижение кормовой базы жуужелиц. Высота травяного яруса, которая была максимальной на участках с абсолютным доминированием золотарника, также влияла на показатели альфа-разнообразия жуужелиц. Это может быть связано с вариабельностью микроклиматических условий под покровом *Solidago canadensis* s.l.

### Заключение

Ассамблеи жуужелиц, сформированные в производных сороолевых лесах, широко распространённых в условиях севера Республики Беларусь, подвержены изменчивости в ходе распространения в их местообитаниях чужеродного растения *Solidago canadensis* s.l. Видовое разнообразие жуужелиц было низким и варьировало на участках с различным проективным покрытием *Solidago canadensis* s.l. В ассамблеях преобладали характерные лесные виды жуужелиц. Но виды с наиболее высоким обилием *Pterostichus niger* и *Carabus nemoralis* могут населять и ряд открытых биотопов. Участки с абсолютным и умеренным (около 50% в проективном покрытии) доминированием золотарника канадского характеризовались отчётливыми различиями видовой состава жуужелиц по сравнению с участками с минимальным присутствием инвайдера. Основными драйверами альфа-разнообразия жуужелиц местообитаний с разным проективным покрытием *Solidago canadensis* s.l. были высота и видовое богатство растений травяного яруса, формирующие микроклиматические показатели на поверхности почвы и ширину трофических сетей, а также влажность почвы. В частности, на обилие жуужелиц значимо ( $p < 0.05$ ) влияли влажность почвы и число видов растений травяного яруса. Тогда как основными факторами, влияющими на видовое разнообразие, были влажность почвы и высота травяного яруса.

### Благодарности

Авторы благодарны И.А. Солодовникову (ВГУ имени П.М. Машерова, Витебск, Беларусь) за помощь в определении трудно иден-

тифицируемых видов и О.В. Созинову (ГрГУ имени Я. Купалы, Гродно, Беларусь) за ценные советы и консультации по характеристике фитоценозов.

### Финансирование работы

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

### Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии у них конфликта интересов.

### Соблюдение этических стандартов

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

### Литература

- Александрович О.Р. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) запада лесной зоны Русской равнины. Фауна, зоогеография, экология, фауногенез. LAMBERT Academic Publishing: Saarbrücken, 2014. 462 с.
- Буга С.В., Мелешко Ж.Е. Проблема инвазий беспозвоночных-фитофагов – вредителей растений в Беларуси: современное состояние и перспективы исследований // Актуальные проблемы биоэкологии: Междунар. науч. конф. (Минск, 23–25 октября 2014 г.). Минск: Изд-во БГУ, 2014. С. 30–32.
- Бузук Г.Н., Созинов О.В. Методы учёта проективного покрытия растений: сравнительная оценка с использованием фото площадок // Известия Самарского научного центра РАН. 2014. Т. 1, № 5(5). С. 1644–1649.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России: чужеродные виды в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Гляковская Е.И. Состав комплекса инвазивных фитофагов-вредителей зелёных насаждений Гродненского Поместья // Веснік Брэсцкага ўніверсітэта. Серия 5: Хімія. Біялогія. Навукі аб зямлі. 2018. № 2. С. 19–26.
- Гусев А.П. Воздействие инвазии золотарника канадского (*Solidago canadensis* L.) на восстановительную сукцессию на залежах (юго-восток Беларуси) // Российский журнал биологических инвазий. 2015. № 1. С. 10–16.
- Гусев А.П. Чужеродные виды-трансформеры как причина блокировки восстановительных процессов (на примере юго-востока Беларуси) // Российский журнал прикладной экологии. 2016. №3. С. 10–14.
- Гусев А.П., Шпилевская Н.С. Золотарник канадский (*Solidago canadensis*) в лесных насаждениях Белорусского Полесья // Ekosistemy. 2021. Iss. 28. P. 70–75.
- Жоров Д.Г. Инвазивные виды тератформирующих членистоногих, повреждающие древесные растения в условиях придорожных лесополос Центрального региона Беларуси // Ломоносов – 2013: 20-я Междунар. науч. конф. студентов, аспирантов и молодых учёных (Москва, 8–13 апреля 2013 г.) / отв. ред. А.И. Андреев [и др.]. М.: МАКС Пресс, 2013. С. 15.
- Кривошеина М.Г. Насекомые (Insecta), связанные с борщевиком Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) в Московской области, и их роль в биоценозах // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. 2009. Т. 114(1). С. 26–29.
- Куклина А.Г., Стогова А.В., Каштанова О.А., Виноградова Ю.К. Трофические связи фитофагов с инвазионными видами растений в Средней России // Российский журнал биологических инвазий. 2024. № 4. С. 92–109.
- Лысенков С.Н., Устинова Е.Н. Пространственно-временная изменчивость состава опылителей инвазионных видов рода *solidago* l. (asteraceae): на каком масштабе можно увидеть различия? // Изучение и сохранение биоразнообразия Тульской области и сопредельных регионов Российской Федерации. Вестник Тульского государственного университета: мат. Межрегиональной науч. конференции, посвященной 120-летию со дня рождения Геннадия Николаевича Лихачёва / под ред. О.В. Бригадирова, Е.В. Смирнова, Е.М. Волкова, О.И. Тищенко, С.А. Ковальчук. Тула: Изд-во ТулГУ, 2019. С. 47.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломеш А.И. Современная наука о растительности. М.: Логос, 2002. 264 с.
- Парфёнов В.И., Пугачевский А.В. [ред.] Чёрная книга флоры Беларуси: чужеродные вредоносные растения. Минск: Беларуская навука, 2020. 407 с.
- Пестов С.В., Филиппов Н.И. Фитофаги борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) в условиях Республики Коми // Актуальные вопросы аграрной науки: теория и практика: Всероссийская науч.-практ. конференция, посвященная 70-летию агрономического факультета (Киров: 27–28 ноября 2014 г.). Киров: Вятская ГСХА, 2014. С. 149–151.
- Прохоров В.Н. Аллелопатический потенциал наиболее агрессивных инвазивных видов растений Беларуси. Минск: Беларуская навука, 2025. 323 с.
- Сауткин Ф.В. Членистоногие фитофаги – вредители робиний (*Robinia s.l.*) в условиях Беларуси // Труды БГТУ. Серия 1: Лесное хозяйство, природопользование и переработка возобновляемых ресурсов. 2021. № 2. С. 138–148.
- Солодовников И.А. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) Белорусского Поозерья. С каталогом видов жужелиц Беларуси и сопредельных государств: монография. Витебск: ВГУ им. П.М. Машерова, 2008. 325 с.
- Тихомиров В.Н. Ровенская И.А. Внутри- и межпопуляционная изменчивость *Solidago canadensis* L. s.l. в Беларуси // Журнал Белорусского государственного университета. Серия: Биология. 2019. № 3. С. 67–78.
- Устинова Е.Н., Маслов М.Н., Лысенков С.Н., Тиунов А.В. Скорость деструкции и структура населения членистоногих опада инвазивного *Solidago gigantea* не подтверждают гипотезу «преимущества домашнего поля» // Экология. 2022. № 4. С. 312–318.



- Хотько Э.И. Почвенная фауна Беларуси. Минск: Навука і тэхніка, 1993. 252 с.
- Юркевич И.Д., Гельтман В.С., Парфёнов В.И. Серо-ольховые леса и их хозяйственное использование. Минск: Изд-во Академии наук БССР, 1963. 142 с.
- Bartoń K. MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.48.11. 2020. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn> (accessed on 20.01.2026).
- Bates D., Maechler M., Bolker B., Walker S. Fitting linear mixed-effects models using lme4 // Journal of Statistical Software. 2015. Vol. 67. P. 1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Brose U. Bottom-up control of carabid beetle communities in early successional wetlands: mediated by vegetation structure or plant diversity? // Oecologia. 2003. Vol. 135. P. 407–413. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1222-7>
- Chao A., Gotelli N.J., Hsieh T.C., Sander E.L., Ma K.H., Colwell R.K., Ellison A.M. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies // Ecological Monographs. 2014. Vol. 84. P. 45–67. <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>
- Crawley M.J. The R Book. Chichester: Wiley, 2007. 950 p. <https://doi.org/10.1002/9780470515075>
- Dufrene M., Legendre P. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach // Ecological Monographs. 1997 Vol. 67. P. 345–366. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1997\)067](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067)
- Freude H., Harde K., Lohse G.A. Die Käfer Mitteleuropas. Band 2. Adephaga 1. Carabidae (Laufkäfer). Heidelberg-Berlin: Spektrum-Verlag, 2004. 521 s.
- Gusev A.P. Invasive Plant Species as Inhibitors of Restorative Successions // Contemporary Problems of Ecology. 2019. Vol. 12, no. 3. P. 213–219.
- Gusev A.P. Effect of *Solidago canadensis* on the Species Diversity of Phytocenoses in Belarusian Polesye // Russian Journal of Ecology. 2021. Vol. 52, no. 4. P. 312–315.
- Hammer Ø., Harper D., Ryan P. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologica Electronica. 2001. Vol. 4. P. 1–9.
- Keane R.M., Crawley M.J. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis // Trends in Ecology & Evolution. 2002. Vol. 17, no. 4. P. 164–170.
- Liu H., Stiling P., Pemberton R.W., Peña J. Insect herbivore faunal diversity among invasive, non-invasive and native *Eugenia* species: implications for the enemy release hypothesis // Florida Entomologist. 2006. Vol. 89, no. 4. P. 475–484.
- Magurran A.E. Measuring Biological Diversity. Oxford: Blackwell Publishing, 2004. 256 p.
- McCune B., Grace J.B. Analysis of ecological communities. Gleneden Beach: MjM Software Design, 2002. 98 p.
- Maron J.L., Vilà M. When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses // Oikos. 2001. Vol. 95, no. 3. P. 361–373.
- Nolte D., Boutaud E., Kotze D.J., Schuldt A., Assmann T. Habitat specialization, distribution range size and body size drive extinction risk in carabid beetles // Biodiversity Conservation. 2019. Vol. 28. P. 1267–1283. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01724-9>
- Oksanen J., Simpson G., Blanchet F., Kindt R., Legendre P., Minchin P., O'Hara R., Solymos P., Stevens M., Szoecs E., Wagner H., Barbour M., Bedward M., Bolker B., Borcard D., Borman T., Carvalho G., Chirico M., De Caceres M., Durand S., Evangelista H., FitzJohn R., Friendly M., Furneaux B., Hannigan G., Hill M., Lahti L., Martino C., McGlinn D., Ouellette M., Ribeiro Cunha E., Smith T., Stier A., Ter Braak C., Weedon J. (2025). vegan: Community Ecology Package. R package version 2.8-0, <https://github.com/vegandevs/vegan> (accessed on 20.01.2026).
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2025. Available online: URL: <https://www.R-project.org/> (accessed on 20.01.2026).
- Rainio J., Niemelä J. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators // Biodiversity Conservation. 2003. Vol. 12. P. 487–506. <https://doi.org/10.1023/A:1022412617568>
- Ustinova E., Schepetov D., Lysenkov S., Tiunov A. Soil arthropod communities are not affected by invasive *Solidago gigantea* Aiton (Asteraceae), based on morphology and metabarcoding analyses // Soil Biology and Biochemistry. 2021. Vol. 159. 108288. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108288>
- Ustinova E., Lysenkov S. Comparative study of the insect community visiting flowers of invasive goldenrods (*Solidago canadensis* and *S. gigantea*) // Arthropod-Plant Interactions. 2020. Vol. 14. P. 825–837. <https://doi.org/10.1007/s11829-020-09780-7>
- Zuur A.F., Ieno E.N., Smith G.M. Analyzing Ecological Data. New York: Springer, 2007. 672 p.



# ASSESSMENT OF VARIABILITY IN THE SPECIES COMPOSITION AND DIVERSITY OF GROUND BEETLE ASSEMBLES (COLEOPTERA, CARABIDAE) IN DERIVATIVE GRAY ALDER FORESTS (*ALNETUM INCANAE AEGOPODIOSUM*) WITH VARIOUS COVER OF *SOLIDAGO CANADENSIS*

© 2026 Sushko G.G.\*, Lakotko A.A.\*\*, Tkachenko A.S.\*\*\*, Litvenkova I.A.\*\*\*\*

Vitebsk State University named after P.M. Masherov, Vitebsk 210015, Belarus

e-mail: \*[gennadis@rambler.ru](mailto:gennadis@rambler.ru); \*\*[anatoly.lakotko@yandex.by](mailto:anatoly.lakotko@yandex.by); \*\*\*[updown9700@gmail.com](mailto:updown9700@gmail.com);

\*\*\*\*[inna.litvenkova@yandex.ru](mailto:inna.litvenkova@yandex.ru)

The article presents the results of a comparative analysis of the alpha and beta diversity of ground beetle assemblages in derivatives of alder forests, in habitats with varying degrees of *Solidago canadensis* distribution (absolute dominance, about 50% of the cover and minimal (< 5% in cover) presence). The studies were carried out in 2025 in the northern part of the Republic of Belarus. Low species diversity ( $H' = 0.73 - 1.86$ ) of ground beetles was recorded, which varied significantly ( $F = 145.8$ ;  $p < 0.01$ ) in sites with different cover of *Solidago canadensis*. The assemblages were dominated by characteristic forest ground beetle species: *Pterostichus niger*, *P. oblongopunctatus*, *P. melanarius*, and *Carabus nemoralis*. Their relative abundance varied in habitats with different *Solidago canadensis* cover. Sites with absolute and moderate dominance of *Solidago canadensis* were characterized by distinct differences in ground beetle species composition compared to the sites with minimal presence of the invader. The main drivers of ground beetle alpha diversity in habitats with different *Solidago canadensis* coverage were the height and species richness of herbaceous plants, which shape microclimatic parameters on the soil surface and the width of trophic webs, as well as soil moisture.

**Keywords:** ground beetles, *Solidago canadensis*, biodiversity, Belarus.

# ЭКСПАНСИЯ АМЕРИКАНСКОГО СИГНАЛЬНОГО РАКА *PACIFASTACUS LENIUSCULUS* (DANA, 1852) (DECAPODA: ASTACIDAE) В ОЗЁРНО-РЕЧНУЮ СИСТЕМУ Р. ВУОКСА В ПРЕДЕЛАХ РОССИИ

© 2026 Тамулёнис А.Ю., Бесаева Е.А., Зуев Ю.А.

Санкт-Петербургский филиал ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО» (ГосНИОРХ им. Л.С. Берга),  
г. Санкт-Петербург, 199053, Россия  
e-mail: [tamulyonis@yandex.ru](mailto:tamulyonis@yandex.ru)

Поступила в редакцию 02.04.2026. После доработки 19.08.2026. Принята к публикации 28.08.2026

В 2024–2025 гг. на приграничных к Финляндии участках озёрно-речной системы р. Вуокса – Светогорское водохранилище и на участке р. Вуокса ниже Лесогорского моста – был впервые обнаружен американский сигнальный рак *Pacifastacus leniusculus*. В Светогорском водохранилище за два года исследований было выловлено 53 и 65 особей этого вида рака. На участке р. Вуокса ниже Лесогорского моста материал был собран в 2025 г. и было найдено только 4 экземпляра. Большая часть особей на исследованных участках была представлена самцами. В числе пойманных в Светогорском водохранилище сигнальных раков единично фиксировались предположительно признаки «синдрома эродированных плеопод (СЭП)». Для Светогорского водохранилища улавливаемая часть популяции сигнального рака в 2024 г. составила 5.3 тыс. экз., в 2025 г. – 6.3 тыс. экз. Расчёт первичного запаса рака в водохранилище по результатам научного лова показал, что пока продуктивность рака водохранилища находится на низком уровне. В целом на дне раки держались у естественных укрытий: в углублениях между камнями, в зарослях растительности и брёвнах. Полученные результаты исследований говорят об успешной экспансии сигнального рака в озёрно-речную систему р. Вуокса и о его продвижении на восток в сторону Ладожского озера.

**Ключевые слова:** трансграничные реки, проблема биологических инвазий, чужеродный вид, синдром эродированных плеопод (СЭП), Светогорское водохранилище.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-3-223-232

## Введение

В водных объектах водосборных бассейнов Ладожского озера и Финского залива отмечаются 5 видов речных и болотных раков (семейства Astacidae и Cambaridae). Нативными для водоёмов Ленинградской области из них являются только два – *Astacus astacus* (Linnaeus, 1758) и *Pontastacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823) (семейство Astacidae). Три других являются чужеродными для рассматриваемой территории и представлены двумя видами семейства Cambaridae: *Procambarus virginalis* Lyko, 2017, *Faxonius limosus* (Rafinesque, 1817), и одним видом семейства Astacidae – *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852). Все перечисленные чужеродные виды являются представителями североамериканской фауны. Первоначально они вселялись намеренно в водоёмы европейских стран, в том числе в водные объекты

Эстонии, Швеции, Финляндии, с целью повышения продуктивности раков в водных объектах, пригодных для их обитания. На территорию Российской Федерации вселение этих видов происходило незаметно, естественным путём, по мере адаптации видов к условиям среды. Основными путями для расселения раков-вселенцев, по всей видимости, служили трансграничные водоёмы. Подтверждением этому служит локальная встречаемость раков-вселенцев: их находки отмечены в приграничных к прибалтийским (виды *P. virginalis* и *F. limosus*) и скандинавским (*P. leniusculus*) странам района нашей страны, в том числе в Ленинградской области [Борисов и др., 2011; Бегунова, Судник, 2022; Тамулёнис и др., 2023, Липинская и др., 2025].

В последние годы всё чаще стали регистрироваться находки *P. leniusculus* (или сигнального рака) в озёрно-речной системе

р. Вуокса на территории Ленинградской области. Однако, к сожалению, эти данные не систематизированы, разрознены и часто требуют подтверждений.

Из литературы известно, что в середине прошлого века *P. leniusculus* был выбран для вселения в водные объекты южных и центральных районов Финляндии, а также Аландских островов с целью повышения их продуктивности [Westman et al., 1984; 1999]. В середине 1990-х годов он был вселён в оз. Сайма, из которого вытекает р. Вуокса, впадающая в Ладожское озеро. Некоторое время после вселения в уловах оз. Сайма попадались широкопалые нативные раки вперемешку со вселенными сигнальными. Однако вследствие эпизоотий «рачье чумы» широкопалый рак полностью исчез из озера. За 10 лет сигнальный рак освоил оз. Сайма и сформировал там промысловые скопления [Jussila et al., 2016]. Одновременно с этим рост популяции сигнального рака отмечался и в других водоёмах Финляндии, подвергнутых его преднамеренной интродукции [Erkamo et al., 2010; Ruokonen et al., 2018; 2025]. Начиная с 2005 г. по настоящее время *P. leniusculus* является промысловым видом водных биологических ресурсов на территории Финляндии [Erkamo et al., 2010; Ruokonen et al., 2018; 2025]. Примерно в 2013–2015 гг., по данным рыбаков-любителей, *P. leniusculus* стал попадаться в Светогорском водохранилище (р. Вуокса) уже на территории России. Скорее всего, именно в начале 2000-х годов после успешной интродукции в оз. Сайма рак начал своё распространение по Сайма-Вуоксинскому водосбору на восток в сторону Ладожского озера. В 2021 г. факт обитания этого вида на территории России был подтверждён его находками в результате научных обловов, выполненных Санкт-Петербургским филиалом ВНИРО в оз. Запрудное (Сайменский канал) [Тамулёнис и др., 2023]. Следует отметить, что *P. leniusculus* встречается в водных объектах прибалтийских стран [Цукерзис и др., 1974; Терентьев, 1979; Цукерзис, 1989; Aluma et al., 2023; Липинская и др., 2025] и вероятность его проникновения со стороны Прибалтики на территорию России также велика [Борисов и др., 2011].

Следует также отметить, что в озёрно-речной системе р. Вуокса встречаются популяции длиннопалого (*P. leptodactylus*) и широкопалого (*A. astacus*) раков. Длиннопалый рак, по нашим данным, встречается в озёрах Суходольское (р. Вуокса) и Гусиное, широкопалый – в озёрах Верхнее Анисимовское, Александровское, Бородинское, Бурное, Ворошиловское, Большое Градуевское, Длинное, Дозорное, Каменногорское, Красногвардейское, Краснохолеское, Кунинское, Красное, Михалёвское, Новосёловское, Петушиное, Правдинское, Пролётное, Свободное [Тамулёнис, 2013]. Совместное обитание *A. astacus* и *P. leptodactylus* зарегистрировано в озёрах Оленино и Петровское [Тамулёнис, 2013; 2019].

Из литературных источников известно, что многие вселенцы способны занимать пригодные для их обитания зоны и вытеснять нативные популяции. На примере североамериканских чужеродных раков было показано, что они, обладая более высокой экологической пластичностью к условиям обитания, плодовитостью и, как следствие, высокой миграционной способностью, представляют серьёзную угрозу для нативных популяций раков [Petrusek A. & Petruskova, 2007]. В литературе имеется большое количество данных о губительном влиянии расселения десятиногих ракообразных и других чужеродных видов для местной фауны [Bubb et al., 2004; Petrusek & Petruskova, 2007; Hudina et al., 2017; Dragičević et al., 2020; Aluma et al., 2023].

В связи с этим важность изучения интенсивности и масштабов расселения чужеродных видов, в том числе высших раков, очевидна. Отмеченные находки сигнального рака в озёрно-речной системе р. Вуокса, безусловно, требуют пристального внимания и исследований. Известно, что *P. leniusculus* является переносчиком возбудителя «рачье чумы» [Holdich, 2001], тем самым он может косвенно снижать численность нативных видов раков, что уже регистрировалось в оз. Сайма в Финляндии. Кроме того, его способность формировать популяции с большой численностью может подрывать запасы кормовых ресурсов не только для нативных раков, но и для других гидробионтов [Ludányi et

al., 2022]. В литературе также отмечается, что сигнальный рак выедает икру рыб [Findlay et al., 2015]. Таким образом, крупные скопления этого вида могут губительно влиять как на нативную фауну раков озёрно-речной системы р. Вуокса, так и на численность нерестящихся там видов рыб. Однако, учитывая отсутствие каких-либо подтверждённых данных о присутствии крупных популяций сигнального рака в озёрно-речной системе р. Вуокса, на территории России в настоящее время сложно делать выводы и дальнейшие прогнозы.

В настоящей статье представлены результаты исследований 2024–2025 гг. двух приграничных к Финляндии участков р. Вуокса – Светогорского водохранилища и участка реки вниз по течению от водохранилища (ниже Лесогорского моста). Целью работы является подтверждение факта вселения *P. leniusculus* в озёрно-речную систему р. Вуокса, находящейся в пределах границ территории РФ.

### Материал и методика

Большая часть Сайма-Вуоксинского бассейна располагается на территории Южной Финляндии и включает в себя систему водосборов озёр Пиелинен и Сайма. На верхнем участке реки в настоящее время функционирует 4 гидроэлектростанции (2 финских и 2 российских), к российским относятся Светогорская ГЭС и Лесогорская ГЭС [Состояние биоценозов..., 2004].

Река Вуокса имеет протяжённость 156 км, берёт начало из оз. Сайма (Финляндия) и протекает в восточном направлении по Карельскому перешейку в сторону Ладожского озера. Большая часть реки (143 км) протекает по территории России. Вуокса является частью обширной озёрно-речной системы с общим стоком в Ладожское озеро (северным рукавом – у г. Приозёрск, южным – через оз. Суходольское и р. Бурная) и во многом формирует ресурсы поверхностных вод Северо-Западного региона РФ. Рыбохозяйственное значение реки обусловлено наличием собственных рыбных запасов и участием в формировании рыбных ресурсов Ладожского озера, в верхнем течении реки и её притоков отмечаются нерестилища лосося (*Salmo salar* Linnaeus, 1758).

Контрольный лов американского сигнального рака был выполнен на территории России на двух модельных участках озёрно-речной системы р. Вуокса. Первым участком было выбрано Светогорское водохранилище (5 локаций), так как данный участок расположен в непосредственной близости от границы Финляндии – «водоёма донора». Вторым стал участок реки, расположенный вниз по течению на расстоянии около 13 км от первого – ниже Лесогорского автомобильного моста (2 локации). Особенностью второго участка является то, что он находится за шлюзами двух ГЭС Светогорской и Лесогорской, которые могут выступать в качестве препятствия на пути расселения рака. Светогорское водохранилище было обловлено в сентябре-октябре 2024 и 2025 гг., участок ниже Лесогорского автомобильного моста – в сентябре-октябре 2025 г.

Светогорское водохранилище расположено на территории России на границе с Финляндией, относится к Вуоксинскому каскаду водохранилищ на р. Вуокса (Светогорского и Лесогорского). Введено в эксплуатацию в 1949 г. Целевое назначение: энергетика, водоснабжение. Основные гидрологические характеристики: отметка нормального подпорного уровня (НПУ) – 43.2 м, отметка минимального допустимого уровня в зимний период (УМО) – 39.8 м, площадь зеркала водохранилища при НПУ – 3.18 км<sup>2</sup>, площадь зеркала водохранилища при УМО – 2.6 км<sup>2</sup> [ссылка должна быть на электронный ресурс <https://voda.gov.ru/reservoirs/7332/>]. На обследованных участках берега водохранилища повторяют берега реки. Максимальная глубина достигает ~30 м (центральная котловина), средняя глубина ~3–4 м. В северо-западной и западной частях водохранилища донные отложения представлены в основном заиленным крупным песком. В центральной части котловины дно сложено илами. Дно северных районов водохранилища покрыто крупным песком, а по урезу воды разбросаны крупные валуны [Тамулёнис, Стратаненко, 2025]. В средней части водохранилища (ближе к ГЭС), в районе садкового хозяйства, имеются каменные гряды, глубины около 15–20 м.

Участок исследования р. Вуокса, расположенный ниже Лесогорского автомобильного



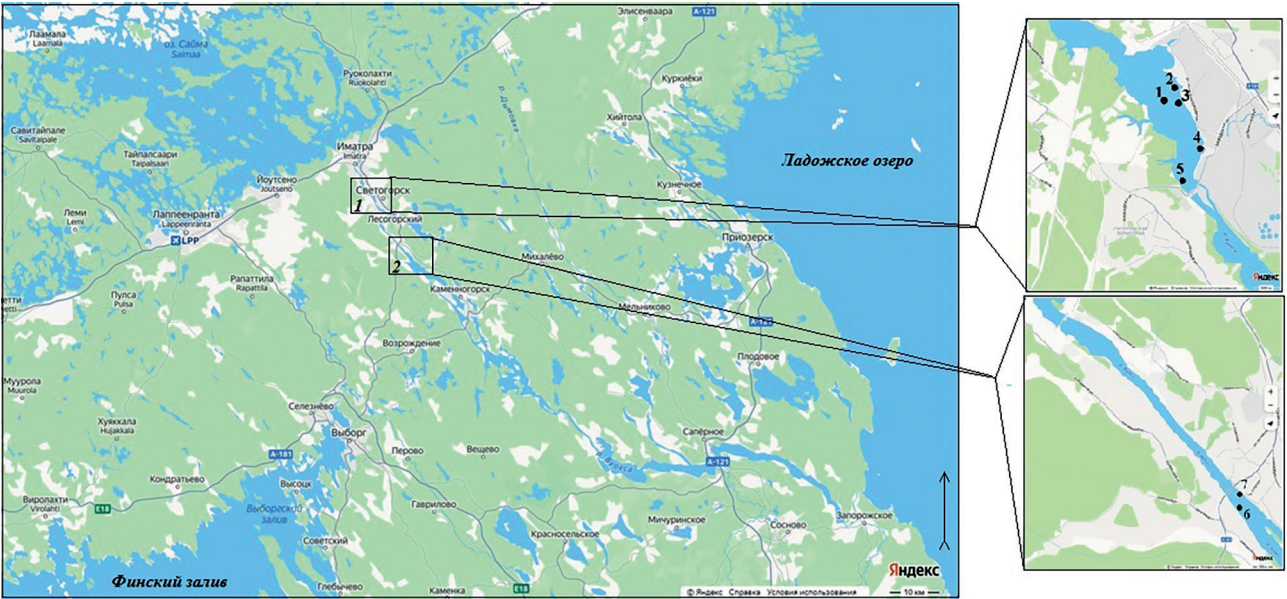
**Таблица 1.** Координаты обследованных в сентябре-октябре 2024–2025 гг. участков акватории озёрно-речной системы р. Вуокса

| № | Дата              | Широта (с.ш.)       | Долгота (в.д.)      | Глубина, м | Кол-во станций | Район                                           |
|---|-------------------|---------------------|---------------------|------------|----------------|-------------------------------------------------|
| 1 | 30.09.25–01.10.25 | 61.114284           | 28°833835           | 1–7        | 10             | Светогорское водохранилище (середина)           |
| 2 | 30.09.25–01.10.25 | 61.115219           | 28.837010           | 1.0–1.5    | 10             | Светогорское водохранилище (правый берег)       |
|   | 03.10.24–04.10.24 |                     |                     |            | 16             |                                                 |
| 3 | 29.09.25–30.09.25 | 61.114565           | 28.836796           | 0.5–2.0    | 10             | Светогорское водохранилище (правый берег)       |
|   | 02.10.24–03.10.24 |                     |                     |            | 20             |                                                 |
| 4 | 01.10.25–02.10.25 | 61.108443           | 28.838968           | 15         | 14             | Светогорское водохранилище (рыб. хоз.) середина |
|   | 02.10.24–03.10.24 |                     |                     |            | 14             |                                                 |
| 5 | 03.10.24–04.10.24 | 61.106968           | 28.835620           | 0.5–1.0    | 5              | Напротив рыбоводного хозяйства                  |
| 6 | 30.09.25–01.10.25 | 61.037117–61.037598 | 28.918905–28.917918 | 0–5        | 11             | Мост в посёлке Лесогорский (правый берег)       |
| 7 | 01.10.25–02.10.25 | 61.033813–61.035249 | 28.919387–28.917198 | 0–5        | 5              | Мост в посёлке Лесогорский (левый берег)        |

моста, имеет спрямлённое русло с глубинами до 2–3 м и намытым песчаным дном. По берегам местами от уреза в воду вдаются каменные луды, обросшие водной растительностью.

Координаты обследованных участков приведены в табл. 1, карта отбора проб приведена на рис. 1.

В качестве орудий лова применяли стандартные раколовки (70 (длина) × 30 (высота) × 50 см (ширина)). Установка раколовки производилась в местах, пригодных для обитания раков, на расстоянии ~10–25 м одна от другой. Экспозицию орудий лова осуществляли в ночное время в течение 10–12 ч. Для



**Рис. 1.** Участки исследований акватории озёрно-речной системы р. Вуокса в сентябре-октябре 2024–2025 гг.: 1 – Светогорское водохранилище; 2 – р. Вуокса ниже Лесогорского моста, с использованием материалов сайта <http://maps.yandex.ru>.



**Рис. 2.** Американский сигнальный рак *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852): А – общий вид сигнального рака сбоку; В – роstrум дорсально; С – плевры 2–4 сегментов; D – тельсон; E – annulus ventralis самки; F – гоноподы 1 самца.

наживки использовали чеснок и рыбу (замороженную путасу).

Всего за 2 года исследований выполнено 115 экспозиций (см. табл. 1).

После экспозиции раков вынимали из раколовочек, просчитывали и идентифицировали до вида [Определитель..., 1995].

Внешний вид американских сигнальных раков отличается от такового представителей нативной фауны речных раков Ленинградской области. *P. leniusculus* (рис. 2) относится к довольно крупным видам раков.

Дорсальная сторона тела может быть от светло- или красновато-коричневой до темно-коричневой, однако иногда в популяции встречаются особи голубой и «мраморной» окрасок. Поверхность массивного панциря гладкая (рис. 2, А). По бокам карапакса у заднего края цервикальной борозды шипы отсутствуют. Имеются две пары заглазничных

выступов. Роstrум средней длины, с гладкими и параллельными краями, слегка трапецевидной формы. Длина передней части роstrума (впереди оснований боковых шипов) больше половины длины задней части. Задние посторбитальные валики в виде парных шипов позади передних валиков (рис. 2, В). Плевры 2 и 4 абдоминальных сегментов равносторонние, в виде клина без шипа (рис. 2, С). Борозда, отделяющая заднюю часть тельсона в средней части, прервана. Часть тельсона, ниже поперечной борозды, полукруглая или округленно-трапецевидная (рис. 2, D). Аннулюс вентралис самки симметричный (рис. 2, E). Лопасть гонопода 1 самца не утолщена по краю и веретенообразно вытянута (рис. 2, F). Поверхность клешней гладкая. У самцов клешни более массивные и твердые. Характерным признаком *P. leniusculus* считается наличие двух широко расставленных



бугорков (с небольшим углублением между ними на внешней стороне клешней) между подвижным (дактилоподитом) и неподвижным (проподитом) пальцем и окрашенным в виде пятна-«сигнала» от белого до бирюзово-голубого цвета на дорсальной стороне клешни (см. рис. 2, А). Вентральная сторона клешней интенсивно красного цвета.

Общая длина тела самок достигает 12–13 см, самцы крупнее – 15–16 см. Более крупные особи встречаются редко. Максимальная масса раков достигает 200–250 г, продолжительность жизни составляет более 20 лет [Crayfish Biology..., 2015].

В полевых условиях у каждого экземпляра измеряли общую длину (от конца роострума до конца тельсона) и массу тела, определяли половую принадлежность, осматривали на наличие болезней [Воронин, 1989]. Все данные заносили в промысловый журнал и ведомости промеров для их дальнейшей обработки в лаборатории. Расчёт первичного запаса сигнального рака выполнялся по формулам [Раколовство и раководство..., 2006]:

$$N_{\text{улов}} = Y \times \frac{S_{\text{пол}}}{S_i} \times K_{\text{улов}}, (1)$$

где  $N_{\text{улов}}$  – численность улавливаемой части популяции раков, экз.;  $Y$  – средний улов на одно промысловое усилие, экз/раколовку в час;  $S_{\text{пол}}$  – полезная площадь для обитания раков;  $S_i$  – площадь облова орудия лова; площадь  $S_i$  рассчитана как площадь круга с радиусом, равным  $S$  расстояния между раколовками;  $K_{\text{улов}}$  – коэффициент уловистости; при расчётах коэффициент уловистости был принят 0.197, как наиболее часто используемый для рек [Раколовство и раководство..., 2006];

$$N_p = Y_p \times \frac{S_{\text{пол}}}{E}, (2)$$

где  $N_p$  – численность рака промыслового размера, экз.;  $Y_p$  – улов раков промыслового размера, экз/раколовку в час;  $S_{\text{пол}}$  – полезная площадь водоёма, м<sup>2</sup>;  $E$  – коэффициент, характеризующий величину попадания рака в раколовку в сравнении с промысловой плотностью, равен 2.

Дополнительно для описания биотопов в 2025 г. в Светогорском водохранилище было выполнено водолазное обследование дна. Ос-

мотр проводился до глубины 15 м по разрезам, расположенным перпендикулярно береговой линии, и изобатам.

## Результаты и обсуждение

В ходе выполненных в 2024–2025 гг. исследований приграничных к Финляндии участков озёрно-речной системы р. Вуокса были отмечены популяции сигнального рака.

В 2024 г. по результатам обловов Светогорского водохранилища находки *P. leniusculus* были отмечены в количестве 53 особей. В 2025 г. в Светогорском водохранилище было поймано 65 экземпляров этого вида раков, на участке ниже Лесогорского моста – 4 экземпляра.

По урезу всех обловлённых участков р. Вуокса, включая Светогорское водохранилище, встречены заросли тростника, осоки и камыша – *Phragmites australis* ((Cav.) Trin. Ex. Steudel), *Carex* sp. и *Scirpus lacustris*, в воде преобладала элодея (*Elodea canadensis* (Michx.)), рдест (*Potamogeton perfoliatus*, L.), водный мох на камнях (*Fontinalis antipyretica* L.) и ежеголовник (*Sparganium natans* L.).

Насыщение кислорода на обловлённых участках варьировало в пределах 80–97%, pH 6.8–7.2, температура изменялась от 13.0 до 13.5°C. Цвет воды светло-коричневый, прозрачность (3.5 м) на большей части обследованных участков достигала дна.

В северной, северо-западной и западной частях Светогорского водохранилища регистрировалось незначительное количество сигнальных раков, максимальное количество наблюдалось в средней части водохранилища – ближе к берегу на каменных грядах (глубина 15–17 м).

По данным водолазного осмотра участка Светогорского водохранилища, выполненного в сентябре 2025 г., особи сигнального рака были отмечены на всём исследованном пространстве дна – на глубинах от 0.3 до 15 м и во всех биотопах от зарослей водной растительности до илистого дна на глубинах свыше 7 м. На открытом участке дна отмечались единичные экземпляры. На грунте все отмеченные раки держались у естественных укрытий: в углублениях между камнями, зарослями растительности и брёвнами (рис. 3).



**Рис. 3.** *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852) у норы в щели между камнями в Светогорском водохранилище (глубина 4.5 м), сентябрь 2025 г.

Данные измерений и половой идентификации отловленных раков приведены в табл. 2.

На исследованных участках Светогорского водохранилища общее соотношение полов свидетельствовало о доминировании самцов в оба года исследований (♂1,3:♀1) (см. табл. 2). Масса самцов в 2024 г. варьировала от 10 до 86 г (в среднем 36.83 г) при длине от роострума до тельсона 6.5–13.2 см, масса самок – от 13 до 77 г (в среднем 25.83 г) при длине 6.0–13.5 см. В 2025 г. величина массы самцов изменялась от 9 до 86 г (в среднем 28.22 г) при длине от роострума до тельсона 6.4–12.8 см, массы самок – от 6 до 92 г (в среднем 48.73 г) при длине 5.9–13.8 см. На участке реки, расположенном ниже Лесогорского моста, чужеродные раки были пойманы в незначительном количестве – 4 экземпляра. Все пойманные особи были самцами, масса од-

ного из самых крупных составила 148 г при длине от роострума до тельсона 12.75 см.

У пойманных на участке р. Вуокса ниже Лесогорского моста раков заболеваний не было выявлено, у экземпляров, отловленных в Светогорском водохранилище, паразиты также не были обнаружены, однако у двух особей (самок) предположительно отмечались признаки «синдрома эродированных плеопод (СЭП)» (Eroded Swimmeret Syndrome (ESS))



**Рис. 4.** Самка сигнального рака с признаками «синдрома эродированных плеопод (СЭП)» в Светогорском водохранилище.

**Таблица 2.** Размерно-половая структура улавливаемой части популяции американского сигнального рака *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852) на исследованной в сентябре-октябре 2024–2025 гг. акватории озёрно-речной системы р. Вуокса

| Год                                       | Общее кол-во | Размерный состав, см |    |      |    |      |    |       |    |       |   | Половая структура, % |    |
|-------------------------------------------|--------------|----------------------|----|------|----|------|----|-------|----|-------|---|----------------------|----|
|                                           |              | 5–7                  |    | 7–9  |    | 9–11 |    | 11–13 |    | 13–15 |   | ♂                    | ♀  |
|                                           |              | экз.                 | %  | экз. | %  | экз. | %  | экз.  | %  | экз.  | % |                      |    |
| Светогорское водохранилище                |              |                      |    |      |    |      |    |       |    |       |   |                      |    |
| 2024                                      | 53           | 6                    | 11 | 14   | 26 | 27   | 51 | 4     | 8  | 2     | 4 | 57                   | 43 |
| 2025                                      | 65           | 6                    | 9  | 41   | 63 | 9    | 14 | 8     | 12 | 1     | 2 | 57                   | 43 |
| Участок р. Вуокса ниже Лесогорского моста |              |                      |    |      |    |      |    |       |    |       |   |                      |    |
| 2025                                      | 4            | –                    | –  | –    | –  | 3    | 75 | 1     | 25 | –     | – | 100                  | –  |



[Edsman et al., 2015]. На рис. 4 представлен рак предположительно с признаками СЭП – отсутствуют плеоподы и конечности (у самцов данное поражение выражается в эрозии гонопод), на брюшке самки потеряна часть икры. Данное утверждение требует подтверждения при дальнейших исследованиях с использованием молекулярно-генетических методов.

Заболевание СЭП является результатом взаимодействия двух патогенных грибов *Aphonomycetes astaci* Schikora и *Fusarium SC*, ему также подвержены и длиннопалые раки. Научно доказано, что синдром эродированных плеопод приводит к сокращению популяции раков примерно на 10% и проявляется как у самок, так и у самцов. Существует предположение, что СЭП ярко выражено только в регионе Фенноскандии и Карелии и служит своего рода естественным регулятором численности популяции сигнального рака. Помимо «шведских» популяций сигнального рака, этим заболеванием заражены также «финские» [Jussila et al., 2016; 2017; 2021].

У некоторых пойманных раков регистрировались деформированные клешни. Для самцов было характерно отсутствие одной-двух клешней, что свидетельствует о внутривидовой агрессивности.

В связи с тем что на участке р. Вуокса, расположенном ниже Лесогорского моста, было поймано небольшое количество раков, оценка первичного запаса сигнального рака проводилась только для Светогорского водохранилища. По результатам выполненных расчётов улавливаемая часть популяции сигнального рака в Светогорском водохранилище в 2024 г. составила 5.3 тыс. экз., в 2025 г. – 6.3 тыс. экз. Расчётные промысловые запасы раков в 2024 г. достигали 74.1 тыс. экз., в 2025 г. – 40.3 тыс. экз.

Расчёт первичного запаса сигнального рака в водохранилище по результатам научного лова показал, что пока его продуктивность находится на низком уровне. По классификации рачных водоёмов по промысловому типу [Раколовство и раководство..., 2006] Светогорское водохранилище относится к перспективной категории (малой продуктивности раков).

Выполненный в 2024–2025 гг. Санкт-Петербургским филиалом ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО» (ГосНИОРХ им. Л.С. Берга) облов раков на приграничных к Финляндии участках озёрно-речной системы р. Вуокса – Светогорском водохранилище (р. Вуокса) и на участке ниже Лесогорского моста подтвердил факт экспансии *P. leniusculus* в р. Вуокса на территории России. Таким образом, спустя 20 лет после вселения в оз. Сайма сигнальный рак прошёл две трети озёрно-речной системы р. Вуокса (около 100 км) на восток, успешно миновав барьеры в виде шлюзов четырёх ГЭС. По предварительным расчётам, *P. leniusculus* осваивает примерно 5 км в год, что подтверждается литературными данными [Bubb et al., 2004].

В Светогорском водохранилище *P. leniusculus* был обнаружен на всех выбранных участках облова, ниже Лесогорского моста – на одном и при этом единично. Однако следует отметить, что в целом обнаружение рака на участке ниже Лесогорского моста говорит о его успешном преодолении преград в виде шлюзов двух ГЭС (Светогорской и Лесогорской).

Как показало исследование в Светогорском водохранилище, рак формирует популяции на различных биотопах от зарослей водной растительности до илистого дна, предпочитая при этом наличие укрытий: растительности, древесных стволов, каменных насыпей или гряд.

### Заключение

В целом полученные результаты о вселении нового вида десятиногих ракообразных в озёрно-речную систему р. Вуокса (приграничные районы – Светогорское водохранилище и участок р. Вуокса ниже Лесогорского моста) в совокупности с опросными сведениями подтверждают его успешную натурализацию в регионе. Широкая биотопическая приуроченность вида позволяет предположить его распространение в водоёмы различного типа. На данный момент основным направлением расселения сигнального рака, вероятно, будет Ладожское озеро (прибрежная зона и отчасти до глубин 20–30 м деклиналиная). В долгосрочной перспективе после освоения

водных объектов бассейна Ладожского озера (Карельского перешейка) расселение сигнального рака продолжится в направлении Олонецкого перешейка и далее водоёмов бассейна Онежского озера. Не лишним будет добавить, что, по данным промысловиков и рыбаков-любителей, промысловые скопления сигнального рака на реках Карельского перешейка (северное побережье Финского залива и на северо-восток вдоль границы с Финляндией) уже регистрируются [Тамулёнис и др., 2023; Тамулёнис, Стратаненко, 2025]. Однако для достоверного подтверждения данной информации требуется проведение научных обловов и расширение района исследований.

В результате распространения *P. leniusculus* в водоёмы, в которых обитают нативные популяции десятиногих ракообразных, произойдёт сокращение или полное исчезновение этих популяций, поскольку, наряду со своей высокой инвазионной способностью, данный вид раков является переносчиком различных заболеваний. Наиболее широко в литературе описываются случаи переноса им возбудителя «рачьей чумы» (*Aphanomyces astaci* (Oomycota: Saprolegniales)). Одним из эффективных способов борьбы с дальнейшим распространением является в первую очередь промысел данного вида водных биологических ресурсов в водных объектах Ленинградской области.

### Благодарности

Авторы выражают глубокую признательность за ценные советы и рекомендации при работе над статьей к.б.н. О.И. Мицкевич, к.б.н. О.Н. Суслопаровой. Мы искренне благодарны руководителю Санкт-Петербургского филиала ФГБНУ «ВНИРО» (ГосНИОРХ им. Л.С. Берга), к.б.н. М.М. Мельник, заместителю руководителя, к.б.н. Ю.А. Малининой и заведующему Лабораторией гидробиологии, к.б.н. А.В. Шацкому за помощь в организации экспедиции и сбора материала.

### Финансирование работы

Работа выполнена в рамках выполнения государственной программы. Тема 44 «Исследование распространения популяций чу-

жеродных видов десятиногих ракообразных (отряд Decapoda) в трансграничных водных объектах на территории Ленинградской области».

### Конфликт интересов

Автор заявляет об отсутствии у него конфликта интересов.

### Соблюдение этических стандартов

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

### Литература

- Бегунова С.А., Судник С.А. Биология американского полосатого рака *Faxonius limosus* (Rafinesque, 1817) (Astacoidea: Cambaridae) из водоёмов Калининградской области, 2018–2021 гг. // Балтийский морской форум: матер. 10-го Международного Балтийского морского форума: в 7 т. Калининград, 26 сентября – 01 октября 2022 г. Т. 3. Калининград: ОСП «Балтийская государственная академия рыбопромыслового флота» ФГБОУ ВПО «Калининградский государственный технический университет», 2022. С. 20–31. EDN ZJDSMO.
- Борисов Р.Р., Ковачева Н.П., Чертопруд Е.С. Биология, воспроизводство и культивирование речных раков. М.: Изд-во ВНИРО, 2011. 96 с.
- Воронин В.Н. Современное состояние изученности болезней и паразитов речных раков // Сборник научных трудов ГосНИОРХ. Л., 1989. Вып. 300. С. 137–148.
- Липинская Т.П., Семенченко В.П., Чайковский А.И. Потенциальные виды-вселенцы среди водных беспозвоночных в пресноводные экосистемы Беларуси // Российский журнал биологических инвазий. 2025. Т. 18, № 3. С. 108–121. EDN MDNZPG. DOI 10.35885/1996-1499-18-3-108-121
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2: Ракообразные. СПб., 1995. 627 с.
- Раколовство и раководство на водоёмах европейской части России: справочник / ред. О.И. Мицкевич. СПб., 2006. 208 с.
- Состояние биоценозов озёрно-речной системы Вуоксы / И.С. Трифонова, В.П. Беляков, А.Л. Афанасьева, Е.С. Макарецца, О.А. Павлова, Г.Ф. Расплетина, Е.В. Станиславская, Е.Н. Чеботарев. СПб.: ВВМ, 2004. 148 с. <https://voda.gov.ru/reservoirs/7332/>
- Тамулёнис А.Ю. Промысловые запасы широкопалого рака (*Astacus astacus* L.) в водных объектах Ленинградской области, по данным за 2009–2012 гг. // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоёмов Европейского Севера: матер. 29-й Международной конференции. 2013. С. 295–301.
- Тамулёнис А.Ю. Структура популяций речного рака в озере Оленино (Олень), Ленинградская область //

- 12-й съезд Гидробиологического общества при РАН: тез. докл. 2019. С. 471.
- Тамулёнис А.Ю., Стратаненко Е.А. Предварительные данные о расселении инвазивного чужеродного вида речных раков *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852) (Decapoda: Astacidae) в озёрно-речной системе реки Вуокса // Озёра Евразии: проблемы и пути их решения: матер. 3-й Международной конференции (г. Казань, 20–23 мая 2025 г.). Казань: Изд-во Академия наук РТ, 2025. С. 896–900.
- Тамулёнис А.Ю., Стратаненко Е.А., Зуев Ю.А. Находка американского сигнального рака *Pacifastacus leniusculus* (Decapoda: Astacidae) в Ленинградской обл. (Россия) // Биология внутренних вод. 2023. № 5. С. 642–646.
- Терентьев А.Л. Особенности акклиматизации сигнального рака (*Pacifastacus leniusculus* Dana) в водоёмах Литовской ССР // Биология речных раков водоёмов Литвы. Вильнюс: Мокслас, 1979. С. 136.
- Цукерзис Я.М. и др. Продуктивность изолированной популяции широкопалого рака в оз. Бяржюкас // Тр. АН Лит ССР. Сер. В. 1974. Т. 3(67). С. 141–150.
- Цукерзис Я.М. Речные раки [Электронный ресурс]. Вильнюс: Мокслас, 1989. С. 143. URL: <https://voda.gov.ru/reservoirs/7332/> (дата обращения: 04.02.25).
- Aluma M.O., Pukk L., Hurt M., Kaldre K. Distribution of Non-Indigenous Crayfish Species in Estonia and Their Impacts on Noble Crayfish (*Astacus astacus* L.) Populations. Diversity, 2023. Vol. 15. P. 474. <https://doi.org/10.3390/d15040474>
- Bubb D.H., Thom T.J., Lucas M.C. Movement and dispersal of the invasive signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* in upland rivers. Freshwater Biology. 2004. Vol. 49. P. 357–368.
- Crayfish Biology and Culture. Vodňany: University of South Bohemia in České Budějovice. 2015. P. 455.
- Dragičević P., Faller M., Kutleša P., Hudina S. Update on the signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852) range expansion in Croatia: a 10-year report. BioInvasions Records. 2020. Vol. 9(4). P. 793–807. <https://doi.org/10.3391/bir.2020.9.4.13>
- Edsman L., Nyström P., Sandström A., Stenberg M., Kokko H., Tiitinen V., Makkonen J. and Jussila J. Eroded swimmeret syndrome in female crayfish *Pacifastacus leniusculus* associated with *Aphanomyces astaci* and *Fusarium* spp. Infections. Diseases of Aquatic Organisms. 2015. Vol. 112(3). P. 219–228. DOI: 10.3354/dao02811
- Erkamo E., Ruokonen T., Alapassi T., Ruokolainen J., Järvenpää T., Tulonen J., Kirjavainen J. Evaluation of Crayfish Stocking Success in Finland // Freshwater Crayfish. 2010. Vol. 17. P. 77–83.
- Findlay J., Findlay F., Riley W., Lucas M. Signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) predation upon Atlantic salmon (*Salmo salar*) eggs // Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems. 2015. Vol. 25. P. 250–258.
- Holdich D.M. Biology of Freshwater Crayfish / Chapter 10 // Wiley, 2001. P. 377–438.
- Hudina S., Kutleša P., Trgovčić K., Duplić A. Dynamics of range expansion of the signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) in a recently invaded region in Croatia. Invasions. 2017. Vol. 12. P. 67–75. <https://doi.org/10.3391/ai.2017.12.1.07>
- Jussila J., Tiitinen V., Edsman L. Chronic crayfish plague infection and eroded swimmeret syndrome in Lake Saimaa (Finland) signal crayfish. Freshwater Crayfish. 2017. Vol. 23(1). P. 23–28. DOI:10.5869/fc.2017.v23-1.23
- Jussila J., Tiitinen V., Edsman L., Kokko H., Fotedar R. Signal crayfish in Lake Saimaa could be maladapted to the local conditions due to *Aphanomyces astaci* infection: A seven-year study. Freshwater Crayfish. 2016. Vol. 22(1). P. 53–60. DOI:10.5869/fc.2016.v22-1.53
- Jussila J., Tiitinen V., Makkonen J., Kokko H., Bohman P., Edsman L. Eroded Swimmeret Syndrome: Update of the Current Knowledge Freshwater Crayfish. 2021. Vol. 26(1) P. 63–68. DOI:10.5869/fc.2021.v26-1.63
- Ludányi M., Peeters E.T.H.M., Kiss B., Gáspár Á., Roessink I., Magura T., Müller Z. The current status of *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852) and their effect on aquatic macroinvertebrate communities in Hungarian watercourses. Aquatic Invasions. 2022. Vol. 17(4). P. 543–559. <http://doi.org/10.3391/ai.2022.17.4.05>
- Petrusek A., Petruskova T. Invasive American crayfish *Pacifastacus leniusculus* (Decapoda: Astacidae) in the Morava River (Slovakia) Biologia. 2007. P. 356–359.
- Ruokonen T.J., Erkamo E., Tulonen J., Hämäläinen H. Successful control of invasive crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) by intensive trapping in a small lake // Management of Biological Invasions. 2025. Vol. 16(2). P. 411–421. <http://doi.org/10.3391/mbi/2025.16.2.06>
- Ruokonen T.J., Sjövik R., Erkamo E., Tulonen J., Ercoli F., Kokko H., Jussila J. Introduced alien signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) in Finland – uncontrollable expansion despite numerous crayfisheries strategies // Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems. 2018. Vol. 419:27. P. 1–9. <http://doi.org/10.1051/kmae/2018016>
- Westman K., Pursiainen M. Introduction of the American crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) in Finland, impact on the native crayfish (*Astacus astacus*) // EIFAC Techn. 1984. Pap. 42, 2.
- Westman K., Savolainen R., Pursiainen M. Development of the introduced North American signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus* (Dana) population in a small Finnish forest lake in 1970–1997 // Boreal Environmental Research. 1999. Vol. 4. P. 387–407.

# EXPANSION OF THE AMERICAN SIGNAL CRAYFISH *PACIFASTACUS LENIUSCULUS* (DANA, 1852) (DECAPODA: ASTACIDAE) INTO THE LAKE-RIVER SYSTEM OF THE VUOKSA RIVER WITHIN RUSSIA

© 2026 Tamulyonis A. Yu., Besaeva E.A., Zuyev Yu. A.

Saint Petersburg branch of VNIRO («GosNIORH» named after L.S. Berg)  
Saint-Petersburg, 199053, Russia  
e-mail: [tamulyonis@yandex.ru](mailto:tamulyonis@yandex.ru)

In 2024–2025, the American signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* was recorded in the sections of the lake-river system of the Vuoksa River bordering Finland – the Svetogorskoe reservoir and the section of the Vuoksa River below the Lesogorsky bridge for the first time. Fifty three and sixty five individuals of this crayfish species were caught in the Svetogorskoe reservoir in 2024 and 2025, respectively. At the Vuoksa River section below the Lesogorsky bridge, the material was collected in 2025, and only 4 specimens were found. Most of the individuals in the studied areas were represented by males. Among the signal crayfish caught in the Svetogorskoe reservoir, signs of the eroded swimmeret syndrome (ESS) were noticed. Previously, this crayfish disease had not been registered in Russia. For the Svetogorske reservoir, the captured part of the signal crayfish population in 2024 amounted to 5,3 thousand individuals, in 2025 – 6,3 thousand individuals. The calculation of the primary crayfish stock in the reservoir based on the results of scientific fishing has shown that, so far, the crayfish productivity of this waterbody remains at a low level. In general, at the bottom the crayfish kept to natural shelters: depressions between rocks, vegetation thickets and logs. The obtained research results indicate the successful expansion of signal crayfish into the lake-river system of the Vuoksa River and its eastward movement towards Lake Ladoga.

**Keywords:** transboundary rivers, problem of biological invasions, alien species, eroded swimmeret syndrome (ESS), Svetogorskoe reservoir.



# ВСЕЛЕНИЕ АМЕРИКАНСКОЙ КОЛОВРАТКИ *KELLICOTTIA BOSTONIENSIS* (ROUSSELET, 1908) (ROTIFERA: BRACHIONIDAE) В БЕЛОХОЛУНИЦКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ (КИРОВСКАЯ ОБЛАСТЬ)

©2026 Целищева Е.М.

Пермский филиал федерального государственного бюджетного научного учреждения «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» (ПермНИРО), г. Пермь, 614000, Россия  
e-mail: [lady\\_in\\_red91@mail.ru](mailto:lady_in_red91@mail.ru)

Поступила в редакцию 05.02.2026. После доработки 11.08.2026. Принята к публикации 17.08.2026

В 2025 г. коловратка *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) впервые обнаружена в Белохолуницком водохранилище (р. Белая Холуница, бассейн Волги) и впервые зарегистрирована для Кировской области. Вид встречается в более 70% проб, максимальная численность 31.02 тыс. экз/м<sup>3</sup>. Вселенец обитает совместно с родственным аборигенным видом *K. longispina* (Kellicott, 1879).

**Ключевые слова:** *Kellicottia bostoniensis*, новые находки, Белохолуницкое водохранилище, Кировская область.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-3-233-238

## Введение

*Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) – североамериканский вид, который проник в Европу в первой половине XX в., а на рубеже веков стал обычным видом в реках и озёрах Северной Европы [Balvay, 1994; Josefsson, Andersson, 2001; Streble, Krauter, 2006; Lehtovaara et al., 2014]. В России *K. bostoniensis* впервые отмечена в 2000 г. в озёрах Карельского перешейка [Иванова, Телеш, 2004]. Позднее появились сведения о её широком распространении в реках и озёрах бассейна Верхней и Средней Волги, Онежского озера, а также в Ладожском озере и его притоках [Zhdanova, Dobrynin, 2011; Алешина и др., 2014; Фомина, Сярки, 2015; Zhdanova et al., 2016.]. В 2005–2012 гг. *K. bostoniensis* зарегистрирована в водохранилищах Верхней Волги (Иваньковском, Угличском и Шекснинском) [Lazareva, Zhdanova, 2014]. К 2021 г. *K. bostoniensis* была зарегистрирована также в Чебоксарском водохранилище и в Волжском и Камском плёсах Куйбышевского водохранилища [Zolotareva et al., 2022]. В 2013–2016 гг. вид был зарегистрирован во множестве рек и озёр Нижегородской области [Шурганова и др., 2017]. В Камском водохра-

нилище *K. bostoniensis* была найдена в 2012 г., на данный момент это самая восточная точка её обитания [Крайнев и др., 2018], в 2007 г. обнаружена в Выгозерском водохранилище, которое пока является самым северным её местообитанием в России [Сярки, 2019].

Цель работы – описание новых находок *Kellicottia bostoniensis* в Белохолуницком водохранилище (р. Белая Холуница, Кировская область).

## Материалы и методы

Материал собирали в ходе комплексных экспедиций Пермского филиала «Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии» (ПермНИРО) на Белохолуницком водохранилище в августе 2025 г. Пробы отбирали в пелагиали (глубина более 3 м) и в прибрежье (глубина 1–3 м), по стандартной схеме створов ПермНИРО – 4 разреза (рис. 1). На каждом створе было три станции, одна – на русловом участке и две – на мелководьях у правого и левого берегов, всего было собрано 12 проб. Также материал на Белохолуницком водохранилище отбирали в 2013, 2016 и 2019 гг. по урезанной сетке станций в приплотинном районе, в эти

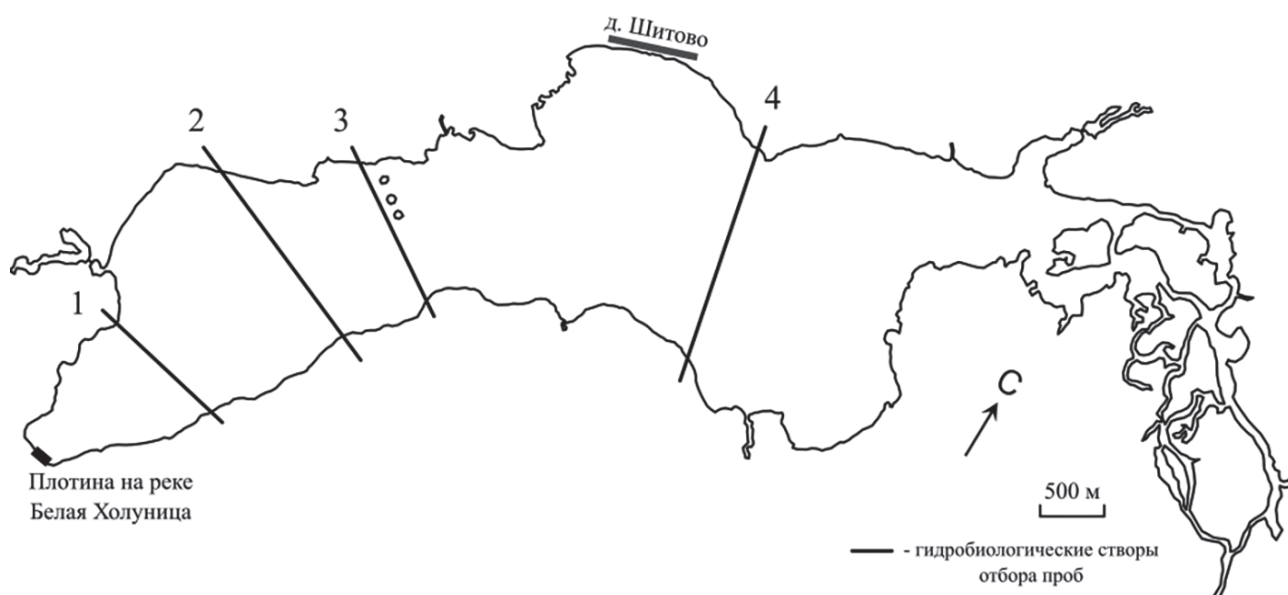


Рис. 1. Карта-схема Белохолуницкого водохранилища.

годы *Kellicottia bostoniensis* в пробах не обнаружена.

В ходе экспедиций измеряли концентрацию растворённого кислорода и температуру воды (табл. 1) с помощью оксиметра HANNA HI 9146-04 (HANNA Instruments Ltd, England), электропроводность и pH воды – многопараметровым анализатором HANNA HI 98130 (HANNA Instruments Ltd, England).

Зоопланктон учитывали в тотальных пробах, которые отбирали сетью Джеди с диаметром входного отверстия 12 см и ситом с ячейей 100 мкм, облавливали весь столб воды от дна до поверхности водоёма. Пробы фиксировали 4%-ным формалином и просматривали в лаборатории под микроскопами ЛОМО МСП-2 (ЛОМО-Микросистемы, г. Санкт-Петербург) и ЛабоМед-3 вариант 1 (Labor-Microscopes, г. Санкт-Петербург).

Белохолуницкое водохранилище является крупнейшим искусственным водоёмом Кировской области. Водохранилище создано как заводской пруд в 1764 г. на р. Беляя Холуница, которая берёт своё начало в пределах Вятско-Камской возвышенности и впадает в р. Вятка, бассейн Средней Волги [Кутявина и др., 2013]. Длина р. Беляя Холуница 175 км, площадь водосбора составляет 2800 км<sup>2</sup> [Кутявина, 2017]. Площадь Белохолуницкого водохранилища 17.4 км<sup>2</sup>, средняя глубина 2.9 м (максимальная 11.0 м), протяженность водохранилища 11.6 км, средняя ширина составляет 1.5 км, максимальная – 3.0 км, коэффициент водообмена водохранилища, рассчитанный как отношение среднегодового объёма стока к полному объёму водоёма, 9.4 [Водохозяйственный..., 1981].

Таблица 1. Координаты створов отбора проб и гидрофизические и гидрохимические условия обитания зоопланктона Белохолуницкого водохранилища в летний период 2025 г.

| № разрезов | Координаты  |             | Температура, °С* | pH   | Электропроводность, мкСм/см** |
|------------|-------------|-------------|------------------|------|-------------------------------|
|            | с.ш.        | в.д.        |                  |      |                               |
| 1          | 58°51'19.5" | 50°51'25.1" | 18.9             | 7.72 | 180                           |
| 2          | 58°52'02.9" | 50°51'53.9" | 19.2             | 7.77 | 170                           |
| 3          | 58°52'22.6" | 50°52'35.2" | 18.9             | 7.86 | 170                           |
| 4          | 58°53'05.9" | 50°54'51.9" | 18.3             | 7.68 | 170                           |

\* Температура поверхности воды в момент исследования. \*\* Приведено к 18 °С.

Величина коэффициента водообмена позволяет сделать вывод, что Белохолуницкое водохранилище характеризуется большой проточностью, близкой к речному режиму. Согласно классификации по величине внешнего водообмена оно является умеренно проточным, или транзитно-аккумулятивным [Кутявина, 2017].

### Результаты исследования

На Белохолуницком водохранилище проводили сбор зоопланктона в 2013, 2016, 2019 и 2025 гг. в ходе мониторинговых исследований ПермНИРО, в летних сборах зоопланктона 2025 г. впервые зарегистрирован вселенец *Kellicottia bostoniensis* (рис. 2). Новый вид обитал совместно с аборигенным *K. longispina* (Kellicott, 1879), обычным для этого водохранилища. *K. bostoniensis* обнаружена на всех станциях при температуре воды 18–19 °С.

*Kellicottia bostoniensis* отмечена в 73% проб, её численность варьировала от 0.06 до 31.02 тыс. экз/м<sup>3</sup> (в среднем  $3.83 \pm 2.75$  тыс. экз/м<sup>3</sup>) (табл. 2). Наиболее многочисленным вид был в глубоководной зоне на приплотинных створах № 1 (31.02 тыс. экз/м<sup>3</sup>) и 2 (3.68 тыс. экз/м<sup>3</sup>). В прибрежных зонах этих разрезов численность не превышала 2.80 тыс. экз/м<sup>3</sup>. На створах № 3 и 4, приуроченных к мелководной части водохранилища с большим количеством водной растительности, вид был малочислен и максимальная его численность составляла 400 экз/м<sup>3</sup>.

Численность же аборигенного *K. longispina* варьировала от 1.20 до 4.42 тыс. экз/м<sup>3</sup>,



Рис. 2. *Kellicottia bostoniensis* из Белохолуницкого водохранилища.

составляя в среднем  $2.26 \pm 0.46$  тыс. экз/м<sup>3</sup>, коловратка отмечена в 80% проб. Её наибольшие значения также регистрировали в русловой зоне, но на протяжении всего водохранилища, а не только в приплотинном участке.

Длина тела *Kellicottia bostoniensis* с шипами варьировала от 256 до 385 мкм, в среднем  $344 \pm 7$  мкм (измерено 30 экз.). В популяции отмечены самки с партеногенетическими яйцами (обычно двумя).

Таким образом, *Kellicottia bostoniensis* распространена по всему Белохолуницкому водохранилищу. Чаще всего её находили в приплотинном районе, там же регистрировали наибольшую численность вида. Коловратка встречалась на участках с разной глубиной, но предпочтительнее была глубоководная приплотинная часть водохранилища. Вклад *K. bostoniensis* в общую численность зоопланктона невелик (1–7%), что характерно и для аборигенного вида этого рода *K. longispina* (1–2%) (см. табл. 2). Однако на отдельных станциях доля *K. bostoniensis* была значительной; так, на русловом участке вблизи плотины водохранилища доля вида достигала 11% численности зоопланктона.

Таблица 2. Численность коловраток рода *Kellicottia* и общее количество коловраток в Белохолуницком водохранилище в 2025 г.

|                        | $N_{sp}$                               | % $N_{rot}$             | % $N_{zoo}$             |
|------------------------|----------------------------------------|-------------------------|-------------------------|
| <i>K. bostoniensis</i> | $\frac{3.83 \pm 2.75}{0.06 - 31.02}$   | $\frac{17\%}{2 - 65\%}$ | $\frac{2\%}{1 - 11\%}$  |
| <i>K. longispina</i>   | $\frac{2.26 \pm 0.46}{1.20 - 4.42}$    | $\frac{10\%}{6 - 27\%}$ | $\frac{1\%}{1 - 4\%}$   |
| Rotifera               | $\frac{22.91 \pm 4.51}{11.72 - 47.59}$ | 100%                    | $\frac{13\%}{5 - 21\%}$ |

Примечание:  $N_{sp}$  – численность вида, тыс. экз/м<sup>3</sup>; %  $N_{rot}$  – процент от численности коловраток; %  $N_{zoo}$  – процент от численности всего зоопланктона. Над чертой среднее значение, под чертой минимальное и максимальные значения.

## Обсуждение результатов

Большинство местообитаний *Kellicottia bostoniensis* приурочено к рекам и озёрам [Вежновец, Литвинова, 2014; Лобуничева и др., 2022; Balvay, 1994; Josefsson, Andersson, 2001; Streble, Krauter, 2006; Lehtovaara et al., 2014]. В малое Белохолуницкое водохранилище с высоким коэффициентом водообмена вид-вселенец, вероятнее всего, был привнесён из малых водотоков, впадающих в него. Коловратка *K. bostoniensis* обладает большой экологической пластичностью, что позволяет ей заселять водоёмы с разным трофическим статусом, минерализацией, цветностью и уровнем pH воды [Zhdanova et al., 2016]. В волжских водохранилищах *K. bostoniensis* регистрировали только на глубоководных участках [Lazareva, Zhdanova, 2014]. В Белохолуницком водохранилище, которое на большем своём протяжении имеет небольшие глубины до 5 м, вид отмечался как на мелководных, так и на глубоководных участках, но максимального развития достигал в русловой зоне приплотинной части водоёма, где глубина может достигать 11 м.

*Kellicottia bostoniensis* достигает высокой численности в широком диапазоне температуры воды (5–20°C) [Zhdanova et al., 2016], для Камского водохранилища наибольшее обилие вида регистрировали при температуре воды 11–14°C [Целищева, Безматерных, 2025]. В период исследования поверхностная температура воды Белохолуницкого водохранилища составляла 18–20°C, массовое развитие вида на глубоководных участках может быть связано со снижением температуры, с увеличением глубины, а не с замедлением течения, поскольку численность всего зоопланктона в приплотинном участке не возрастала.

В 50% проб в Белохолуницком водохранилище *Kellicottia bostoniensis* обитала совместно с *K. longispina*. Средняя и максимальная численность вселенца в водохранилище сопоставима с отмеченной в ряде рек и озёр [Шурганова и др., 2017; Lazareva, Zhdanova, 2014] и выше, чем в некоторых крупных водохранилищах [Сярки, 2019; Золотарёва и др., 2020]. *K. bostoniensis* из Белохолуницкого водохранилища отличается сравнительно большой длиной тела (256–385 мкм), которая

близка к указанным размерам для этой коловратки из озёр Валдая и Камского водохранилища [Zhdanova, Dobrynin, 2011; Крайнев и др., 2018].

## Выводы

Таким образом, коловратка *Kellicottia bostoniensis* летом 2025 г. впервые зарегистрирована в Белохолуницком водохранилище, вид был встречен более чем в 70% проб. Вселенца одинаково часто находили на глубине и в прибрежье, максимальная численность, зарегистрированная на глубоководном приплотинном участке, достигала 31.02 тыс. экз/м<sup>3</sup>. Он обитал совместно с родственным аборигенным видом *K. longispina*. Для Кировской области *K. bostoniensis* отмечена впервые, что расширяет представление о распространении вида в бассейне р. Волга и в Европе.

## Благодарности

Автор выражает благодарность сотрудникам Пермского филиала ВНИРО, в особенности Безматерных В.В., Крайневу Е.Ю., Огородову С.П., за помощь при сборе материала.

## Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

## Соблюдение этических стандартов

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

## Литература

- Алешина Д.Г., Курашов Е.А., Родионова Н.В., Гусева М.А. Современное состояние весеннего зоопланктона притоков Ладожского озера // Вода: химия и экология. 2014. № 4. С. 64–71.
- Вежновец В.В., Литвинова А.Г. Новый чужеродный вид – коловратка *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) в Беларуси // Актуальные проблемы биоэкологии: матер. Междунар. науч. конф. Минск: Издат. центр Белорус. гос. ун-та, 2014. С. 62–63.
- Водохозяйственный паспорт Белохолуницкого водохранилища / сост. Ростипроводхоз. М, 1981.
- Золотарёва Т.В., Жихарев В.С., Гаврилко Д.Е. и др. Количественное развитие вида-вселенца *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) на акваториях водохранилищ Средней Волги // Проблемы экологии Волжского бассейна: Труды 5-й Всероссийской науч-



- ной конференции, Нижний Новгород, 24–25 ноября 2020 г. Т. Вып. 3. Нижний Новгород: Волжский гос. ун-т водного транспорта, 2020. С. 10.
- Иванова М.Б., Телеш И.В. Сезонная и межгодовая динамика планктонных коловраток и ракообразных // Закономерности гидробиологического режима водоёмов разного типа. М.: Науч. мир, 2004. С. 71–83.
- Крайнев Е.Ю., Целищева Е.М., Лазарева В.И. Американская коловратка *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в Камском водохранилище (река Кама, Россия) // Биология внутренних вод. 2018. № 1. С. 55–59. DOI 10.7868/S0320965218010072
- Кутявина Т.И. Изучение процессов эвтрофикации водных объектов Кировской области: дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08. [Место защиты: Владимир. гос. ун-т им. А.Г. и Н.Г. Столетовых]. Киров, 2017. 139 с.
- Кутявина Т.И., Домнина Е.А., Ашихмина Т.Я., Савиных В.П. Морфометрические, гидрохимические и биологические особенности водохранилищ Северо-Востока Кировской области // Теоретическая и прикладная экология. 2013. № 2. С. 50–55.
- Лобуничева Е.В., Литвин А.И., Зайцева В.Л., Думнич Н.В. Распространение американской коловратки *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в водоёмах Вологодской области // Российский журнал биологических инвазий. 2022. Т. 15, № 3. С. 99–107. DOI 10.35885/1996-1499-15-3-99-107
- Сярки М.Т. Вселение американской коловратки *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в Выгозерское водохранилище (Республика Карелия) // Российский журнал биологических инвазий. 2019. Т. 12, № 3. С. 111–116.
- Фомина Ю.Ю., Сярки М.Т. Зоопланктон Онежского озера, биоразнообразие и продуктивность // Биоразнообразие наземных и водных животных. Зооресурсы: 3-я Всероссийская научная интернет-конференция с междунар. участием. Казань: ИП Синяев Д.Н., 2015. С. 71–74.
- Целищева Е.М., Безматерных В.В. Особенности структуры и распределения летнего зоопланктона Камского и Воткинского водохранилищ // Биология внутренних вод. 2025. Т. 18, № 1. С. 61–77. DOI 10.31857/S0320965225010055
- Шурганова Г.В., Гаврилко Д.Е., Ильин М.Ю. и др. Распространение коловратки *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в водоёмах и водотоках Нижегородской области // Российский журнал биологических инвазий. 2017. Т. 10, № 3. С. 122–135.
- Balvay G. First Record of the Rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) in France // J. Plankton Res. 1994. Vol. 16, no. 8. P. 1071–1074.
- Josefsson M., Andersson B. The Environmental Consequences of Alien Species in the Swedish lakes Mälaren, Hjälmaren, Vänern and Vättern // Ambio. 2001. Vol. 30, no. 8. P. 514–521.
- Lazareva V.I., Zhdanova S.M. American Rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) in Reservoirs of the Upper Volga Basin // Inland Water Biology. 2014. Vol. 7, no. 3. P. 259–263.
- Lehtovaara A., Arvola L., Keskitalo J. et al. Responses of zooplankton to long-term environmental changes in a small boreal lake // Boreal Environ. Res. 2014. Vol. 19. P. 97–111.
- Streble H., Krauter D. Das Leben im Wassertropfen. Mikroflora und Mikrofauna des Süßwassers. Stuttgart: Kosmos Verlag, 2006. 429 s.
- Zhdanova S.M., Dobrynin A.E. *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera, Brachionidae) in waterbodies of European Russia // Inland Water Biology. 2011. Vol. 4, no. 1. P. 39–46.
- Zhdanova S.M., Lazareva V.I., Bayanov N. G. et al. Distribution and Ways of Dispersion of American Rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) in Waterbodies of European Russia // Rus. J. Biol. Invasion. 2016. Vol. 7, no. 4. P. 308–320.
- Zolotareva T.V., Shurganova G.V., Kudrin I.A. et al. Morphological Characteristics of *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) from the Water Bodies of the Middle Volga Basin // Biology Bulletin. 2022. Vol. 49, no. 10. P. 1713–1724. DOI 10.1134/s1062359022100223

# INTRODUCTION OF THE AMERICAN ROTIFER *KEL LICOTTIA BOSTONIENSIS* (ROUSSELET, 1908) (ROTIFERA: BRACHIONIDAE) INTO THE BELOKHOLUNITSKOYE RESERVOIR (KIROV REGION)

©2026 Tselishcheva E.M.

Perm Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (PermNIRO), Perm, 614000  
e-mail: [lady\\_in\\_red91@mail.ru](mailto:lady_in_red91@mail.ru)

In 2025, for the first time the rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) was recorded in the Belokholunitskoye Reservoir (Belaya Kholunitsa River, Volga basin) and registered for the Kirov Region. The species occurred in over 70% of samples, reaching a maximum abundance of 31.02 thous. ind./m<sup>3</sup>. The invader coexists with the related native species *K. longispina* (Kellicott, 1879).

**Keywords:** *Kellicottia bostoniensis*, new finds, Belokholunitskoye Reservoir, Kirov Region.

# ФИЛОГЕОГРАФИЯ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПОПУЛЯЦИИ АЗИАТСКОГО ТИГРОВОГО КОМАРА *Aedes albopictus* (DIPTERA: CULICIDAE) В ДАГЕСТАНЕ

©2026 Шайкевич Е.В.<sup>1\*</sup>, Патраман И.В.<sup>2\*\*</sup>

<sup>1</sup> Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, 119991, Россия

<sup>2</sup> Первый МГМУ им. И.М. Сеченова Минздрава России (Сеченовский Университет), 119048, Россия.  
email: \*elenashaikevich@mail.ru; \*\*ivanpatraman@gmail.com

Поступила в редакцию 19.07.2026. После доработки 16.08.2026. Принята к публикации 23.08.2026

На побережье Каспийского моря, в городах Махачкала и Дербент, впервые в 2025 г. обнаружены комары *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae). Установление современного ареала и анализ путей распространения этих инвазивных для территории РФ комаров является важной составляющей программ по предотвращению всплеск опасных инфекций. Интродукция *Ae. albopictus* в Дагестан возможна из регионов с устойчивыми популяциями вида: с севера из Краснодарского края и с юга из Ирана по берегу Каспийского моря. В работе показаны генетические связи впервые появившейся в Дагестане популяции *Ae. albopictus* с комарами из соседних регионов для определения происхождения новой инвазивной популяции Дагестана. Проведён анализ гена цитохромоксидазы субъединицы I митохондриальной ДНК размером 1400 п.н. Обнаружены идентичные последовательности у особей из трёх мест сбора в Дагестане. С помощью рестрикционного анализа доказана принадлежность мтДНК к гаплотипу H1, широко распространённому в Краснодарском крае. В результате идентификации симбиотической бактерии *Wolbachia* у исследованных *Ae. albopictus* обнаружена инфицированность двумя штаммами: wAlbA и wAlbB. Оба штамма бактерии были обнаружены ранее в РФ, но только wAlbB в Иране. Генетический анализ подтверждает, что дагестанская популяция тесно связана с популяцией *Ae. albopictus* Краснодарского края.

**Ключевые слова:** инвазивные комары, полиморфизм мтДНК, симбиотическая бактерия *Wolbachia*.  
DOI: 10.35885/1996-1499-19-3-239-247

## Введение

Комары *Aedes albopictus* Skuse, 1895 являются эффективными переносчиками вирусов Денге, Чикунгунья и Зика и были причиной как неоднократных интродукций этих заболеваний туристами в Европу, так и местной передачи [Arulmukavarathan et al., 2024; ECDC 2026a]. Было показано, что *Ae. albopictus* в экспериментальных условиях передаёт по меньшей мере ещё 23 вируса, включая вирусы жёлтой лихорадки, лихорадки Рифт-Валли, японского энцефалита, вирус Потоси, вирус Кэш-Вэлли, вирус Ла-Кросс, вирус восточного лошадиного энцефалита, вирус венецуэльского лошадиного энцефалита и вирус Майаро, вирус Росс-Ривер, западный лошадиный энцефалит, вирусы Оропуш, Джеймстаун-Каньон, Сан-Анджело и Тривиттатус, вирус Западного Нила и вирус Синдбис [Рауру et al., 2009; Lwande et al., 2019]. Заражённость

вирусом Западного Нила у *Ae. albopictus* в природе была обнаружена в США [Rothman et al., 2020]. Завозные случаи заболевания лихорадкой возможны и в России (<https://www.rospotrebnadzor.ru>). В 2016 г. были исследованы инвазивные комары *Ae. albopictus*, собранные на Черноморском побережье РФ, в районе г. Туапсе, на наличие трансмиссивных вирусов и определён вирус Западного Нила [Ганушкина и др., 2017]. С 2012 по 2017 г. в России зарегистрировано около 700 случаев завозной лихорадки Денге [Saifullin et al., 2018]. Волгоградская область уже долгое время считается эндемичной по заболеваемости лихорадкой Западного Нила [Негоденко и др., 2019].

Комар *Ae. albopictus*, происходящий из Азии, распространён на большей части Европы [ECDC 2026b]. Расширение ареала инвазивных комаров *Ae. albopictus* происхо-

дит во всём мире постоянно, как правило, с транспортом [Petrosyan et al., 2026]. Таким образом, присутствие комара *Ae. albopictus* представляет собой проблему для общественного здравоохранения в Европе и риск в Российской Федерации. Температура окружающей среды является одним из наиболее важных факторов, влияющих на передачу вирусов комарами [Gizaw et al., 2024]. Потепление климата создаёт благоприятные условия окружающей среды для активности комаров и передачи вируса. Выяснение путей проникновения *Ae. albopictus* и распространения в новые районы является важной составляющей программ наблюдения и контроля за распространением переносчиков.

На побережье Каспийского моря, в городах Махачкала и Дербент, впервые в 2025 г. появились комары *Ae. albopictus*, что было подтверждено с помощью морфологических и молекулярно-генетических методов [Патраман и др., 2026]. Интродукция *Ae. albopictus* в Дагестан может происходить из Краснодарского края и из соседних стран – Ирана и Азербайджана.

Известно, что в Краснодарском крае существует установившаяся популяция *Ae. albopictus* с 2011 г. [Ганушкина и др., 2012; Ganushkina et al., 2016]. В период 2011–2019 гг. вид распространился в субтропической зоне вдоль черноморского побережья Кавказа до Анапы, колонизировал горные долины с мягким климатом и сформировал устойчивые популяции в степях Кубанской равнины с сухим умеренным климатом [Забашта, 2016; Федорова и др., 2018]. Комары распространились не только по побережью Чёрного моря, но и вглубь континента до Ставрополя [Федорова и др., 2019; Бега и др., 2021; Shaikovich et al., 2023].

В то же время на севере Ирана с 2021 г. регистрируют *Ae. albopictus* [Azari-Hamidian et al., 2024; Abbasi et al., 2025], куда комары могли попасть из Турции, Грузии и Армении [Oter et al., 2013; Kutateladze et al., 2016; Paronyan et al., 2020]. По данным VectorNet на 2023 г., в Азербайджане не было обнаружено инвазивных комаров *Ae. albopictus*, более поздних данных нет [ECDC 2025].

Для выявления происхождения инвазивных популяций используют анализ митохон-

дриальной ДНК (мтДНК), которая передаётся по материнской линии и не рекомбинирует [Folmer et al., 1994]. Для происхождения популяций *Ae. albopictus* в последнее время используется анализ полных последовательностей гена цитохромоксидазы субъединицы I (*COI*) размером 1400 п.н. [Zhong et al., 2013; Shaikovich et al., 2023]. Анализ протяжённого фрагмента позволяет выявить больше изменчивости ДНК у *Ae. albopictus*, чем широко используемый баркод-фрагмент 5'-конца гена *COI* размером в 600 п.н. [Folmer et al., 1994]. В базах данных содержится большое количество последовательностей комаров со всего мира, что позволяет сравнивать вновь обнаруженные популяции *Ae. albopictus* с нативными из Юго-Восточной Азии и из районов инвазии.

*Ae. albopictus* заражены симбиотической бактерией *Wolbachia*. *Wolbachia* передаётся по наследству вертикально с цитоплазмой яйцеклетки и придаёт преимущества своему хозяину [Dobson et al., 2004]. Причём в этих комарах распространены два штамма бактерии: *wAlbA* и *wAlbB*. Соотношение *wAlbA*, *wAlbB* и суперинфекции обоими штаммами различаются между популяциями [Ahmad et al., 2016]. Штаммы распределены по популяциям неодинаково, только *wAlbB* был обнаружен у *Ae. albopictus* в Аргентине [Chuchuy et al., 2018] и Иране [Karimian et al., 2026]. Только *wAlbA* был обнаружен в островных популяциях [Dobson et al., 2004]. Таким образом, идентификация штаммов бактерии может служить дополнительным маркером для определения родства *Ae. albopictus*.

Целью данной работы было определить генетические связи появившейся в Дагестане популяции *Ae. albopictus* с комарами из соседних регионов для определения происхождения новой инвазивной популяции.

## Материалы и методы

Сборы комаров были проведены в сентябре 2025 г. в городах Махачкала и Дербент [Патраман и др., 2026]. Количество исследованных особей и места обнаружения комаров в Дагестане представлены в табл. 1.

ДНК комаров выделяли с использованием набора D1Atom™ DNA Prep kit (Изоген,



Таблица 1. Даты и место сбора *Ae. albopictus*, результаты анализа мтДНК и *Wolbachia*

| Дата сбора | Место сбора                           | Географические координаты        | Кол-во комаров | Стадии развития | Количество секвенированных генов <i>COI</i> | wAlbA | wAlbB | wAlbAB | wAlb- |
|------------|---------------------------------------|----------------------------------|----------------|-----------------|---------------------------------------------|-------|-------|--------|-------|
| 04.09.2025 | Электричка Махачкала – Дербент        | 42.058065 с.ш.<br>48.305996 в.д. | 1              | Имаго           | 1                                           |       | 1     |        |       |
| 04.09.2025 | г. Махачкала, Старое Русское кладбище | 42.987777 с.ш.<br>47.481771 в.д. | 21             | Личинки         | 3                                           | 1     | 5     | 13     | 2     |
| 04.09.2025 | г. Махачкала, Старое Русское кладбище | 42.987777 с.ш.<br>47.481771 в.д. | 15             | Имаго           | 3                                           |       | 6     | 9      |       |
| 05.10.2025 | г. Дербент, Русское кладбище          | 42.061162 с.ш.<br>48.278127 в.д. | 20             | Личинки         | 3                                           |       | 7     | 13     |       |

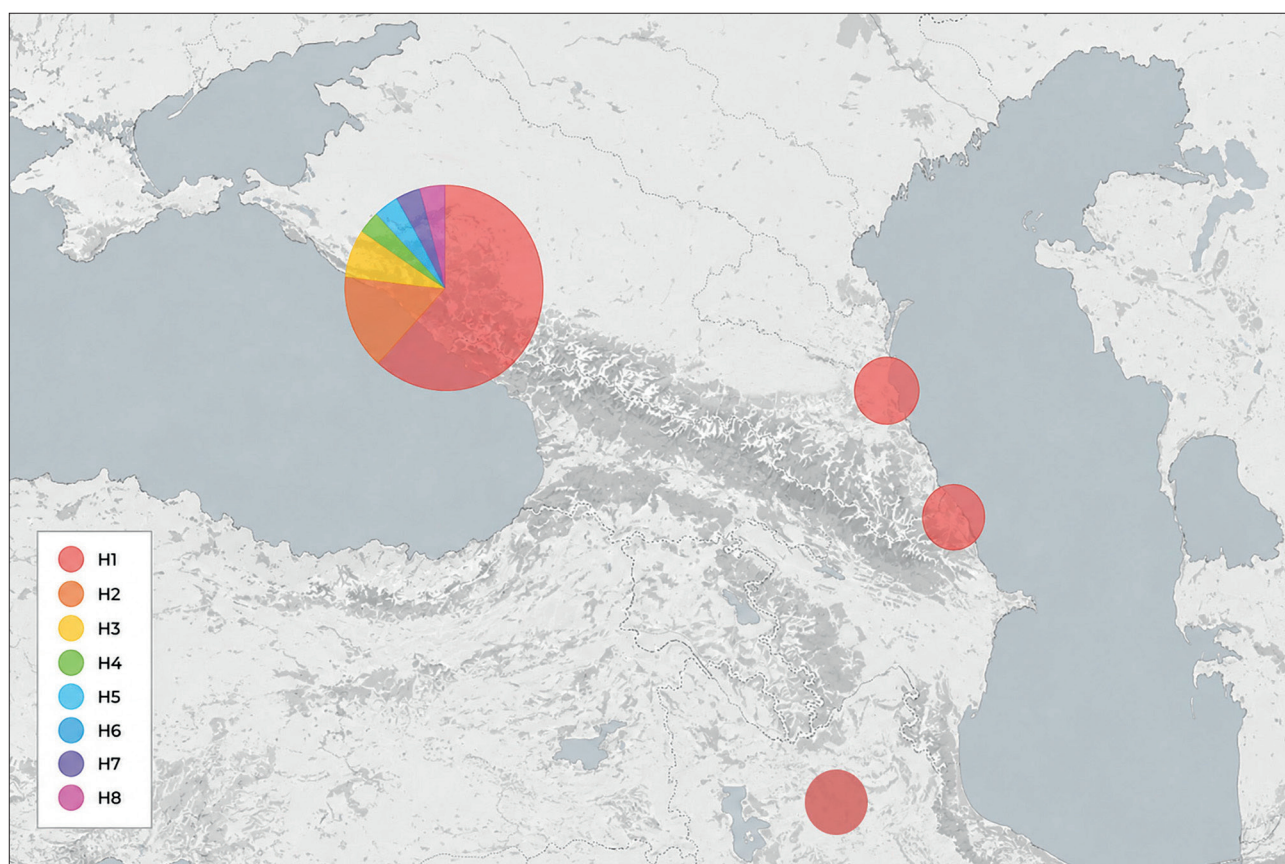
Москва) в соответствии с инструкциями производителя. ПЦР проводили в объёме 25 мкл с использованием набора Encyclo Plus PCR kit (Евроген, Москва, Россия) с праймерами 1454F и 2160R, 2027F и 2886R в соответствии с оригинальным протоколом [Zhong et al., 2013]. Первый набор праймеров позволяет получить ампликон митохондриальной ДНК длиной 706 п.н., а второй набор праймеров – ампликон митохондриальной ДНК длиной 859 п.н. с перекрытием [Zhong et al., 2013]. Ампликоны очищали из геля с помощью набора CleanUp mini Kit (Евроген, Москва, Россия) в соответствии с инструкциями производителя и секвенировали в Евроген (Москва). Последовательности гена *COI* из 10 комаров были отредактированы вручную с помощью программы Chromas (technelysium.com), а затем выровнены с использованием MAFFT V.7 (<https://mafft.cbrc.jp>). Общая длина анализируемых последовательностей составила 1400 п.н.

Для рестрикционного анализа использовали амплифицированный фрагмент (5 мкл), полученный в реакции с праймерами 2027F и 2886R. Амплифицированные фрагменты расщепляли рестрикционной эндонуклеазой *AluI* (Сибэнзим) в течение 2 часов при 37°C по инструкции. Результаты визуализировали с помощью электрофореза в 2%-ном агарозном геле.

Инфекцию *Wolbachia* у *Ae. albopictus* тестировали с использованием праймеров на ген *wsp* бактерии: 328F и 691R для штамма wAlbA и 183F и 691R для штамма wAlbB, как описано ранее [Zhou et al., 1998]. ПЦР проводили с использованием набора Encyclo Plus PCR kit (Евроген, Россия). Качество выделенной ДНК проверялось амплификацией мтДНК. Образцы, отрицательные с праймерами *wsp*, но положительные с праймерами на *COI* мтДНК, считались неинфицированными. Все продукты ПЦР визуализировали при электрофорезе в 2%-ном агарозном геле.

### Результаты

В 2025 г. было собрано 57 комаров *Ae. albopictus* [Патраман и др., 2026]. Мы определили последовательности гена *COI* *Ae. albopictus* размером 1400 п.н. у 10 особей из разных мест сбора и на разных стадиях развития (см. табл. 1).



**Рис. 1.** Распространение *COI*-гаплотипа в Дагестане, Краснодарском крае и на севере Ирана. Данные из настоящей работы и публикаций [Shaikovich et al., 2023 и Azari-Hamidian et al., 2024]. На легенде цветом обозначены каждый из восьми обнаруженных ранее митохондриальных гаплотипов. H1, выявленный в данной работе в Дагестане, обозначен красным цветом.

Все последовательности гена *COI* оказались идентичны, митохондриальный гаплотип зарегистрирован в GenBank под номером PZ288178. Выявленные последовательности идентичны гаплотипу H1, одному из восьми обнаруженных нами в Краснодарском крае ранее [Shaikovich et al., 2023]. Распределение митохондриальных гаплотипов *Ae. albopictus* в регионе представлено на рис. 1.

Последовательности восьми гаплотипов гена *COI* мтДНК *Ae. albopictus*, обнаруженные нами в Краснодарском крае, различаются в сайте рестрикции *AluI*:AGCT [Shaikovich et al., 2023]. После амплификации с праймерами 2027F и 2886R и последующей рестрикции с *AluI* фрагмент, соответствующий гаплотипу H1, разрезался на фрагменты: 66, 102, 159, 223, 294 п.н. Ампликоны других гаплотипов (H2-H8) после рестрикции на геле были представлены фрагментами 42, 66, 102, 159, 223, 252 п.н. Таким образом, фрагмент 294 п.н. является определяющим для H1. ДНК всех 57 комаров были проверены рестрикцией, и все

они показали одинаковый профиль рестрикции.

Вторым маркером для определения происхождения *Ae. albopictus* мы использовали определение штамма симбиотической бактерии *Wolbachia*. После ПЦР со специфическими праймерами среди 57 обследованных особей *Ae. albopictus* 55 (96,5%) показали положительный сигнал на *Wolbachia*. Из инфицированных у одной (1,8%) особи после амплификации размер ПЦР продукта равнялся 379 п.н., что указывает на инфицирование штаммом wAlbA. У 19 (34,5%) особей размер амплификата соответствовал 501 п.н., что указывало на штамм wAlbB. Суперинфекция обоими штаммами, wAlbA и wAlbB, обнаружилась у 35 (63,6%), на электрофореze присутствовали оба фрагмента – 379 п.н. и 501 п.н. (см. табл. 1).

### Обсуждение

Анализ нуклеотидных последовательностей длиной 1400 п.н. гена *COI*, полученных

*AluI*

|                 |                                                                      |
|-----------------|----------------------------------------------------------------------|
| H8              | TTAGGATTATTGTATG <u>AGCT</u> CATCATATATTCACAGTTGGTATAGATGTTGATACTCGA |
| H7              | TTAGGATTATTGTATG <u>AGCT</u> CATCATATATTCACAGTTGGTATAGATGTTGATACTCGA |
| H6              | TTAGGATTATTGTATG <u>AGCT</u> CATCATATATTCACAGTTGGTATAGATGTTGATACTCGA |
| H5              | TTAGGATTATTGTATG <u>AGCT</u> CATCATATATTCACAGTTGGTATAGATGTTGATACTCGA |
| H4              | TTAGGATTATTGTATG <u>AGCT</u> CATCATATATTCACAGTTGGTATAGACGTTGATACTCGA |
| H3              | TTAGGATTATTGTATG <u>AGCT</u> CATCATATATTCACAGTTGGTATAGATGTTGATACTCGA |
| H2              | TTAGGATTATTGTATG <u>AGCT</u> CATCATATATTCACAGTTGGTATAGATGTTGATACTCGA |
| H1              | TTAGGATTATTGTATGAGCCCATCATATATTCACAGTTGGTATAGATGTTGATACTCGA          |
| <b>PZ288178</b> | TTAGGATTATTGTATGAGCCCATCATATATTCACAGTTGGTATAGATGTTGATACTCGA          |

\*\*\*\*\*.\*\*\*\*\*.\*\*\*\*\*

**Рис. 2.** Фрагмент последовательностей восьми гаплотипов гена *COI* мтДНК *Ae. albopictus* и различия в сайте рестрикции *AluI*:AG<sup>+</sup>CT.

от 10 образцов *Ae. albopictus*, собранных в сентябре 2025 г. в городах Махачкала и Дербент, выявил в популяции Дагестана только один гаплотип (PZ288178). Идентичный митохондриальный гаплотип H1 (MH817490) ранее был обнаружен в Краснодарском крае, от субтропических до умеренно континентальных климатических зон [Shaikovich et al., 2023]. Гаплотип H1 доминировал во всех исследованных местах в Краснодарском крае и был зарегистрирован с наибольшей частотой в районах с умеренным климатом, в Краснодаре, Усть-Лабинске и Адыгее [Shaikovich et al., 2023]. Рестрикционный анализ подтвердил, что все 57 исследуемых особей *Ae. albopictus* имеют одинаковую последовательность, которая отличается мутацией в сайте рестрикции *AluI* от других семи мт-гаплотипов, выявленных нами ранее [Shaikovich et al., 2023]. Взрослые особи *Ae. albopictus* обладают низкой способностью к расселению, летят в среднем 200–500 м [Goubert et al., 2016]. Однако автомобильное сообщение способствует распространению инвазивных *Ae. albopictus* [Roche et al., 2015; Eritja et al., 2017]. Интенсивное движение транспорта по федеральной трассе М-29 «Кавказ», которая соединяет Краснодарский край с Дагестаном, вероятно, способствует пассивному распространению комаров.

Идентичные гаплотипу PZ288178 последовательности мтДНК выявлены среди *Ae. albopictus* на северо-западе Ирана на границе с Арменией и Азербайджаном и на побережье Каспийского моря в 2023 г. [Azari-Hamidian et

al., 2024] и 2024 г. [Abbasi et al., 2025]. Номера последовательностей гена *COI* в ГенБанке PP564390 и PV017901 соответственно. Данный регион Ирана является важным транзитным узлом [Abbasi et al., 2025]. Результаты анализа гена *COI* предполагают две возможности интродукции *Ae. albopictus* в Дагестан: как с юга, так и с севера через транспортно-логистические потоки, а подходящие климатические условия способствуют укоренению инвазивной популяции *Ae. albopictus* в Дагестане.

Вторым маркером для определения происхождения *Ae. albopictus* было целесообразно использовать определение штамма *Wolbachia*. В североиранских популяциях *Ae. albopictus* обнаружен только один штамм *Wolbachia* – wAlbB [Karimian et al., 2026]. На российском побережье Кавказа у комаров *Ae. albopictus*, собранных в 2011, 2012, 2013 и 2016 гг., были обнаружены оба штамма, wAlbA и wAlbB [Шайкевич и др., 2018]. По результатам анализа *Ae. albopictus* в Дагестане инфицированы обоим штаммами *Wolbachia*. Большинство комаров, 35 из 57, имели суперинфекцию wAlbAB.

Гаплотип, идентичный H1, широко распространён в инвазивных популяциях *Ae. albopictus* [Zhong et al., 2013; Battaglia et al., 2016]. Обнаружение идентичных последовательностей гена *COI* как в Краснодарском крае, так и в Иране не даёт нам возможности сделать определённый вывод о происхождении дагестанских комаров. Но заражённость двумя штаммами *Wolbachia* указывает на



Краснодарское происхождение инвазивных *Ae. albopictus* в городах Махачкала и Дербент.

Быстрое и успешное распространение *Ae. albopictus* является результатом его экологической пластичности, быстрой адаптации к новым условиям среды и деятельности человека [Paupy et al., 2009; Федорова и др., 2019]. Самки питаются кровью широкого круга позвоночных животных, включая человека [Waldock et al., 2013]. Известно, что *Ae. albopictus* выживает при годовом количестве осадков около 500 мм, такое количество влаги поддерживает места его размножения. В районах с низким уровнем осадков он может размножаться в источниках воды, не зависящих от дождей, например в лужах, оставшихся после полива городских садов, или в вазах на кладбищах [Waldock et al., 2013]. В урбанистических районах яйца *Ae. albopictus*, отложенные в небольшие ёмкости, наполненные водой (контейнеры для хранения воды, жестяные банки, шины, миски), устойчивы к длительному высыханию и вылупляются постепенно, обеспечивая запас жизнеспособных яиц в случае повторных засушливых условий [Paupy et al., 2009; Waldock et al., 2013; Федорова и др., 2019]. В Дагестане личинки *Ae. albopictus* были обнаружены также в небольших ёмкостях на кладбищах [Патраман и др., 2026]. В умеренном климате вид зимует в виде диапаузирующих яиц, способных выживать при температуре  $-12^{\circ}\text{C}$  в течение 1 часа [Thomas et al., 2012]. Побережье Каспийского моря Республики Дагестан по климатическим характеристикам является благоприятным регионом России для комаров *Ae. albopictus*. Годовая норма осадков составляет 400–450 мм. Средняя температура в зимний период редко опускается до отрицательных значений, что позволяет комарам *Ae. albopictus* переносить зимовку в стадии яйца и укорениться [Патраман и др., 2026]. Инфицированность комаров *Wolbachia* может способствовать расселению инвазивных комаров в Дагестане. Было отмечено, что у инфицированных *Wolbachia* самок *Ae. albopictus* увеличивается продолжительность жизни, повышается скорость откладки яиц, увеличивается вылупляемость яиц и плодовитость по сравнению с незаражёнными самками [Dobson et al., 2004; Islam and

Dobson, 2006]. Находки инвазивных комаров *Ae. albopictus* в Дагестане в 2025 г. должны быть подтверждены и в 2026 г., чтобы говорить об установившейся перезимовавшей популяции. Вероятность передачи арбовирусов в континентальном климате связана с их завозом инфицированными путешественниками в районы с устоявшимися и активными популяциями компетентных комаров-переносчиков. Расселение активного переносчика возбудителей трансмиссивных заболеваний требует в дальнейшем тщательного энтомологического и эпидемиологического мониторинга.

### Благодарности

Работа Шайкевич Е.В. была поддержана государственным заданием ИОГен РАН.

### Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

### Соблюдение этических стандартов

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

### Литература

- Бега А.Г., Москаев А.В., Гордеев М.И. Экология и распространение инвазивного вида комаров *Aedes albopictus* (Skuse, 1895) на юге Европейской части России // Российский журнал биологических инвазий. 2021. № 1. С. 27–38 [Bega A.G., Moskaev A.V., Gordeev M.I. Ecology and Distribution of the Invasive Mosquito Species *Aedes albopictus* (Skuse, 1895) in the South of the European Part of Russia // Russ J Biol Invasions. 2021. Vol. 12. P. 148–156. <https://doi.org/10.1134/S2075111721020041>].
- Ганушкина Л.А., Морозов Е.Н., Патраман И.В., Вышемирский О.И. и др. Оценка риска возникновения арбовирусных инфекций в России // Мед. паразитол. 2017. № 1. С. 9–14.
- Ганушкина Л.А., Таныгина Е.Ю., Безжонова О.В., Сергиев В.П. Об обнаружении комаров *Aedes* (Stegomyia) *albopictus* Skuse на территории Российской Федерации // Мед. паразитология и паразитар. болезни. 2012. № 1. С. 3–4 [Ganushkina L.A., Tanygina E.Yu., Bezzhonova O.V., Sergiev V.P. On the detection of *Aedes* (Stegomyia) *albopictus* Skuse mosquitoes in Russia // Med. Parazitol. Parazit. Bolezni. 2012. No. 1. P. 3–4 (in Russian)].
- Забашта М.В. Расширение *Aedes* (Stegomyia) *albopictus* Skuse, 1885 на Черноморском побережье России //



- Мед. паразитология и паразитар. болезни. 2016. № 3. С. 10–11 [Zabashita M.V. Expansion of the range of *Aedes* (Stegomyia) *albopictus* Skuse, 1895 on the Black Sea coast of Russia // Med. Parazitol. Parazit. Bolezni. 2016. No. 3. P. 10–11 (in Russian)].
- Негоденко А.О., Лучинин Д.Н., Коновалов П.Ш., Павлюкова О.А., Скрынникова Е.А., Прилепская Д.Р., Молчанова Е.В., Баркова И.А., Викторов Д.В., Топорков А.В. Скрининг маркеров арбовирусных инфекций в образцах сывороток крови здоровых доноров на территории Волгоградской области // Инфекция и иммунитет. 2019. Т. 9, № 5–6. С. 743–749. DOI: 10.15789/2220-7619-2019-5-6-743-749 [Negodenkova A.O., Luchinin D.N., Konovalov P. Sh., Pavlyukova O.A., Skrynnikova E.A., Prilepskaya D.R., Molchanova E.V., Barkova I.A., Viktorov D.V., Toporkov A.V. A screening for serum markers of arbovirus infections in healthy blood donors from the Volgograd Region // Russian Journal of Infection and Immunity. 2019. Vol. 9, no. 5–6. P. 743–749. DOI: 10.15789/2220-7619-2019-5-6-743-749].
- Патраман И.В., Сигидаев А.С., Морозов Е.Н., Мингалиев Р.А., Шайкевич Е.В. Обнаружение комаров *Aedes* (Stegomyia) *albopictus* на Каспийском побережье северного Кавказа // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 2026. № 1. С. 3–6. DOI: 10.33092/0025-8326mp2026.1.3-6 [Patraman I.V., Sigidaev A.S., Morozov E.N., Mingaliev R.A., Shaikevich E.V. Detection of *Aedes* (Stegomyia) *albopictus* Skus mosquitoes on the Caspian coast of the North Caucasus // Meditsinskaya parazitologiya i parazitarnye bolezni. 2026. No. 1. P. 3–6. DOI: 10.33092/0025-8326mp2026.1.3-6 (in Russian)].
- Федорова М.В., Шве́ц О.Г., Медяник И.М., Шайкевич Е.В. Генетический анализ завозной популяции *Aedes albopictus* в Краснодарском крае // Паразитология. 2019. Т. 53(6). С. 518–528. DOI: 10.1134/S0031184719060073 [Fedorova M.V., Shvets O.G., Medyanik I.M., Shaikevich E.V. Genetic diversity of invasive *Aedes* (Stegomyia) *albopictus* (Skuse, 1895) population (Diptera, Culicidae) in Krasnodar region, Russia // Parazitologiya. 2019. Vol. 53(6). P. 518–528. DOI: 10.1134/S0031184719060073 (in Russian)].
- Федорова М.В., Шве́ц О.Г., Юничева Ю.В., Медяник И.М., Рябова Т.Е., Отставнова А.Д. Современные границы распространения инвазивных комаров *Aedes* (Stegomyia) *aegypti* (L., 1762) и *Aedes* (Stegomyia) *albopictus* (Skuse, 1895) на юге Краснодарского края России // Проблемы особо опасных инфекций. 2018. № 2. С. 101–105. <https://doi.org/10.21055/0370-1069-2018-2-101-105> [Fedorova M.V., Shvets O.G., Yunicheva Yu.V., Medyanik I.M., Ryabova T.E., Otstavnova A.D. Current boundaries of the spread of invasive mosquitoes *Aedes* (Stegomyia) *aegypti* (L., 1762) and *Aedes* (Stegomyia) *albopictus* (Skuse, 1895) in the south of Krasnodar region of Russia // Probl. Osobo Opasnykh Infekts. 2018. No. 2. P. 101–105 (in Russian)].
- Шайкевич Е.В., Патраман И.В., Богачева А.С., Ракова В.М., Зеля О.П., Ганушкина Л.А. Инвазивные виды *Aedes albopictus* и *Aedes aegypti* на Черноморском побережье Краснодарского края: генетика (COI, ITS2), заражённость *Wolbachia* и *Dirofilaria* // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2018. Т. 22(5). С. 574–585. DOI: 10.18699/VJ18.397 [Shaikevich E.V., Patraman I.V., Bogacheva A.S., Rakova V.M., Zelya O.P., Ganushkina L.A. Invasive mosquito species *Aedes albopictus* and *Aedes aegypti* on the Black Sea coast of the Caucasus: genetics (COI, ITS2), infection with *Wolbachia* and *Dirofilaria* // Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2018. Vol. 22(5). P. 574–585. DOI: 10.18699/VJ18.397].
- Abbasi M., Yousefi S., Khayatzaadeh S., Azarmi S., and Normandipour F. (2025). Detection of invasive *Aedes* mosquitoes (Diptera: Culicidae): a crucial alert for public health in Northwest of Iran // Archives of Public Health, 83(1), 288. <https://doi.org/10.1186/s13690-025-01763-5>
- Ahmad N.A., Vythilingam I., Lim Y. a. L., Zabari N.Z. a. M., and Lee H.L. (2016). Detection of *Wolbachia* in *Aedes albopictus* and Their Effects on Chikungunya Virus // American Journal of Tropical Medicine and Hygiene, 96(1), 148–156. <https://doi.org/10.4269/ajtmh.16-0516>
- Arulmukavarathan A., Gilio L.S., Hedrich N., Nicholas N., Reuland N.I., Sheikh A.R., Staub A., Trüb F.G., and Schlagenhauf P. (2024). Dengue in France in 2024 – A year of record numbers of imported and autochthonous cases // New Microbes and New Infections, 62, 101553. <https://doi.org/10.1016/j.nmni.2024.101553>
- Azari-Hamidian S., Norouzi B., Maleki H., Rezvani S. M., Pourgholami M., and Oshaghi M.A. (2024). First record of a medically important vector, the Asian tiger mosquito *Aedes albopictus* (Skuse, 1895) (Diptera: Culicidae), using morphological and molecular data in northern Iran // Journal of Insect Biodiversity and Systematics, 10(4), 953–963. <https://doi.org/10.61186/jibs.10.4.953>
- Battaglia V., Gabrieli P., Brandini S., Capodiferro M.R., Javier P.A., Chen X., Achilli A., Semino O., Gomulski L.M., Malacrida A.R., Gasperi G., Torroni A., and Olivieri A. (2016). The worldwide spread of the tiger mosquito as revealed by mitogenome haplogroup Diversity // Frontiers in Genetics, 7, 208. <https://doi.org/10.3389/fgene.2016.00208>
- Chuchuy A., Rodriguez M.S., Ferrari W., Ciota A.T., Kramer L.D., and Micieli M.V. (2018). Biological characterization of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) in Argentina: implications for arbovirus transmission // Scientific Reports, 8(1), 5041. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-23401-7>
- Dobson S.L., Rattanadechakul W., and Marsland E.J. (2004). Fitness advantage and cytoplasmic incompatibility in *Wolbachia* single- and superinfected // *Aedes albopictus*. Heredity, 93(2), 135–142. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800458>
- Eritja R., Palmer J R.B., Roiz D., Sanpera-Calbet I., and Bartumeus F. (2017). Direct Evidence of Adult *Aedes albopictus* Dispersal by Car // Scientific Reports, 7(1), 14399. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-12652-5>
- European Centre for Disease Prevention and Control and European Food Safety Authority. Mosquito maps [internet]. Stockholm: ECDC. 2025. Available from: <https://ecdc.europa.eu/en/disease-vectors/surveillance-and-disease-data/mosquito-maps>

- European Centre for Disease Prevention and Control (2026a). Available at: <https://www.ecdc.europa.eu/en/publications-data/>
- European Centre for Disease Prevention and Control (2026b). Available at: <https://www.ecdc.europa.eu/en/disease-vectors/facts/mosquito-factsheets/aedes-albopictus>
- Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R., and Vrijenhoek R. (1994). DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates // *Molecular marine biology and biotechnology*, 3(5), 294–299.
- Ganushkina L.A., Patraman I.V., Rezza G., Migliorini L., Litvinov S.K., and Sergiev V.P. (2016). Detection of *Aedes aegypti*, *Aedes albopictus*, and *Aedes koreicus* in the Area of Sochi, Russia // *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 16(1), 58–60. <https://doi.org/10.1089/vbz.2014.1761>
- Gizaw Z., Salubi E., Pietroniro A., and Schuster-Wallace C.J. (2024). Impacts of climate change on water-related mosquito-borne diseases in temperate regions: A systematic review of literature and meta-analysis // *Acta Tropica*, 258, 107324. <https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2024.107324>
- Goubert C., Minard G., Vieira C., and Boulesteix M. (2016). Population genetics of the Asian tiger mosquito *Aedes albopictus*, an invasive vector of human diseases // *Heredity*, 117(3), 125–134. <https://doi.org/10.1038/hdy.2016.35>
- Islam M.S., and Dobson S.L. (2006). Wolbachia effects on *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) immature survivorship and development // *Journal of medical entomology*, 43(4), 689–695. [https://doi.org/10.1603/0022-2585\(2006\)43\[689:weoad\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1603/0022-2585(2006)43[689:weoad]2.0.co;2)
- Karimian F., Rahimy S., Yousefi H., Salehi-Vaziri M., Raz A., Pouriayevali M.H., Moradi-Asl E., and Maleki-Ravasan N. (2026). Natural infection of *Aedes albopictus* with the wAlbB strain and *Ae. aegypti* with the wPip strain of Wolbachia in Iran // *Scientific Reports*, 16(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-026-40993-7>
- Kutateladze T., Zangaladze E., Dolidze N., Mamatsashvili T., Tskhvaradze L., Andrews E.S., and Haddow A.D. (2016). First Record of *Aedes albopictus* in Georgia and Updated Checklist of Reported Species // *Journal of the American Mosquito Control Association*, 32(3), 230–233. <https://doi.org/10.2987/16-6574.1>
- Lwande O.W., Obanda V., Lindström A., Ahlm C., Evander M., Näslund J., and Bucht G. (2019). Globe-Trotting *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus*: Risk Factors for Arbovirus Pandemics // *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 20(2), 71–81. <https://doi.org/10.1089/vbz.2019.2486>
- Oter K., Gunay F., Tuzer E., Linton Y., Bellini R., and Alten B. (2013). First Record of *Stegomyia albopicta* in Turkey Determined by Active Ovitrap Surveillance and DNA Barcoding // *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 13(10), 753–761. <https://doi.org/10.1089/vbz.2012.1093>
- Paronyan L., Babayan L., Manucharyan A., Manukyan D., Vardanyan H., Melik-Andrasyan G., Schaffner F., and Robert V. (2020). The mosquitoes of Armenia: review of knowledge and results of a field survey with first report of *Aedes albopictus* // *Parasite*, 27, 42. <https://doi.org/10.1051/parasite/2020039>
- Paupy C., Delatte H., Bagny L., Corbel V., and Fontenille D. (2009). *Aedes albopictus*, an arbovirus vector: From the darkness to the light // *Microbes and Infection*, 11(14–15), 1177–1185. <https://doi.org/10.1016/j.micinf.2009.05.005>
- Petrosyan V., Krivosheina M., Dergunova N. et al. Climate change intensifies global threats posed by the invasive Asian tiger mosquito *Aedes albopictus* in the 21st century // *Theor Appl Climatol*, 157, 341 (2026). <https://doi.org/10.1007/s00704-026-06251-6>
- Roche B., Léger L., L'Ambert G., Lacour G., Foussadier R., Besnard G., Barré-Cardi H., Simard F., and Fontenille D. (2015). The Spread of *Aedes albopictus* in Metropolitan France: Contribution of Environmental Drivers and Human Activities and Predictions for a Near Future // *PLoS ONE*, 10(5), e0125600. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0125600>
- Rothman S.E., Jones J.A., LaDeau S.L., and Leisnham P.T. (2020). Higher West Nile Virus Infection in *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) and *Culex* (Diptera: Culicidae) Mosquitoes from Lower Income Neighborhoods in Urban Baltimore, MD // *Journal of Medical Entomology*, 58(3), 1424–1428. <https://doi.org/10.1093/jme/tjaa262>
- Saifullin M.A., Laritchev V.P., Grigorieva Y.E., Zvereva N.N., Domkina A.M., Saifullin R.F., Bazarova M.V., Akinshina Y.A., Karan L.S., and Butenko A.M. (2018). Two Cases of Dengue Fever Imported from Egypt to Russia, 2017 // *Emerging Infectious Diseases*, 24(4), 813–814. <https://doi.org/10.3201/eid2404.172131>
- Shaikevich E., Karan L., and Fedorova M. (2023). Genetic Structure of *Aedes* (*Stegomyia*) *albopictus* Populations in Russia // *Journal of Arthropod-borne Diseases*, 17(1), 51–62. <https://doi.org/10.18502/jad.v17i1.13201>
- Thomas S.M., Obermayr U., Fischer D., Kreyling J., and Beierkuhnlein C. (2012). Low-temperature threshold for egg survival of a post-diapause and non-diapause European aedine strain, *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) // *Parasites and Vectors*, 5(1), 100. <https://doi.org/10.1186/1756-3305-5-100>
- Waldock J., Chandra N. L., Lelieveld J., Proestos Y., Michael E., Christophides G., and Parham P.E. (2013). The role of environmental variables on *Aedes albopictus* biology and chikungunya epidemiology // *Pathogens and Global Health*, 107(5), 224–241. <https://doi.org/10.1179/2047773213y.0000000100>
- Zhong D., Lo E., Hu R., Metzger M.E., Cummings R., Bonizzoni M., Fujioka K.K., Sorvillo T.E., Kluh S., Healy S.P., Fredregill C., Kramer V.L., Chen X., and Yan G. (2013). Genetic Analysis of Invasive *Aedes albopictus* Populations in Los Angeles County, California and Its Potential Public Health Impact // *PLoS ONE*, 8(7), e68586. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0068586>
- Zhou W., Rousset F., and O'Neill S. (1998). Phylogeny and PCR-based classification of *Wolbachia* strains using wsp gene sequences // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 265(1395), 509–515. <https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0324>

# PHYLOGEOGRAPHY AND ORIGIN OF THE ASIAN TIGER MOSQUITO *Aedes albopictus* (DIPTERA: CULICIDAE) POPULATION IN DAGESTAN

©2026 Shaikevich E.V.<sup>1\*</sup>, Patraman I.V.<sup>2\*\*</sup>

<sup>1</sup> N.I. Vavilov Institute of General Genetics of the Russian Academy of Sciences, 119991, Russian Federation

<sup>2</sup> I.M. Sechenov First Moscow State Medical University, Ministry of Healthcare of the Russian Federation (Sechenov University), 119048, Russian Federation

email: \*[elenashaikevich@mail.ru](mailto:elenashaikevich@mail.ru); \*\*[ivanpatraman@gmail.com](mailto:ivanpatraman@gmail.com)

In 2025, *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) mosquitoes were detected on the Caspian Sea coast, specifically in Makhachkala and Derbent for the first time. The range expansion of the invasive mosquito *Ae. albopictus* occurs continuously worldwide, typically facilitated by transport networks. The introduction of *Ae. albopictus* into Dagestan may originate from the regions with established populations: from the Krasnodar Territory to the north, and from Iran along the Caspian coast to the south. The aim of this study was to determine the phylogenetic relationships between the newly emerged Dagestan population of *Ae. albopictus* and mosquitoes from neighboring regions to trace the origin of this new invasive population. An analysis of a 1400-bp fragment of the mitochondrial DNA cytochrome c oxidase subunit I gene was performed. Identical sequences were identified among individuals collected from the three sampling sites in Dagestan. Restriction fragment length polymorphism analysis confirmed that the mtDNA of all 57 specimens belonged to the H1 haplotype. Screening for the endosymbiotic bacterium *Wolbachia* in the 57 examined *Ae. albopictus* specimens revealed the presence of two strains, wAlbA and wAlbB. While both bacterial strains occur in the Russian Federation, only one is found in Iran. Genetic analysis confirms that the Dagestan population is closely related to the *Ae. albopictus* population from the Krasnodar Krai Territory.

**Key words:** invasive mosquitoes, mtDNA polymorphism, symbiotic bacterium *Wolbachia*.

# МОРФОЛОГИЯ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ НОВОГО ДЛЯ ЧЁРНОГО И АЗОВСКОГО МОРЕЙ ПЛАНКТОННОГО ВИДА ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ *CERATAULINA CF. DENTATA* HASLE IN HASLE & SYVERTSEN, 1980. (BACILLARIOPHYCEAE, HEMIAULACEAE)

© 2026 Ясакова О.Н.<sup>а\*</sup>, Телюбова В.Ф.<sup>б\*\*</sup>

<sup>а</sup> Южный научный центр РАН, г. Ростов-на-Дону, 344006, Россия

<sup>б</sup> НУНИМБЦ КубГУ, г. Новороссийск, 353905, Россия

e-mail: \*yasak71@mail.ru, \*\*t\_v\_f74@mail.ru

Поступила в редакцию 25.07.2025. После доработки 19.08.2026. Принята к публикации 23.08.2026

В статье представлены данные об обнаружении и распространении нового для Чёрного и Азовского морей вида диатомовых водорослей *Cerataulina cf. dentata* Hasle in Hasle & Syvertsen, 1980, ранее известного для тропических и субтропических вод Южной и Северной Америки, Азии, Японии. Вид морской, обитающий в прибрежных районах с тёплой водой, в морях России встречался только в водах Японского моря в диапазоне температур от 9.8–22 °С. В Азовском море *Cerataulina cf. dentata* с численностью 0.066–5.30 тыс. кл/л и биомассой 0.3–46.8 мг/м<sup>3</sup> был отмечен в планктонных пробах Темрюкского залива в осенне-зимний период 2020–2022 гг. В Чёрном море вид обнаружен в районе Новороссийска – с августа по октябрь 2021 г. (0.225–23.90 тыс. кл/л и 1.15–84.4 мг/м<sup>3</sup> соответственно). В целом вид формировал не более 1.5% общей численности и 15% биомассы фитопланктона в Темрюкском заливе Азовского моря и менее 3 и 6% общих значений численности и биомассы фитопланктона соответственно – в северо-восточной части Чёрного моря. Нахождение *Cerataulina cf. dentata* в портовых акваториях двух внутренних морей России указывает на вероятное проникновение *этого вида* с балластными водами коммерческих судов; скорее всего, вид был завезён из прибрежных регионов Азии или Дальнего Востока, где он давно известен.

**Ключевые слова:** новый вид диатомовых *Cerataulina cf. dentata* Hasle in Hasle & Syvertsen, 1980, Чёрное и Азовское моря, Темрюкский залив, Новороссийская бухта.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-3-248-253

## Введение

Среди морских планктонных диатомовых водорослей широко распространён род *Cerataulina*. Он включает в себя, как правило, виды водорослей с цилиндрическими клетками, соединёнными с помощью коротких щетинок на двух выростах у края в цепочки, более или менее скрученные вокруг своей оси [Прошкина-Лавренко, 1963]. Вставочные ободки воротничковидные, более или менее многочисленные, часто невидимые.

В настоящее время для рода *Cerataulina* известны четыре таксономически признанных вида, относящиеся к морскому планктону [Hernández-Becerril, 2020]. Вид *Cerataulina pelagica* (Cleve) Hendey – наиболее распространённый и особенно многочисленный в прибрежных зонах, по некоторым сообщениям может образовывать цветение, влекущее

гибель морских беспозвоночных и рыб из-за аноксии и закупорки жабр [Taylor et al., 1985]. Три других вида не столь распространены и многочисленны и, возможно, приурочены к тёплым водам морей и океанов. *Cerataulina bicornis* (Ehrenberg) Hasle встречается у берегов юго-восточной и западной Азии, Австралии, Европы, Северной Америки. *Cerataulina zhongshaensis* Guo, Ye et Zhou – очень редкий и не до конца изученный вид, обнаруженный в тропических водах Индийского океана [Hasle, Sims, 1985; Guo, 2003].

Вид *Cerataulina dentata* Hasle in Hasle & Syvertsen, 1980 впервые описан по материалам, собранным у берегов Бразилии [Hasle, Syvertsen, 1980], известен также для тропических и субтропических вод Южной и Северной Америки, Азии, Японии [Hernández-Becerril, 2020; Стоник, Орлова, 1998]. В морях



России отмечен только в водах Японского моря в 1984–1991 гг., что расширило ареал его распространения до тропически-бореального [Стоник, Орлова, 1998]. В заливе Петра Великого ежегодно наблюдается с июня по ноябрь; в Амурском, Уссурийском заливах, в заливах Посыета, Находка и Восток, в бухтах Рында и Золотой Рог обитает в диапазоне температур от 9,8–22 °С [Рябушко, Бегун, 2015, Левенец, Шевченко, 2015]. В настоящей статье для Чёрного и Азовского морей *Cerataulina dentata* указана впервые.

### Материалы и методы

Исследование таксономического состава, численности и биомассы планктонных водорослей в акватории Новороссийской бухты (44°43' с.ш., 37°47' в.д.) проводили раз в месяц на четырёх станциях, в акватории Темрюка (45°23' с.ш., 37°25' в.д.) – раз в квартал, начиная с 2004 г., на 7 станциях (рис. 1).

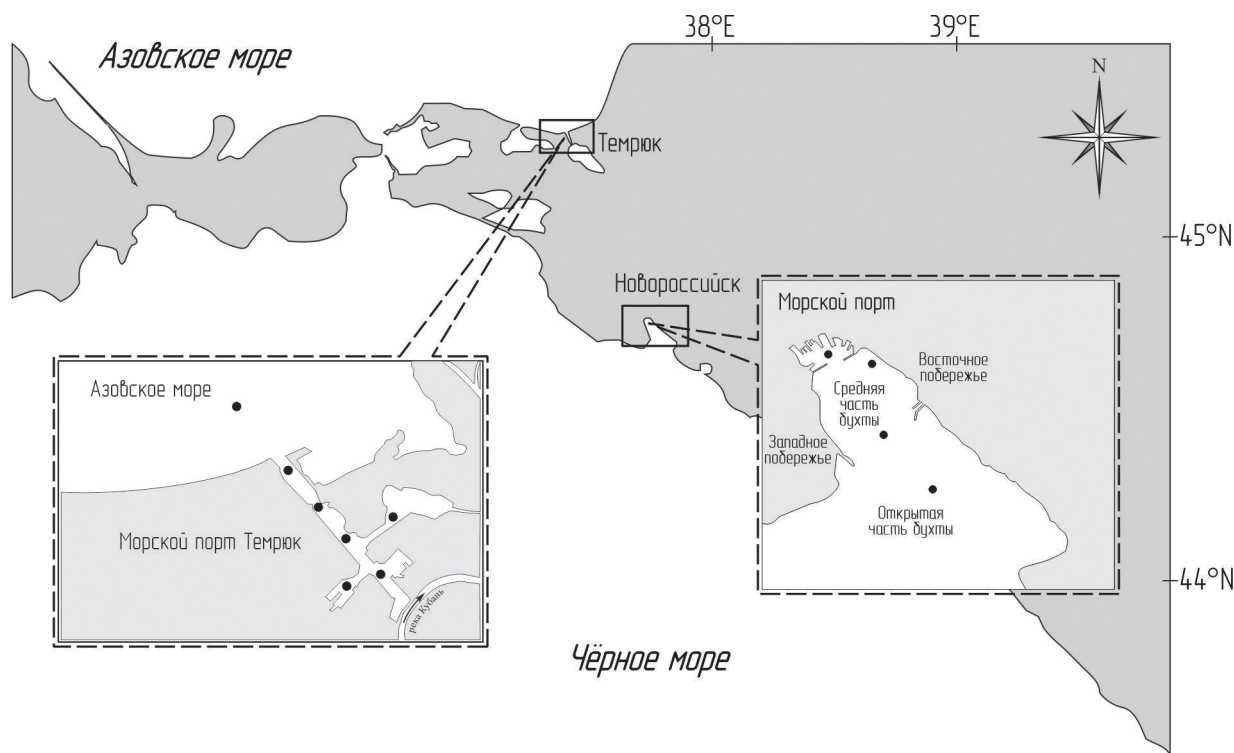
Пробы отбирали с борта судна в акватории Новороссийской бухты и в районе Темрюка – с поверхности воды и у дна с помощью пластикового батометра. Пробы (1 л) фиксировали раствором Люголя; дубликат проб (0,2 л) – раствором нейтрального формальдегида

до конечной концентрации 1–2% и сгущали методом осаждения [Кольцова и др., 1979]. Подсчёт численности и определение объёма клеток фитопланктона производили в камере Нажотта. Биомассу водорослей оценивали объёмным методом, используя оригинальные и литературные данные измерений объёма клеток [Брянцева и др., 2005]. При идентификации видов использовали общепринятые руководства [Прошкина-Лавренко, 1955, 1963; Tomas, 1997]. Фото вида делали с помощью камерс Xiaomi Hyper OS/Redmi Note 13 при общем увеличении микроскопа x400.

### Результаты и обсуждение

Клетки *Cerataulina dentata* имеют цилиндрическую форму, соединяются в скрученные вокруг центральной оси цепочки, от коротких до длинных (от 2 до 8 клеток в цепочке), двумя очень короткими выступами на каждой створке. Иногда встречаются одиночные клетки. Окна между соседними створками отсутствуют или чрезвычайно узкие, высота клетки обычно более чем в три раза превышает диаметр (в 3–5 раз). Вставочные ободки очень заметны (рис. 2).

В каждой клетке присутствует множество



**Рис. 1.** Карта-схема отбора проб в районе Темрюкского залива (Азовское море) и Новороссийской бухты (Чёрное море) в период исследований.

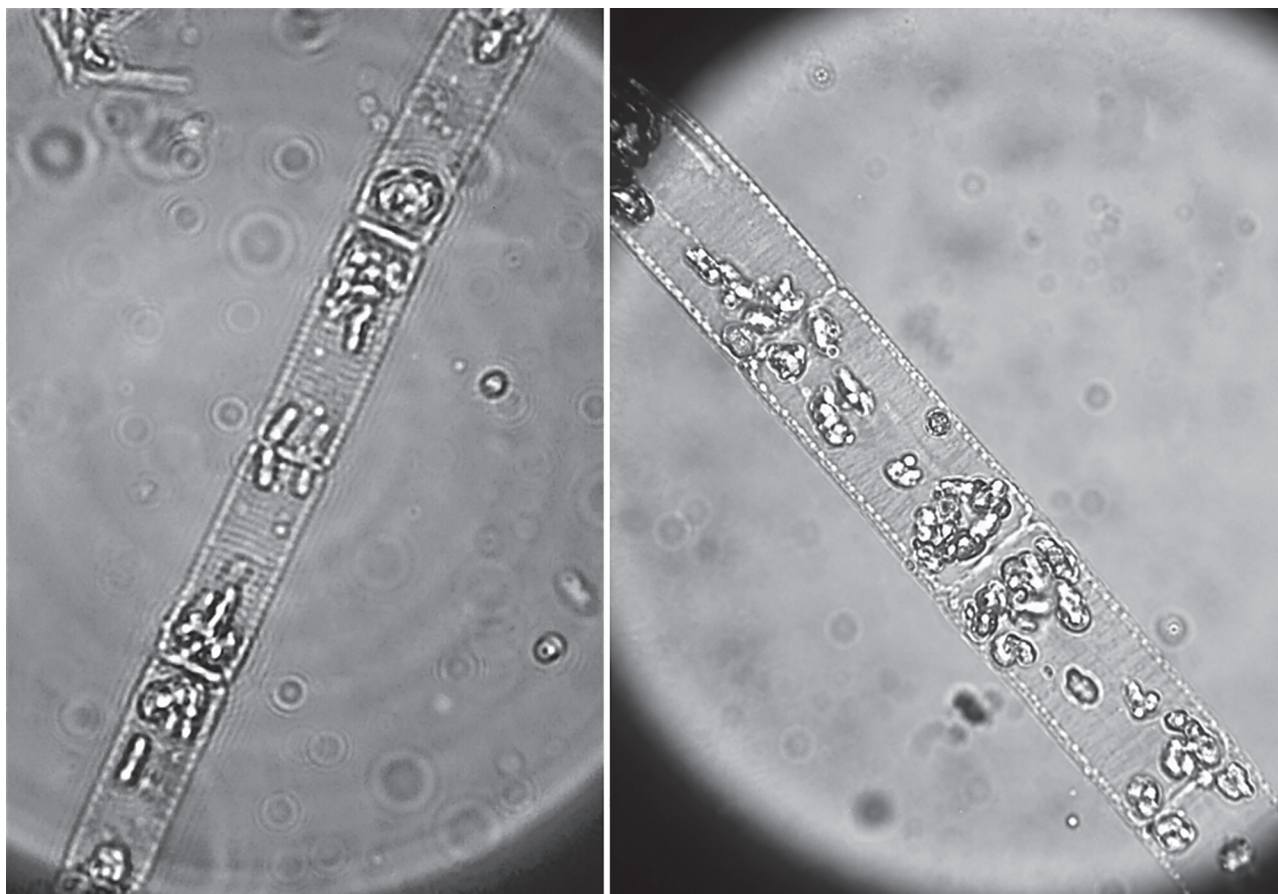


Рис. 2. Фото *Cerataulina cf. dentata* в световом микроскопе.

мелких круглых хлоропластов. Вид морской, обитающий в прибрежных районах с тёплой водой. Размеры клеток, встреченных в пробах Азово-Черноморского бассейна, имели широкий диапазон значений, что отразилось на несоответствии максимальных величин численности и максимальных величин биомассы. Высота клеток *Cerataulina dentata* варьировала от 30 до 100 мкм, диаметр – от 8 до 20 мкм, что примерно соответствовало размерам клеток этого вида, отмеченных в других частях Мирового океана (табл. 1).

В планктонном сообществе северо-восточной части Чёрного моря ранее было отмечено лишь два вида рода *Cerataulina* [Ясакова, Макаревич, 2023]: *Cerataulina pelagica* – постоянный компонент фитопланктона, встречающийся обычно в тёплый период времени и зачастую провоцирующий цветение воды в прибрежной, наиболее эвтрофированной части Чёрного моря, и *Cerataulina velifera* Mereschowsky – вид, таксономически непризнанный (требующий дальнейшего изучения), отмеченный только для Чёрного

моря, возможно, ошибочно определённый или исчезнувший в настоящее время из состава фитопланктона [Mereschkowsky, 1902]. В Азовском море и в районе Керченского пролива встречается только *Cerataulina pelagica* [Прошкина-Лавренко, 1963]. Вид *Cerataulina dentata* в планктоне Чёрного и Азовского морей до 2020 г. зарегистрирован не был.

В акватории Темрюкского залива Азовского моря *Cerataulina cf. dentata* впервые была обнаружена в октябре 2020 г. [Ясакова, 2024]. В декабре 2021 г. вид в небольшом количестве был отмечен в порту Темрюк, в сентябре-октябре 2022 г. найден в акватории порта Темрюк и в прибрежной части Темрюкского залива. За исследованный период численность вида в южной части Азовского моря варьировала от 0.066–5.30 тыс. кл/л, Величины биомассы изменялись в диапазоне 0.3–46.8 мг/м<sup>3</sup>. Максимальные значения численности и биомассы были отмечены в сентябре 2022 г. в порту Темрюк (табл. 2) При этом его вклад в общую численность планктонного сообщества не

**Таблица 1.** Сравнительные данные по размерам клеток *Cerataulina dentata*

| Высота клетки, мкм | Диаметр створки, мкм | Литературный источник    |
|--------------------|----------------------|--------------------------|
| 55–120             | 18–25                | Hernández-Becerril, 2020 |
| 26–88              | 5–12                 | Tomas, 1997              |
| 26–88              | 12–50                | Hasle, Syvertsen, 1980   |
| 20–80              | 10–26                | Стоник, Орлова, 1998     |
| 30–100             | 8–20                 | Наши данные              |

превышал 1.5%, а в биомассу – составлял 3–15%. Вид обитал в диапазоне температур 9.7–23°C. Успешному вселению этого океанического вида в планктонные альгоценозы Темрюкского залива, вероятно, способствовало повышение солёности вод, которое наблюдается в акватории Азовского моря в последние годы (Бердников и др., 2019; Жукова и др., 2021). Среднегодовые величины солёности Темрюкского залива и акватории порта Темрюк в 2020–2022 гг. достигали 13–14‰, с наблюдавшимся в отдельные месяцы максимумом – 15.96‰ (Качество морских вод..., 2023).

В северо-восточной части Чёрного моря *Cerataulina cf. dentata* была встречена в Новороссийской бухте, где обитала с августа по октябрь 2021 г. [Ясакова, 2023]. Численность её варьировала в пределах 0,225–23,90 тыс. кл/л, биомасса – 1,15–84,4 мг/м<sup>3</sup>; максимальное обилие вида отмечали в сентябре 2021 г. в акватории Новороссийского порта (табл. 3). При этом в период исследований вселенец формировал менее 3% общих значений численности и 6% биомассы фитопланктона. Вид обитал в диапазоне температур 10–27 °C. Беспрепятственное вселение этого вида диатомовых водорослей в экосистему Чёрного

**Таблица 2.** Динамика количественных показателей *Cerataulina cf. dentata* и всего фитопланктона в водах южной части Азовского моря

| Район исследования                | Порт Темрюк |           |        |         | Темрюкский залив |           |
|-----------------------------------|-------------|-----------|--------|---------|------------------|-----------|
| Год                               | 2020        | 2021      | 2022   |         | 2020             | 2022      |
| Месяц                             | X           | XII       | IX     | X       | X                | IX        |
| <i>Численность, кл/л</i>          |             |           |        |         |                  |           |
| <i>Cerataulina cf. dentata</i>    | 1386        | 400       | 66     | 5 300   | 621              | 800       |
| Весь фитопланктон                 | 718 000     | 1 139 000 | 99 676 | 205 550 | 45 345           | 1 488 000 |
| <i>Биомасса, мг/м<sup>3</sup></i> |             |           |        |         |                  |           |
| <i>Cerataulina cf. dentata</i>    | 2.66        | 0.3       | 8.07   | 46.8    | 9.65             | 0.6       |
| Весь фитопланктон                 | 1 654       | 516       | 54     | 489     | 366              | 588       |

**Таблица 3.** Динамика количественных показателей *Cerataulina cf. dentata* и всего фитопланктона в северо-восточной части Чёрного моря

| Район исследования             | Новороссийская бухта |         | Порт Новороссийск |           |          |
|--------------------------------|----------------------|---------|-------------------|-----------|----------|
| Год                            | 2021                 |         | 2021              |           |          |
| месяц                          | VIII                 | IX      | IX                | X         |          |
| Численность, кл/л              |                      |         |                   |           |          |
| <i>Cerataulina cf. dentata</i> | 450*                 | 1 593   | 12 779            | 23 900    | 225*     |
| Весь фитопланктон              | 309 000*             | 338 471 | 506 456           | 1 166 425 | 161 800* |
| Биомасса, мг/м³                |                      |         |                   |           |          |
| <i>Cerataulina cf. dentata</i> | 3,05*                | 9.5     | 73.52             | 84.38     | 1.15*    |
| Весь фитопланктон              | 430*                 | 817     | 2 406             | 1 381     | 63.5     |

\* Вид обнаружен только в придонном горизонте моря.



моря, скорее всего, произошло вследствие высоких величин солёности вод, отмеченных в районе Новороссийска в последние годы: среднее значение в 2020 г. – 17,33‰, в 2021 г. – 17,69‰, в 2022 г. – 18,01‰ (Качество морских вод..., 2023).

### Заключение

Таким образом, впервые в акватории Чёрного и Азовского морей был обнаружен новый для этих регионов тропически-бореальный вид центрических диатомовых водорослей *Cerataulina cf. dentata*, ранее известный для тропических и субтропических вод Южной и Северной Америки, Азии, Японии.

Вид был отмечен в 2020–2022 гг., в период с августа по декабрь, в диапазоне температур 9.7–27 °С и диапазоне среднегодовых величин солёности 13.0–18.01‰. Численность его в районе Темрюка достигала 5.30 тыс. кл/л, в районе Новороссийска – 23.90 тыс. кл/л; биомасса – до 46.8 и 84.4 мг/м<sup>3</sup> соответственно. В целом вид формировал не более 1.5% общей численности и 15% биомассы фитопланктона в Темрюкском заливе Азовского моря и менее 3 и 6% общих значений численности и биомассы фитопланктона соответственно – в северо-восточной части Чёрного моря. Нахождение *Cerataulina cf. dentata* в портовых акваториях двух внутренних морей России указывает на вероятное проникновение *этого вида* с балластными водами коммерческих судов. Скорее всего, вид был завезён из прибрежных регионов Азии или Дальнего Востока, где он давно известен.

### Финансирование работы

Публикация подготовлена в рамках реализации ГЗ ЮНЦ РАН, № гос. рег. 125012100503-4.

### Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

### Соблюдение этических стандартов

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

### Литература

- Брянцева Ю.В., Лях А.М., Сергеева А.В. Расчёт объёмов и площадей поверхности одноклеточных водорослей Чёрного моря. Севастополь, 2005. 25 с. (Препринт / НАН Украины, Институт биологии южных морей).
- Бердников С.В., Дашкевич Л.В., Кулыгин В.В. Климатические условия и гидрологический режим Азовского моря XX – начале XXI вв. // Водные биоресурсы и среда обитания. 2019. Т. 2, № 2. С. 7–19. DOI: 10.47921/2619-1024\_2019\_2\_2\_7
- Жукова С.В., Шишкин В.М., Карманов В.Г., Бурлачко Д.С., Подмарева Т.И., Лутынская Л.А., Тарадина Е.А. Водно-экологические проблемы Азовского моря как трансграничного водного объекта и пути их решения // Сб. материалов Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Трансграничные водные объекты: использование, управление, охрана». Новочеркасск: Лик, 2021. С. 137–143.
- Качество морских вод по гидрохимическим показателям: Ежегодник 2022 / А.Н. Коршенко [и др.]. М.: Метеоагентство Росгидромета, 2023. 302 с.
- Кольцова Т.Н., Лихачёва Н.Е., Фёдоров В.Д. О количественной обработке проб фитопланктона. Биол. науки. 1979. № 6. С. 96–100.
- Левенец И.Р., Шевченко О.Г. Таксономический обзор морских растений бухты Северной (Славянский залив, залив Петра Великого, Японское море) // Научные труды Дальрыбвтуза. 2015. Т. 35.
- Прошкина-Лавренко А.И. Диатомовые водоросли Азовского моря. М.; Л.: Изд-во Академии наук СССР, 1963. 190 с.
- Прошкина-Лавренко А.И. Диатомовые водоросли планктона Чёрного моря / Акад. наук СССР. Ботанический ин-т им. В.Л. Комарова. М.; Л.: Изд-во Акад. наук СССР, 1955. 223 с.
- Стоник И.В., Орлова Т.Ю. Новые данные о морфологии и распространении *Cerataulina dentata* (Bacillariophyta) // Ботанический журнал, 1998, Т. 83, № 4, С. 65–68.
- Рябушко Л.И., Бегун А.А. Диатомовые водоросли микрофитобентоса Японского моря. Севастополь; Симферополь: Н. Орианда, 2015. 287 с.
- Ясакова О.Н. Фитопланктон Новороссийской бухты, северо-восточная часть Чёрного моря, в разные сезоны 2021 г. // Материалы 9-й Всероссийской конференции «Системный анализ и моделирование экономических и экологических систем (САМЭС) под эгидой объединённой конференции «Экология. Экономика. Информатика». Дюрсо. 2023. С. 121–130.
- Ясакова О.Н. Характеристика планктонного фитоценоза, вегетировавшего в районе Темрюкского порта и за его пределами в осенний период 2020 г. // Опасные явления: матер. 5-й Международной научной конференции памяти члена-корреспондента РАН Д.Г. Матишова (г. Ростов-на-Дону, 10–14 июля 2024 г.). 2024. С. 355–359.
- Ясакова О.Н., Макаревич П.Р. Современное состояние фитопланктона северо-восточной части Чёрного моря. Ростов-на-Дону: ЮНЦ РАН, 2022, 230 с.



- Guo Y. C. 2003. Flora algarum marinarum sinicarum. Tomus V. Bacillariophyta No. I. Centricae. Science Press, Beijing. [1]-493 pp.
- Hasle G.R. & Sims P.A. 1985. The morphology of the diatom resting spores *Syringidium bicornis* and *Syringidium simplex*. Br. Phycol. J. 20: 219–225.
- Hasle G.R. & Syvertsen E.E. 1980. The diatom genus *Cerataulina*: morphology and taxonomy. Bacillaria 3: 79–113.
- Hernández-Becerril D.U. 2020. Morphology of two species of the marine planktonic diatom genus *Cerataulina* H. Peragallo Ex Schutt (BACILLARIOPHYTA) from the tropical Mexican Pacific, including a new record for the area // Bol. Inst. Oceanog. Venez. 59(01): 09-14. 02 Figs
- Mereschkowsky C. 1902. Liste des Diatomées de la mer Noire. Scripta Botanica (Botanisches Zapiski). St. Petersburg, 19: 51–88.
- Taylor F.J., Taylor N.J. & Walsby J.R. 1985. A bloom of the planktonic diatom, *Cerataulina pelagica*, off the coast of northeastern New Zealand in 1983, and its contribution to an associated mortality of fish and benthic fauna. Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr. 79: 773–795.
- Tomas C. (ed.) 1997. Identifying marine phytoplankton. San Diego, CA. Academic Press. Harcourt Brace Company. 821 p.

## MORPHOLOGY AND DISTRIBUTION OF A NEW PLANKTONIC DIATOM SPECIES FOR THE BLACK SEA AND THE SEA OF AZOV, *CERATAULINA* CF. *DENTATA* HASLE IN HASLE & SYVERTSEN, 1980 (BACILLARIOPHYCEAE, HEMIAULACEAE)

©2026 Yasakova O.N.<sup>a\*</sup>, Teyubova V.F.<sup>b\*\*</sup>

<sup>a</sup> Southern Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Chekhov St., 41, 344006, Rostov-on-Don, 8 (8632) 66-56-77

<sup>b</sup> Novorossiysk Educational and Research Marine Biological Center of KubSU, Adm. Serebryakova Embankment St., 43, 353905, Novorossiysk, 8 (8617) 23-60-13  
e-mail: \*[yasak71@mail.ru](mailto:yasak71@mail.ru), \*\*[t\\_v\\_f74@mail.ru](mailto:t_v_f74@mail.ru)

The article presents the data on discovery and distribution of a new species of diatoms for the Black Sea and the Sea of Azov, *Cerataulina cf. dentata* Hasle, previously known for the tropical and subtropical waters of South and North America, Asia, and Japan. A marine species inhabiting coastal areas with warm water, in the seas of Russia it was found only in the waters of the Sea of Japan in the temperature range of 9.8–22 °C. In the Sea of Azov, *Cerataulina cf. dentata* with a population of 66–5,30 thous. cells/l and a biomass of 0.3–46.8 mg/m<sup>3</sup> was noted in plankton samples of Temryuk Bay in the autumn-winter period 2020–2022. In the Black Sea, the species was found in the Novorossiysk area from August to October 2021 (0,225–23,90 thous. cells/l; and 1.15–84.4 mg/m<sup>3</sup>, respectively). In general, the species formed no more than 1.5% of the total abundance and 15 % of the phytoplankton biomass in the Temryuk Bay of the Sea of Azov and less than 3% and 6% of the total abundance and biomass of phytoplankton, respectively, in the northeastern part of the Black Sea. The presence of *Cerataulina cf. dentata* in the port waters of two inland seas of Russia indicates the probable penetration of this species with the ballast waters of commercial ships; most likely, the species was brought from the coastal regions of Asia or the Far East, where it has long been known.

**Key words:** new species of diatoms *Cerataulina cf. dentata* Hasle, Black Sea, Sea of Azov, Temryuk Bay, Novorossiysk Bay.

# A SURPRISING CONCENTRATION OF ALIEN PLANT SPECIES IN A SINGLE LOCALITY IN ARMENIA

Fayvush G. \*, Aleksanyan A. \*\*, Hovhannisyan H. \*\*\*, Khachatryan L. \*\*\*\*,  
Janjughazyan K. \*\*\*\*\*

Department of Geobotany and Ecophysiology, Takhtajyan Institute of Botany, Yerevan, 0063 Armenia  
e-mail: \*[gfoyvush@yahoo.com](mailto:gfoyvush@yahoo.com); \*\*[alla.alexanyan@gmail.com](mailto:alla.alexanyan@gmail.com); \*\*\*[hripsime.hov1991@gmail.com](mailto:hripsime.hov1991@gmail.com);  
\*\*\*\*[lilit.khachatryan.botany@gmail.com](mailto:lilit.khachatryan.botany@gmail.com); \*\*\*\*\*[karine.janjughazyan.botany@gmail.com](mailto:karine.janjughazyan.botany@gmail.com)

Received March 24, 2026. Revised August 24, 2026. Accepted September 4, 2026

During planned surveys of the territory of Armenia aimed at studying the distribution of invasive plant species, we encountered an unusual phenomenon in Northern Armenia, near the town of Alaverdi. Seven alien species were found co-occurring within a single habitat: *Ailanthus altissima*, *Robinia pseudoacacia*, *Amorpha fruticosa*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Nicandra physalodes*, *Phytolacca acinosa* and *Symphytotrichum novi-belgii*. This article aims to identify the vectors responsible for the introduction of these species into Armenia and the study area, as well as to present the results of their risk assessment. Four of these species are invasive in Armenia, one is naturalized, and two are casual. It has to be noticed that risk assessment scores are very high for all these species (from 14 to 24). According to the Australian Weed Risk Assessment (WRA) method, a score exceeding 6 indicates a high risk (suggesting the species is not recommended for cultivation for any purpose and requires close monitoring if found in natural populations). Despite receiving high scores, the last three species have not yet demonstrated invasive traits. In fact, our discovery marks the first time they have been found not in culture but in a semi-natural ecosystem. They require further monitoring in the wild.

**Keywords:** Armenia, invasive plant species, vectors, risk assessment

DOI: 10.35885/1996-1499-19-3-254-256

Full text of the paper is published in Russian Journal of Biological Invasions.

## References

- Annotated catalogue, Annotirovanny catalog derevjev i kustarnikov botanicheskikh sadov i dendroparkov Armjanskoj SSR [Annotated catalogue of trees and shrubs growing in botanical gardens and arboreturns of the Armenian SSR]. Bulletin of the Botanical Garden, Academy of Sciences of the Armenian SSR, 1985, v. 27, p. 1-160.
- Bacher, S., Galil, B.S., Nuñez, M.A., Ansong, M., Cassey, P., Dehnen-Schmutz, K., Fayvush, G., Hiremath, A.J., Ikegami, M., Martinou, A.F., McDermott, S.M., Preda, C., Vilà, M., Weyl, O.L.F., Fernandez, R.D., Ryan-Colton, E. Chapter 4: Impacts of biological invasions on nature, nature's contributions to people, and quality of life. In: Roy H.E., Pauchard, A., Stoett, P., Renard Truong, T. (eds.). Thematic Assessment Report on Invasive Alien Species and their Control of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, 2023. IPBES Secretariat, Bonn, Germany. <https://doi.org/10.5281/zenodo.7430731>
- Balogh, L., Juhasz, M. American and Chinese pokeweed (*Phytolacca americana* L., *Ph. esculenta* van Houtte). In: Botta-Dukat Z., Balogh L. (eds.) The most important invasive plants in Hungary. 2008, p. 35-46. Institute of Ecology and Botany, Vacratot, Hungary.
- Barros, A., Lillo, E.F., Aschero, V., Pauchard, A., Alvarez, M.A., Wedegärtner, R., Clavel, J., Müllerová, J., Pergl, J., Zong, S., Vítková, M., Klinerová, T., Cavieres, L.A., Larson, C., Rew, L.J., Seipel, T., Meffre, C., Arellano, T., Essl, F., Dullinger, S., Gwate, O., Clark, V.R., Achermann, M., Haider, S., Lembrechts, J.J. Beyond the Trail – Understanding Non-Native Plant Invasions in Mountain Ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, 2025, 34(6), e70060.
- Daehler, C.C., Carino, D.A. Predicting invasive plants: prospects for a general screening system based on current regional models. *Biological Invasions*, 2000, 2: 93-102.
- Daehler, C.C., Denslow, J., Ansari, S., Kuo, H-C. A risk-assessment system for screening out invasive pest plants from Hawaii and other Pacific Islands. *Conservation Biology*, 2004, 18: 360–368. DOI:10.1111/j.1523-1739.2004.00066.x
- Davidova, I.G. Some results and prospects for greening Yerevan. Bulletin of the Botanical Garden of the Academy of Sciences of the Armenian SSR, 1959, 17: 17-26.
- Fayvush, G. (ed.) Biodiversity of Armenia. 2023. Springer, Cham. [https://doi.org/10.1007/978-3-031-34332-2\\_0](https://doi.org/10.1007/978-3-031-34332-2_0)
- Fayvush, G.M., Aleksanyan, A.S., Hovhannisyan, H.I. Invasion Vectors and Distribution of Some Invasive Plant Species in Armenia. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2022, 13(3): 350-360. <https://doi.org/10.1134/S2075111722030043>
- Fayvush, G.M., Tamanyan, K.G. Invasive and expanding plant species in Armenia. Yerevan: Institute of Botany NAS RA, 2014.

- Fayvush, G., Aleksanyan, A. Habitats of Armenia. Yerevan, Institute of Botany NAS RA, 2016, 360 p.
- Fayvush, G., Aleksanyan, A., Arakelyan, M., Hovhannisyanyan, H., Kalashian, M. Problems of Invasive Plants and Animals. In: Fayvush, G. (ed.) Biodiversity of Armenia, 2023: 323-340. Springer, Cham. [https://doi.org/10.1007/978-3-031-34332-2\\_7](https://doi.org/10.1007/978-3-031-34332-2_7)
- Fayvush, G., Aleksanyan, A., Wong, L.J., Pagad, S. Global Register of Introduced and Invasive Species – Armenia. 2020, Version 1.4. Invasive Species Specialist Group ISSG. Checklist dataset. <https://doi.org/10.15468/w96h3j> (accessed via GBIF.org on 2021-01-16).
- Gabrielyan, E.Ts., Tamanyan, K.G. New genus and rare species from the flora of Armenia. Biological Journal of Armenia, 1985, 38(2): 164-166.
- Gassó, N., Basnou, C., Vilà, M. Predicting plant invaders in the Mediterranean through a weed risk assessment system. *Biological Invasions*, 2010, 12: 463-476.
- Gordon, D.R., Flory, S.L., Lieurance, D., Hulme, P.E., Buddenhagen, C., Caton, B., Champion, P.D., Culley, T.M., Daehler, C., Essl, F., Hill, J.E. Weed risk assessments are an effective component of invasion risk management. *Invasive Plant Science and Management*, 2016, 9: 81-83. <https://doi.org/10.1614/IPSM-D-15-00053.1>
- Gordon, D.R., Mitterdorfer, B., Pheloung, P.C., Ansari, S., Buddenhagen, C., Chimera, C., Daehler, C.C., Dawson, W., Denslow, J.S., LaRosa, A.M., Nishida, T., Onderdonk, D.A., Panetta, F.D., Pyšek, P., Randall, R.P., Richardson, D.M., Tshidada, N.J., Virtue, J.G., Williams, P.A. Guidance for addressing the Australian Weed Risk Assessment questions. *Plant Protection Quarterly*, 2010, 25(2): 56-74. <https://search.informit.org/doi/epdf/10.3316/ielapa.137270080873180>
- Grabić, J., Ljevenačić-Mašić, B., Zhan, A., Benka, P., Heilmeyer, H. A review of the invasive false indigo bush (*Amorpha fruticosa* L.): a nuisance plant with multiple benefits. *Ecol Evol.*, 2022, Sep 14; 12(9): e9290. DOI: 10.1002/ece3.9290
- IUCN. IUCN EICAT Categories and Criteria. The Environmental Impact Classification for Alien Taxa. (First edition). IUCN, International Union for Conservation of Nature, 2020. <https://doi.org/10.2305/IUCN.CH.2020.05.en>
- Křivánek, M., Pyšek, P. Predicting invasions by woody species in a temperate zone: a test of three risk assessment schemes in the Czech Republic (Central Europe). *Divers Distrib*, 2006, 12: 319-327. DOI:10.1111/j.1366-9516.2006.00249.x
- Magakyan, A. Vegetation of the Armenian SSR. Moscow-Leningrad, 1941.
- Makhataдзе, L.B. The state and tasks of greening the cities of Armenia. Bulletin of the Botanical Garden of the Academy of Sciences of the Armenian SSR, 1959, 17: 7-15.
- Mulkijanyan, J.I., Mkrtchyan, A.O. Experience in landscaping the Yerevan-Sevan Highway. Proceedings of the Botanical Institute of the Academy of Sciences of the Armenian SSR, 1953, 9: 45-59.
- Neblea, M.A., Marian, M.C., Aydin, T. A comprehensive review of the invasive species *Phytolacca acinosa* Roxb. *Sustainability*, 2025, 17(11), 4826. <https://doi.org/10.3390/su17114826>
- Roy, H.E., Pauchard, A., Stoett, P., Renard Truong, T., Lipinskaya, T., Vicente, J.R. Chapter 1: Introducing biological invasions and the IPBES thematic assessment of invasive alien species and their control. In: Roy, H. E., Pauchard, A., Stoett, P., Renard Truong, T. (eds.) Thematic Assessment Report on Invasive Alien Species and their Control of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. IPBES secretariat, 2023, Bonn, Germany. <https://doi.org/10.5281/zenodo.7430723>.
- Singh, M.C., Priyadarshi, M.B. Predicting invasive plants using weed risk assessment. *Indian Journal of Weed Science*, 2014, 46: 91-95. <https://www.indianjournals.com/ijor.aspx?target=ijor:ijws&volume=46&issue=1&article=010>
- Takhtajan, A.L. (ed.) Flora of Armenia, Yerevan-Czech Republic-Lichtenstein, 1954-2010, vols. 1-11.
- Vardanyan, Zh., Aleksanyan, A., Gasparyan, A., Grigoryan, M., Gatrchyan, G., Muradyan, N. Green Legacy: Plant Introduction and Dendrological Collections in Yerevan Botanical Garden: From the Past to the Future. *J. Zool. Bot. Gard*. 2024, 5(2): 238-259. <https://doi.org/10.3390/jzbg5020017>
- Vilà, M., Espinar, J.L., Hejda, M., Hulme, P.E., Jarošík, V., Maron, J.L., Pergl, J., Schaffner, U., Sun, Y., Pyšek, P. Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities, and ecosystems. *Ecology Letters*, 2011, 14(7): 702-708. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01628.x>
- Vilizzi, L., Piria, M., Herczeg, G., Almeida, D., Al-Wazzan, Z., Bakiu, R., Boggero, A., Chaichana, R., Dashinov, D., De Zoysa, M., Gilles, A.S. Jr., Goulletquer, P., Interesova, E., Kopecký, O., Koutsikos, N., Koyama, A., Kristan, P., Li, S., Lukas, J., Moghaddas, S.D., Monteiro, J.G., Mumladze, L., Oh, C., Olsson, K.H., Pavia, R.T. Jr., Perdikaris, C., Pickholtz, R., Preda, C., Ristovska, M., Švolíková, K.S., Števo, B., Anh, K.T., Uzunova, E., Vardakas, L., Verreycken, H., Wei, H., Yoğurtçuoğlu, B., Giannetto, D., Pietraszewski, D. Improvements to the questionnaire in second-generation multilingual decision support tools for invasion risk screening of non-native taxa. *Management of Biological Invasions*, 2025, 16, 1: 33-44. <https://doi.org/10.3391/mbi.2025.16.1.03>
- Vilizzi, L., Hill, J.E., Piria, M., Copp, G.H. A protocol for screening potentially invasive non-native species using Weed Risk Assessment-type decision-support tools. *Science of The Total Environment*, 2022, 832, 1 August 2022, 154966. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.154966>
- Vilizzi, L., Piria, M., Pietraszewski, D., Giannetto, D., Flory, S., Herczeg, G., Sermenli, H.B., Britvec, M., Jukoniene, I., Petrulaitis, L., Vitasović-Kosić, I., Almeida, D., Al-Wazzan, Z., Bakiu, R., Boggero, A., Chaichana, R., Dashinov, D., De Zoysa, M., Gilles, A.S. Jr., Goulletquer, P., Interesova, E., Kopecký, O., Koutsikos, N., Koyama, A., Kristan, P., Li, S., Lukas, J., Moghaddas, S.D., Monteiro, J.D., Mumladze, L., Oh, C., Olsson, K.H., Pavia, R.T. Jr., Perdikaris, C., Pickholtz, R., Preda, C., Ristovska, M., Švolíková, K.S., Števo, B., Anh, T. Ta., Uzunova, E., Vardakas, L., Verreycken, H., Wei, H.,

Yoğurtçuoğlu, B., Ferincz, A., Kirkendall, L.R., Marszał, L., Paganelli, D., Tarkan, A.S., Yazlık, A. Development and application of a second-generation multilingual tool for invasion risk screening of non-native terrestrial plants. *Science of The Total Environment*, 2024, 917, 20 March 2024, 170475. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.170475>

Zueva, M.A., Stogova, A.V., Mamontov, A.K., Vinogradova, Yu. K. The Potentially Invasive Species *Phytolacca acinosa* Roxb. (Phytolaccaceae) in Russia: History of Dispersal, Current Distribution, and Ecological Features. *Russ J Biol Invasions* 17, 46-57 (2026). <https://doi.org/10.1134/S2075111725600508>



# SHARED PERCEPTIONS, SHARED SOLUTIONS: INTEGRATING HOUSEHOLD AND SCIENTIFIC INSIGHTS FOR SUSTAINABLE MANAGEMENT OF AN INVASIVE *NELTUMA JULIFLORA* (SW.) RAF. (FABACEAE: MIMOSOIDEAE) IN ETHIOPIA

©2026 Kflay Gebrehiwot\*<sup>1,2</sup>, Ali Zeynu<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Department of Biology, College of Natural and Computational Sciences, Samara University, Ethiopia. P. O. Box 132

<sup>2</sup>Applied Behavioural Ecology and Ecosystem Research Unit, School of Ecological and Human Sustainability, University of South Africa, Private Bag X5, Florida 1710, South Africa

Corresponding author's email address: \*[kflay77@gmail.com](mailto:kflay77@gmail.com); [kflaygebre@su.edu.et](mailto:kflaygebre@su.edu.et)

Received April 16, 2026. Reviewed August 27, 2026. Accepted September 1, 2026

This study explores the socio-economic and ecological impacts of *Neltuma juliflora* (Sw.) Raf., a species that has been widely regarded as invasive and harmful to the environment and people. The study was conducted in three purposively selected districts near Lake Abbe, where 37 households were randomly sampled across invasion-level strata, while 18 scientists with expertise in invasive plant species, particularly *N. juliflora*, were purposively selected to provide scientific perspectives. Data were collected through semi-structured household and key informant interviews, complemented by focus group discussions, enabling the integration of local community perceptions with expert knowledge for a comprehensive assessment of the species' impacts and management. A chi-square test of independence showed that there was no significant difference between the households and scientists that negative impact outweighs the positive impact ( $df = 1$ , Pearson Chi-Square = 1.49,  $p = .223$ ). We suggest that *N. juliflora* could be used as charcoal, animal and human food, and for house construction. We argue that utilizing the species could be a viable option for managing it, as eradicating seems impossible in areas where it has already spread. The authors acknowledge that promoting the species through utilization could be controversial, but argue that it is worth considering as a potential solution given that eradication appears impractical in its current state. Our study notes that current management practices have been ineffective and costly. Further research is needed to fully understand the effectiveness of Benzene-rinsed *N. juliflora* burning, which was not previously reported in Ethiopia or elsewhere in the world.

**Keywords:** *Clear-and-Replace*; Control through utilization; Exotic; Invasive species, *Prosopis juliflora*; Non-native

DOI: 10.35885/1996-1499-19-3-257-259

Full text of the paper is published in Russian Journal of Biological Invasions. DOI: 10.31857/S207511172104XXXXYY

## REFERENCES

- ABDULAH MM, UTE JA & REGASA T (2017). *Prosopis juliflora* l: Distribution, impacts and available control methods in Ethiopia. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* 20, 75–89.
- ARDI N, SHIBRU S & GATEW S (2026). Pastoralists' perceptions of the ecological and socio-economic impacts of *Neltuma juliflora* (Sw.) Raf. (Fabaceae) in Lower Omo Valley, South Ethiopia. *Invasive Plant Science and Management* 1–37.
- AYALEW S & MULUALEM G (2016). Contemporary *prosopis* dilemma: Perception of inhabitants of Sabian Kebele (Goro) towards invasive tree *Prosopis juliflora*, Eastern Ethiopia. *Journal of Agricultural Biotechnology and Sustainable Development* 8, 1–6.
- AYANU Y, JENTSCH A, MÜLLER-MAHN D, RETTBERG S, ROMANKIEWICZ C & KOELLNER T (2015). Ecosystem engineer unleashed: *Prosopis juliflora* threatening ecosystem services? *Regional Environmental Change* 15, 155–167.
- BEKELE K, HAJI J, LEGESSE B & SCHA U (2018a). Economic impacts of *Prosopis* spp. invasions on dryland ecosystem services in Ethiopia and Kenya: Evidence from choice experimental data. *Journal of Arid Environments* journal 158, 9–18.
- BEKELE K, HAJI J, LEGESSE B, SHIFERAW H & SCHAFFNER U (2018b). Impacts of woody invasive alien plant species on rural livelihood : Generalized propensity score evidence from *Prosopis* spp . invasion in Afar Region in Ethiopia. *Pastoralism: Research, Policy and Practice* 8, 28.
- BEZAREDDIE D, TADESSE Z & TADESSE Z (2023). Effects of *prosopis juliflora* on plant diversity on rangeland in Shilabo District, Somali Regional State, Ethiopia. *Heliyon* 9, e14049.
- BHATTA S, SHRESTHA BB & PYŠEK P (2023). Invasive alien plants in South Asia: Impacts and management. *NeoBiota* 88, 135–167.

- BIRDLIFE INTERNATIONAL (2022). Lake Abe wetland system. Ethiopian Wildlife and Natural History Society. Available at: <http://datazone.birdlife.org/site/factsheet/lake-abe-wetland-system-iba-ethiopia> (Accessed April 25, 2022).
- CHOGE SK, PASIECZNIK N, HARVEY M, WRIGHT J, AWAN S & HARRIS P (2007). Prosopis pods as human food, with special reference to Kenya. *Water SA* 33, 419–424.
- CSA (2007). The 2007 Population and Housing Census of Ethiopia. CSA, Addis Ababa, Ethiopia.
- CSA (2013). Population Projection of Ethiopia for All Regions At Wereda Level from 2014 – 2017. CSA, Addis Ababa, Ethiopia.
- ECKERT S, HAMAD A, KILAWÉ CJ et al. (2020). Niche change analysis as a tool to inform management of two invasive species in Eastern Africa. *Ecosphere* 11, e02987.
- ESCHEN R, BEKELE K, JUMANNE Y et al. (2023). Experimental prosopis management practices and grassland restoration in three Eastern African countries. *CABI Agriculture and Bioscience* 4.
- FARM-AFRICA (2008). Invasive Plants and Food Security: the case of *Prosopis juliflora* in the Afar region of Ethiopia prepared by Dubale Admasu (FARM-Africa) for IUCN. IUCN. IUCN.
- GEBREHIWOT K & STEGER C (2024). Environmental and Sustainability Indicators A systematic review of *Prosopis juliflora* (Sw.) DC . research in Ethiopia reveals gaps and opportunities for advancing management solutions. *Environmental and Sustainability Indicators* 24, 100506.
- GEBRESLASSIE MG, BAHTA ST & MIHRETE AS (2023). Development of alternative fuel for cement industries: The case of Messebo cement factory in Ethiopia. *Waste Management Bulletin* 1, 58–70.
- HAREGEWEYN N, TSUNEKAWA A & TSUBO M (2013). Analysis of the invasion rate, impacts and control measures of *Prosopis juliflora*: a case study of Amibara District, Eastern Ethiopia. *Environmental Monitoring and Assessment* 185, 7527–7542.
- HUSSAIN MI, SHACKLETON R, EL-KEBLAWY A, GONZÁLEZ L & TRIGO MM (2021). Impact of the Invasive *Prosopis juliflora* on Terrestrial Ecosystems.
- ILECF-TWAP (2022). Lake profile brief: Lake Abbe/Abhe. ILECF-TWAP Lakes Portal. Available at: [http://ilec.lakes-sys.com/portals/lake\\_detail/5/0](http://ilec.lakes-sys.com/portals/lake_detail/5/0) (Accessed April 22, 2022).
- ILUKOR J, RETTBERG S, TREYDTE A & BIRNER R (2016). To eradicate or not to eradicate ? Recommendations on *Prosopis juliflora* management in Afar , Ethiopia , from an interdisciplinary perspective. *Pastoralism* 4–11.
- KAMIRI HW, CHOGE SK & BECKER M (2024). Management Strategies of *Prosopis juliflora* in Eastern Africa: What Works Where? *Diversity* 16, 251.
- KIFLIE Z, SOLOMON M & KASSAHUN SK (2023). Statistically optimized charcoal production from *Prosopis juliflora* for use as alternative fuel in cement factories. *Biomass Conversion and Biorefinery* 13, 1539–1552.
- KISHOIN V, TUMWESIGYE W, TURYASINGURA B et al. (2024). The negative and positive impacts of *Prosopis juliflora* on the Kenyan and Ethiopian ecosystems: A review study. *Notulae Scientia Biologicae* 16, 11832.
- MEHARI ZH (2015). The invasion of *Prosopis juliflora* and Afar pastoral livelihoods in the Middle Awash area of Ethiopia. *Ecological Processes*.
- MoLF (2017). Strategy on *Prosopis Juliflora* management. Federal Democratic Republic of Ethiopia Ministry of Livestock and Fisheries, Addis Ababa, Ethiopia.
- PANDEY CB, SINGHAK, SAHA D et al. (2019). *Prosopis juliflora* (Swartz) DC.: an invasive alien in community grazing lands and its control through utilization in the Indian Thar Desert. *Arid Land Research and Management* 33, 427–448.
- PASIECZNIK NM, CHOGE SK, TRENCHARD LJ & HARRIS PJC (2012). Improving food security in famine-prone areas using invasive and underutilized prosopis trees. *Food Chain* 2, 197–206.
- PATNAIK P, ABBASI T & ABBASI SA (2017a). Prosopis (*Prosopis juliflora*): Blessing and bane. *Tropical Ecology* 58, 455–483.
- PATNAIK P, ABBASI T & ABBASI SA (2017b). Prosopis (*Prosopis juliflora*): Blessing and bane. *Tropical Ecology* 58, 455–483.
- PRASAD MNV & TEWARI JC (2016). PROSOPIS JULIFLORA (SW) DC : POTENTIAL FOR BIOREMEDIATION AND. *Bioremediation and Bioeconomy*. Elsevier Inc.
- RETTBERG S (2010). Contested narratives of pastoral vulnerability and risk in Ethiopia's Afar region. *Pastoralism* 1, 248–273.
- RETTBERG S & MÜLLER-MAHN D (2012). Human-environment interactions: the invasion of *Prosopis juliflora* in the drylands of northeast Ethiopia. *Mol, L. and Sternberg. T.(Eds.): Changing Deserts—Integrating People and their Environments*. Whitehorse Press, Cambridge 297–316.
- SALEH IA, BiBi A, BIBI S, ABU-DIEYEH M & AL-GHOUTI MA (2023). Waste-to-value: Guidelines for the potential applications of *Prosopis juliflora*. *Bioresource Technology Reports* 24, 101678.
- SEID O, HAJI J & LEGESSE B (2020). Rural households' perception on the effects of Prosopis juliflora invasion: The case of Amibara District of Afar National Regional State, Ethiopia. *Pastoralism* 10, 21.
- SHACKLETON RT, ADRIAENS T, BRUNDU G et al. (2019). Stakeholder engagement in the study and management of invasive alien species. *Journal of Environmental Management* 229, 88–101.
- SHACKLETON RT, LE MAITRE DC & RICHARDSON DM (2015). Stakeholder perceptions and practices regarding Prosopis (mesquite) invasions and management in South Africa. *Ambio* 44, 569–581.
- SHIFERAW H, BEWKET W, ALAMIREW T, ZEKELE G, TEKETAY D & BEKELE K (2019a). Implications of land use/land cover dynamics and Prosopis invasion on ecosystem service values in Afar Region, Ethiopia. *Science of the Total Environment* 67, 354–36.
- SHIFERAW H, BEWKET W & ECKERT S (2019b). Performances of machine learning algorithms for mapping fractional cover of an invasive plant species in a dryland ecosystem. *Ecology and Evolution* 9, 2562–2574.
- SHIFERAW H, SCHA U, BEW W, ALAMIREW T & ZEKE G (2019c). Modelling the current fractional cover of an invasive alien plant and drivers of its invasion in a dryland ecosystem. *Scientific Reports* 9, 1–12.

- SHIFERAW W, DEMISSEW S, BEKELE T, AYNEKULU E & PITROFF W (2021). Analysis of composition and density of soil seed banks of *Prosopis juliflora* in Afar region rangelands, Northeast Ethiopia. *Rangelands* 43, 1–8.
- SHIFERAW W, DEMISSEW S, BEKELE T & AYNEKULU E (2022). Community perceptions towards invasion of *Prosopis juliflora*, utilization, and its control options in Afar region, Northeast Ethiopia. *PLoS ONE* 17, e0261838.
- SINTAYEHU DW, DALLE G & BOBASA AF (2020a). Impacts of climate change on current and future invasion of *Prosopis juliflora* in Ethiopia: environmental and socio-economic implications. *Heliyon* 6.
- SINTAYEHU DW, EGERU A, NG W & CHERENET E (2020b). Regional dynamics in distribution of *Prosopis juliflora* under predicted climate change in Africa. *Tropical Ecology* 61, 437–445.
- TEREFE B, WILLIAMS F & LAMONTAGNE-GODWIN J (2020). Invasive species management – Integrating a gender perspective. CABI.
- TILAHUN M, ANGASSA A, ABEBE A & MENGISTU A (2016). Perception and attitude of pastoralists on the use and conservation of rangeland resources in Afar Region, Ethiopia. *Ecological Processes*.
- TREYDTE AC, BIRHANE E & ESHETE A (2014). Ecological challenges and potential carbon storage benefits of *Prosopis juliflora* in Afar. In: *Managing Prosopis Juliflora for better (agro-) pastoral Livelihoods in the Horn of Africa*, GIZ, May 1 - May 2, 2014, Addis Ababa, Ethiopia.
- WAKIE TT, EVANGELISTA PH, JARNEVICH CS & LAITURI M (2014). Mapping Current and Potential Distribution of Non- Native *Prosopis juliflora* in the Afar Region of Ethiopia. *PLoS ONE* 9, 3–11.
- WAKIE TT, HOAG D, EVANGELISTA PH, LUIZZA M & LAITURI M (2016). Is control through utilization a cost effective *Prosopis juliflora* management strategy? *Journal of Environmental Management* 168, 74–86.
- ZERAY N, LEGESSE B, MOHAMED JH & AREDO MK (2017). Impacts of *Prosopis juliflora* invasion on livelihoods of pastoral and agro-pastoral households of Dire Dawa Administration, *Pastoralism: Research, Policy and Practice* 7, 7.

## BIOLOGY AND DEVELOPMENT COMPARISON OF *ALTICA HIMENSIS* (COLEOPTERA: CHRYSOMELIDAE) ON BOTH INVASIVE ALIEN PLANT *RUMEX HASTATUS* AND NATIVE *IMPATIENS BALSAMINA* IN KASHMIR HIMALAYA

Maajid Mehraj<sup>\*a</sup>, Tariq Ahmad<sup>\*\*a</sup>, Irfan Rashid<sup>\*\*\*b</sup>, Rayees Ahmad<sup>\*\*\*\*a</sup>

<sup>a</sup>Department of Zoology, University of Kashmir, Srinagar, 190006, India

<sup>b</sup>Department of Botany, University of Kashmir, Srinagar, 190006, India

email: <sup>\*</sup>[maajidmehraj763@gmail.com](mailto:maajidmehraj763@gmail.com); <sup>\*\*</sup>[drtariqento@kashmiruniversity.ac.in](mailto:drtariqento@kashmiruniversity.ac.in); <sup>\*\*\*</sup>[ecoirfan@gmail.com](mailto:ecoirfan@gmail.com); <sup>\*\*\*\*</sup>[bhatrayees10@gmail.com](mailto:bhatrayees10@gmail.com)

Received November 25, 2025. Revised August 24, 2026. Accepted September 4, 2026.

The invasive alien plant species *Rumex hastatus* and a native plant species *Impatiens balsamina* are considered as obnoxious weeds present in the Kashmir valley covering major habitat types like orchards, agricultural fields and barren lands. The specialist native insect herbivore *Altica himensis* collected at field sites has a greater potential to act as bio control agent. Host specificity tests of no choice and dual choice revealed that *R. hastatus* and *I. balsamina* are only hosts of *A. himensis* egg and larvae. The egg oviposition and development of *A. himensis* larvae was found on these two plant species making them a realized host range. The developmental duration of *A. himensis* was faster on *R. hastatus* (57.27±2.03 days) as compared to *I. balsamina* (61.26±1.72 days) making the invasive alien plant an ideal host for this beetle. The beetle has a much greater potential to completely defoliate the host plant leading to mortality. The reduced number of leaves decreases the process of photosynthesis, slow plant growth, less production of flowers and ultimately lower seeds. This way the use of *A. himensis* at specific sites where the density of two plants is greater under controlled conditions can lead to eradicate the menace and subsequent seed bank in soil.

**Key words:** invasive alien plants, native insect herbivores, biological control, Kashmir Himalaya

DOI: 10.35885/1996-1499-19-3-260-261

Full text of the paper is published in Russian Journal of Biological Invasions.

### References

- Ahmad T., Rashid I., Ahmad R., Mehraj M., & Ahmad N. 2022. Alien plant and native herbivore network of Kashmir Himalaya. *Arthropod-Plant Interactions*, 16(5), 423–435.
- Bhat D.M. 2017. First report of *Rumex acetosa* L. as a host plant of *Altica himensis* Shukla (Coleoptera: Chrysomellidae) from Kashmir *Journal of Advanced Zoology*: 38(1): 79–81.
- Bezemer T.M., Harvey J.A., Cronin J.T. 2014. The response of native insect communities to Invasive plants. *Ann Rev of Entomol.* 59:119–141.
- Blossey B., Notzold R. 1995. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *J Ecol.* 83:887–889.
- Blossey B., Schroeder D., Hight S.D., & Malecki R.A. 1994. Host specificity and environmental impact of two leaf beetles (*Galerucella californiensis* and *G. pusilla*) for biological control of purple loosestrife (*Lythrum salicaria*). *Weed Science*, 42(1), 134–140.
- Cavers P.B., & Harper J.L. 1964. *Rumex obtusifolius* L. and *R. crispus* L. *Journal of Ecology*, 52(3), 737–766.
- Culliney T.W. 2005. Benefits of classical biological control for managing invasive plants. *Crit Rev Plant Sci.* 24: 131–150.
- Dai H.J., Lu X.M., Zhang J.L., and Ding J.Q. 2014. Responses of a native beetle to novel exotic plant species with varying invasion history. *Ecological Entomology*, 39: 118–124.
- Frenzel M., & Brandl R. 2003. Diversity and abundance patterns of phytophagous insect communities on alien and native host plants in the Brassicaceae. *Ecography*, 26(6), 723–730.
- Hahn M.A., Schaffner U., Häfliger P., & Lüscher A. 2016. Establishment and early impact of the native biological control candidate *Pyropteron chrysidiforme* on the native weed *Rumex obtusifolius* in Europe. *BioControl*, 61(2), 221–232.
- Hatcher P.E., Brandsaeter L O., Davies G., Lüscher A., Hinz H.L., Eschen R., & Schaffner U. 2008. Biological control of *Rumex* species in Europe: opportunities and constraints. In *Proceedings 12th international symposium biology control weeds* (pp. 470–475).
- Hejerman M., Strnad L., Hejermanová P., & Pavlů V. 2014. Biological control of *Rumex obtusifolius* and *Rumex*



- crispus* by goat grazing. Weed Biology and Management, 14(2), 115–120.
- Hull-Sanders H.M., Clare R., Johnson R.H., Meyer G.A. 2007. Evaluation of the evolution of increased competitive ability (EICA) hypothesis: loss of defense against generalist but not specialist herbivores. J Chem Ecol 33:781–799.
- Jahner J.P., Bonilla M.M., Badik K.J., Shapiro A.M., Forister M.L. 2011. Use of exotic hosts by Lepidoptera: widespread species colonize more novel hosts. Evolution, 65(9): 19–2.
- Keane R.M. and Crawley M.J. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. Trends Ecol. Evol. 17: 164–170.
- Keeler M.S., Chew F.S. 2008. Escaping an evolutionary trap: preference and performance of a native insect on an exotic invasive host. Oecologia, 156: 559–568.
- Khuroo A.A., Rashid I., Reshi Z., Dar G.H., Wafai B.A. 2007. The alien flora of Kashmir Himalaya. Biol Invasions 9(3): 269–292.
- Khuroo A.A., Reshi Z.A., Malik A.H., Weber E., Rashid I., Dar G.H. 2012b. Alien flora of India: taxonomic composition, invasion status and biogeographic affiliations. Biol Invasions. 14(1): 99–113.
- Mahendiran G., Dar M.A., & Akbar S.A. 2019. *Altica himalayensis* (Chen), an emerging pest of temperate horticultural crops from Kashmir valley. Halteres, 10, 7–18.
- Maron J.L., and Vila M. 2001. When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypothesis OIKOS 95: 361–373.
- Martinkova Z., & Honek A. 2004. *Gastrophysa viridula* (Coleoptera: Chrysomelidae) and biocontrol of *Rumex*-a review. Plant Soil and Environment, 50(1), 1–9.
- Messing R.H., & Wright M.G. 2006. Biological control of invasive species: solution or pollution? Frontiers in Ecology and the Environment, 4(3), 132–140.
- Mehraj G., Khuroo A.A., Qureshi S., Muzafar I., Friedman C.R., & Rashid I. 2018. Patterns of alien plant diversity in the urban landscapes of global biodiversity hotspots: a case study from the Himalayas. Biodiversity and Conservation, 27(5), 1055–1072.
- Munshi A.H. 1975. An addition to Indian Polygonums from Northwestern Himalayas. J Bombay Nat Hist Soc 74:388–389.
- Munshi A.H., Javeid G.N. 1976. *Rumex plaustris* Sm. – a new record for India. Geobios 3:72.
- Munshi A.H., Javeid G.N. 1986. Systematic studies in Polygonaceae of Kashmir Himalaya. Scientific Publishers, Jodhpur, India.
- Mitchell C.E., Agrawal A.A., Bever J.D., Gilbert G.S. 2006. Biotic interactions and plant invasions. Ecology Letters 9: 726–740.
- Orians C.M., & Ward D. 2010. Evolution of plant defenses in nonindigenous environments. Annual review of entomology, 55(1), 439–459.
- Park J., Lee I.Y., Park J.E., & Kwon O. 2008. *Allantus lucifer* (Hymenoptera: Tenthredinidae), a candidate agent for the biological control of *Rumex* spp. Entomological Research, 38(3), 221–225.
- Parker J.D., Hay M.E. 2005. Biotic resistance to plant invasions? Native herbivores prefer non-native plants. Ecol Lett. 8: 959–967.
- Pathak R., Negi V.S., Rawal R.S., Bhatt I.D. 2019. Alien Plant Invasion in the Indian Himalayan Region; State of knowledge and research opportunities. Biodiversity and Conservation. 28: 3073–3102.
- Rather B.A., Hussain B., & Mir G.M. 2017. Seasonal Incidence and Biodiversity of Flea Beetles (Coleoptera, Alticinae) in a Brassicaceous Vegetable Agro-Ecosystem of Kashmir Valley. Entomological News, 127(3), 252–268.
- Razak N., & Ahmad I. 2020. Diversity of insects infesting medicinal and aromatic plants in the Kashmir Valley. In Biodiversity of the Himalaya: Jammu and Kashmir State, 801–820. Springer, Singapore.
- Reid CAM., & Beatson M. 2015. Disentangling a taxonomic nightmare: a revision of the Australian, Indomalayan and Pacific species of *Altica* Geoffroy, 1762 (Coleoptera: Chrysomelidae: Galerucinae). Zootaxa, 3918(4), 503–551.
- Rodgers W.A., Panwar H.S. 1988. Planning a wild life protected area network in India. 1988.
- Sekar K.C. 2012. Invasive Alien Plants of Indian Himalayan Region-Diversity and Implication. American Journal of Plant Sciences. 3: 177–184.
- Simberloff D., & Von Holle B. 1999. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? Biological invasions, 1(1), 21–32.
- Stewart R.R. 1972. An annotated catalogue of the vascular plants of West Pakistan and Kashmir. Fakhri Press, Karachi, Pakistan.
- Sushilkumar. 1993. Biological control of forests and waste land weeds in India. Annals of Entomology 11(2): 131–153.
- Sushilkumar. 2015. History, progress and prospects of classical biological control in India. Indian Journal of Weed Science 47(3): 306–320.
- Sunny A., Diwakar S., Sharma G.P. 2015. Native insects and invasive plants encounters. Arthropod: Plant Interactions, 9(4): 323–331.
- Sun K.K., Yu W.S., Jiang J.J., 2019. Mismatches between the resources for adult herbivores and their offspring suggest invasive *Spartina alterniflora* is an ecological trap. J Ecol. 00: 1–14.
- Winston R., Schwarzlander M., Hinz H.L., Day M.D., Cock M.J., Julien M. 2014. Biological control of weeds: A world catalogue of agents and their target weeds.
- Xiaoshui W. 1991. *Gastrophysa atrocyanae* (Col: Chrysomelidae), an agent for biological control of the dock, *Rumex japonicus* (Polygonaceae) in China. International Journal of Pest Management, 37(4), 383–386.

# USE OF *SPARTINA ALTERNIFLORA* LOISEL. (GRAMINEAE) SALT MARSHES BY JUVENILE FISHES: EFFECTS OF THE PRESENCE OF *MAGALLANA GIGAS* (THUNBERG, 1793) ON DISTRIBUTION PATTERNS

©2026 Lucas M. Molina (<https://orcid.org/0000-0002-0574-2367>)<sup>a, b</sup>, Leonel Luppi<sup>b</sup>, Daniel Barrio<sup>a, b</sup>

<sup>a</sup> Universidad Nacional de Río Negro, Viedma, Río Negro, 8500, Argentina

<sup>b</sup> CIT Río Negro (UNRN-CONICET), Viedma, Río Negro, 8500, Argentina

Received January 07, 2026. Revised May 28, 2026. Accepted August 19, 2026

Salt marshes are ecologically important ecosystems that provide high biodiversity and key ecosystem services but are increasingly threatened by global wetland loss driven by climate change, sea-level rise, and human activities. Invasive species such as the Pacific oyster *Magallana gigas* can function as autogenic ecosystem engineers, which modify habitat structure and associated biological communities. In the Bahía Blanca Estuary, Argentina, we evaluated the effects of oyster presence on fish assemblages in vegetated *Spartina alterniflora* marshes and adjacent non-vegetated habitats. Fish were sampled using gillnets during nine tidal cycles, and changes in prey availability and sediment characteristics were also assessed. Vegetated areas showed higher fish abundance, greater species diversity, and larger body sizes than non-vegetated oyster-dominated areas. Oyster invasion was additionally associated with shifts in benthic food resources and sediment properties. These results demonstrate that *M. gigas* significantly alters fish assemblage structure, underscoring the need to incorporate biological invasions into salt marsh conservation and management strategies.

**Keywords:** salt marshes; Bahía Blanca Estuary; *Magallana gigas*; fish; *Spartina alterniflora*.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-3-262-267

Full text of the paper is published in Russian Journal of Biological Invasions.

## REFERENCES

- Adam, P. (2019). Salt marsh restoration. In Coastal wetlands (pp. 817-861). Elsevier.
- Akin, S., Buhan, E., Winemiller, K.O., & Yilmaz, H. (2005). Fish assemblage structure of Koycegiz Lagoon Estuary, Turkey: spatial and temporal distribution patterns in relation to environmental variation. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 64, 671-684.
- Anderson, M.J., & Millar, R.B. (2004). Spatial variation and effects of habitat on temperate reef fish assemblages in northeastern New Zealand. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 305(2), 191-221.
- Baker, R., Taylor, M.D., Able, K.W., Beck, M.W., Cebrian, J., Colombano, D.D., & Staver, L.W. (2020). Fisheries rely on threatened salt marshes. *Science*, 370(6517), 670-671.
- Battini, N., Giachetti, C.B., Castro, K.L., Bortolus, A., & Schwindt, E. (2021). Predator-prey interactions as key drivers for the invasion success of a potentially neurotoxic sea slug. *Biological Invasions*, 23(4), 1207-1229.
- Beck, M.W., Heck, K.L., Able, K.W., Childers, D.L., Eggleston, D.B., Gillanders, B.M., & Weinstein, M.P. (2001). The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates. *Bioscience*, 51(8), 633-641.
- Bell, J.D., & Pollard, D. (1989). Ecology of fish assemblages and fisheries associated with seagrasses. In A.W.D. Larkum, A.J. McComb, & S.A. Shepherd (Eds.), *Biology of seagrasses* (pp. 565-609). Elsevier, Amsterdam.
- Bertness, M.D. (1991). Zonation of *Spartina patens* and *Spartina alterniflora* in New England salt marsh. *Ecology*, 72(1), 138-148.
- Bertness, M.D. (1999). The ecology of Atlantic shorelines (vol. 417). Sunderland: Sinauer Associates.
- Bertness, M.D., & Coverdale, T.C. (2013). An invasive species facilitates the recovery of salt marsh ecosystems on Cape Cod. *Ecology*, 94(9), 1937-1943.
- Bertness, M.D., & Ellison, A.M. (1987). Determinants of pattern in a New England salt marsh plant community. *Ecological Monographs*, 57(2), 129-147.
- Bertness, M.D., & Hacker, S.D. (1994). Physical stress and positive associations among marsh plants. *The American Naturalist*, 144(3), 363-372.
- Boesch, D.F., & Turner, R.E. (1984). Dependence of fishery species on salt marshes: the role of food and refuge. *Estuaries*, 7(4), 460-468.
- Bortolus, A., Schwindt, E., & Iribarne, O. (2002). Positive plant-animal interactions in the high marsh of an Argentinean coastal lagoon. *Ecology*, 83(3), 733-742.

- Braga, A.C., Camacho, C., Marques, A., Gago-Martínez, A., Pacheco, M., & Costa, P.R. (2018). Combined effects of warming and acidification on accumulation and elimination dynamics of paralytic shellfish toxins in mussels *Mytilus galloprovincialis*. *Environmental Research*, 164, 647-654.
- Brown, A.C., & McLachlan, A. (2010). *The ecology of sandy shores*. Elsevier.
- Brucet, S., Boix, D., López-Flores, R., Badosa, A., Moreno-Amich, R., & Quintana, X.D. (2005). Zooplankton structure and dynamics in permanent and temporary Mediterranean salt marshes: taxon-based and size-based approaches. *Archiv für Hydrobiologie*, 162(4), 535-556.
- Burrows, M.T., Schoeman, D.S., Buckley, L.B., Moore, P., Poloczanska, E.S., Brander, K.M., & Richardson, A.J. (2011). The pace of shifting climate in marine and terrestrial ecosystems. *Science*, 334(6056), 652-655.
- Buscher, K., Ehinger, E., Gupta, P., Pramod, A. B., Wolf, D., Tweet, G., & Ley, K. (2017). Natural variation of macrophage activation as disease-relevant phenotype predictive of inflammation and cancer survival. *Nature Communications*, 8(1), 16041.
- Callaway, R.M. (1995). Positive interactions among plants. *The Botanical Review*, 61, 306-349.
- Camaño, A. (2012). *Humedales Costeros: Aportes científicos a su gestión sustentable*. Ediciones UC.
- Carlton, J.T. (2021). Patterns of transoceanic marine biological invasions in the Pacific Ocean. In *A Natural History of the Hawaiian Islands* (pp. 504-518). University of Hawaii Press.
- Carlton, J.T., & Cohen, A.N. (2003). Episodic global dispersal in shallow water marine organisms: the case history of the European shore crabs *Carcinus maenas* and *C. aestuarii*. *Journal of Biogeography*, 30(12), 1809-1820.
- Carlton, J.T., & Geller, J.B. (1993). Ecological roulette: the global transport of nonindigenous marine organisms. *Science*, 261(5117), 78-82.
- Castel, J., Labourg, P.J., Escaravage, V., Auby, I., & Garcia, M.E. (1989). Influence of seagrass beds and oyster parks on the abundance and biomass patterns of meio- and macrobenthos in tidal flats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 28(1), 71-85.
- Cech, J.J., Mitchell, S.J., Castleberry, D.T., & McEnroe, M. (1990). Distribution of California stream fishes: influence of environmental temperature and hypoxia. *Environmental Biology of Fishes*, 29, 95-105.
- Chao, L.N., & Musick, J.A. (1977). Life-history, feeding-habits, and functional-morphology of juvenile Sciaenid fishes in York River Estuary, Virginia. *Fishery Bulletin*, 75(4), 657.
- Chen, L., Song, Y., Li, S., Zhang, L., Zou, C., & Yu, D. (2012). The role of WRKY transcription factors in plant abiotic stresses. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Gene Regulatory Mechanisms*, 1819(2), 120-128.
- Cohen, A.N., & Carlton, J.T. (1998). Accelerating invasion rate in a highly invaded estuary. *Science*, 279(5350), 555-558.
- Colden, A.M., Fall, K.A., Cartwright, G.M., & Friedrichs, C.T. (2016). Sediment suspension and deposition across restored oyster reefs of varying orientation to flow: implications for restoration. *Estuaries and Coasts*, 39, 1435-1448.
- Connolly, R. (1994b). Removal of seagrass canopy: effects on small fish and their prey. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 184, 99-110.
- Connolly, R.M. (1994a). A comparison of fish assemblages from seagrass and unvegetated areas of a southern Australian estuary. *Marine and Freshwater Research*, 45(6), 1033-1044.
- Connolly, R.M., Dalton, A., & Bass, D.A. (1997). Fish use of an inundated saltmarsh flat in a temperate Australian estuary. *Australian Journal of Ecology*, 22, 222-226.
- Connor, E.F., & McCoy, E.D. (1979). The statistics and biology of the species-area relationship. *The American Naturalist*, 113(6), 791-833.
- Cousseau, M.B., Marchesi, M.C., Díaz de Astarloa, J.M., & González-Castro, M. (2011). The ichthyologic relationship between the Mar Chiquita coastal lagoon and the adjacent sea. *Historia Natural*, 1, 85-100.
- Crosby, S.C., Sax, D.F., Palmer, M.E., Booth, H.S., Deegan, L.A., Bertness, M.D., & Leslie, H.M. (2016). Salt marsh persistence is threatened by predicted sea-level rise. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 181, 93-99.
- Cyrus, D.P., & Blaber, S.J.M. (1987a). The influence of turbidity on juvenile marine fishes in estuaries. Part 1. Field studies at Lake St. Lucia on the southeastern coast of Africa. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 109(1), 53-70.
- Cyrus, D.P., & Blaber, S.J.M. (1987b). The influence of turbidity on juvenile marine fishes in estuaries. Part 2. Laboratory studies, comparisons with field data and conclusions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 109(1), 71-91.
- da Cunha Lana, P., & Guiss, C. (1992). Macrofauna-plant-biomass interactions in a euhaline salt marsh in Paranaguá Bay (SE Brazil). *Marine Ecology Progress Series*, 80, 57-64.
- Darrigran, G., Agudo-Padrón, I., Baez, P., Belz, C., Cardoso, F., Carranza, A., & Damborenea, C. (2020). Non-native mollusks throughout South America: emergent patterns in an understudied continent. *Biological Invasions*, 22, 853-871.
- Davy, A.J., Brown, M.J., Mossman, H.L., & Grant, A. (2011). Colonization of a newly developing salt marsh: disentangling independent effects of elevation and redox potential on halophytes. *Journal of Ecology*, 99(6), 1350-1357.
- De Groot, S.J. (1971). On the interrelationships between morphology of the alimentary tract, food and feeding behaviour in flatfishes (Pisces: Pleuronectiformes). *Netherlands Journal of Sea Research*, 5(2), 121-196.
- Diederich, S., Nehls, G.J.E.E., Van Beusekom, J.E., & Reise, K. (2005). Introduced Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) in the northern Wadden Sea: invasion accelerated by warm summers? *Helgoland Marine Research*, 59(2), 97-106.
- Dolmer, P., Holm, M.W., Strand, A., *et al.* (2014). The invasive Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, in Scandinavian coastal waters. 70 p.
- Downes, S., & Shine, R. (1998). Heat, safety or solitude? Using habitat selection experiments to identify a lizard's priorities. *Animal Behaviour*, 55(5), 1387-1396.



- Edgar, G.J., & Shaw, C. (1995). The production and trophic ecology of shallow-water fish assemblages in southern Australia II. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 194(1), 83-106.
- Eleftheriou, A. (Ed.). (2013). *Methods for the study of marine benthos*. John Wiley & Sons.
- Escapa, M., Perillo, G.M., & Iribarne, O. (2015). Biogeomorphically driven salt pan formation in *Sarcocornia*-dominated salt-marshes. *Geomorphology*, 228, 147-157.
- Faria, J., Prestes, A.C.L., Moreu, I., Cacabelos, E., & Martins, G.M. (2022). Dramatic changes in the structure of shallow-water marine benthic communities following the invasion by *Rugulopteryx okamurae* (Dictyotales, Ochrophyta) in Azores (NE Atlantic). *Marine Pollution Bulletin*, 175, 113358.
- Fei, S., Phillips, J., & Shouse, M. (2014). Biogeomorphic impacts of invasive species. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45, 69-87.
- Fernandez, T.V., Milazzo, M., Badalamenti, F., & D'Anna, G. (2005). Comparison of the fish assemblages associated with *Posidonia oceanica* after the partial loss and consequent fragmentation of the meadow. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 65(4), 645-653.
- Figuerola, D.E. (2019). Clave de peces marinos del Atlántico Sudoccidental, entre los 33°S y 56°S. *Publicación del INIDEP. Mar del Plata*.
- Gedan, K.B., Crain, C.M., & Bertness, M.D. (2009). Small-mammal herbivore control of secondary succession in New England tidal marshes. *Ecology*, 90(2), 430-440.
- Giangiobbe, A., & Sánchez, F. (1993). Alimentación de la saraca (*Brevoortia aurea*). *Frente Marítimo*, 14, 71-80.
- Gilby, B.L., Weinstein, M.P., Baker, R., Cebrian, J., Alford, S.B., Chelsky, A., & Ziegler, S.L. (2021). Human actions alter tidal marsh seascapes and the provision of ecosystem services. *Estuaries and Coasts*, 44, 1628-1636.
- Grabowski, J.H., Hughes, A.R., Kimbro, D.L., & Dolan, M. A. (2005). How habitat setting influences restored oyster reef communities. *Ecology*, 86(7), 1926-1935.
- Gray, V.R., & Ríos, M.P. (1996). Salinidad y el nivel del agua como factores en la distribución de la vegetación en la ciénaga del NW de Campeche, México. *Acta Botánica Mexicana*, 34, 53-61.
- Grenouillet, G., Pont, D., & Seip, K.L. (2002). Abundance and species richness as a function of food resources and vegetation structure: juvenile fish assemblages in rivers. *Ecography*, 25(6), 641-650.
- Hammer, Ø., & Harper, D.A. (2001). Past: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1), 1.
- Harding, J.M. (2001). Temporal variation and patchiness of zooplankton around a restored oyster reef. *Estuaries*, 24, 453-466.
- Harwell, H.D., Posey, M.H., & Alphin, T.D. (2011). Landscape aspects of oyster reefs: effects of fragmentation on habitat utilization. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 409(1-2), 30-41.
- Heck, K.L., & Thoman, T.A. (1984). The nursery role of seagrass meadows in the upper and lower reaches of the Chesapeake Bay. *Estuaries*, 7, 70-92.
- Heck, K.L., Hays, G., & Orth, R.J. (2003). Critical evaluation of the nursery role hypothesis for seagrass meadows. *Marine Ecology Progress Series*, 253, 123-136.
- Herbert, R.J., Humphreys, J., Davies, C.J., Roberts, C., Fletcher, S., & Crowe, T.P. (2016). Ecological impacts of non-native Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) and management measures for protected areas in Europe. *Biodiversity and Conservation*, 25, 2835-2865.
- Hines, J.M., Hungerford, H.R., & Tomera, A.N. (1987). Analysis and synthesis of research on responsible environmental behaviour: A meta-analysis. *The Journal of Environmental Education*, 18(2), 1-8.
- Holbrook, S.J., & Schmitt, R.J. (1988). The combined effects of predation risk and food reward on patch selection. *Ecology*, 69(1), 125-134.
- Hollingsworth, A., & Connolly, R.M. (2006). Feeding by fish visiting inundated subtropical saltmarsh. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 336(1), 88-98.
- Holmer, M., Gribsholt, B., & Kristensen, E. (2002). Effects of sea level rise on growth of *Spartina anglica* and oxygen dynamics in rhizosphere and salt marsh sediments. *Marine Ecology Progress Series*, 225, 197-204.
- Hosack, G.R., Dumbauld, B.R., Ruesink, J.L., & Armstrong, D.A. (2006). Habitat associations of estuarine species: comparisons of intertidal mudflat, seagrass (*Zostera marina*), and oyster (*Crassostrea gigas*) habitats. *Estuaries and Coasts*, 29, 1150-1160.
- Houser, D.S., & Allen, D.M. (1996). Zooplankton dynamics in an intertidal salt-marsh basin. *Estuaries*, 19, 659-673.
- Houttuijn Bloemendaal, L.J., FitzGerald, D.M., Hughes, Z.J., Novak, A.B., & Georgiou, I.Y. (2023). Reevaluating the wave power-salt marsh retreat relationship. *Scientific Reports*, 13(1), 2884.
- Hovel, K.A., Fonseca, M.S., Myer, D.L., Kenworthy, W.J., & Whitfield, P.E. (2002). Effects of seagrass landscape structure, structural complexity and hydrodynamic regime on macrofaunal densities in North Carolina seagrass beds. *Marine Ecology Progress Series*, 243, 11-24.
- Hozbor, N.M., & García de la Rosa, S.B. (2000). Alimentación de juveniles de corvina rubia (*Micropogonias furnieri*) en la laguna costera Mar Chiquita (Buenos Aires, Argentina).
- Hughes, Z., Farron, S.J., & FitzGerald, D.M. (2022). Differential Headward Erosion of Marsh Tidal Creeks: Ecological and Physical Causes. Available at SSRN 4112818.
- IPCC. (2007). Cuarto informe de evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático (IPCC).
- Isacch, J.P., Costa, C.S.B., Rodríguez-Gallego, L., Conde, D., Escapa, M., Gagliardini, D.A., & Iribarne, O.O. (2006). Distribution of saltmarsh plant communities associated with environmental factors along a latitudinal gradient on the south-west Atlantic Coast. *Journal of Biogeography*, 33, 888-900.
- Jackson, J.B. (1985). *Discovering the vernacular landscape*. Kingsford, M., & Battershill, C. (1998). *Studying temperate marine environments: A handbook for ecologists*. Canterbury University Press.



- Kneib, R.T. (1997). The role of tidal marshes in the ecology of estuarine nekton. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 35, 163-220.
- Lefeuvre, J.C., Bouchard, V., Feunteun, E., Grare, S., Lafaille, P., & Radureau, A. (2000). European salt marshes diversity and functioning: the case study of the Mont Saint-Michel bay, France. *Wetlands Ecology and Management*, 8, 147-161.
- Lenihan, H.S., & Peterson, C.H. (1998). How habitat degradation through fishery disturbance enhances impacts of hypoxia on oyster reefs. *Ecological Applications*, 8(1), 128-140.
- Leonard, L.A., & Luther, M.E. (1995). Flow hydrodynamics in tidal marsh canopies. *Limnology and Oceanography*, 40(8), 1474-1484.
- Levin, S.A. (1994). Patchiness in marine and terrestrial systems: from individuals to populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 343(1303), 99-103.
- Lewis, D.B., & Eby, L.A. (2002). Spatially heterogeneous refugia and predation risk in intertidal salt marshes. *Oikos*, 96(1), 119-129.
- Little, C. (2000). *The biology of soft shores and estuaries*. Oxford University Press.
- Lortie, C.J., & Callaway, R.M. (2006). Re-analysis of meta-analysis: support for the stress-gradient hypothesis. *Journal of Ecology*, 94(1), 7-16.
- Lough, R.G., Valentine, P.C., Potter, D.C., Auditore, P.J., Bolz, G.R., Neilson, J.D., & Perry, R.I. (1989). Ecology and distribution of juvenile cod and haddock in relation to sediment type and bottom currents on eastern Georges Bank. *Marine Ecology Progress Series*, 1-12.
- MacArthur, R.H. (1965). Patterns of species diversity. *Biological Reviews*, 40(4), 510-533.
- Mack, R.N., Simberloff, D., Mark Lonsdale, W., Evans, H., Clout, M., & Bazzaz, F.A. (2000). Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, 10(3), 689-710.
- Martinetto, P., Ribeiro, P., & Iribarne, O. (2007). Changes in distribution and abundance of juvenile fishes in intertidal soft sediment areas dominated by the burrowing crab *Chasmagnathus granulatus*. *Marine and Freshwater Research*, 58, 194-203.
- Massicotte, P., Bertolo, A., Brodeur, P., Hudon, C., Mingelbier, M., & Magnan, P. (2015). Influence of the aquatic vegetation landscape on larval fish abundance. *Journal of Great Lakes Research*, 41(3), 873-880.
- Mendoza-Carranza, M., & Vieira, J. (2008). Whitemouth croaker *Micropogonias furnieri* (Desmarest, 1823) feeding strategies across four southern Brazilian estuaries. *Aquatic Ecology*, 42, 83-93.
- Méndez Casariego, A., Schwindt, E., & Iribarne, O. (2004). Evidence of habitat structure-generated bottleneck in the recruitment process of the SW Atlantic crab *Cyrtograpsus angulatus*. *Marine Biology*, 145, 259-264.
- Michalet, R., & Pugnaire, F.I. (2016). Facilitation in communities. *Functional Ecology*, 30(1), 3-9.
- Minello, T.J., Able, K.W., Weinstein, M.P., & Hays, C.G. (2003). Salt marshes as nurseries for nekton: testing hypotheses on density, growth and survival through meta-analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 246, 39-59.
- Mobberley, D.G. (1953). *Taxonomy and distribution of the genus Spartina*. Iowa State University.
- Molina, L.M. (2013). El rol de la biota en los procesos de estabilización-desestabilización de sedimentos estuariales. PhD thesis. Universidad Nacional del Sur. Argentina, 289 pp.
- Molina, L.M., & López Gappa, J.J. (2016). Biogenic structures of a non-native bryozoan increase colonization by invasive species and cause *Spartina alterniflora* die-off. *Marine & Freshwater Invasive Species: Ecology, Impact, and Management (MFIS)*. Buenos Aires.
- Molina, L.M., Gonzales Dubox, C., & Lopez Carzola, A. (2023a). Southernmost occurrence of *Gobiosoma hemigymnum* (Eigenmann & Eigenmann, 1888) on salt marshes of the Bahía Blanca estuary, Argentina: an unusual finding. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 103, e31, 1-6.
- Molina, L.M., Nicolás León, & Barrio, D.E. (2019). Relative impacts of eutrophication and consumers on shoreline stability in a salt marsh. *Congreso COLACMAR*.
- Molina, L.M., Valiñas, M.S., Pratolongo, P.D., Elias, R., & Perillo, G.M. (2017). Effect of Whitemouth Croaker (*Micropogonias furnieri*, Pisces) on the stability of the sediment of salt marshes – an issue to be resolved. *Estuaries and Coasts*, 40, 1795-1807.
- Molina, M.A., Luppi, L., Luna, M., Barrio, D., & Molina, L.M. (2023b). Efecto de *Magallana gigas* en el uso de marismas por peces en marismas. *Reunión Argentina de Ecología*. Bariloche, Argentina.
- Morgan, P.A., Burdick, D.M., & Short, F.T. (2009). The functions and values of fringing salt marshes in northern New England, USA. *Estuaries and Coasts*, 32, 483-495.
- Mouritsen, K.N., & Jensen, K.T. (1992). Choice of microhabitat in tactile foraging dunlins *Calidris alpina*: the importance of sediment penetrability. *Marine Ecology Progress Series*, 85, 1-8.
- Neill, W.H., & Magnuson, J.J. (1974). Distributional ecology and behavioral thermoregulation of fishes in relation to heated effluent from a power plant at Lake Monona, Wisconsin. *Transactions of the American Fisheries Society*, 103(4), 663-710.
- Nomann, B.E., & Pennings, S.C. (1998). Fiddler crab-vegetation interactions in hypersaline habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 225(1), 53-68.
- Orensanz, J.M., Schwindt, E., Pastorino, G., Bortolus, A., Casas, G., Darrigran, G., & Vallarino, E.A. (2002). No longer the pristine confines of the world ocean: a survey of exotic marine species in the southwestern Atlantic. *Biological Invasions*, 4, 115-143.
- Orth, R.J. (1992). A perspective on plant-animal interactions in seagrasses: physical and biological determinants influencing plant and animal abundance. In D. M. John, S. J. Hawkins, & J. H. Price (Eds.), *Plant-Animal Interactions in the Marine Benthos*. Clarendon Press, Oxford.
- Orth, R.J., & van Montfrans, J. (1990). Utilization of marsh and seagrass habitats by early stages of *Callinectes sapidus*: a latitudinal perspective. *Bulletin of Marine Science*, 46(1), 126-144.

- Padilla, D.K. (2010). Context-dependent impacts of a non-native ecosystem engineer, the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Integrative and Comparative Biology*, 50(2), 213-225.
- Paterson, A.W., & Whitfield, A.K. (2000). Do shallow-water habitats function as refugia for juvenile fishes? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 51(3), 359-364.
- Pereyra, P.J., de la Barra, P., Saad, J.F., Gastaldi, M., Arcángel, A.E., Rodríguez, E.A., & Narvarte, M. (2021). Unraveling facilitation among introduced species, a mechanistic approach. *Biological Invasions*, 23(11), 3483-3496.
- Perillo, G. M. E., and M. E. Sequeira (1989). Geomorphologic and sediment transport characteristics of the middle reach of the Bahía Blanca estuary (Argentina). *Journal of Geophysical Research*, 94(C10), 14351-14362.
- Perillo, G.M., & Iribarne, O.O. (2003). Processes of tidal channel development in salt and freshwater marshes. *Earth Surface Processes and Landforms*, 28(13), 1473-1482.
- Piccolo, M. C., & Perillo, G. M. E. (1990). Physical characteristics of the Bahía Blanca estuary (Argentina). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 31, 303-317.
- Piccolo, M.C., & Perillo, G.M.E. (2000). Geomorfología de los estuarios: una vision diferente.
- Piovan, M.J., Zapperi, G.M., & Prato-longo, P.D. (2014). Seed germination of *Atriplex undulata* under saline and alkaline conditions. *Seed Science and Technology*, 42(2), 286-292.
- Platell, M.E., & Freewater, P. (2009). Importance of salt-marsh to fish species of a large south-eastern Australian estuary during a spring tide cycle. *Marine and Freshwater Research*, 60(9), 936-941.
- Poloczanska, E.S., Brown, C.J., Sydeman, W.J., Kiessling, W., Schoeman, D.S., Moore, P.J., & Richardson, A.J. (2013). Global imprint of climate change on marine life. *Nature Climate Change*, 3(10), 919-925.
- Ren, X., Zhang, X., Yan, C., & Gozgor, G. (2022). Climate policy uncertainty and firm-level total factor productivity: Evidence from China. *Energy Economics*, 113, 10620.
- Ríos, I., Bouza, P.J., Bortolus, A., & del Pilar Alvarez, M. (2018). Soil-geomorphology relationships and landscape evolution in a southwestern Atlantic tidal salt marsh in Patagonia, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 84, 385-398.
- Rodríguez, L.F. (2006). Can invasive species facilitate native species? Evidence of how, when, and why these impacts occur. *Biological Invasions*, 8, 927-939.
- Schwaner, C., Barbosa, M., Schwemmer, T.G., Pales Espinosa, E., & Allam, B. (2023). Increased food resources help eastern oyster mitigate the negative impacts of coastal acidification. *Animals*, 13(7), 1161.
- Schwindt, E., & Bortolus, A. (2017). Aquatic invasion biology research in South America: Geographic patterns, advances and perspectives. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 20(4), 322-333.
- Schwindt, E., Gappa, J.L., Raffo, M.P., Tatián, M., Bortolus, A., Orensanz, J.M., & Sueiro, M.C. (2014). Marine fouling invasions in ports of Patagonia (Argentina) with implications for legislation and monitoring programs. *Marine Environmental Research*, 99, 60-68.
- Sih, A. (1992). Prey uncertainty and the balancing of anti-predator and feeding needs. *The American Naturalist*, 139(5), 1052-1069.
- Silliman, B.R., & Bertness, M.D. (2002). A trophic cascade regulates salt marsh primary production. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(16), 10500-10505.
- Smith, L.D., & Coull, B.C. (1987). Juvenile spot (*Pisces*) and grass shrimp predation on meiobenthos in muddy and sandy substrata. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 105(2-3), 123-136.
- Sogard, S.M., & Able, K.W. (1991). A comparison of eelgrass, sea lettuce macroalgae, and marsh creeks as habitats for epibenthic fishes and decapods. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 33(5), 501-519.
- Stunz, G.W., & Minello, T.J. (2001). Habitat-related predation on juvenile wild-caught and hatchery-reared red drum *Sciaenops ocellatus* (Linnaeus). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 260(1), 13-25.
- Thomas, B.E., & Connolly, R.M. (2001). Fish use of subtropical saltmarshes in Queensland, Australia: relationships with vegetation, water depth and distance onto the marsh. *Marine Ecology Progress Series*, 209, 275-288.
- Thunberg, C.P. (1793). Tekning och Beskrifning på en stor Ostronsort ifrån Japan. *Kongliga Vetenskaps Akademiens Nya Handlingar*, 14(4-6), 140-142.
- Traut, B.H. (2005). The role of coastal ecotones: a case study of the salt marsh/upland transition zone in California. *Journal of Ecology*, 279-290.
- Troost, K. (2010). Causes and effects of a highly successful marine invasion: case-study of the introduced Pacific oyster *Crassostrea gigas* in continental NW European estuaries. *Journal of Sea Research*, 64(3), 145-165.
- Underwood, A.J. (1992). Beyond BACI: the detection of environmental impacts on populations in the real, but variable, world. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 161(2), 145-178.
- Underwood, A.J. (1997). *Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance*. Cambridge University Press.
- Valiela, I., & Valiela, I. (1995). *Marine ecological processes* (vol. 686). New York: Springer.
- Valiñas, M.S., Molina, L.M., Addino, M., Montemayor, D.I., Acha, E.M., & Iribarne, O.O. (2012). Biotic and environmental factors affect Southwest Atlantic saltmarsh use by juvenile fishes.
- Van der Wal, D., & Pye, K. (2004). Patterns, rates and possible causes of saltmarsh erosion in the Greater Thames area (UK). *Geomorphology*, 61(3-4), 373-391.
- Weisburd, R.S., & Laws, E.A. (1990). Free water productivity measurements in leaky mariculture ponds. *Aquacultural Engineering*, 9(6), 377-403.
- Whitfield, A.K. (1999). Ichthyofaunal assemblages in estuaries: a South African case study. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 9, 151-186.
- Whitman, E.R., & Reidenbach, M.A. (2012). Benthic flow environments affect recruitment of *Crassostrea virginica* larvae to an intertidal oyster reef. *Marine Ecology Progress Series*, 463, 177-191.
- Wilson, C A., Hughes, Z.J., & FitzGerald, D.M. (2022). Causal relationships among sea level rise, marsh crab

- activity, and salt marsh geomorphology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 119(9), e2111535119.
- Wolanski, E., Martinez, J.A., & Richmond, R.H. (2009). Quantifying the impact of watershed urbanization on a coral reef: Maunalua Bay, Hawaii. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 84(2), 259-268.
- Zar, J.H. (1999). *Biostatistical analysis*. Englewood Cliff: Prentice-Hall.

# ***MNEMIOPSIS LEIDYI* (CTENOPHORA: TENTACULATA) COMMUNITY STRUCTURE IN THE SOUTHERN CASPIAN SEA: DECADAL CHANGES**

©2026 Nabiallah Kheirabadi<sup>a</sup>, Mehdi Ghodrati Shojaei<sup>a\*</sup>, Behrooz Abtahi<sup>b</sup>,  
Nemat Mahmoudi<sup>c</sup>, Sergey Vostokov<sup>d</sup>, Aboulghasem Roohi<sup>e</sup>

<sup>a</sup> Department of Marine Biology, Faculty of Natural Resources and Marine Sciences,  
Tarbiat Modares University, 4641776489, Noor, Iran

<sup>b</sup> Department of Animal, Marine and Biology and Biotechnology, Faculty of Life Science and  
Biotechnology, Shahid Beheshti University, Tehran, Iran

<sup>c</sup> Department of Aquaculture, Faculty of Natural Resources and Marine Sciences,  
Tarbiat Modares University, 4641776489, Noor, Iran

<sup>d</sup> Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, 36 Nakhimovskiy Prospekt, 117997 Moscow, Russia

<sup>e</sup> Caspian Sea Ecological Research Center, Iranian Fisheries Science Research Institute, Sari, Iran  
email address: \*mshojaei@modares.ac.ir

Received November 5, 2025. Revised: May 28, 2026. Accepted: August 18, 2026

*Mnemiopsis leidyi* has markedly altered plankton dynamics and disrupted the food web in the Caspian Sea region. This study compared 10-year changes in the population structure of *M. leidyi* in the southern Caspian Sea by comparing seasonal samples collected in two years (2011 and 2021), along three transects. Sampling was conducted across three depth layers-surface (0–10 m), middle (10–20 m), and deep (20–30 m) to study vertical distribution patterns. The results showed that Neka had the highest abundance of ctenophores among other sites with the highest abundance of the *M. leidyi* being observed in the larval stage in both periods. There was a marked decrease in abundance for *M. leidyi* throughout all stages in 2021, particularly in the middle and deep layers at the Babolsar and Neka sites. Vertical patterns showed that *M. leidyi* was concentrated in the upper layer (0–10 m), where temperature, oxygen, and food resources were most favorable. However, seasonal peaks shifted from summer dominance in 2011 to autumn in 2021. Seasonally, only the autumn exhibited a significant difference in *M. leidyi* abundance between these two periods. This suggests potential seasonal variations in the factors influencing the ctenophore population dynamics due to changes in temperature during these seasons. The appearance of ctenophore, *Beroe ovata*, global warming and environmental degradation has been identified as possible contributors to the decline of *M. leidyi* population.

**Keywords:** Southern Caspian Sea, community structure, abundance, environmental factors, invasive species, ctenophore

DOI: 10.35885/1996-1499-19-3-268-271

Full text of the paper is published in Russian Journal of Biological Invasions.

## REFERENCES

- Abtahi, B., Barazandeh, M., Esmacili, A., & Javanshir, A. (2009). Comparison between two Caspian zooplankton; invasive *Mnemiopsis leidyi* And *Acartia tonsa* in sensitivity to oil pollution. *Environmental Sciences*, 6(2), 11–20. <https://doi.org/https://www.magiran.com/p865971>
- Anderson, M. J., & Walsh, D. C. I. (2013). PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: What null hypothesis are you testing? *Ecological Monographs*, 83(4), 557–574. <https://doi.org/10.1890/12-2010.1>
- APHA. (2023). American Public Health Association, American Water Works Association, Water Environment Federation. Lipps WC, Braun-Howland EB, Baxter TE, eds. Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater: (24th ed.). APHA, AWWA, WEF.
- Bagheri, S., Sabkara, J., & Kideys, A. E. (2024). Effect of Non-Native Ctenophore *Beroe ovata* on Invader *Mnemiopsis leidyi* and Mesozooplankton in the South-Western Caspian Sea. *Inland Water Biology*, 17(6), 1022–1039. <https://doi.org/10.1134/S1995082923600321>
- Bagirov, R. M. (1989). The Azov and Black Sea species introduced to the Caspian benthos and biofouling. University of Baku.
- Brotz, L., Cheung, W. W. L., Kleisner, K., Pakhomov, E., & Pauly, D. (2012). Increasing jellyfish populations: Trends in Large Marine Ecosystems. *Hydrobiologia*, 690(1), 3–20. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1039-7>
- Chao, A., Hsieh, T. C., & Colwell, R. K. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers : A framework for sampling and estimation in species diversity studies Rarefaction and extrapolation with Hill numbers : a



- framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84(1), 45–67. <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>
- Clarke, K. R., & Gorley, R. N. (2015). PRIMER v7; PRIMER-E: Plymouth. *Primer-E: Plymouth*, 300. <https://www.primer-e.com/our-software/primer-version-7/>
- Colin, S. P., Costello, J. H., Hansson, L. J., & Dabiri, J. O. (2010). Stealth predation and the predatory success of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *PANAS*, 107(40), 17224–17227. <https://doi.org/10.1073/pnas.1003170107>
- Costello, J. H., Bayha, K. M., Mianzan, H. W., Shiganova, T. A., & Purcell, J. E. (2012). Transitions of *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora: Lobata) from a native to an exotic species: a review. *Hydrobiologia*, 690, 21–46. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1037-9>
- Dumont, H. J. (1998). The Caspian Lake: History, biota, structure, and function. *Limnology and Oceanography*, 43(1), 44–52. <https://doi.org/10.4319/lo.1998.43.1.0044>
- Dumont, H. J., Shiganova, T. A., & Niermann, U. (2004). Aquatic invasions in the Black, Caspian, and Mediterranean seas: the ctenophores *Mnemiopsis leidyi* and *Beroe* in the Ponto-Caspian and other aquatic invasions. 304.
- Esmaili Sari, A., Khodabandeh, S., Abtahi, B., Seyfabadi, J., & Ershad, H. (1999). Report of the first observation of ctenophores in the Caspian Sea. *Journal of Environmental Science and Technology*, 3, 63–68. <https://doi.org/https://civilica.com/doc/1316190>
- Finenko, G. A., Kideys, A. E., Anninsky, B. E., Shiganova, T. A., Roohi, A., Tabari, M. R., Rostami, H., & Bagheri, S. (2006). Invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Caspian Sea: feeding, respiration, reproduction and predatory impact on the zooplankton community. *Marine Ecology Progress Series*, 314, 171–185. <https://doi.org/https://publications.jrc.ec.europa.eu/repository/handle/JRC34067>
- Gambill, M., Möller, L. F., & Peck, M. A. (2015). Effects of temperature on the feeding and growth of the larvae of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *Journal of Plankton Research*, 37(5), 1001–1005. <https://doi.org/https://doi.org/10.1093/plankt/fbv039>
- Ghabooli, S., Shiganova, T. A., Zhan, A., Cristescu, M. E., MacIsaac, P. E.-A., & J., H. (2011). Multiple introductions and invasion pathways for the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in Eurasia. *Biological Invasions*, 13, 679–690. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9859-8>
- Hays, G. C., Richardson, A. J., & Robinson, C. (2005). Climate change and marine plankton. *TRENDS in Ecology and Evolution*, 20(6), 337–344. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.03.004>
- Hossieni, A., Roohi, A., Ganjian Khanari, A Roushantabari, M., Hashemian, A Solimanroudi A Nasrollazadeh, H Najafpour, S., Varedi, A., & Vahedi, F. (1996). *Hydrology and hydrobiology of the southern Caspian Sea*. Caspian sea research institute of ecology.
- Ivanov, V. P., Kamakin, A. M., Ushivtzev, V. B., Shiganova, T. A., Zhukova, O., Aladin, N., Wilson, S. I., Harbison, G. R., & Dumont, H. J. (2000). Invasion of the Caspian Sea by the comb jellyfish *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora). *Biological Invasions*, 2, 255–258. <https://doi.org/10.1023/A:1010098624728>
- Jaspers, C., Acuña, J. L., & Brodeur, R. D. (2014). Interactions of gelatinous zooplankton within marine food webs. *Journal of Plankton Research*, 37(5), 985–988. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbv068>
- Jensen, F. B. (2003). Nitrite disrupts multiple physiological functions in aquatic animals. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 135(1), 9–24. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(02\)00323-9](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S1095-6433(02)00323-9)
- Jolliffe, I. T. (2002). *Principal Component Analysis*. Springer. [https://books.google.com.au/books?id=\\_ol-ByCrhjwIC](https://books.google.com.au/books?id=_ol-ByCrhjwIC)
- Kamakin, A. M., & Khodorevskaya, R. P. (2018). Impact of the Alien Species *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 on Fish of the Caspian Sea. *Inland Water Biology*, 11(2), 173–178. <https://doi.org/10.1134/S1995082918020062>
- Kamakin, A. M., & Zaitsev, V. F. (2012). Regularities of long-term and inter-seasonal dynamics of the population of *Mnemiopsis leidyi* in the Caspian Sea. South of Russia. *Ecology*, 1, 96–103. <https://doi.org/https://doi.org/10.18470/1992-1098-2012-1-96-102>
- Kideys, A. E., & Moghim, M. (2003). Distribution of the alien ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Caspian Sea in August 2001. *Marine Biology*, 142, 163–171. <https://doi.org/10.1007/s00227-002-0932-4>
- Kideys, A. E., Roohi, A., Eker-develi, E., & Beare, D. (2008). Increased Chlorophyll Levels in the Southern Caspian Sea Following an Invasion of Jellyfish. *Research Letters in Ecology*, 1–4. <https://doi.org/10.1155/2008/185642>
- Kübar, K., Agasild, H., Virro, T., & Ott, I. (2006). Vertical Distribution of Zooplankton in a Strongly Stratified Hypertrophic Lake. In *Hydrobiologia* (Vol. 547, pp. 151–162). [https://doi.org/10.1007/1-4020-4363-5\\_13](https://doi.org/10.1007/1-4020-4363-5_13)
- Legendre, P., & Gallagher, E. D. (2001). Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129(2), 271–280. <https://doi.org/10.1007/s004420100716>
- Lowe, S., Browne, M., Boudjelas, S., & Poorter, M., D. (2000). 100 of the World's Worst Invasive Alien Species, A selection from the Global Invasive Species Database. In *The Invasive Species Specialist Group (ISSG)*.
- Mahmoudi, N., Ahmadi, M. R., Babanezhad, M., & Seyfabadi, J. (2014). Environmental variables and their interaction effects on chlorophyll-a in coastal waters of the southern Caspian Sea : Assessment by multiple regression grey models Environmental variables and their interaction effects on chlorophyll-a in coastal waters o. *Aquatic Ecology*, 48, 351–365. <https://doi.org/10.1007/s10452-014-9489-9>
- Mahmoudi, N., Babanezhad, M., Seyfabadi, J., & Reza, M. (2020). Spatiotemporal relationships between life stages of the invasive ctenophore, *Mnemiopsis leidyi*, and environmental parameters in the southern Caspian Sea. *Journal of Great Lakes Research*, 46(5), 1262–1276. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2020.07.020>
- Mainka, S. A., & Howard, G. W. (2010). Climate change and invasive species: Double jeopardy. *Integrative Zoology*, 5(2), 102–111. <https://doi.org/10.1111/j.1749-4877.2010.00193.x>

- Mazlum, R. E., & Seyhan, K. (2007). Gastric emptying, clearance rate, feeding periodicity and food consumption of the Black Sea jelly fish, *Mnemiopsis leidyi* (Agassiz). *Indian Journal of Marine Sciences*, 36(1), 59–64. <https://api.semanticscholar.org/CorpusID:55717591>
- Mutlu, E. (1999). Distribution and abundance of ctenophores and their zooplankton food in the Black Sea. II. *Mnemiopsis leidyi*. *Marine Biology*, 135(4), 603–613. <https://doi.org/10.1007/s002270050661>
- Poorbagher, H., Birinci-Ozdemir, Z., Eagderi, S., & Çiçek, E. (2022). Modeling the spatial distribution of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 in the Black Sea using a fuzzy rule-based system. *Acta Adriatica*, 63(2), 215–224. <https://doi.org/10.32582/aa.63.2.6>
- Rahnama Haratbarr, R., Azizpour, J., Manbohi, A., Darvish Bastami, K., Hamzehpour, A., Mehdinia, A., & Taheri, M. (2024). Temporal and Spatial Distribution of Invasive Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Southern Part of the Caspian Sea from 2019 to 2020. *Ocean Science Journal*, 59(2), 12. <https://doi.org/10.1007/s12601-024-00133-6>
- Robinson, K. L., & Graham, W. M. (2014). Warming of subtropical coastal waters accelerates *Mnemiopsis leidyi* growth and alters timing of spring ctenophore blooms. *Marine Ecology Progress Series*, 502(April), 105–115. <https://doi.org/10.3354/meps10739>
- Roohi, A. (2009). Population dynamic and effects of the invasive species ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Southern Caspian Sea. *University Sains Malaysia*. chrome-extension://efaidnbmninnibpcapcglclefindmkaj/[https://eprints.usm.my/28939/1/Population\\_dynamic\\_and\\_effects\\_of\\_the\\_invasive\\_species\\_Ctenophore\\_Mnemiopsis\\_Leidyi\\_in\\_the\\_southern\\_Caspian\\_Sea.pdf](https://eprints.usm.my/28939/1/Population_dynamic_and_effects_of_the_invasive_species_Ctenophore_Mnemiopsis_Leidyi_in_the_southern_Caspian_Sea.pdf)
- Roohi, A., Kideys, A. E., Naderi Jolodar, M., Afraei Bandpei, M., & Mokarami Rostami, A. (2021). Long-term changes in gelatinous zooplankton, mesozooplankton and kilka fish in the Southern Caspian Sea: Environmental controls and trophic webs interactions. *Journal of Oceanography and Marine Science*, 12(1), 1–9. <https://doi.org/https://doi.org/10.5897/joms2020.0159>
- Roohi, A., Kideys, A. E., Sajjadi, A., Hashemian, A., Pourgholam, R., Fazli, H., Khanari, A. G., & Eker-Develi, E. (2010). Changes in biodiversity of phytoplankton, zooplankton, fishes and macrobenthos in the Southern Caspian Sea after the invasion of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *Biological Invasions*, 12(7), 2343–2361. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9648-4>
- Roohi, A., Pourgholam, R., Khenari, A. G., Kideys, A. E., Sajjadi, A., & Kalantari, R. A. (2013). Factors Influencing the Invasion of the Alien Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* Development in the Southern Caspian Sea. 1(3), 299–313. <http://ecopersia.modares.ac.ir/article-24-3968-en.html>
- Roohi, A., Rowshantabari, M., Naderi Jolodar, M., & Sajjadi, A. (2016). The Effect of the Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora: Lobata) on the Population Density and Species Composition of Mesoplankton in Inshore Waters of the Caspian Sea. *Ecology and Evolutionary Biology*, 1(2), 29–34. <https://doi.org/10.11648/j.eeb.20160102.14>
- Roohi, A., Yasin, Z., Kideys, A., Hwai, A., Khenari, A., & Develi, Eker, E. (2008). Impact of a New Invader Ctenophore (*Mnemiopsis leidyi*) on the Zooplankton Community of the Southern Caspian Sea. *Marine Ecology-An Evolutionary Perspective*, 29, 421–434. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2008.00254.x>
- Roohi, A., Yasin, Z. Z., Kideys, A. E. A., Tan, A., Hwai, S., Ganjian, A., Hwai, A., Khenari, A., & Develi, Eker, E. (2008). Impact of a New Invader Ctenophore (*Mnemiopsis leidyi*) on the Zooplankton Community of the Southern Caspian Sea. *Marine Ecology-An Evolutionary Perspective*, 29, 421–434. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2008.00254.x>
- Roohi, H., Kideys, A., Farabi, S. M. V., Tabari, R. M., Finenko, G., Arashkevitch, E., Bagheri, S., Negarestan, H., Rostamian, M., Rostami, 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. <https://doi.org/10.22092/ijfs.2022.128162>
- Rowshantabari, M., Finenko, G. A., Kideys, A. E., & Kiabi, B. (2021). Effect of temperature on clearance rate, daily ration and digestion time of *Mnemiopsis leidyi* from the southern Caspian Sea. *Caspian Journal of Environmental Sciences*, 10(2), 157–167. <https://doi.org/http://irdoi.ir/932-807-350-496>
- Sanful, P., Aikins, S., & Hecky, R. (2017). Depth distribution of zooplankton in relation to limnological gradients under different stratification and interannual regimes in a deep, tropical crater lake. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, 53, 293–307. <https://doi.org/10.1051/limn/2017015>
- Schaber, M., Haslob, H., Huwer, B., Harjes, A., Hinrichsen, H. H., Köster, F. W., Storr-Paulsen, M., Schmidt, J. O., & Voss, R. (2011). The invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the central Baltic Sea: Seasonal phenology and hydrographic influence on spatio-temporal distribution patterns. *Journal of Plankton Research*, 33(7), 1053–1065. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbq167>
- Schneider, G., & Behrends, G. (1994). Population dynamics and the trophic role of *Aurelia aurita* medusae in the Kiel Bight and western Baltic. In *ICES Journal of Marine Science* (Vol. 51, Issue 4, pp. 359–367). <https://doi.org/10.1006/jmsc.1994.1038>
- Schroeder, A., Camatti, E., Pansera, M., & Pallavicini, A. (2023). Feeding pressure on meroplankton by the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *Biological Invasions*, 25(6), 2007–2021. <https://doi.org/10.1007/s10530-023-03023-5>
- Shakirova, F. M. (2012). Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz, 1865) in the Coastal Water of the East Caspian Sea (Turkmen Sector). *Russian Journal of Biological Invasions*, 3(1), 58–63. <https://doi.org/https://doi.org/10.1134/S2075111712010110>
- Shiganova, T. A. (1997). *Mnemiopsis Leidyi* Abundance in the Black Sea and Its Impact on the Pelagic Community (pp. 117–129). [https://doi.org/10.1007/978-94-011-5758-2\\_10](https://doi.org/10.1007/978-94-011-5758-2_10)

- Shiganova, T. A., Dumont, H. J., Sokolsky, A. F., & Kamakin, A. M. (2004). Population dynamics of *Mnemiopsis leidyi* in the Caspian Sea, and effects on the Caspian ecosystem (pp. 71–111). [https://doi.org/10.1007/1-4020-2152-6\\_3](https://doi.org/10.1007/1-4020-2152-6_3)
- Shiganova, T. A., Kamakin, A. M., Pautova, L. A., Kazmin, A. S., Roohi, A., & Dumont, H. J. (2023). Chapter Two - An impact of non-native species invasions on the Caspian Sea biota (C. Sheppard (ed.); Vol. 94, pp. 69–157). Academic Press. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/bs.amb.2023.01.002>
- Shiganova, T. A., Kamakin, A. M., Zhukova, O. P., Ushivtsev, V. B., Dulimov, A. B., & Musaeva, E. I. (2015). The Invader into the Caspian Sea Ctenophore *Mnemiopsis* and Its Initial Effect on the Pelagic Ecosystem. *Marine Biology*, 41(4), 542–549.
- 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. *MARINE ECOLOGY PROGRESS SERIES*, 507, 111–123. <https://doi.org/10.3354/meps10806>
- Shiganova T.A. Adaptive strategies of *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz 1865 in different environments of the Eurasian seas. 2020.<https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2020.111737>
- 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(1), 217–236. <https://doi.org/10.1007/s10530-023-03171-8>
- Shiganova, T. A., Mirzoyan, Z. A., Studenikina, E. A., Volovik, S. P., Siokou-Frangou, I., Zervoudaki, S., Christou, E. D., Skitra, A. Y., & Dumont, H. . (2001). Population development of the invader ctenophore *Mnemiopsis leidyi* , in the Black Sea and in other seas of the Mediterranean basin. *Marine Biology*, 139, 431–445. <https://doi.org/10.1007/s002270100554>
- Shiganova, T. A., Sapozhnikov, V. V., Musaeva, E. I., & Domanov, M. M. (2017). Factors Determining the Conditions of Distribution and Quantitative Characteristics of the Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the North Caspian. *Oceanology*, 43 (5), 676–693.
- Shiganova, T. A., Sommer, U., Javidpour, J; Molinero, J C; Malej, A; Kazmin, A S; Isinibilir, M., Christou, E., Frangou, I. S.-, Marambio, M., Fuentes, V., Mirsoyan, Z. A., Gülsahin, N., Lombard, F., Lilley, M. K. S., Angel, D. L., Galil, B. S., Bonnet, D., & Delpy, F. (2019). Patterns of invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* distribution and variability in different recipient environments of the Eurasian seas: A review. *Marine Environmental Research*, 152, 104791. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2019.104791>
- SPSS. (2020). IBM Corp. SPSS Statistics for Windows (Version 27.0). Computer software. (27).
- Thompson, R. M., Brose, U., Dunne, J. A., Jr, R. O. H., Hladysz, S., Kitching, R. L., Martinez, N. D., Rantala, H., Romanuk, T. N., Stouffer, D. B., & Tylianakis, J. M. (2012). Food webs : reconciling the structure and function of biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(12), 689–697. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.08.005>
- Treible, L. M., Lonsdale, D. J., & Gobler, C. J. (2014). Role of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in nutrient cycling in Long Island Sound, New York, USA. *Marine Ecology Progress Series*, 510(Kideys 1994), 215–227. <https://doi.org/10.3354/meps10984>
- Vinogradov, M., Shuskina, E., Musayeva, E., & Sorokin, P. (1989). A newly acclimated species in the Black Sea: the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora: Lobata). *Oceanology*, 29, 220–224. <https://api.semanticscholar.org/CorpusID:130258610>



# PHENOLOGICAL SHIFTS OF INVASIVE ALIEN PLANTS IN THE EASTERN HIMALAYAS: A STUDY RESPONSE TO CLIMATE CHANGE AND FOREST TYPE

©2026 Huidrom Bablin Singh<sup>1</sup> (<https://orcid.org/0009-0008-7143-6238>),  
Bhupendra Singh Adhikari<sup>1\*</sup> (<https://orcid.org/0000-0001-5632-0044>)

<sup>1</sup>Ecodevelopment Planning and Participatory Management Department, Wildlife Institute of India, Post Box # 18, Dehradun 248 002, Uttarakhand, India.

email: [adhikaribs@wii.gov.in](mailto:adhikaribs@wii.gov.in)

\*Corresponding author

Received September 12, 2025. Reviewed May 30, 2026. Accepted August 25, 2026

The shift of phenology played an important role in determining the proliferation of invasive alien plant species. Changes in climatic parameters, specifically precipitation, relative humidity, temperature (minimum and maximum) affects the phenophases of invasive alien plants species, resulting in vibrant expansion. In this present study, nine invasive species were selected for annual observation on leaf initiation, flowering, fruiting and leaf fall along with four climatic parameters in five forest types of Pakke Tiger Reserve, Arunachal Pradesh. Weekly monitoring, followed by statistical analysis using coefficient of variation (%), analysis of variance (ANOVA) followed by post hoc Tukey pairwise test (if significant), correlation, regression and canonical correspondence analysis (CCA) were performed to understand their association. The result revealed that *Bidens pilosa* L. had the longest duration in flowering, *Chromolaena odorata* (L.) R.M.King & H.Rob. in fruiting and *Urena lobata* L. in leaf initiation and fall, respectively. Moreover, majority of the species displayed asynchronous phenophases. Repeated measures of ANOVA indicated that *Ageratum conyzoides* L. in flowering and *Chromolaena odorata* (L.) R.M.King & H.Rob. in leaf initiation had significant variation in phenophases across the forest types. However, Pearson correlation and linear regression displayed that the climatic parameters had role in the proliferation of these species. Further, CCA revealed that precipitation was the major influenced in flowering and leaf fall while relative humidity and temperature, in combination were more associated in all phenophases. The present study revealed a hidden knowledge that invasive flora were influenced by the climatic parameters in expansion toward tropical semi evergreen forest of eastern Himalayan region.

**Keywords:** Climatic parameters, Eastern Himalaya, Forest Types, Invasive alien plant species, Phenology, Pakke Tiger Reserve

DOI: 10.35885/1996-1499-19-3-272-276

Full text of the paper is published in Russian Journal of Biological Invasions.

## REFERENCES

- Adole, T., Dash, J., Rodriguez-Galiano, V. and Atkinson, P.M., Photoperiod controls vegetation phenology across Africa. *Commun. Biol.*, 2019, vol. 2, no. 1, p. 391. <https://doi.org/10.1038/s42003-019-0636-7>
- Ahmad, M., Uniyal, S.K., Batish, D.R., Singh, H.P., Jaryan, V., Rathee, S., Sharma, P. and Kohli, R.K., Patterns of plant communities along vertical gradient in Dhauladhar Mountains in Lesser Himalayas in North-Western India, *Sci. Total Environ.*, 2020, vol. 716, p. 136919. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.136919>
- Bazzaz, F.A., The physiological ecology of plant succession. *Ann Rev. Ecol. Syst.*, 1979, vol. 10, pp. 351-371. <http://dx.doi.org/10.1146/ANNUREV.ES.10.110179.002031>
- Bisht, V.K., Kuniyal, C.P., Bhandari, A.K., Nautiyal, B.P. and Prasad, P., Phenology of plants in relation to ambient environment in a subalpine forest of Uttarakhand, western Himalaya, *Physiol. Mol. Biol. Plants*, 2014, vol. 20, pp. 399-403. <https://doi.org/10.1007/s12298-014-0238-2>
- Blendinger, P.G., Martín, E., Osinaga Acosta, O., Ruggera, R.A. and Aráoz, E., Fruit selection by Andean forest birds: Influence of fruit functional traits and their temporal variation. *Biotropica*, 2016, vol. 48, no. 5, pp. 677-686. <https://doi.org/10.1111/btp.12329>
- Bolmgren, K. and Lonnberg, K., Herbarium data reveal an association between fleshy fruit type and earlier flowering time. *Int. J. Plant Sci.*, 2005, vol. 166, no. 4, pp. 663-670. <https://doi.org/10.1086/430097>
- Borchert, R., Rivera, G. and Hagnauer, W., Modification of Vegetative Phenology in a Tropical Semi-deciduous Forest by Abnormal Drought and Rain 1. *Biotropica*, 2002, vol. 34, no. 1, pp. 27-39. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2002.tb00239.x>
- Borchert, R., Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees.,



- Ecology, 1994, vol. 75, no. 5, pp. 1437-1449. <https://doi.org/10.2307/1937467>
- Bucher, S.F. and Romermann, C., Flowering patterns change along elevational gradients and relate to life-history strategies in 29 herbaceous species, *Alpine Botany*, 2020, vol. 130, no. 1, pp. 41-58. <http://dx.doi.org/10.1007/s00035-020-00231-w>
- Cadotte, M. and Lovett-Doust, J., Ecological and taxonomic differences between rare and common plants of southwestern Ontario, *Ecoscience*, 2002, vol. 9, no. 3, pp. 397-406. <http://dx.doi.org/10.1080/11956860.2001.11682649>
- Caplat, P., Anand, M. and Bauch, C., Modelling invasibility in endogenously oscillating tree populations: timing of invasion matters, *Biol. Invasions*, 2010, vol. 12, pp. 219-231. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9444-1>
- Champion, H.G. and Seth, S.K., A revised survey of the forest types of India. Manager of publications, 1968.
- Chen, J., Saunders, S.C., Crow, T.R., Naiman, R.J., Brosf-ske, K.D., Mroz, G.D., Brookshire, B.L. and Franklin, J.F., Microclimate in forest ecosystem and landscape ecology: variations in local climate can be used to monitor and compare the effects of different management regimes. *BioScience*, 1999, vol. 49, no. 4, pp. 288-297. <https://doi.org/10.2307/1313612>
- Chuine, I., Cambon, G. and Comtois, P., Scaling phenology from the local to the regional level: advances from species-specific phenological models, *Glob. Change Biol.*, 2000, vol. 6, no. 8, pp. 943-952. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2486.2000.00368.x>
- Chuine, I., Why does phenology drive species distribution? *Philos. Trans. R. Soc. B.*, 2010, vol. 365, no. 1555, pp. 3149-3160. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0142>
- Cleland, E.E., Chuine, I., Menzel, A., Mooney, H.A. and Schwartz, M.D., Shifting plant phenology in response to global change., *Trends Ecol. Evol.*, 2007, vol. 22, no. 7, pp. 357-365. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.04.003>
- Cornelius, C., Leingärtner, A., Hoiss, B., Krauss, J., Stefan-Dewenter, I. and Menzel, A., Phenological response of grassland species to manipulative snowmelt and drought along an altitudinal gradient, *J. Exp. Bot.*, 2013, vol. 64, no. 1, pp. 241-251. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers321>
- Crimmins, T.M., Crimmins, M.A. and Bertelsen, C.D., Spring and summer patterns in flowering onset, duration, and constancy across a water-limited gradient, *Am. J. Bot.*, 2013, vol. 100, no. 6, pp. 1137-1147. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200633>
- Davidson, A.M., Jennions, M. and Nicotra, A.B., Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis. *Ecol. Lett.*, 2011, vol. 14, no. 4, pp. 419-431. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01596.x>
- Davis, M.A., Grime, J.P. and Thompson, K., Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility, *J. Ecol.*, 2000, vol. 88, no. 3, pp. 528-534. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00473.x>
- Denny, E.G., Gerst, K.L., Miller-Rushing, A.J., Tierney, G.L., Crimmins, T.M., Enquist, C.A., et al., Standardized phenology monitoring methods to track plant and animal activity for science and resource management applications, *Int. J. Biometeorol.*, 2014, vol. 58, no. 4, pp. 591-601. <https://doi.org/10.1007/s00484-014-0789-5>
- Dickson, T.L., Hopwood, J.L. and Wilsey, B.J., Do priority effects benefit invasive plants more than native plants? An experiment with six grassland species, *Biol. Invasions*, 2012, vol. 14, pp. 2617-2624. <http://dx.doi.org/10.1007/s10530-012-0257-2>
- Dreiss, L.M., The Role of Phenology in Invasive Plant Species Success in Temperate Forest Understories. Ph. D. Thesis, University of Connecticut, 2016.
- Elsen, P.R., Monahan, W.B. and Merenlender, A.M., Global patterns of protection of elevational gradients in mountain ranges, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 2018, vol. 115, no. 23, pp. 6004-6009. <https://doi.org/10.1073/pnas.1720141115>
- Fields C.B., Mortsch L.D., Brklacich M., Forbes D.L., Kovacs P., Patz J.A., Running S.W., Scott M.J., Andrey J., Cayan D. and Demuth M., North America. Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2007.
- FSI, State of Forest Report. Published by Forest Survey of India. <https://fsi.nic.in/forest-report-2009>. Accessed May 29, 2025.
- Godoy, O., Richardson, D.M., Valladares, F., and CastroDíez, P., Flowering phenology of invasive alien plant species compared with native species in three Mediterranean-type ecosystems, *Ann. Bot.*, 2009, vol. 103, no. 3, pp. 485-494. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn232>
- Hammer, Ø., Harper, D.A., and Ryan, P.D., Past: paleontological statistics software package for education and data analysis, *Palaeontol. Electron.*, 2001, vol. 4, no. 1, pp. 1-9.
- Hegazy, A.K., Alatar, A.A., LovettDoust, J., and ElAdawy, H.A., Spatial and temporal plant phenological niche differentiation in the Wadi Degla desert ecosystem (Egypt), *Acta Bot. Croat.*, 2012, vol. 71, no. 2, pp. 261-277. <http://dx.doi.org/10.2478/v10184-011-0057-2>
- Hornoy, B., Tarayre, M., Hervé, M., Gigord, L., and Atlan, A., Invasive plants and enemy release: evolution of trait means and trait correlations in *Ulex europaeus*, *PLoS One*, 2011, vol. 6, no. 10, p. e26275. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0026275>
- IPCC, The Physical Science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, 2007, Cambridge, UK and New York, NY, USA: Cambridge University Press, pp. 113-119.
- Iqbal, M., Mahmooduzzafar, Nighat, F., and Khan, P.R., Photosynthetic, metabolic and growth responses of *Triumfetta rhomboidea* to coal-smoke pollution at different stages of plant ontogeny, *J. Plant Interact.*, 2010, vol. 5, no. 1, pp. 11-19. <https://doi.org/10.1080/17429140902996165>
- Kato-Noguchi, H., and Kurniadie, D., The invasive mechanisms of the noxious alien plant species *Bidens Pilosa*, *Plants*, 2024, vol. 13, no. 3, p. 356. <https://doi.org/10.3390/plants13030356>

- Khan, A.M., Qureshi, R., Arshad, M., and Mirza, S.N., Climatic and flowering phenological relationships of western Himalayan flora of Muzaffarabad district, Azad Jammu and Kashmir, Pakistan, *Pak. J. Bot.*, 2018, vol. 50, no. 3, pp. 1093-1112.
- Khan, A.M., Qureshi, R., Qaseem, M.F., Munir, M., Ilyas, M., and Saqib, Z., Floristic checklist of district Kotli, Azad Jammu & Kashmir, *Pak. J. Bot.*, 2015, vol. 47, no. 5, pp. 1957-1968.
- Kikim, A., and Yadava, P.S., Phenology of tree species in subtropical forests of Manipur in north eastern India, *Trop. Ecol.*, 2001, vol. 42, no. 2, pp. 269-276.
- Kohli, R.K., Batish, D.R., Singh, H.P. and 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, 2006, *Biol. invasions*, vol. 8, no. 7, pp. 1501-1510. <https://doi.org/10.1007/s10530-005-5842-1>
- Kopp, C.W., NetoBradley, B.M., Lipsen, L.P., Sandhar, J., and Smith, S., Herbarium records indicate variation in bloomtime sensitivity to temperature across a geographically diverse region, *Int. J. Biometeorol.*, 2020, vol. 64, no. 5, pp. 873-880. <https://doi.org/10.1007/s00484-020-01877-1>
- Korner, C. and Basler, D., Phenology under global warming. *Science*, 2010, vol. 327, no. 5972, pp. 1461-1462. <https://doi.org/10.1126/science.1186473>
- Kushwaha, C.P. and Singh, K.P., Diversity of leaf phenology in a tropical deciduous forest in India, *J. Trop. Ecol.*, 2005, vol. 21, no 1, pp. 47-56. <https://doi.org/10.1017/S0266467404002032>
- Lamsal, P., Kumar, L., Aryal, A. and Atreya, K., Invasive alien plant species dynamics in the Himalayan region under climate change, *Ambio*, 2018, vol. 47, no 6, pp. 697-710. <https://doi.org/10.1007/s13280-018-1017-z>
- Langeland, K.A., Cherry, H.M., McCormick, C.M. and Craddock-Burks, K.A., 2008. Identification and Biology of Non-native Plants in Florida's Natural Areas. Gainesville, Florida, USA: University of Florida IFAS Extension.
- Lediuk, K.D., Damascos, M.A., Puntieri, J.G., and Svriz, M., Differences in phenology and fruit characteristic between invasive and native woody species favor exotic species invasiveness, *Plant Ecol.*, 2014, vol. 215, pp. 1455-1467. <http://dx.doi.org/10.1007/s11258-014-0402-3>
- Lim, P.O., Kim, H.J. and Gil Nam, H., Leaf senescence. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2007, vol. 58, pp. 115-136. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105316>
- Luo, Z., Sun, O.J., Ge, Q., Xu, W., and Zheng, J., Phenological responses of plants to climate change in an urban environment, *Ecol. Res.* 2007, vol. 22, pp. 507-514. <http://dx.doi.org/10.1007/s11284-006-0044-6>
- Maryanto, A.E., Salamah, A., Windarti, C.K. and Syadewi, M., Local Adaptation of Invasive Plant, *Synedrella nodiflora*, in Urban Tropical Lowland Landscape, Universitas Indonesia, *J. trop. biodivers. biotechnol.*, 2021, vol. 6, no. 3, p. 64622. <https://doi.org/10.22146/jtbb.64622>
- Mathakutha, R., Steyn, C., le Roux, P.C., Blom, I.J., Chown, S.L., Daru, B.H., Ripley, B.S., Louw, A., and Greve, M., Invasive species differ in key functional traits from native and noninvasive alien plant species, *J. Veg. Sci.*, 2019, vol. 30, no. 5, pp. 994-1006. <https://doi.org/10.1111/jvs.12772>
- Medal J., Overholt W., Charudattan R., Mullahey J., Gaskala R., Diaz R., Cuda J. 2012. Tropical soda apple management plan. UF/IFAS and FDACS/DPI, Gainesville, Florida, USA.
- Menzel, A., Sparks, T.H., Estrella, N., Koch, E., Aasa, A., Ahas, R., Alm-Kubler, K., Bissolli, P., Braslavská, O.G., Briede, A. and Chmielewski, F.M., European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Glob. Change Biol.*, 2006, vol. 12, no. 10, pp. 1969-1976. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01193.x>
- Moravcova, L., Pyšek, P., Jarošík, V., Havlíčková, V., and Zákavský, P., Reproductive characteristics of neophytes in the Czech Republic: traits of invasive and noninvasive species, *Preslia*, 2010, vol. 82, no. 4, pp. 365-390.
- Morellato, L.P.C., Alberti, L.F. and Hudson, I.L., 2009. Applications of circular statistics in plant phenology: a case studies approach. In *Phenological research: methods for environmental and climate change analysis*, Hudson, I.L. and Keatley, M.R., eds., Dordrecht: Springer Netherlands, (pp. 339-359). [https://doi.org/10.1007/978-90-481-3335-2\\_16](https://doi.org/10.1007/978-90-481-3335-2_16)
- Morellato, L.P.C., Camargo, M.G.G., and Gressler, E., 2013. A review of plant phenology in south and Central America. In: *Phenology: an integrative environmental science*, Schwartz, M.D., ed. Springer, Dordrecht, pp. 91-113. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-6925-0>
- Nathan, R., Katul, G.G., Horn, H.S., Thomas, S.M., Oren, R., Avissar, R., Pacala, S.W. and Levin, S.A., Mechanisms of long-distance dispersal of seeds by wind. *Nature*, 2002, vol. 418, no. 6896, pp. 409-413. <https://doi.org/10.1038/nature00844>
- Negi, G.C.S., Joshi, S., Singh, P., and Joshi, R., Phenological response patterns of forest communities to annual weather variability at longterm ecological monitoring sites in Western Himalaya, *Trees, Forests and People*, 2022, vol. 8, p. 100237. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tfp.2022.100237>
- Nilsson, C. and Svedmark, M., Basic principles and ecological consequences of changing water regimes: riparian plant communities. *Environmental management*, 2002, vol. 30, no. 4, pp. 468-480. <https://doi.org/10.1007/s00267-002-2735-2>
- Orlandi, F., Bonofiglio, T., Ruga, L., Sgromo, C., Romano, B., and Fornaciari, M., Phenological investigations of different winterdeciduous species growing under Mediterranean conditions, *Ann. For. Sci.*, 2007, vol. 64, no. 5, pp. 557-568. <http://dx.doi.org/10.1051/forest:2007033>
- Pau, S., Wolkovich, E.M., Cook, B.I., Davies, T.J., Kraft, N.J., Bolmgren, K., Betancourt, J.L. and Cleland, E.E., Predicting phenology by integrating ecology, evolution and climate science. *Glob. Change Biol.*, 2011, vol. 17, no. 12, pp. 3633-3643. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02515.x>
- Penuelas, J., Gordon, C., Llorens, L., Nielsen, T., Tietema, A., Beier, C., Bruna, P., Emmett, B., Estiarte, M. and

- Gorissen, A., Nonintrusive field experiments show different plant responses to warming and drought among sites, seasons, and species in a north–south European gradient. *Ecosystems*, 2004, vol. 7, no. 6, pp. 598–612. <https://doi.org/10.1007/s10021-004-0179-7>
- Piao, S., Liu, Q., Chen, A., Janssens, I.A., Fu, Y., Dai, J., Liu, L., Lian, X.U., Shen, M., and Zhu, X., Plant phenology and global climate change: current progresses and challenges, *Glob. Change Biol.*, 2019, vol. 25, no. 6, pp. 1922–1940. <https://doi.org/10.1111/gcb.14619>
- Plos, C., Hensen, I., Korell, L., Auge, H., and Römermann, C., Plant species phenology differs between climate and landuse scenarios and relates to plant functional traits, *Ecol. Evol.*, 2024, vol. 14, no. 5, p. e11441. <https://doi.org/10.1002/ece3.11441>
- Polgar, C.A. and Primack, R.B., Leaf-out phenology of temperate woody plants: from trees to ecosystems. *New Phytol.* 2011, vol. 191, no. 4, pp. 926–941. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03803.x>
- Post, E. and Stenseth, N.C., Climatic variability, plant phenology, and northern ungulates. *Ecology*, 1999, vol. 80, no. 4, pp. 1322–1339. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1322:CVPPAN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1322:CVPPAN]2.0.CO;2)
- Pysek, P., and Richardson, D.M., Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand?, in *Biological Invasion*, Nentwig, W., Ed., Berlin, Heidelberg: Springer, 2007, pp. 97–125. [https://doi.org/10.1007/9783540369202\\_7](https://doi.org/10.1007/9783540369202_7)
- Ralhan, P.K., Khanna, R.K., Singh, S.P., and Singh, J.S., Phenological characteristics of the tree layer of Kumaun Himalayan forests, *Vegetatio*, 1985, vol. 60, pp. 91–101. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00040351>
- Rambuda, T.D. and Johnson, S.D., Breeding systems of invasive alien plants in South Africa: does Baker's rule apply?. *Divers. distrib.*, 2004, vol. 10, no. 5–6, pp. 409–416. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2004.00100.x>
- Rathcke, B., and Lacey, E.P., Phenological patterns of terrestrial plants, *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 1985, vol. 16, pp. 179–214. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.es.16.110185.001143>
- Rawal, R.S., Bankoti, N.S., Samant, S.S., and Pangtey, Y.P.S., Phenology of tree layer species from the timber line around Kumaun in Central Himalaya, India, *Vegetatio*, 1991, vol. 93, no. 2, pp. 108–118. <https://doi.org/10.1007/BF00033205>
- Reddy, C.S., Catalogue of invasive alien flora of India, *Life science journal*, 2008, vol. 5, no. 2, pp. 84–89.
- Reich, P.B., Phenology of tropical forests: patterns, causes, and consequences., *Can. J. Bot.*, 1995, vol. 73, no. (2), pp. 164–174.
- Richards, C.L., Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecol Lett.*, 2006, vol. 9, pp. 981–993. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00950.x>
- Richardson, A.D., Hufkens, K., Milliman, T., Aubrecht, D.M., Furze, M.E., Seyednasrollah, B., Krassovski, M.B., Latimer, J.M., Nettles, W.R., Heiderman, R.R., and Warren, J.M., Ecosystem warming extends vegetation activity but heightens vulnerability to cold temperatures, *Nature*, 2018, vol. 560, no. 7718, pp. 368–371. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0399-1>
- Ronnenberg, K., Hensen, I., and Wesche, K., Contrasting effects of precipitation and fertilization on seed viability and production of *Stipa krylovii* in Mongolia, *Basic Appl. Ecol.*, 2011, vol. 12, no. 2, pp. 141–151. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2010.12.002>
- Saha, D., and Sundriyal, R.C., Stand structure, phenology and fruit yield of *Illicium griffithii* in western Arunachal Pradesh, Northeast India, *Indian J. For.* 2010, vol. 33, no. 4, pp. 475–488. <http://dx.doi.org/10.54207/bsmps1000-2010-K45G7Z>
- Saxena, K.G. and Ramakrishnan, P.S., Reproductive efficiency of secondary successional herbaceous population subsequent to slash and burn of sub-tropical humid forests in north-eastern India. In *Proceedings/Indian Academy of Sciences*, 1982, vol. 91, no. 1, pp. 61–68. <https://doi.org/10.1007/BF03052964>
- Seebens, H., Blackburn, T.M., Dyer, E.E., Genovesi, P., Hulme, P.E., Jeschke, J.M., Pagad, S., Pyšek, P., Winter, M., Arianoutsou, M., and Bacher, S., No saturation in the accumulation of alien species worldwide, *Nat. Commun.*, 2017, vol. 8, no. 1, p. 14435. <https://doi.org/10.1038/ncomms14435>
- Shukla, R.P., and Ramakrishnan, P.S., Phenology of trees in a subtropical humid forest in northeastern India, *Vegetatio*, 1982, vol. 49, no. 2, pp. 103–109. <https://doi.org/10.1007/BF00052764>
- Singh, A., Gautam, A. and Singh, B., 2022. Antiviral effects of medicinal plants and their active phytochemical constituents against respiratory diseases and associated biological functions. In: *Coronavirus Drug Discovery*, Elsevier, pp. 23–54. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-95574-4.00012-3>
- Singh, H.B. and Adhikari, B.S., Unveiling the ecological footprint of dominant invasive alien species in Pakke Tiger Reserve, Arunachal Pradesh, 2024, *Indian J. For.*, vol. 47, no. 4, pp. 227–235. <https://doi.org/10.54207/bsmps1000-2024-37B3J1>
- Song, Z., Fu, Y.H., Du, Y., Li, L., Ouyang, X., Ye, W., and Huang, Z., Flowering phenology of a widespread perennial herb shows contrasting responses to global warming between humid and nonhumid regions, *Funct. Ecol.*, 2020, vol. 34, no. 9, pp. 1870–1881. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13634>
- Sparks, T.H., Menzel, A., and Stenseth, N.C., European cooperation in plant phenology, *Clim. Res.*, 2009, vol. 39, no. 3, pp. 175–177. <https://doi.org/10.3354/CR00829>
- Ter Braak, C.J., Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis, *Ecology*, 1986, vol. 67, no. 5, pp. 1167–1179. <http://dx.doi.org/10.2307/1938672>
- Ter Braak, C.J., The analysis of vegetation–environment relationships by canonical correspondence analysis, *Vegetatio*, 1987, vol. 69, pp. 69–77. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00038688>
- Thapa, C.B., and Baburam, K.C., Phenology of major weeds in paddy field of Pokhara, Nepal, *Himal. Biodivers.*, 2023, vol. 9, no. 1, pp. 58–62. <https://doi.org/10.3126/hebids.v9i1.59588>

- Tripathi, R.S., Khan, M.L. and Yadav, A.S. 2012. Biology of *Mikania micrantha* HBK: a Review. In Invasive alien plants: An ecological appraisal for the Indian subcontinent, Bhatt, J.R., Singh, J.S., Singh, S.P., Tripathi, R.S. and Kohli, R.K., eds., Wallingford UK: CABI., pp. 9-107.
- Ullah, R., Khan, N., and Ali, K., Which factor explains the lifehistory of *Xanthium strumarium* L., an aggressive alien invasive plant species, along its altitudinal gradient? *Plant Direct*, 2022, vol. 6, no. 1, p. e375. <https://doi.org/10.1002/pld3.375>
- Wolkovich, E.M., and Cleland, E.E., The phenology of plant invasions: a community ecology perspective, *Front. Ecol. Environ.*, 2011, vol. 9, no. 5, pp. 287-294. <https://doi.org/10.1890/100033>
- Wolkovich, E.M., Cook, B.I., Allen, J.M., Crimmins, T.M., Betancourt, J.L., Travers, S.E., Pau, S., Regetz, J., Davies, T.J., Kraft, N.J. and Ault, T.R., Warming experiments underpredict plant phenological responses to climate change. *Nature*, 2012, vol. 485, no. 7399, pp. 494-497. <https://doi.org/10.1038/nature11014>
- Wolkovich, E.M., Davies, T.J., Schaefer, H., Cleland, E.E., Cook, B.I., Travers, S.E., Willis, C.G., and Davis, C.C., Temperaturedependent shifts in phenology contribute to the success of exotic species with climate change, *Am. J. Bot.* 2013, vol. 100, no. 7, pp. 1407-1421. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200478>
- Yadav, R.K. and Yadav, A.S., Phenology of selected woody species in a tropical dry deciduous forest in Rajasthan, India. *Trop Ecol.* 2008, vol. 49, no. 1, pp. 25-34.
- Zhang, X., Wang, X., Zohner, C.M., Peñuelas, J., Li, Y., Wu, X., Zhang, Y., Liu, H., Shen, P., Jia, X. and Liu, W., Declining precipitation frequency may drive earlier leaf senescence by intensifying drought stress and enhancing drought acclimation. *Nat. Commun.*, 2025, vol. 16, no. 1, p. 910. <https://doi.org/10.1038/s41467-025-56159-4>



# THE FIRST DOCUMENTED RECORD OF WILD-ESTABLISHED ORNAMENTAL KOI CARP MORPHOLOGICALLY CONSISTENT WITH *CYPRINUS RUBROFUSCUS* LACEPÈDE, 1803 (CYPRINIDAE, ACTINOPTERYGII) FROM MOROCCO AND NORTH AFRICA

SOUFYANE EL CAIDI<sup>1</sup> (ORCID: 0009-0004-4151-3475), ABDELKHALEQ FOUZI TAYBI<sup>2</sup> (ORCID: 0000-0001-9652-5407), YOUNESS MABROUKI<sup>1\*</sup> (ORCID: 0000-0002-7336-8717)

<sup>1</sup>Biotechnology, Conservation and Valorisation of Bioresources Laboratory (BCVBL), Faculty of Sciences Dhar El Mehraz, Sidi Mohamed Ben Abdellah University, Fez, Morocco

<sup>2</sup>Synergy Lab, Higher School of Education and Training, Mohammed I University, BP-410, Oujda 60000, Morocco  
e-mail: [elcaidi95@gmail.com](mailto:elcaidi95@gmail.com) / [youness.mabrouki@usmba.ac.ma](mailto:youness.mabrouki@usmba.ac.ma); [a.taybi@ump.ac.ma](mailto:a.taybi@ump.ac.ma)

Received June 05, 2026. Reviewed August 24, 2026. Accepted September 1, 2026

Human activities, particularly the aquarium trade, are increasingly facilitating the introduction of exotic aquatic species beyond their natural biogeographical ranges, posing major threats to freshwater biodiversity worldwide. This study reports, for the first time, the establishment of a feral population of koi carp (*Cyprinus rubrofasciatus*) in Morocco and, more broadly, in North Africa. The population was discovered in the Ain Smen dam, located within the Sebou basin. Seven specimens displaying different colour morphotypes were collected and identified based on diagnostic morphological characters, notably the number of dorsal fin rays and lateral line scales. Field investigations revealed that the introduction was intentional and linked to ornamental fish farming for commercial purposes. This new record increases the number of confirmed exotic freshwater fish species in Morocco to 25 species belonging to eight families, representing approximately 37.3% of the national ichthyofauna. Among these, five species are associated with the aquarium and ornamental fish trade. Our findings highlight the growing role of the ornamental fish trade as an emerging pathway for biological invasions in Moroccan freshwaters and emphasise the urgent need for strengthened monitoring programmes, public awareness initiatives, and stricter regulations governing the importation, breeding, and trade of ornamental species in order to protect Morocco's endemic aquatic biodiversity.

**Keywords:** Alien species, invasive species, aquarium trade, ornamental fish, new records, North Africa.  
DOI: 10.35885/1996-1499-19-3-277-279

Full text of the paper is published in Russian Journal of Biological Invasions. DOI: 10.31857/S207511172104XXXXYY

## REFERENCES

- Angela, L., Campbell, P.M., and Olden, J.D., The aquarium trade as an invasion pathway in the Pacific Northwest, *Fish.*, 2011, vol. 36, no. 2, pp. 74–85. <https://doi.org/10.1577/03632415.2011.10389070>
- Azeroual, A., Monographie des poissons des eaux continentales du Maroc: systématique, distribution et écologie. Ph. D. Thesis, Rabat: Mohammed V-Agdal University, 2003.
- Bar, I., Kaddar, E., Velan, A., and David, L., Melanocortin receptor 1 and black pigmentation in Japanese ornamental koi carp (*Cyprinus carpio* var. *koi*), *Front. Genet.*, 2013, vol. 4, p. 6.
- Bertolino, S., Animal trade and non-indigenous species introduction: the worldwide spread of squirrels, *Divers. Distrib.*, 2009, vol. 15, pp. 701–708.
- CBD (Convention on Biological Diversity), 2002. Guiding principles for the prevention, introduction and mitigation of impacts of alien species that threaten ecosystems, habitats or species. COP Decision VI/23, Montreal, Canada. Available at: <https://www.cbd.int/invasive/GuidingPrinciples> (accessed 23 June 2026).
- Chan, F.T., Beatty, S.J., Gilles, A.S., Jr., Hill, J.E., Kozic, S., Luo, D., et al., Quitting the local to global: the commerce ornamental as a vector of global invasions of freshwater fish, *Aquat. Ecosyst. Health Manag.*, 2019, vol. 22, no. 4, pp. 417–439.
- Clavero, M. and Garcia-Berthou, E., Invasive species are a leading cause of animal extinctions, *Trends Ecol. Evol.*, 2005, vol. 20, p. 110.
- Copp, G.H., Bianco, P.G., Bogutskaya, N.G., Erős, T., Falka, I., Ferreira, M.T., et al., To be or not to be a non-native freshwater fish?, *J. Appl. Ichthyol.*, 2005a, vol. 21, pp. 242–262. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2005.00690.x>

- Copp, G.H., Wesley, K.J., and Vilizzi, L., Pathways of ornamental and aquarium fish introductions into urban ponds of Epping Forest (London, England): the human vector, *J. Appl. Ichthyol.*, 2005b, vol. 21, pp. 263–274. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2005.00673.x>
- Courtenay, W.R., Aquariums and water gardens as vectors of introduction, in *Nonindigenous Freshwater Organisms: Vectors, Biology, and Impacts*, Claudi, R. and Leach, J.H., Eds., Boca Raton: Lewis Publ., 1999, pp. 127–128.
- Crivelli, A.J., Are fish introductions a threat to endemic freshwater fishes in the northern Mediterranean region?, *Biol. Conserv.*, 1995, vol. 72, pp. 311–319.
- Cucherousset, J. and Olden, J.D., Ecological impacts of nonnative freshwater fishes, *Fish.*, 2011, vol. 36, pp. 215–230. <https://doi.org/10.1080/03632415.2011.574578>
- Dey, V.K., The global trade in ornamental fish, *INFOFISH Int.*, 2016, no. 4, pp. 52–55.
- Doadrio, I., Freshwater fish fauna of North Africa and its biogeography, *Ann. Mus. R. Afr. Cent. Sci. Zool.*, 1994, vol. 8, pp. 21–34.
- Dong, C., Xu, J., Wang, B., Feng, J., Jeney, Z., Sun, X., and Xu, P., Phylogeny and evolution of multiple common carp (*Cyprinus carpio* L.) populations clarified by phylogenetic analysis based on complete mitochondrial genomes, *Mar. Biotechnol.*, 2015, vol. 17, no. 5, pp. 565–575.
- El Caidi, S., Taybi, A.F., and Mabrouki, Y., Invasive goldfish *Carassius auratus* (Linnaeus, 1758) (Cyprinidae, Actinopterygii) is spreading in freshwater ecosystems of Morocco through aquarium trade, *Povolzhskii Ekol. Zh.*, 2025a, vol. 2025, no. 3, pp. 365–373. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-3-365-373>
- El Caidi, S., Taybi, A.F., and Mabrouki, Y., Re-discovery of the invasive guppy *Poecilia reticulata* (Peters, 1859) (Poeciliidae) in Morocco, *Nat. Croat.*, 2025b, vol. 34, no. 1, pp. 109–116. <https://doi.org/10.20302/NC.2025.34.6>
- FAO, Evaluation of introductions, 2002. <http://www.fao.org/docrep/x5628/x5628e06.htm>
- Ford, M., Brahimi, A., Baikheche, L., Bergner, L., Clavero, M., Doadrio, I., et al., Freshwater fish distribution in the Maghreb, a call to contribute, *OSF Preprints*, 2020. <https://doi.org/10.31219/osf.io/kx4gc>
- Fricke, R., Eschmeyer, W.N., and Van der Laan, R., Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references, 2019. <http://www.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/>
- Furnestin, J., Dardignac, J., Maurin, C., Vincent, A., Coupe, R., and Boutiere, H., Données nouvelles sur les poissons du Maroc atlantique, *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, 1958, vol. 22, pp. 379–493.
- Gertzen, E.L., Familiar, O., and Leung, B., Quantifying invasion pathways: fish introductions from the aquarium trade, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 2008, vol. 65, pp. 1265–1273. <https://doi.org/10.1139/F08-056>
- GISD, 100 of the World's Worst Invasive Alien Species, Global Invasive Species Database, 2019. [www.iucngisd.org/gisd/100\\_worst.php](http://www.iucngisd.org/gisd/100_worst.php)
- Gross, R., Kohlmann, K., and Kersten, P., PCR–RFLP analysis of the mitochondrial ND-3r4 and ND-5r6 gene polymorphisms in the European and East Asian subspecies of common carp (*Cyprinus carpio* L.), *Aquaculture*, 2002, vol. 204, pp. 507–516.
- Kelly, D.W., Paterson, R.A., Townsend, C.R., et al., Has the introduction of brown trout altered disease patterns in native New Zealand fish? *Freshw. Biol.*, 2009, vol. 54, no. 9, pp. 1805–1818. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02228.x>
- Koehn, J.D., Carp (*Cyprinus carpio*) as a powerful invader in Australian waterways, *Freshw. Biol.*, 2004, vol. 49, no. 7, pp. 882–894.
- Kolar, C.S. and Lodge, D.M., Progress in invasion biology: predicting invaders, *Trends Ecol. Evol.*, 2001, vol. 16, pp. 199–204.
- Kottelat, M. and Freyhof, J., *Handbook of European Freshwater Fishes*, Cornol and Berlin: Kottelat and Freyhof Publ., 2007.
- Kottelat, M., *Fishes of Laos*, Colombo: Wildlife Heritage Trust Publ., 2001.
- Kottelat, M., *Fishes of Mongolia. A checklist of the fishes known to occur in Mongolia with comments on systematics and nomenclature*, Washington, DC: World Bank, 2006.
- Lever, C., *Naturalized Fishes of the World*, London: Academic Press, 1996.
- Li, H.W. and Moyle, P.B., Management of introduced fishes, in *Inland Fisheries Management in North America*, Kohler, C.C. and Hubert, W.A., Eds., Bethesda: Am. Fish. Soc., 1993, pp. 287–307.
- Livengood, E.J. and Chapman, F.A., The ornamental fish trade: an introduction with perspectives for responsible aquarium fish ownership, *EDIS*, 2007, vol. 2007, no. 16.
- Lockwood, J.L., Hoopes, M.F., and Marchetti, M.P., *Invasion Ecology*, Wiley, 2013.
- Mabrouki, Y., Taybi, A.F., and Glöer, P., The first record of the North American freshwater limpet *Ferrissia californica* (Mollusca, Gastropoda) in Morocco, *Nat. Conserv. Res.*, 2023, vol. 8, no. 1, pp. 108–112. <https://doi.org/10.24189/ncr.2023.004>
- Mabrouki, Y., Taybi, A.F., Bahhou, J., and Doadrio, I., The first record of the green swordtail *Xiphophorus helleri* (Miller, 1966) (Poeciliidae) established in the wild from Morocco, *J. Appl. Ichthyol.*, 2020, vol. 36, no. 6, pp. 795–800. <https://doi.org/10.1111/jai.14105>
- Mabrouki, Y., Taybi, A.F., Skalli, A., and Sánchez-Vialas, A., Amphibians of the Oriental Region and the Moulouya River Basin of Morocco: distribution and conservation notes, *Basic Appl. Herpetol.*, 2019, vol. 33, pp. 19–32. <https://doi.org/10.1080/15627020.2019.1671218>
- Maceda-Veiga, A., Escibano-Alacid, J., de Sostoa, A., and García-Berthou, E., The aquarium trade as a potential source of fish introductions in southwestern Europe, *Biol. Invasions*, 2013, vol. 15, no. 12, pp. 2707–2716.
- Magalhães, A.L.B.D. and Jacobi, C.M., Risks posed by the ornamental freshwater fish trade to southeastern Brazilian rivers, *Neotrop. Ichthyol.*, 2013, vol. 11, no. 2, pp. 433–441.
- Monticini, P., The ornamental fish trade, *GLOBEFISH Res. Programme*, 2010, vol. 102.

- Myers, J.H., Simberloff, D., Kuris, A.M., and Carey, J.R., Eradication revisited: dealing with exotic species, *Trends Ecol. Evol.*, 2000, vol. 15, pp. 316–320.
- Naylor, R.L., Williams, S.L., and Strong, D.R., Aquaculture – A gateway for exotic species, *Science*, 2001, vol. 294, pp. 1655–1656. <https://doi.org/10.1126/science.1064875>
- Pellegrin, J., Les poissons des eaux douces de l’Afrique du Nord française (Maroc, Algérie, Tunisie, Sahara), *Mem. Soc. Sci. Nat. Maroc*, 1921, vol. 1, no. 2, pp. 1–217.
- Ricciardi, A. and Rasmussen, J.B., Predicting the identity and impact of future biological invaders: a priority for aquatic resource management, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1998, vol. 55, pp. 1759–1765.
- Rixon, C., Duggan, I.C., Bergeron, N.M.N., Ricciardi, A., and MacIsaac, H.J., Invasion risks posed by the aquarium trade and live fish markets on the Laurentian Great Lakes, *Biodivers. Conserv.*, 2005, vol. 14, pp. 1365–1381.
- Strayer, D.L., Alien species in fresh waters: ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future, *Freshw. Biol.*, 2010, vol. 55, pp. 152–174. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02380.x>
- Taybi, A.F., Mabrouki, Y., and Doadrio, I., The occurrence, distribution and biology of invasive fish species in fresh and brackish water bodies of NE Morocco, *Arx. Misc. Zool.*, 2020, vol. 18, pp. 59–73. <https://doi.org/10.32800/amz.2020.18.0059>
- Taybi, A.F., Mabrouki, Y., and Glöer, P., First record of the New Zealand mudsnail *Potamopyrgus antipodarum* (J.E. Gray, 1843) (Tateidae, Mollusca) in Africa, *Graellsia*, 2021, vol. 77, no. 2, e140. <https://doi.org/10.3989/GRAELLSIA.2021.V77.303>
- Taybi, A.F., Mabrouki, Y., and Piscart, C., Distribution of freshwater alien animal species in Morocco: current knowledge and management issues, *Diversity*, 2023, vol. 15, no. 2, p. 169. <https://doi.org/10.3390/d15020169>
- Vander Zanden, M.J. and Olden, J.D., A management framework for preventing the secondary spread of aquatic invasive species, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 2008, vol. 65, pp. 1512–1522.
- Vezi, M.S., Downs, C.T., and Zengeya, T.A., Ornamental fish in the South African pet trade: potential risk to natural aquatic ecosystems, *Biol. Invasions*, 2024, vol. 26, no. 9, pp. 3031–3047.
- Vitule, J.R.S., Freire, C.A., and Simberloff, D., Introduction of nonnative freshwater fish can certainly be bad, *Fish Fish.*, 2009, vol. 10, pp. 98–108.
- Weigle, S.M., Smith, L.D., Carlton, J.T., and Pederson, J., Assessing the risk of introducing exotic species via the live marine species trade, *Conserv. Biol.*, 2005, vol. 19, pp. 213–223. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00412.x>
- Zhou, J., Wu, Q., Wang, Z., and Ye, Y., Molecular phylogeny of three subspecies of common carp *Cyprinus carpio*, based on sequence analysis of cytochrome b and control region of mtDNA, *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, 2004, vol. 42, no. 4, pp. 266–269.