

ISSN 1996–1499

2025 №4



РОССИЙСКИЙ ЖУРНАЛ БИОЛОГИЧЕСКИХ ИНВАЗИЙ

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



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

Содержание

Ботнев Д.А., Мюге Л.Н., Плаксина М.П. ПЕРВАЯ НАХОДКА ПОЛИХЕТ <i>DODECACERIA CONCHARUM</i> ÖRSTED, 1843 (POLYCHAETA: CIRRHATULIDAE) В РАКОВИНАХ ГРЕБЕШКА <i>CHLAMYS ISLANDICA</i> O.F. MÜLLER, 1776 (BIVALVIA: PECTINIDAE) В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ	2
Васильев А.Г., Черноусова Н.Ф., Чибиряк М.В., Дидковский И.П. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФОРПОСТНОЙ СЕВЕРНОЙ ПОПУЛЯЦИИ МАЛОЙ БЕЛОЗУБКИ <i>CROCIDURA SUAVEOLENS</i> (PALLAS, 1811) (EULIROTYPHLA: SORICIDAE) НА ЮЖНОМ УРАЛЕ КАК ИНВАЗИОННОГО СИНАНТРОПНОГО ВИДА	9
Викторов А.Г. ИНВАЗИОННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ ГМ-РАПСА	29
Гладышев М.И., Андрущенко С.В. ОЦЕНКА ВОЗДЕЙСТВИЯ ИНВАЗИВНОГО МОЛЛЮСКА <i>VIVIPARUS VIVIPARUS</i> (LINNAEUS, 1758) (MOLLUSCA, GASTROPODA) НА БИОХИМИЧЕСКОЕ КАЧЕСТВО КОРМОВОЙ БАЗЫ РЫБ НА УЧАСТКЕ РЕКИ ОБЬ В НИЖНЕМ БЬЕФЕ ВОДОХРАНИЛИЩА	45
Зубченко А.В., Алексеев М.Ю., Ткаченко А.В. РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ДИНАМИКА УЛОВОВ, УСЛОВИЯ ФОРМИРОВАНИЯ ЗАПАСОВ И ЗНАЧЕНИЕ ГОРБУШИ <i>ONCORHYNCHUS GORBUSCHA</i> (WALBAUM, 1792) (SALMONIFORMES, SALMONIDAE) КАК ОБЪЕКТА РЫБОЛОВСТВА НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРЕ РОССИИ	54
Зуева М.А., Стогова А.В., Мамонтов А.К., Виноградова Ю.К. ПОТЕНЦИАЛЬНО ИНВАЗИОННЫЙ ВИД <i>RHYTOLACCA ACINOSA</i> ROXB. (RHYTOLACCACEAE) В РОССИИ: ИСТОРИЯ РАССЕЛЕНИЯ, СОВРЕМЕННОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ	74
Касаткин Д.Г., Мецзякова И.С. ЯСЕНЕВАЯ ИЗУМРУДНАЯ УЗКОТЕЛАЯ ЗЛАТКА <i>AGRILUS PLANIPENNIS</i> FAIRMAIRE, 1888 (COLEOPTERA: BUPRESTIDAE) В РОСТОВСКОЙ ОБЛАСТИ: ИТОГИ ЧЕТЫРЁХЛЕТНЕГО МОНИТОРИНГА (2022–2025 гг.)	88
Морозова О.В., Попченко М.И. ОЦЕНКА ИНВАЗИОННЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ ПО СТЕПЕНИ ИХ ВОЗДЕЙСТВИЯ НА ОКРУЖАЮЩУЮ СРЕДУ И ЧЕЛОВЕКА	101
Насимович Ю.А., Костина М.В., Муратаев Р.А., Гарин Э.В., Борхерт Е.В., Пушкова Е.Н., Мельникова Н.В. <i>POPULUS LONGIFOLIA</i> FISCH. (SALICACEAE) – ЕДИНСТВЕННЫЙ ИНВАЗИОННЫЙ ВИД ТОПОЛЯ НА РУССКОЙ РАВНИНЕ	121
Подолько С.А., Литвинов К.В., Перковская П.А., Дегтярёва Л.В., Бирюкова М.Г., Гаврилова Д.А. МОРФОПРОСТРАНСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОПУЛЯЦИИ ЧУЖЕРОДНОГО ВИДА РЫБ В ДЕЛЬТЕ ВОЛГИ – ЕВРОПЕЙСКОГО ОБЫКНОВЕННОГО ГОРЧАКА <i>RHODEUS</i> <i>AMARUS</i> (ACHEILOGNATHINAE)	133
Пыжьянов С.В., Мокридина М.С., Саловаров В.О., Алексеенко М.Н., Тупицын И.И., Демидович А.П. БОЛЬШОЙ БАКЛАН <i>PHALACROCORAX CARBO</i> SINENSIS (BLUMENBACH, 1798) (PELECANIFORMES, AVES) В ИРКУТСКОЙ ОБЛАСТИ: ВОССТАНОВЛЕНИЕ И ЭКСПАНСИЯ	142
Цыренова Д.Ю., Борзенкова Т.Г. АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВЕГЕТАТИВНЫХ ПОБЕГОВ КЛЁНА ЯСЕНЕЛИСТНОГО (<i>ACER NEGUNDO</i> , SAPINDACEAE)	163
Lapteva S.V., Sergeev M.G., Molodtsov V.V., Storozhenko S.Yu. INVASIONS OF CAVE CAMEL CRICKETS OF THE GENUS <i>TACHYCINES</i> ADELUNG, 1902 (ORTHOPTERA: RHAPHIDOPHORIDAE) INTO RUSSIA: A HISTORICAL ASPECT	168
Namsi Ardi, Simon Shibru, Shetie Gatew IMPACTS OF <i>PROSOPIS JULIFLORA</i> (FABACEAE) INVASION LEVEL ON NATIVE PLANT DIVERSITY, BIOMASS, AND STRUCTURE IN THE LOWER OMO VALLEY, SOUTH ETHIOPIA	171
Okhremenko Y.I., Gajduchenko H.S., Zhukov M.Y. GENETIC DIVERSITY OF THE BROWN BULLHEAD <i>AMEIURUS NEBULOSUS</i> (LESUEUR, 1819) (ICTALURIDAE, ACTINOPTERYGII) IN AN INVASIVE RANGE	175

ПЕРВАЯ НАХОДКА ПОЛИХЕТ *DODECACERIA CONCHARUM* ØRSTED, 1843 (POLYCHAETA: CIRRATULIDAE) В РАКОВИНАХ ГРЕБЕШКА *CHLAMYS ISLANDICA* O.F. MÜLLER, 1776 (BIVALVIA: PECTINIDAE) В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ

© 2025 Ботнев Д.А. *, Мюге Л.Н. **, Плаксина М.П. ***

Государственный научный центр Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» (ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО»),
105187 Москва, Окружной проезд, 19
e-mail: *1633725@mail.ru, **mugueln@vniro.ru, ***plaksina@vniro.ru

Поступила в редакцию 25.03.2025. После доработки 08.10.2025. Принята к публикации 03.11.2025

Сообщается о первой находке сверлящей полихеты *D. concharum* в раковинах исландского гребешка *C. islandica* Баренцева моря. Видовая идентификация полихеты установлена с помощью молекулярно-генетического анализа. Установлено, что полихеты формируют в раковинах моллюсков в преобладающем большинстве Y-образные ходы, что может приводить к нарушению целостности раковины и снижению их физиологической активности. Выявлена ассоциация между поражением полихетами и наличием сверлящих губок рода *Cliona*, что указывает на комплексное разрушительное воздействие на моллюсков. Полученные результаты подчёркивают необходимость дальнейших исследований динамики заражения гребешка и оценки его последствий для промысловой популяции.

Ключевые слова: *Chlamys islandica*, *Dodecaceria concharum*, Баренцево море, сверлящие полихеты, гребешок, ген mtCOI.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-4-02-08

Введение

Исландский гребешок (*Chlamys islandica* (O.F. Müller, 1776)) – двустворчатый моллюск, образующий промысловые скопления на шельфе Баренцева моря. В 1997 г. его вылов в Баренцевом море достиг более 13 тыс. тонн (Баканев, Манушин, 2018), однако из-за резкого сокращения популяции с 2018 г. вылов данного вида сильно ограничен. Основными факторами снижения численности считаются влияние перевылова, недостаточное естественное пополнение и высокая смертность от болезней (Баканев, Золотарёв, 2015; Блохина, 2010, 2013).

Морские гребешки, как и многие малоподвижные моллюски, являются субстратом для различных организмов, включая многощетинковых червей (*Polychaeta*). Некоторые сверлящие полихеты могут наносить значительный ущерб моллюскам, повреждая раковину и ухудшая их физиологическое состояние, что может привести к значительным финансовым потерям в аквакультуре (Martin

& Britaev, 1998; Read, 2004; McDiarmid et al., 2004). Наиболее известными сверлящими полихетами, обнаруженными на моллюсках, являются представители семейств: *Spionidae*, *Sabellidae* и *Cirratulidae* (Rozbaczylo et al., 2007).

Род *Dodecaceria* (*Cirratulidae*) известен как группа сверлящих полихет, способных проникать в различные известковые структуры, включая раковины живых и мёртвых моллюсков, панцири усоногих раков и коралловые образования. Ранее два вида этого рода (*D. choromyticola* и *D. cf. opulens*) были зарегистрированы как паразиты моллюсков в Чили (Carrasco, 1977; Rozbaczylo & Carrasco, 1996; Oliva & Sánchez, 2005), а в Новой Англии данный род описан как вредитель морских гребешков (*Placopecten magellanicus*) (Blake, 1969; Martin & Britayev, 1998). По сведениям Moreno et al. (2006), *Dodecaceria* встречается преимущественно в объектах марикультуры, что подчёркивает её значимость при промышленном выращивании моллюсков.

Вид *D. concharum* так же известен, как паразит гребешков (Evans, 1969; Motavkin, 1990; Minchin, 2003; Ivin et al., 2016). До наших исследований в Баренцевом море его присутствие в *C. islandica* не зафиксировано.

Вид *Dodecaceria concharum* (род *Dodecaceria*), впервые описанный в Дании, широко распространён в холодных водах Северной Атлантики. Он часто встречается в раковинах моллюсков и в известковых водорослях, известных как литотамнии. Этот вид известен в Баренцевом и Белом морях, что подтверждается многочисленными исследованиями начиная с середины XX в. (Свешников, 1958; Цетлин, 1981; Anisimova et al., 2010; Павлова и др., 2018; gbif.org). Эти данные указывают на его весьма вероятный нативный статус в данном регионе.

Существующие исследования паразитов и комменсалов моллюска *C. islandica* в Баренцевом море немногочисленны и представлены ограниченным числом публикаций (Золотарёв и др., 2004; Курочкин и др., 1986; Золотарёв, 2016; Блохина, 2010, 2011, 2013 и некоторые др.). При этом в данных работах отсутствуют сведения о представителях рода *Dodecaceria*, что указывает на необходимость дальнейших исследований в этой области.

Обнаружение вида *D. concharum* в качестве паразита *C. islandica* представляет собой первое документированное свидетельство специфической хозяин-паразитной ассоциации в Баренцевом море несмотря на то, что вид *D. concharum* уже известен в данном регионе. Эта находка открывает новые перспективы для понимания межвидовых взаимодействий и биологии как хозяина, так и паразита.

Цель исследования: идентификация видов рода *Dodecaceria*, обнаруженных в раковинах исландского гребешка (*Chlamys islandica*) в Баренцевом море, а также оценка их возможного воздействия на моллюсков.

Материал и методика

Материалом для исследования послужили раковины *C. islandica*, полученные в ходе экспедиции на НИС «Профессор Бойко» в сентябре 2023 г. Сбор образцов проводился в Баренцевом море, в районе мыса Святой Нос (68°20' с. ш., 39°27' в. д.) (рис. 1).



Рис. 1. Карта-схема района и точка отбора проб *C. islandica* в Баренцевом море в 2023 г.

В качестве орудия лова применялся трал «Сигсби» с шириной захвата 1,0 м, скорость траления в среднем 2,0 узла. Всего было отобрано 153 экземпляра моллюсков. Размеры особей варьировали от 15,0 до 124,0 мм ($M = 86,8 \pm 1,84$ мм, где M – среднее значение высоты раковины).

Исследование раковин проводилось в лабораторных условиях. Длина раковин измерялась с помощью штангенциркуля (точность 0,1 мм). Внешний и внутренний осмотр осуществлялся с использованием стереомикроскопа Olympus SZX7, оснащённого фотокамерой ADF PRO08. Фиксировались патологические изменения раковин: наличие блистеров, перфораций и ходов полихет (рис. 2). Подсчёт заражённых особей проводился с использованием показателей экстенсивности инвазии (ЭИ) – процента заражённых моллюсков в выборке и интенсивности инвазии (ИИ) – среднего числа полихет на одном заражённом моллюске (Bush et al., 1997). Статистическая обработка данных проводилась в программе Statistica 6. Для расчёта 95% доверительных интервалов экстенсивности инвазии использовался метод Вильсона, обеспечивающий корректную оценку интервалов при малых выборках.

Материалом для генетического анализа послужили образцы червей, изъятых при разрушении раковины моллюска. Для анализа использованы 2 особи червя (номера проб Р2 и Р3), извлечённые из разных экземпляров моллюсков. Работы по генетической идентификации полихеты проводились на базе ЦКП «Рыбохозяйственная геномика» ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО».

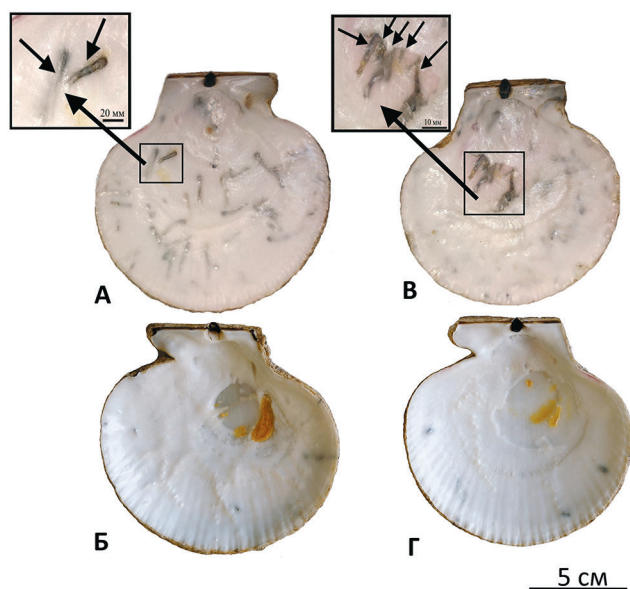


Рис. 2. Внутренняя поверхность левых створок исландского гребешка (*C. islandica*) с ходами полихет *D. concharum* (А, В); правые створки *C. islandica* (Б, Г). Стрелками отмечены ходы.

Выделение и последующую очистку ДНК проводили с использованием метода абсорбции на колонках фирмы PALL (Ivanova et al., 2006), с контролем качества выделения на флуориметре Qubit 3.0. ПЦР проводилась в объёме 20 мкл и содержала около 100 нг ДНК, а также 2 мкл 10X ПЦР-буфер (166mM (NH₄)₂SO₄; 670mM Tris-HCl (pH 8.8 при 25°C); 0.1% Tween-20) (Dialat, Russia), 2,5 mM MgCl₂, 0,6 mM dNTP (Eurogen, Russia), 2 pM каждого праймера, 0,5 ед. SmarTaq-полимеразы (Dialat). Амплификацию фрагмента митохондриального гена mtCOI проводили с использованием праймеров jgHCO2198 и jgLCO1490 (Geller et al., 2013) с модификацией (к оригинальным праймерам были добавлены универсальные «хвосты» M13-21F и M13-21R для последующего секвенирования) по следующей схеме: предварительная денатурация ДНК: 95°C – 2 мин, синтез ПЦР-продуктов (40 циклов): плавление – 94°C – 20 с, отжиг праймеров – 48°C – 15 с, синтез ДНК – 72°C – 30 с, окончательная достройка цепей: 72°C – 10 мин.

После проведения ПЦР полученный продукт визуализировали в 2%-ном агарозном геле и 2 мкл ПЦР-продукта очищали от примесей методом этанол-преципитации. Секвенирование осуществляли с праймерами M13-21F (5'-TGTAACGACGGCCAGTT-3') и M13-

21R (5'-CAGGAAACAGCTATGACTA-3') с обоих концов ПЦР продукта. Секвенирование проводилось на ABI PRISM 3500 с набором BigDye v 3.1. Полученные нуклеотидные последовательности фрагмента гена mtCOI были депонированы в базу данных NCBI и получили номера PV827487 (образец P2) и PV827488 (образец P3).

Последовательности гена mtCOI проанализированы с помощью программного пакета Geneious 6.0.5 (Kearse et al., 2012). Получившиеся последовательности, имевшие длину P2 – 448 п.н и P3 – 532 п.н., и последовательности различных видов *Dodecaceria* были использованы для выравнивания и подтверждения видовой принадлежности. Построение множественных выравниваний последовательностей проведено с использованием фрагмента длиной 448 п.н. – самой короткой последовательности в наборе данных. Метод Neighbor-Joining использован для построения дерева со значениями бутстрепа, рассчитанными после 1000 итераций.

Результаты и обсуждение

Молекулярно-генетический анализ фрагмента mtCOI (длина нуклеотидной последовательности 448 п.н.) показал 100%-ную идентичность с гаплотипами DQ209262 (Osborn et al., 2007) и KP794934 (Weidhase et al., 2016) из базы данных NCBI (рис. 3). Это свидетельствует о принадлежности анализируемых образцов к виду *Dodecaceria concharum* Örsted, 1843.

Дополнительно в базе данных BoldSystems выявлены идентичные последовательности, принадлежащие виду *Dodecaceria concharum* (ADMA044-23, CRYNO262-15, GBAN0672-06, MGCIR195-22, MGCIR196-22, MGCIR197-22, MGCIR198-22, POLNB2071-17), что подтверждает правильность идентификации.

В работе Motavkin (1990) отмечается, что ходы, образуемые *D. concharum*, имеют одинаковую структуру и уплощённую форму в поперечном сечении, что является значительным вкладом в понимание экологии данного вида полихет. Эти морфологические особенности могут быть связаны с образом жизни *D. concharum* и его адаптацией к специ-

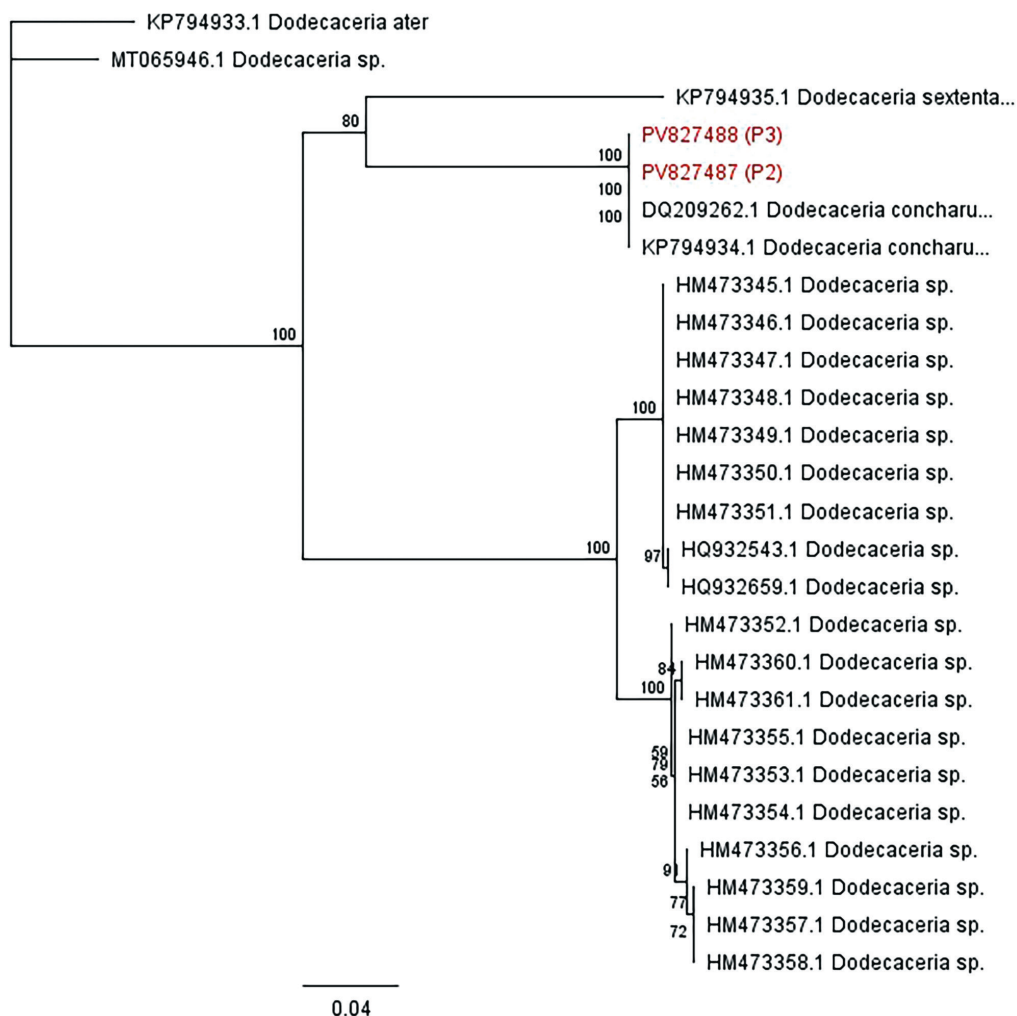


Рис. 3. Филогенетическое древо фрагмента гена mtCOI для рода *Dodecaceria* (изучаемые образцы P2 и P3 выделены цветом).

ческим условиям обитания. Одной из ключевых характеристик этих ходов является их значительное расширение на слепых концах, что может свидетельствовать о биологической стратегии этого вида, направленной на оптимизацию использования доступного пространства для питания и скрытности от хищников. Стоит отметить, что *D. concharum* не строит свои ходы с «нуля», что было подтверждено в исследованиях Evans (1969) и Motavkin (1990). Вместо этого *D. concharum* использует уже существующие ходы, созданные другими полихетами или губками рода *Cliona*. При проведении морфологического анализа внутренней поверхности створок гребешка обнаружены в преобладающем большинстве характерные блистеры Y-образные, но встречаются и I- и U-образные ходы, которые заполнены детритом и соединены с блистером (см. рис. 2). Ходы располагались преимущественно на внутренней поверхно-

сти по всей раковин, внутри каждого хода располагалась одна полихета. Максимальное количество ходов, зафиксированное у одного моллюска на обеих створках, достигало 23. Блистеры – округлые, пальцеобразные или неправильной формы полые возвышения внутренней поверхности раковины, внутри которых в мягких трубчатых ходах располагались полихеты. В отличие от имеющих данные о том, что сверлящие полихеты заселяют в основном верхнюю створку моллюсков (Handley, Bergquist, 1997), у исследованных нами моллюсков отмечались поражения обеих створок в соотношении до 90% верхней створки и до 10% нижней (см. рис. 2).

Экстенсивность инвазии (ЭИ) полихетами *D. concharum* составила 3,2% при 95%-ном доверительном интервале от 1,9 до 17,6%, средняя интенсивность инвазии (ИИ) составила $14,2 \pm 2,1$ особи на заражённого моллюска. Полихеты в основном поража-

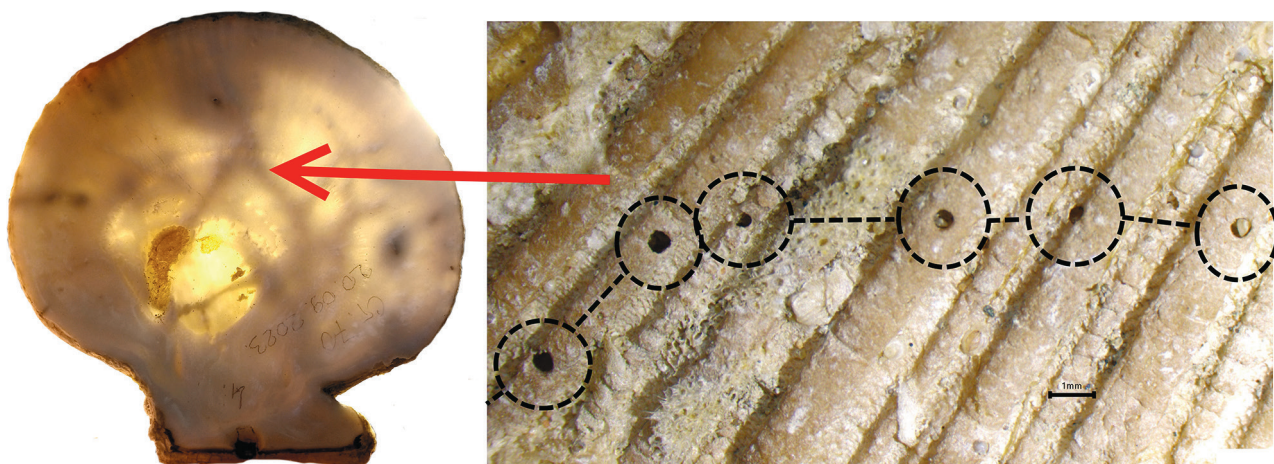


Рис. 4. Ходы сверлящих губок рода *Cliona* в створке *C. islandica*.

ют срединный и внутренний слои раковины моллюсков. В ответ на такие повреждения моллюски активируют защитные механизмы, выделяя конхиолин для восстановления повреждённых участков (см. рис. 2). Это наблюдение подчёркивает важность адаптивных реакций моллюсков в условиях биологической инвазии.

Кроме того, следует обратить внимание на потенциальное влияние *D. concharum* на экосистему Баренцева моря. Массовое заражение моллюсков сверлящими полихетами может привести к снижению их популяции и, как следствие, нарушению пищевых цепей и изменению структуры донных сообществ. Необходимы дальнейшие исследования для оценки экологических последствий распространения *D. concharum* в этом регионе.

Помимо полихет в повреждённых раковинах морских гребешков обнаружены сверлящие губки рода *Cliona* (рис. 4), которые встречались у всех заражённых полихетами гребешков. Эти организмы, проникая в известковую структуру створок, создают каналы и тоннели, способствуя дополнительному разрушению раковины (Dieudonne, Carroll, 2022). Нарушение целостности раковины приводит к увеличению метаболических затрат, снижению скорости роста и повышенной уязвимости моллюсков к инфекциям (Гаевская, 2009; Гаевская, Лебедовская, 2010).

Изменения в структуре раковин *C. islandica*, вызванные совместным воздействием полихет и губок, потенциально могут оказать значительное влияние на жизнеспособность популяции *C. islandica* в Баренце-

вом море. Дальнейшие исследования должны быть направлены на количественную оценку влияния инвазии на биологические параметры моллюсков и разработку стратегий мониторинга их здоровья.

Выводы

В результате проведённого исследования выявлено присутствие сверлящих полихет рода *Dodecaceria* в раковинах исландского гребешка (*C. islandica*) в Баренцевом море. Молекулярно-генетический анализ подтвердил идентичность обнаруженных образцов с видом *Dodecaceria concharum*, что подтверждает распространение данного вида в исследуемом регионе.

Инвазия *D. concharum* приводит к образованию характерных Y-, I- и U-образных ходов в раковинах морских гребешков. Эти изменения способны вызывать значительные нарушения в структуре раковины и ухудшение физиологической активности моллюсков. Также установлено совместное обитание полихет и сверлящих губок рода *Cliona*, что, вероятно, усугубляет процесс разрушения раковины. Это подчёркивает необходимость дальнейших исследований, направленных на количественную оценку последствий инвазии и мониторинг популяции *C. islandica*, а также на разработку возможных мер по снижению негативного влияния инвазии полихет и губок.

Таким образом, дальнейшие работы следует направить на изучение динамики заражения рода *Dodecaceria* в различных районах Баренцева моря, а также на оценку потенци-

ального воздействия данных организмов на промысловые запасы и состояние популяции исландского гребешка.

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

- Баканев С.В., Манушин И.Е. Правило регулирования промысла исландского гребешка в рамках нового подхода к оценке состояния его запаса в Баренцевом море // Вопросы рыболовства. 2018. Т. 19, № 3. С. 387–400.
- Баканев С.В., Золотарёв П.Н. Исследование динамики запаса исландского гребешка *Chlamys islandica* в Баренцевом море с помощью продукционной модели // Вопросы рыболовства. 2015. Т. 16, № 1. С. 49–63.
- Блохина А.С. К оценке заболеваемости исландского гребешка (*Chlamys islandica*) в Воронке Белого моря // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоёмов Европейского Севера: мат. XXIX Междунар. конф. (Мурманск, 27–29 марта 2013 г.). Мурманск: ПИНРО, 2013. С. 20–25.
- Блохина А.С. К оценке эпизоотического состояния скоплений исландского гребешка (*Chlamys islandica*) в губах Баренцева моря // Материалы XXIX Конференции молодых учёных Мурманского морского биологического института, посвящ. 140-летию со дня рождения Г.А. Клюге «Морские исследования экосистем европейской Арктики». Мурманск: Изд-во ММБИ РАН, 2011. С. 19–22.
- Блохина А.С. Результаты изучения заболевания исландского гребешка (*Chlamys islandica*) в прибрежных водах Баренцева моря в 2009–2010 гг. // Материалы Всерос. конф. молодых учёных и специалистов, посвящ. 125-летию со дня рождения И.И. Месяцева (Мурманск, 20–22 окт. 2010 г.). Мурманск: ПИНРО, 2010. С. 38–40.
- Гаевская А.В. Паразиты, болезни и вредители мидий (*Mytilus*, *Mytilidae*). VIII. Губки (*Porifera*). Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. 101 с.
- Гаевская А.В., Лебедевская М.В. Паразиты и болезни гигантской устрицы (*Crassostrea gigas*) в условиях культивирования. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2010. 218 с.
- Золотарёв П.Н. Биология и промысел исландского гребешка *Chlamys islandica* в Баренцевом и Белом морях. Мурманск: ПИНРО, 2016. 289 с.
- Золотарёв П.Н., Карасёва Т.А., Карасёв Е.А. О заболевании исландского гребешка (*Chlamys islandica*) в Баренцевом море // Паразитология и паразитарные системы морских организмов: тез. докл. 3-й Всероссийской школы по морской биологии (Мурманск, 3–5 ноября 2004 г.). Мурманск: Изд-во ММБИ РАН, 2004. С. 14–16.
- Курочкин Ю.В., Цимбалюк Е.М., Рыбаков А.В. Паразиты и болезни // Приморский гребешок. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. С. 174–182.
- Павлова Л.В., Нехаев И.О., Пантелеева Н.Н., Ахметчина О.Ю., Гарбуль Е.А., Дикаева Д.Р., Зиминая О.Л., Любина О.С., Фролов А.А., Фролова Е.А. Мелководный бентос Кольского залива (Баренцево море): биоразнообразие и оценка современного состояния сообществ // Труды Кольского научного центра РАН. 2018. № 4–5 (9). С. 61–92.
- Свешников В.А. Новые для Белого моря виды полихет // Зоологический журнал. 1958. Т. 37, № 1. С. 20–26.
- Цетлин А.Б. Фауна и распределение многощетинковых червей Белого моря: дис. на соискание учёной степени канд. биол. наук. М.: МГУ, 1981. 465 с.
- Anisimova, N.A., Jørgensen, L.L., Lyubin, P.A., & Manushin, I.E. Mapping and monitoring of benthos in the Barents Sea and Svalbard waters: Results from the joint Russian-Norwegian benthic programme 2006–2008. IMR-PINRO Joint Report Series. 2010. Issn 1502–8828. P.114.
- Blake J.A. Systematics and ecology of shellboring polychaetes from New England // Am. Zool. 1969. 9. P. 813–820.
- Bush A.O., Lafferty K.D., Lotz J.M., Shostak A.W. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited // Journal of Parasitology. 1997. Vol. 83. P. 575–583.
- Carrasco F.D. Dodecaceria choromytilicola sp.n. (Annelida, Polychaeta, Cirratulidae) perforador de Choromytilus chorus (Mytilidae) // Bol. Soc. Biol. Concepcion. 1977. 51. P. 63–66.
- Dieudonne J., Carroll J.M. The impacts of boring sponges on oyster health across multiple sites and tidal heights // Estuaries and Coasts. 2022. Vol. 45 (1). P. 213–224. <https://dx.doi.org/10.1007/s12237-021-00942-1>
- Evans J.W. Borers in the shell of the sea scallop, *Placopecten magellanicus*. American Zoologist. 1969. 9 (3). 775–782. <https://doi.org/10.1093/icb/9.3.775>
- GBIF. *Placopecten magellanicus* (Gmelin, 1791) [Электронный ресурс]. <https://www.gbif.org/species/2324129>
- Geller J., Meyer C., Parker M. and Hawk H. Redesign of PCR primers for mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I for marine invertebrates and application in all-taxa biotic surveys // Molecular Ecology Resources. 2013. DOI: 10.1111/1755-0998.12138
- Handley S., Bergquist P.R. Spionid polychaetes infestations of intertidal Pacific oysters, *Crassostrea gigas* (Thunberg), Mahurangi Harbour, northern New Zealand // Aquaculture. 1997. 153, 3–4. P. 191–205
- Ivanova N.V., Deward J.R., Hebert P.D.N. An inexpensive, automation friendly protocol for recovering high quality DNA // Molecular Ecology Notes. 2006. Vol. 6 (4). P. 998–1002
- Ivin V.V., Shevchenko O.G., & Orlova T.Y. Scallops of Northwestern Pacific Russian Federation. In Develop-

- ments in Aquaculture and Fisheries Science. 2016 Vol. 40. P. 953–998.
- Kearse M., Moir R., Wilson A., Stones-Havas S., Cheung M., Sturrock S., Buxton S., Cooper A., Markowitz, S., Duran, C., Thierer, T., Ashton, B., Meintjes, P., and Drummond, A. Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data // *Bioinformatics*. 2012. 28 (12). P. 1647–1649. DOI: 10.1093/bioinformatics/bts199
- Martin D., Britayev T.A. Symbiotic polychaetes: review of known species // *Oceanog. Mar. Biol. Ann. Rev.* 1998. Vol. 36. P. 217–340.
- McDiarmid H., Day R., Wilson R. The ecology of polychaetes that infest abalone shells in Victoria, Australia // *J. Shellfish Res.* 2004. Vol. 23. P. 1179–1188.
- Minchin D. Introductions: some biological and ecological characteristics of scallops. *Aquatic Living Resources*. 2003. <https://doi.org/10.1016/J.AQULIV.2003.07.004>
- Moreno R., Neill P., Rozbaczylo N. Native and nonindigenous boring polychaetes in Chile: a threat to native and commercial mollusc species // *Rev. Chil. Hist. Nat.* 2006. Vol. 79. P. 263–278.
- Motavkin P.A. (1990). The Yezo scallop, or Japanese common scallop, *Mizuhopecten yessoensis* (Jay) (Secretary of State, Multilingual Translation Directorate). Retrieved from – 1990. P. 114. <https://waves-vagues.dfo-mpo.gc.ca/library-bibliotheque/116222.pdf>
- Oliva M., Sanchez M. Metazoan parasites and commensals of the northern Chilean scallop *Argopecten purpuratus* (Lamarck, 1819) as tool for stock identification // *Fish. Res.* 2005. Vol. 71. P. 71–77.
- Osborn K.J., Rouse G.W., Goffredi S.K., Robison B.H. Description and Relationships of *Chaetopterus puga-porcinus*, an Unusual Pelagic Polychaete (Annelida, Chaetopteridae) // *Biological Bulletin*. 2007. 212 (1). P. 40–54. DOI:10.2307/25066579
- Read G. Guide to New Zealand shell polychaetes. National Institute of Water and Atmospheric Research, New Zealand NIWA). 2004. Web publication. <http://biocollections.org/pub/worms/nz/Polychaeta/ShellsPoly/NZShellsPolychaeta.htm>.
- Rozbaczylo N., Carrasco F. Polychaete annelids associated to mollusc shellfish shells in the Chilean coast // *Journal of Medical Applied Malacology*. 1996. 8. P. 98.
- Rozbaczylo N., Avilés F., Herve M., Godoy M. First report of *Dodecaceria* sp. (Polychaeta: Cirratulidae), in red abalone in Chile, *Journal of Shellfish Research*. 2007. 26 (3). P. 855–857. [https://doi.org/10.2983/0730-8000\(2007\)26\[855:FRODSP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2983/0730-8000(2007)26[855:FRODSP]2.0.CO;2)
- Weidhase M., Bleidorn C., Simon C.A. On the taxonomy and phylogeny of *Ctenodrilus* (Annelida: Cirratulidae) with a first report from South Africa // *Marine Biodiversity*. 2016. Vol. 46. P. 243–252.

FIRST RECORD OF POLYCHAETES DODECACERIA CONCHARUM ÖRSTED, 1843 (POLYCHAETA: CIRRATULIDAE) IN SHELLS OF SCALLOP CHLAMYS ISLANDICA O.F. MÜLLER, 1776 (BIVALVIA: PECTINIDAE) IN THE BARENTS SEA

© 2025 Botnev D.A.*, Muge L.N.**, Plaksina M.P.***

State Scientific Center of the «VNIRO», Russia, Moscow, 105187
e-mail: *1633725@mail.ru, **mugueln@vniro.ru, ***plaksina@vniro.ru

The first finding of the boring polychaete *D. concharum* in the shells of the Icelandic scallop *C. islandica* from the Barents Sea is reported. The species identification of the polychaete was established using molecular genetic analysis. It was found that the polychaetes form Y-shaped passages in the shells of the mollusks in the overwhelming majority of cases, which can lead to a violation of the integrity of the shell and a decrease in their physiological activity. It was found an association between the polychaete infestation and the presence of boring sponges of the genus *Cliona* indicating a complex destructive effect on mollusks. The results obtained emphasize the need for further research into the dynamics of scallop infestation and assessment of its consequences for the commercial population.

Key words: *Chlamys islandica*, *Dodecaceria concharum*, Barents Sea, boring polychaetes, scallop, mtCOI gene.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФОРПОСТНОЙ СЕВЕРНОЙ ПОПУЛЯЦИИ МАЛОЙ БЕЛОЗУБКИ *CROCIDURA SUAVEOLENS* (PALLAS, 1811) (EULIROTYPHLA: SORICIDAE) НА ЮЖНОМ УРАЛЕ КАК ИНВАЗИОННОГО СИНАНТРОПНОГО ВИДА

© 2025 Васильев А.Г.*, Черноусова Н.Ф., Чибирик М.В., Дидковский И.П.

Институт экологии растений и животных УрО РАН; Екатеринбург 620144, Россия
e-mail: *vag@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 17.07.2025. После доработки 01.10.2025. Принята к публикации 06.11.2025

Методами геометрической морфометрии изучены проявления разных форм изменчивости в форпостной, изолированной от основного ареала северной популяции малой белозубки *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811) Южного Урала на примере варьирования центроидных размеров (CS – centroid size) и формы нижней челюсти. Хронографическую изменчивость и половой диморфизм в форпостной челябинской популяции сопоставили с географической изменчивостью при сравнении с двумя удалёнными кабардино-балкарской и краснодарской популяциями из центральной части ареала. Оценку стабильности развития провели методом анализа паттерна ближайших соседних точек внутригруппового морфопространства (MNND). Особенности питания землероек оценили по морфофункциональным мандибулярным индексам. В форпостной популяции малой белозубки в контрастные по погодно-климатическим условиям годы (2005–2006) установлены изменения в возрастной структуре и соотношении полов, нестабильность развития мандибул, а также изменение их формы и функций при механической обработке кормов. Выявлена значимая хронографическая изменчивость нижней челюсти, превышающая размах половых различий в форпостной популяции. Географическая изменчивость между изолированной челябинской и двумя удалёнными популяциями из центра ареала превысила размах хронографической изменчивости в челябинской форпостной популяции. Показатель внутригруппового морфологического разнообразия (MNND) мандибул в выборках самцов и самок (за исключением самок 2005 г.) значимо выше ожидаемых случайных величин, что доказывает проявление дестабилизации морфогенеза обоих полов в форпостной популяции в оба года. В дождливом 2006 г. значения мандибулярных индексов *MI*, *MM* и *AM* у самцов и самок достоверно различаются, указывая на использование ими в эти годы разных компонентов диеты, что может снизить трофическую конкуренцию полов. Выявленная высокая фенотипическая пластичность и синантропные свойства вида позволяют прогнозировать возможность дальнейшей инвазии малой белозубки на север Южного Урала при потеплении климата, что важно учитывать ввиду её способности к переносу опасных для человека трансмиссивных заболеваний.

Ключевые слова: *Crocidura suaveolens*, форпостная популяция, изменчивость, нижняя челюсть, геометрическая морфометрия, Южный Урал.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-4-09-28

Введение

Проблема формирования быстрых адаптаций инвазионных видов к новым для них экологическим условиям является одной из наиболее актуальных экологических проблем современной экологии [Sakai et al., 2001; Жерихин, 2003; Дгебуадзе, 2014; Saul, Jeschke, 2015]. В последние десятилетия, наряду с глобальными изменениями климата и усилением антропогенного воздействия на биоту, особое значение в возникновении биотических кризисных явлений имеет массовая ин-

вазия чужеродных видов, ведущая к изменению состава и функционирования сообществ [Parmesan, 2006; Zalasiewicz et al., 2010; Steffen et al., 2011]. Многие исследователи полагают, что сочетанное климатическое, антропогенное и инвазионное воздействие на биоту может привести к возникновению региональных и глобального биотических кризисов [Жерихин, 2003; Read, Clark, 2006; Huang et al., 2012; Ceballos et al., 2015]. Актуальность этой проблемы обусловлена в первую очередь необходимостью разработки

новых научных подходов к сохранению биоразнообразия естественных биотических сообществ, изучению адаптивного потенциала инвазионных видов и опережающего прогнозирования биотических кризисных явлений [Sutherland et al., 2013; Alberti, 2015; Saul, Jeschke, 2015; Donelan et al., 2020; Васильев, 2021].

Наиболее адекватными природными моделями для изучения проблемы адаптации инвазионных видов к новым экологическим условиям могут служить форпостные популяции видов, по тем или иным причинам заселившие новые для себя территории, расположенные за пределами границ основного ареала. Такие популяции должны испытывать воздействие как абиотических, так и биотических факторов и могут проявить адаптивные реакции на новые условия в виде изменения морфогенеза и морфофункциональных характеристик [Facon et al., 2008; Donelan et al., 2020; Васильев и др., 2022]. При этом важны многолетние наблюдения за форпостными популяциями, что позволит оценить у них проявление хронографической изменчивости [Яблоков, 1966; Шварц, 1969, 1980]. В данном случае явление хронографической изменчивости позволяет выявить потенциал модификаций развития в разные годы в новой для вида среде [Васильев и др., 2022]. Сопоставление хронографической изменчивости на примере морфофункциональных признаков с размахом их географической изменчивости [Большаков и др., 2013] у популяций из центральной части ареала позволяет также оценить адаптивные возможности форпостных популяций видов при инвазии в новые биотические сообщества, обитающие в других абиотических условиях [Sakai et al., 2001].

В последние годы методы геометрической морфометрии все чаще используются в морфологических исследованиях, результаты которых находят широкое применение в экологии [Klingenberg, 2011; Polly et al., 2016; Maestri et al., 2018; Васильев и др., 2018]. Они позволяют отдельно изучать изменчивость размеров и формы объектов, а также допускают её морфогенетическую трактовку изменений формы [Zelditch et al., 2003, 2008; Sheets, Zelditch, 2013; Васильев и др., 2018].

Последнее позволяет использовать методы геометрической морфометрии для практического решения проблемы быстрого изменения морфогенеза форпостных популяций в новых условиях среды.

В качестве модельных объектов исследований могут быть использованы виды мелких млекопитающих, которые формируют многочисленные популяции, реализуют по 1–3 генерации в год и позволяют моделировать быстрые адаптивные перестройки морфогенеза при инвазионном освоении видом новых территорий [Васильев, 2021]. К таким модельным объектам можно отнести виды мелких насекомоядных рода белозубок: белобрюхую (*Crocidura leucodon*) и малую (*Crocidura suaveolens*), которые образуют форпостные изолированные популяции, локализованные за пределами северных границ ареалов [Черноусова, Толкачев, 2006; Васильев и др., 2022]. Ранее с применением методов геометрической морфометрии была изучена хронографическая изменчивость белобрюхой белозубки на Южном Урале [Васильев и др., 2022], что позволило выявить морфогенетические преобразования формы нижней челюсти, связанные с направленным изменением погодных-климатических условий за последние 40 лет. Другой вид – малая белозубка, сформировавшая форпостную северную популяцию в Челябинской области, – в этом отношении ещё практически не изучен и может служить адекватной моделью при анализе феномена хронографической изменчивости инвазионного вида на Южном Урале. Для более глубокого понимания механизмов внедрения инвазионных видов в новую среду необходимо расширить такие исследования в погодных условиях разных лет. Сравнение в общем морфопространстве размаха половых, хронографических и географических различий позволяет оценить потенциал возможных быстрых адаптивных изменений морфогенеза форпостной популяции за пределами основного ареала вида и характеризовать его фенотипическую пластичность.

Цель работы – изучить фенотипическую пластичность форпостной, изолированной от основного ареала северной популяции малой белозубки Южного Урала на основе сопоставления

ставления величины полового диморфизма и хронографической изменчивости, а также географической изменчивости двух удалённых популяций из центральной части ареала методами геометрической морфометрии на примере нижней челюсти как органа, связанного с трофической функцией.

Дизайн исследования при этом предполагал, наряду с оценкой соотношения полового диморфизма по размерам и форме нижней челюсти с хронографической изменчивостью в форпостной популяции малой белозубки, сопоставить стабильность развития самцов и самок форпостной популяции в экологически контрастные годы по индексу внутригруппового морфологического разнообразия *MNND*. В то же время предполагалось сравнить значения морфофункциональных мандибулярных индексов у самцов и самок форпостной популяции в эти годы для оценки их вероятных различий в трофических предпочтениях. Особая задача состояла в соотнесении размаха хронографической и географической изменчивости конфигурации нижней челюсти на примере форпостной челябинской популяции и двух удалённых популяций из центральной части ареала.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Краткая история изучения малой белозубки на Южном Урале

Форпостная северная популяция малой белозубки была обнаружена в процессе совместной работы центральной городской санитарно-эпидемиологической службы ЦГСЭН № 71 г. Озёрск и сотрудников ИЭРиЖ УрО РАН в 2003 г. при учётах обилия видов мелких млекопитающих. В дальнейшем летом и в начале осени в 2004–2007 гг. учёты повторно проводили под руководством к.б.н. Н.Ф. Черноусовой в семи биотопах в черте города и в его ближайших окрестностях. В четырёх из них были получены выборки малой белозубки. За городской чертой инвазионный вид не был отловлен ни разу. При этом неоднократно он отлавливался вместе с типичным синантропным видом – домовый мышью (*Mus musculus*) в городских строениях, садах, парке и кустарниковой части лесополосы вдоль дороги.

Озёрская популяция изолирована от основной части ареала, причём расположена на значительном удалении к северу от северной границы видового ареала [Большаков и др., 2005; Черноусова и др., 2005; Черноусова, Толкачев, 2006]. В определителе млекопитающих Н.А. Бобринского с соавт. [1965] приведена информация о том, что, по словам Л.П. Сабанеева, на Урале отмечали находки вида за пределами основного ареала вблизи городов Екатеринбург, Верхотурье и Красноурьинск, однако эти данные не проверены и в настоящее время не подтверждены. Известны также сведения о вероятной находке малой белозубки в окрестностях г. Троицк Челябинской области [Бобринский и др., 1965]. Форпостная популяция вида из окрестностей г. Озёрск расположена приблизительно на 190–200 км севернее этого локалитета. Длительное слежение за озёрской популяцией (2003–2007 гг.) доказывает, что по существующим представлениям [Дгебуадзе, 2014] она является на Южном Урале не просто случайным и временно проникшим на север региона чужеродным видом, но должна рассматриваться в качестве постоянно присутствующего инвазионного вида. Пока неясно, каким образом, откуда и когда вид проник на территорию г. Озёрск.

Сотрудники ЦГСЭН установили, что малая белозубка, в отличие от других мелких млекопитающих, являлась переносчиком вируса ГЛПС – геморрагической лихорадки с почечным синдромом и формировала природный очаг этого трансмиссивного заболевания. Около 30.4% от всех обследованных на территории г. Озёрск белозубок были заражены вирусом ГЛПС. Из литературных сведений [Лисовский и др., 2019] также известно, что малая белозубка во многих других местах является переносчиком других опасных для человека заболеваний – листериоза, туляремии, лептоспироза, эризипелоида. Поэтому данный инвазионный вид на Южном Урале не только обладает свойствами синантропности, но и является носителем природно-очаговых инфекций и, возможно, других опасных для человека трансмиссивных заболеваний [Черноусова и др., 2005].

Район исследований и погодноклиматические условия при сборе материала

Сбор материала ранее проведён в окрестностях г. Озёрск Челябинской области. Район исследований локализован на территории г. Озёрск в разных биотопах: 1 – лесопарковый участок: 55°45'36" с. ш., 60°42'25" в. д.; 2 – яблоневый сад: 55°45'10" с. ш., 60°41'59" в. д.; 3 – лесокустарниковая полоса: 55°45'16" с. ш., 60°42'06" в. д.; 4 – лесопарковый участок на окраине города между садами: 55°45'00" с. ш., 60°42'10" в. д.; 5 – кустарниковые заросли в пойме ручья: 55°45'34" с. ш., 60°44'02" в. д.; 6 – сосновый лес с примесью берёзы за городом: 55°42'33" с. ш., 60°41'09" в. д. Малая белозубка встречена [Черноусова, Толкачев, 2006] только в первых четырёх.

В качестве модели использовали материал, собранный в окрестностях г. Озёрск в 2005 и 2006 гг. Погодные условия этих лет могли по-разному воздействовать на малую белозубку прямо или косвенно через изменение численности и состав кормовых объектов. Для сравнения погодноклиматических условий этих лет построили годовые кривые изменения среднемесячной температуры и среднемесячной динамики количества осадков (рис. 1).

Среднемесячная динамика кривых изменения температуры в оба года сравнения (2005–2006) оказалась сходной и не могла быть фактором, различно влияющим на морфологическое развитие малых белозубок. Напротив, среднемесячная динамика количества выпавших осадков оказалась в сравниваемые

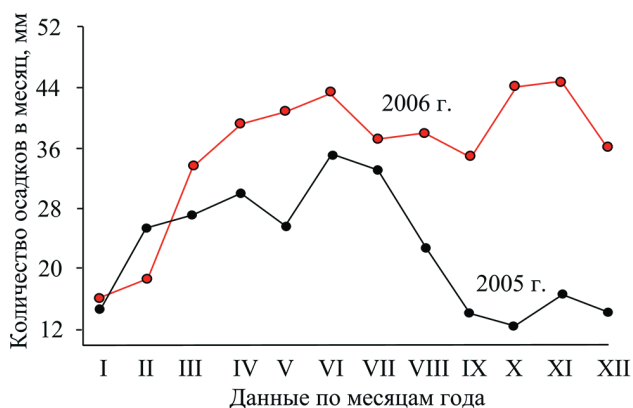


Рис. 1. Сглаженные профили динамики количества осадков по месяцам в 2005 и 2006 гг. на Южном Урале.

годы различной (см. рис. 1). В данном случае мы использовали метод сглаживания последовательных месячных значений. Из рис. 1 следует, что в 2005 г. в большинстве весенних, летних и осенних месяцев наблюдалось меньшее количество осадков, чем в 2006 г. Поэтому, если 2005 г. условно можно определить как относительно «засушливый» год, то 2006 г. следует определить как относительно «дождливый». Необходимо также заметить, что зимой 2005 г. наблюдалось существенно меньшее количество осадков, т.е. она была малоснежной, что могло также повлиять на жизнедеятельность форпостной популяции в холодное время.

В качестве основного материала использовали коллекции Музея ИЭРиЖ УрО РАН по малой белозубке (*Crocidura suaveolens*). Сбор краниологического материала, взятого для данного исследования, проведён во второй половине лета в сходных биотопических условиях в городской среде [Большаков и др., 2005; Черноусова и др., 2005; Черноусова, Толкачев, 2006]. Всего нами в озёрской популяции в 2005 и 2006 гг. изучено 132 экз. Из них в 2005 г. – 58 (самцы – 35, самки – 23), а в 2006 г. – 74 (самцы – 21, самки – 53).

К сожалению, мы не имели возможности соотнести биотопическую изменчивость с хронографической и географической, что исходно предполагалось, поскольку материал был распределён по биотопам и локациям крайне неравномерно: преобладала селитебная территория в лесопарке, где вид был наиболее массово представлен, а в других – выборки были малочисленны. Возможно, в дальнейшем исследовании задача будет реализована.

Дополнительно использовали две выборки цифровых фотографий нижней челюсти малой белозубки из электронного депозитария коллекции Зоологического института РАН (г. Санкт-Петербург), любезно предоставленные нам для сравнения. Одна выборка ранее была добыта к.б.н. М.В. Зайцевым в окрестностях г. Анапа Краснодарского края: 44°54'52" с. ш., 37°20'48" в. д., n = 15 (самцы – 11; самки – 4), а другая – в горах на территории Республики Кабардино-Балкария в окрестностях г. Прохладный: 43°44'60" с. ш.,

44°05'08" в. д., $n = 9$ (самцы – 5; самки – 4). Популяции населяют контрастные биотопы и ландшафты, однако их выборки получены в центральной части ареала. Обе выборки удалены друг от друга по месту сбора приблизительно на 660 км. Поэтому они позволяют оценить соотношение географической и хронографической форм изменчивости при сравнении с выборками разных лет из челябинской форпостной популяции.

Сравнивали выборки сеголеток и зимовавших малых белозубок обоих полов. Возраст определяли по степени стёртости зубов. Основной материал представлен сеголетками. Возрастную структуру аллохронных микропопуляций оценивали с помощью критерия χ^2 .

В качестве основного модельного объекта исследования для характеристики проявлений разных форм морфологической изменчивости использовали нижнюю челюсть как один из важных органов, непосредственно связанный с кормодобытыванием, функцией питания и ценотической ролью вида.

Изменчивость формы нижней челюсти изучали методами геометрической морфометрии [Rohlf, 1999; Zelditch et al., 2004; Klingenberg, 2011; Васильев и др., 2018] на сканированных изображениях нижнечелюстных ветвей с лингвальной стороны. Оцифровку фотографий мандибул провели при разрешении 1200 dpi с помощью программ Ф. Дж. Роляфа tpsUtil и tpsDig2 [Rohlf, 2017a, b]. Для характеристики изменчивости формы нижней челюсти использовали конфигурацию 27 гомологичных меток-ландмарок (landmarks), а также двух масштабирующих ландмарок, установленных на делениях измерительной миллиметровой линейки (рис. 2).

Для оценки устойчивости получаемых оценок при расстановке ландмарок оператором провели повторную расстановку меток и выполнили двухфакторный дисперсионный анализ по факторам «пол» (S) и «повторность» (R) на примере объединённой выборки 2005–2006 гг. Расчёты проведены в программе *manovaboar*д пакета прикладных программ IMP [Zelditch et al., 2004]. Результаты сравнения показали, что если влияние фактора S статистически высоко значимо

($F = 2.766$; $df1 = 58$; $df2 = 14790$; $p = 0.0020$), то влияние фактора повторной расстановки меток оператором R оказалось недостоверным ($F = 1.485$; $df1 = 58$; $df2 = 14790$; $p = 0.1200$). При этом эффект взаимодействия этих факторов $S \times R$ также был статистически незначим ($F = 0.528$; $df1 = 58$; $df2 = 14790$; $p = 0.9370$). Таким образом, повторная расстановка ландмарок не приводит к значимому смещению оценок и не требует получения усреднённых значений координат меток при их неоднократной расстановке для повышения точности результатов сравнения формы.

Суперимпозицию (наложение) конфигураций ландмарок выполнили методом генерализованного Прокрустова анализа – GPA [Rohlf, Slice, 1990; Rohlf, 1999], включающего процедуры трансляции (центрирования) изображений, скейлинга (масштабирования) и ротации с использованием наименьших квадратов и вычислением прокрустовых координат (Procrustes coordinates), характеризующих изменчивость формы (shape). Основной анализ данных выполнили в программе MorphoJ [Klingenberg, 2011]. Для данной программы заранее построили для визуализации изменений формы мандибул шаблон её контурной конфигурации – аутлайн (outline). Мандибулярные размеры в выборках землероек косвенно оценили по величине центроидных размеров (CS – centroid size), которые вычисляли как квадратный корень из суммы квадратов расстояний от центра изображения до каждой из ландмарок [Rohlf, Slice, 1990].

Поскольку при оценке статистической значимости влияния факторов год (Y) и пол (S) на

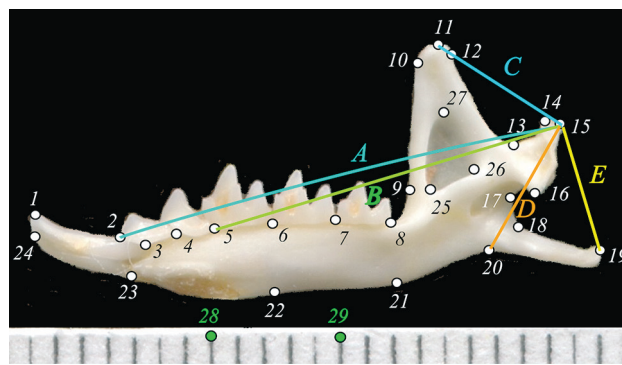


Рис. 2. Расстановка меток-ландмарок (1–27) и двух масштабирующих меток (ruler) на делениях измерительной линейки (28–29) на лингвальной стороне нижней челюсти малой белозубки и промеры (A, B, C, D, E) для вычисления мандибулярных индексов.

изменчивость ряда признаков (центроидный размер, мандибулярные индексы) предполагали возможность проявления взаимодействия факторов ($Y \times S$), мы выбрали для расчётов модель двухфакторного дисперсионного анализа (Two-way ANOVA) для неортогональных комплексов с фиксированными факторами. Для его проведения заранее оценили соответствие распределения переменных нормальному закону с помощью W-теста Шапиро-Уилка (Shapiro-Wilk's W-test) [Shapiro, Wilk, 1965] и однородность дисперсий на основе теста Левена для медиан. В некоторых случаях оценивали размер эффекта (effect size), используя индекс η^2 Коэна [Cohen, 1992]. При множественном сравнении применяли поправку Бонферрони для корректировки оценки уровня значимости сравнений между тремя или более группами. Оценили линейные регрессионные зависимости для отдельных признаков. Для выявления силы связи между признаками проводили расчёт коэффициентов корреляции Пирсона и непараметрической ранговой корреляции Спирмена. Межгрупповые различия формы нижней челюсти оценивали с помощью канонического анализа прокрустовых координат. Для оценки значимости межгрупповых различий по факторам год (Y) и пол (S) по совокупности значений всех канонических переменных применили непараметрический многомерный двухфакторный дисперсионный анализ (Two-way NPMANOVA), основанный на перестановочном (permutation) тестировании для 10 000 повторных реплик [Anderson, 2001]. При оценке иерархии межгрупповых отношений применяли кластерный анализ методом UPGMA – невзвешенного связывания парных групп по средним значениям, используя матрицу неквадратированных обобщённых расстояний Махаланобиса (D).

Оценку внутригруппового морфологического разнообразия выполнили методом анализа паттерна ближайших соседних точек (nearest neighbor point pattern analysis) в пределах полигона изменчивости [Дэвис, 1990; Hammer, 2009]. В соответствии с этим методом оценивали показатель R – отношение значения наблюдаемой средней дистанции между ближайшими соседними ординатами полигона изменчивости ($MNND$ – mean nearest

neighbor distance) к величине теоретически ожидаемой средней дистанции ($ExpNND$) на основе распределения Пуассона. Для проверки нулевой гипотезы о том, что наблюдаемое $MNND$ равно значению $ExpNND$, для случайного рассеивания точек при той же плотности ординат в пределах полигона изменчивости использовали Z -критерий ближайшего соседа [Дэвис, 1990]. Для снятия краевого эффекта рассеивания ординат в пределах ограниченного полигона изменчивости применяли метод Доннелли [Donnelly, 1978]. Показатель R характеризует модель рассеивания ординат. При $R > 1$ проявляется эффект сверхрассеивания (overdispersion). Увеличение значения $MNND$ при анализе изменчивости формы объектов можно интерпретировать как возрастание внутригруппового морфологического разнообразия [Hammer, 2009], увеличение веера траекторий морфогенеза и возрастание неустойчивости развития [Васильев и др., 2018].

Для оценки морфофункциональных особенностей конфигураций нижней челюсти использовали пять промеров: A – сочленовно-резцовый, B – сочленовно-молярный, C – темпорально-сочленовный, D – сочленовно-массетерный и E – сочленовно-угловой (см. рис. 2). По данным промерам вычислили функциональные мандибулярные индексы: TI – темпорально-резцовый, TM – темпорально-молярный, MI – массетерно-резцовый, MM – массетерно-молярный и AM – ангулярно-массетерный. Расчёт морфофункциональных мандибулярных индексов провели по формулам [Anderson et al., 2014; Васильев и др., 2022]: $TI = C/A$; $TM = C/B$; $MI = D/A$; $MM = D/B$ и $AM = E/D$.

Индексы TI и TM характеризуют интенсивность продольных режуще-жевательных движений, а индексы MI и MM – интенсивность движений, связанных с грызением и дроблением пищевых объектов [Anderson et al., 2014; Cornette et al., 2015; Васильев и др., 2022]. Индекс AM косвенно характеризует интенсивность поперечных движений, связанных с дроблением и разрыванием кормового объекта и/или перехватом пойманной добычи. Последний индекс связан с особым явлением – активным покачиванием челюстей при обработке кормового объекта при его удержании, которое В.С. Зажигин и Л.Л. Во-

йта [Zazhigin, Voyta, 2019] определили как *swinging*. Термин “*swinging*” мы применяем вслед за этими авторами, которые описали данное явление на примере специализированных родов *Beremendia* и *Blarina* (Soricidae, Soricinae), но оно справедливо и для других групп землероек, включая *Crocidurinae*.

Для выявления возможной аллометрической зависимости, т.е. изменения формы мандибулы в зависимости от изменения размеров, оценили линейную регрессию значений первой главной компоненты формы – PC1 от величин натуральных логарифмов размера центроида *lnCS* в соответствии с существующими рекомендациями [Zelditch et al., 2004]. На основе регрессионного анализа при этом установлено, что доля предсказанной доли дисперсии объяснённой регрессии для PC1 во всех вариантах сравнения для всех выборок варьировала от 1.98 до 12.24% от общей дисперсии. Данный регрессионный эффект оказался статистически незначимым, поскольку вероятность (*p*) поддержки нулевой гипотезы об отсутствии регрессионной зависимости, оцененная с помощью перестановочного теста (Permutation test), для 10 000 повторных реплик во всех вариантах была велика и колебалась от *p* = 0.1359 до *p* = 0.4144. Таким образом, аллометрия нижней челюсти статистически не подтвердилась и не может повлиять на результаты сравнения хронографической изменчивости формы в форпостной популяции вида в разные годы.

Предварительная оценка на примере выборки 2006 г. выявила значимые возрастные различия между сеголетками и зимовавшими по форме нижней челюсти (обобщённое расстояние Махаланобиса $D = 6.477$; T^2 -Хотеллинга = 331.69; *p* = 0.0263), что требует дальнейшего раздельного анализа возрастных групп. Поскольку зимовавших белозубок в выборках было крайне мало, дальнейшие сравнения провели только на возрастной группе сеголеток.

Основные расчёты и статистический анализ материала выполнены с помощью программ TPS [Rohlf, 2017a, b], PAST 2.17c [Hammer et al., 2001], IMP [Zelditch et al., 2004] и MorphoJ 1.6d [Klingenberg, 2011].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Обычно при анализе экологической структуры популяции сравнивают обилие по учётам, распределение особей по биотопам, возрастную структуру, соотношение полов и характеристику репродуктивных процессов в популяции [Шварц, 1969, 1980; Большаков, Васильев, 1976; Большаков и др., 2011]. По данным Н.Ф. Черноусовой и О.В. Толкачева [2006], обилие животных в природных условиях в окрестностях г. Озёрск в 2005 г. было сравнительно невелико и колебалось от 0 до 18 экз. на 100 ловушко-сут. Наибольшее обилие вида здесь наблюдалось в синантропных условиях, а вблизи водоёмов и за пределами городской черты малая белозубка ни разу не была отловлена. В сборах двух лет – 2005 и 2006 гг. соотношение двух возрастных групп – сеголеток и зимовавших животных – различается (рис. 3).

Сравнение, проведённое методом хи-квадрат, выявило статистически значимые различия между выборками 2005 и 2006 гг. по соотношению возрастных групп – сеголеток и зимовавших: $\chi^2 = 4.32$; d.f. = 1; *p* < 0.05. Доля зимовавших в дождливое лето 2006 г. оказалась достоверно выше, чем в засушливый сезон 2005 г. Данный факт указывает на то, что в разные годы в форпостной популяции смертность зимовавших может быть выражена по-разному. Зима 2005–2006 гг. была малоснежной (см. рис. 1), но это не повлияло на долю и численность зимовавших землероек в уловах. Возможно, белозубки в зимний период используют постройки человека. В летнее

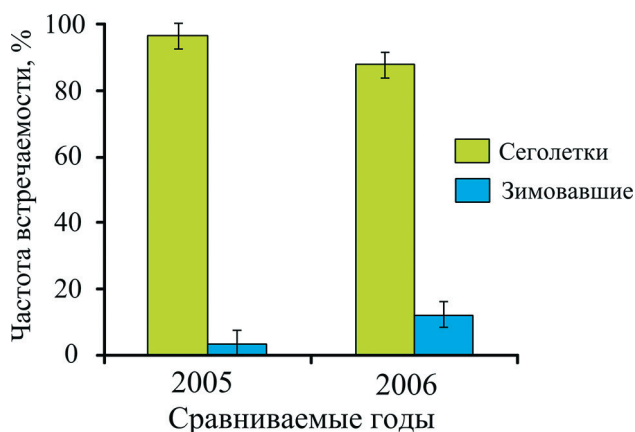


Рис. 3. Возрастная структура челябинской популяции малой белозубки середины лета в экологически контрастные 2005 и 2006 гг.

Таблица 1. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа (Two-Way ANOVA) значений центроидных размеров (CS) нижней челюсти самцов и самок малой белозубки в разные годы (2005–2006 гг.) в северной форпостной популяции Южного Урала (Челябинская область)

Источник изменчивости (факторы)	Сумма квадратов (SS)	Число степеней свободы (d.f.)	Средний квадрат (MS)	F	Уровень значимости (<i>p</i>)
Год (Y)	1.050	1	1.050	1.83	0.1790
Пол (S)	0.865	1	0.865	1.50	0.2223
Взаимодействие (Y × S)	0.311	1	0.311	0.54	0.4631
Внутригрупповая	72.450	126	0.575		
Общая	74.676	129			

время во время отловов санитарно-эпидемиологической службы землеройки были встречены в некоторых помещениях и вблизи них в черте г. Озёрск [Черноусова, Толкачев, 2006]. Сравнение соотношения полов в выборках 2005 и 2006 гг. также выявило значимые различия (рис. 4): $\chi^2 = 12.25$; d.f. = 1; $p < 0.001$. Если доля самок в засушливом 2005 г. была меньше, чем самцов, и составляла 41.1%, то в дождливом 2006 г. она достигла 71.6%. Резкое падение доли самцов в 2006 г. может быть объяснено разными причинами – трофическими, погодными, эпизоотическими или их сочетанием. Однако важно отметить, что представители разных полов в форпостной популяции в разные годы могут быть в разной степени уязвимыми, обитая в новых для вида условиях среды. Данный случай показывает, что самцы к условиям лета 2006 г. оказались мало приспособленными, в отличие от самок.

Таким образом, динамика элементов экологической структуры форпостной популяции в контрастные годы отразила противоречивые явления. Если в засушливом 2005 г.

в типичных для вида условиях жаркого лета доля зимовавших была крайне низкой, указывая на высокую смертность этой возрастной группы, но соотношение полов было близко к 1:1, то в дождливом 2006 г., напротив, доля зимовавших была кратно выше, а соотношение полов сместилось в сторону преобладания самок. Все это косвенно указывает на недостаточную адаптацию структурно-функциональных групп – самцов и самок разных возрастов в форпостной относительно недавно возникшей популяции.

У малой белозубки, как показало сравнение, проведённое по центроидным размерам нижней челюсти, её размеры у самцов и самок оказались близки в оба года сравнения. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа (Two-way ANOVA) центроидных размеров (CS) с учётом факторов «год» (Y) и «пол» (S), а также их взаимодействия (Y × S) представлены в табл. 1.

Из табл. 1 следует, что ни по одному из факторов, а также ни по их взаимодействию не обнаружено значимых различий. Следовательно, по центроидным размерам нижней челюсти не проявились ни половой диморфизм, ни хронографическая изменчивость.

Оценку проявления половых различий по форме нижней челюсти без учёта хронографической изменчивости осуществили на основе линейного дискриминантного анализа прокрустовых координат. Различия по форме мандибул оказались значимыми (T^2 -Хотеллинга = 167.146; $p = 0.006$). Обобщённое расстояние Махаланобиса между полами составило в данном случае $D = 2.401$ ($p = 0.0055$). Оценка корректности дискриминации полов по форме нижней челюсти составила 88.2%. При кросс-валидационной проверке кор-

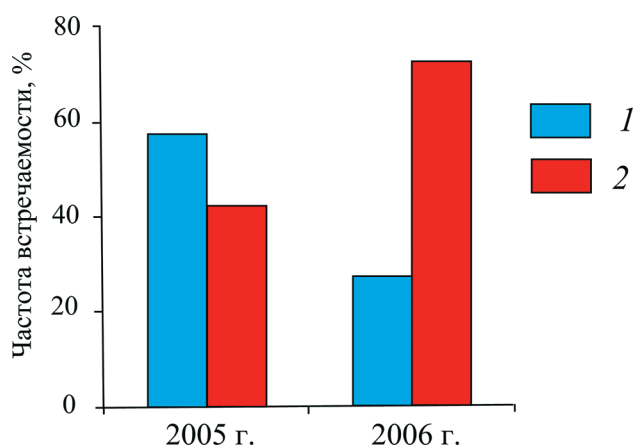


Рис. 4. Соотношение доли самцов (1) и самок (2) в форпостной популяции малой белозубки на Южном Урале в экологически контрастные годы, %.

ректность дискриминации несколько уменьшилась, что указывает на неустойчивость половых различий по форме мандибулы.

Ранее мы уже привели результаты многомерного двухфакторного дисперсионного анализа прокрустовых координат нижней челюсти по факторам «пол» S и «повторная установка меток» R. Напомним, что для фактора S – полового диморфизма различия были статистически высоко значимы ($p = 0.0020$). Последнее хорошо согласуется с результатами дискриминантного анализа и говорит о наличии хорошо выраженного полового диморфизма по форме мандибул у малой белозубки. Таким образом, следует учитывать фактор «пол» в дальнейших сравнениях и иметь в виду возможные смещения оценок за счёт половых различий и половой изменчивости конфигурации мандибул.

Хронографическая изменчивость формы мандибул в форпостной северной популяции малой белозубки

На следующем этапе исследования мы провели канонический анализ прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы мандибул, параллельно сравнивая выборки самцов и самок 2005 и 2006 гг. отлова (табл. 2, рис. 5).

Из табл. 2 и рис. 5 следует, что межгрупповые различия наиболее велики между вы-

борками 2005 и 2006 гг., которые выражены главным образом вдоль первой канонической переменной CV1, на которую пришлось около 63% общей межгрупповой дисперсии. Положительные значения вдоль первой канонической переменной соответствуют центроидам выборок 2005 г., а отрицательные – центроидам выборок 2006 г. (см. табл. 2). Вдоль второй канонической переменной чётко проявились половые различия (около 21% дисперсии): положительные значения центроидов соответствуют выборкам самцов, а отрицательные – самок. Из рис. 5 также следует, что эллипсоиды рассеивания всех выборок разобщены в морфопространстве (morphospace) вдоль первой и второй канонических переменных и почти не перекрываются (напомним, что каждый эллипсоид характеризует 95% дисперсии ординат особей). Хронографические различия, таким образом, проявились вдоль первой канонической оси, а половые – вдоль второй, т.е., судя по соотношению межгрупповых дисперсий переменных, половые различия выражены приблизительно в 3 раза слабее, чем хронографические. Вдоль третьей канонической переменной, судя по значениям и знакам центроидов выборок (см. табл. 2), наблюдается взаимодействие факторов «год» и «пол»: определённые особенности конфигурации мандибул самцов и самок в разные годы проявляются противоположным

Таблица 2. Результаты канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти в выборках самцов и самок разных лет (2005–2006 гг.) из северной форпостной популяции малой белозубки

Пол, год	Каноническая переменная		
	CV1	CV2	CV3
Центроиды выборок ($\pm SE$)			
Самцы, 2005 г.	2.419 $\pm$ 0.156	1.205 $\pm$ 0.158	0.926 $\pm$ 0.198
Самки, 2005 г.	2.575 $\pm$ 0.241	-1.844 $\pm$ 0.230	-1.141 $\pm$ 0.200
Самцы, 2006 г.	-1.517 $\pm$ 0.241	1.721 $\pm$ 0.176	-1.818 $\pm$ 0.254
Самки, 2006 г.	-1.957 $\pm$ 0.134	-0.611 $\pm$ 0.150	0.600 $\pm$ 0.122
Итоги канонического анализа			
Λ Уилкса (Wilks' Λ)	0.0331	0.1841	0.4632
Собственные числа	4.7332	1.6286	1.1486
Доля дисперсии, %	63.02	21.68	15.29
Критерий χ^2	427.66	212.39	96.59
Число степеней свободы (d.f.)	108	70	34
Уровень значимости, p	<0.0001	<0.0001	<0.0009

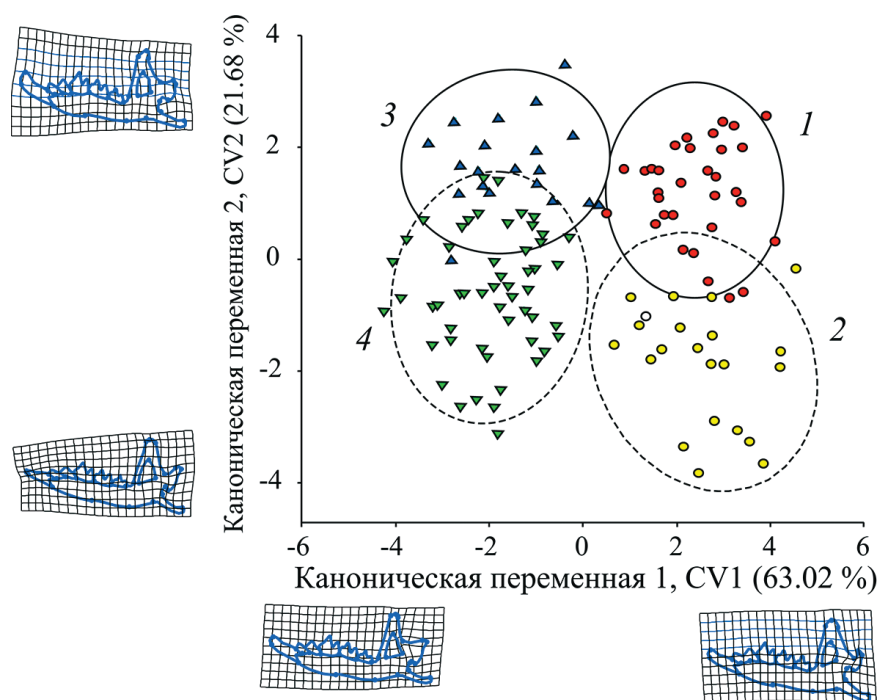


Рис. 5. Результаты канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти самцов (1, 3) и самок (2, 4) малой белозубки в выборках разных лет из северной форпостной популяции Южного Урала (Челябинская область): 1, 2 – 2005 г.; 3, 4 – 2006 г.

образом. Поскольку на CV3 пришлось около 16% межгрупповой дисперсии, можно заключить, что это направление изменчивости в общем морфопространстве канонических осей приближается по величине варьирования к уровню собственно хронографической. Из табл. 2 также следует, что изменчивость вдоль всех канонических переменных высоко статистически значима ($p < 0.0001$). В итоге можно сделать вывод о том, что хронографическая изменчивость в форпостной челябинской популяции по своему уровню существенно превышает половую изменчивость.

Таким образом, межгодовые различия оказались очень велики и указывают на быстрое модификационное переключение процесса морфогенеза на развитие по другой программе, а не на эффект жёсткого отбора. За зимний период в конце 2005 г. отбор не мог привести к проявлению определённой (по Дарвину) изменчивости, тогда как модификация развития, выработанная и запасённая в геноме за время существования вида, вполне могла осуществиться. Поэтому есть все основания полагать, что в данном случае проявилась высокая фенотипическая пластичность вида [Pigliucci, 2001] в новых для него экологических условиях как модифика-

ционное изменение процесса морфогенеза [West-Eberhard, 2005].

Интересно отметить, что форма мандибул, судя по приведённым на рис. 5 контурным конфигурациям мандибул (outlines), вписанным в деформационные решётки, различна. В дождливый 2006 г. реализовались фенотипы особей с относительно зауженным височным отростком, но увеличенным сочленовным отростком. Напротив, в засушливом 2005 г. угловой отросток в большей степени отходит в вентральном направлении от сочленовного, относительно уменьшен сочленовный отросток и расширен венечный. Можно также заключить, что у самцов тело мандибулы несколько выше, чем у самок, венечный отросток смещён в краниальном направлении, а резец и угловой отросток относительно утолщены. У самок мандибула грацильна и относительно более вытянута.

Представляло интерес количественно более точно оценить вклад факторов «год» (Y) и «пол» (S), а также их взаимодействия ($Y \times S$) в канонические переменные, полученные при проведённом выше каноническом анализе прокрустовых координат мандибул самцов и самок выборок 2005 и 2006 гг. Для получения интегральной оценки вкладов указанных

Таблица 3. Непараметрический многомерный двухфакторный дисперсионный анализ (PERMANOVA) значений канонических переменных (CV1–CV3) при оценке влияния факторов условий года (Y), пола (S) и их взаимодействия (Y × S) на изменчивость формы лингвальной стороны нижней челюсти малой белозубки в форпостной северной популяции на основе 10 000 перестановок

Источник изменчивости	Сумма квадратов	Число степеней свободы, d.f.	Средний квадрат	F	Уровень значимости, <i>p</i>
Год (Y)	578.050	1	578.050	160.77	<0.0001
Пол (S)	252.590	1	252.590	71.24	<0.0001
Взаимодействие (Y × S)	19.988	1	19.988	5.64	<0.0001
Остаточная	446.770	126	3.546		
Общая	1 289.398	129			

выше факторов и их взаимодействия в общую межгрупповую изменчивость всех трёх канонических переменных в их сочетании мы использовали непараметрический многомерный двухфакторный дисперсионный анализ (Two-way PERMANOVA) значений канонических переменных (CV1–CV3), результаты которого представлены в табл. 3.

В итоге расчётов получена обобщённая характеристика значимости вклада факторов «год», «пол» и их взаимодействия в изменчивость формы нижней челюсти малой белозубки. Фактор «год» влияет на изменчивость формы мандибул почти в 2 раза сильнее, чем фактор «пол». При этом на долю дисперсии, обусловленной фактором «год», пришлось 67.7%, а на долю дисперсии, связанной с фактором «пол», – 30.0%. В разные годы также значимо проявляются разные направления изменения формы мандибулы у самцов и самок, о чём свидетельствует значимое взаимодействие факторов «год × пол» (2.4% дисперсии). Следовательно, в изолированной северной форпостной популяции малой белозубки хронографическая межгрупповая изменчивость выражена в 2 раза сильнее, чем половые различия (половой диморфизм). Проявление значимого взаимодействия фак-

торов «год × пол», вероятно, отражает эффект недостаточной приспособленности животных разного пола данной форпостной популяции к новым локальным условиям среды обитания за пределами видового ареала.

В результате канонического анализа была получена матрица обобщённых расстояний Махаланобиса (*D*) между всеми парами сравниваемых выборок, характеризующая их морфологическое своеобразие (табл. 4). В табл. 4 также приведены значения средней уникальности выборок (MMU) как усреднённые суммы дистанций конкретной выборки от всех остальных выборок.

Из табл. 4 следует, что различия между полами по форме (проявления полового диморфизма) в пределах каждого года примерно близки по величине и колеблются от $D = 3.408$ до $D = 3.526$. Обобщённые дистанции Махаланобиса (*D*) между выборками разных лет стабильно выше по величине и колеблются от 4.724 до 5.108. Все дистанции статистически значимы ($p < 0.001$). Примечательно, что значения MMU для каждой выборки близки по величине, что косвенно указывает на то, что все выборки почти в равной мере удалены друг от друга в общем морфопространстве (morphospace) и морфологические различия

Таблица 4. Матрица обобщённых расстояний Махаланобиса (*D*) и мера средней уникальности (MMU) между выборками самцов и самок малой белозубки в 2005 и 2006 гг. в форпостной северной популяции Южного Урала (Челябинская область)

Выборка	Самцы, 2005	Самки, 2005	Самцы, 2006	Самки, 2006	MMU*
Самцы, 2005	0.000	3.526	4.827	4.784	4.379
Самки, 2005	3.526	0.000	5.108	4.724	4.453
Самцы, 2006	4.827	5.108	0.000	3.408	4.448
Самки, 2006	4.784	4.724	3.408	0.000	4.305

* Средняя мера уникальности (Mean Measure of Uniqueness – MMU).

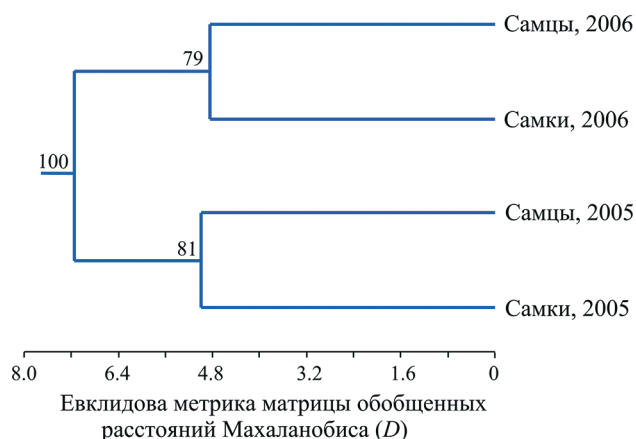


Рис. 6. Результаты кластерного анализа (UPGMA) евклидовой метрики матрицы обобщённых расстояний Махаланобиса (D) между выборками самцов и самок малой белозубки разных лет (2005–2006 гг.) из северной форпостной популяции Южного Урала (Челябинская область).

между ними в среднем приблизительно сопоставимы по величине. Мы провели кластерный анализ матрицы обобщённых расстояний Махаланобиса методом невзвешенного парного среднего связывания UPGMA и выявили иерархическую структуру отношений между выборками в форпостной популяции малой белозубки (рис. 6).

Итоговый кластер представлен двумя субкластерами, каждый из которых объединяет выборки самцов и самок соответствующего года. Такая иерархическая структура прямо подтверждает выявленный факт, что хронографические различия (хронографическая изменчивость) выражены сильнее, чем половые. Обычно половые различия, являясь видовой чертой, превышают кратковременные хронографические, тем более между близкими смежными годами. Лишь при сравнении выборок, удалённых во времени сбора на десятки лет, хронографическая изменчивость, отражая тренд многолетних направленных изменений, связанных с изменениями климата и выработкой морфологических адаптаций к ним, может быть выражена сильнее половых различий [Васильев, 2021, Васильев и др., 2022]. Поскольку в нашем случае хронографические различия больше половых при сравнении выборок смежных лет, это отражает высокую чувствительность морфогенеза особей форпостной популяции к погодным условиям разных лет далеко за пределами ос-

новного ареала вида. В целом можно заключить, что полученные результаты, включая итоги кластерного анализа, отражают резкое переключение процесса морфогенеза, а не последствия отбора. Данный случай следует, по-видимому, отнести к случаю определённой модификационной изменчивости в ответ на резкое изменение погодно-климатических условий. Он показывает высокий уровень фенотипической пластичности форпостной популяции малой белозубки на севере Южного Урала.

Индекс внутригруппового морфологического разнообразия ($MNND$) как косвенная мера дестабилизации развития

Особый интерес представляет получение сведений о величинах внутригруппового морфологического разнообразия, которое косвенно характеризует уровень дестабилизации развития [Васильев и др., 2018]. Хорошо известно, что для этой цели часто используют показатели флуктуирующей асимметрии (FA) билатеральных признаков, которые предложены ранее разными авторами во второй половине XX века [Захаров, 1987; Zakharov, 1992; Palmer, Strobeck, 1986; Palmer, 1994; Гелашвили и др., 2004]. Поскольку оценка внутригруппового разнообразия отражает то же явление, что и показатели FA, но дополнена соответствующими статистическими методами оценки, позволяющими выявить характеристики рассеивания ординат в пределах группового полигона изменчивости, включая эффект «сверхрассеивания», мы использовали данный подход [Дэвис, 1990; Hammer, 2009; Васильев и др., 2018]. Результаты оценки показателей внутригруппового морфологического разнообразия ($MNND$) по значениям первых двух канонических переменных и теоретически ожидаемой величины ($ExpNND$) приведены в табл. 5.

Показатель внутригруппового разнообразия ($MNND$) мандибул во всех выборках самцов и самок (за исключением самок 2005 г.) значимо выше соответствующих величин ожидаемых при случайном пуассоновском распределении средних ближайших дистанций ($ExpNND$) между соседними ординатами.

Таблица 5. Сравнение показателей внутригруппового морфоразнообразия (*MNND*) по значениям первых двух канонических переменных и их теоретически ожидаемой величины (*ExpMNND*) с учётом стандартных ошибок ($\pm SE$) между выборками самцов и самок разных лет (2005–2006 гг.), взятых из форпостной северной популяции малой белозубки в Челябинской области

Выборки: пол, год	<i>MNND</i> $\pm SE$	<i>ExpMNND</i> $\pm SE$	<i>R</i> (N экз.)	<i>Z</i>	Уровень значимости, <i>p</i>
Самцы, 2005 г.	0.352 $\pm$ 0.042	0.267 $\pm$ 0.004	1.321 (33)	3.52	0.00043
Самки, 2005 г.	0.412 $\pm$ 0.075	0.311 $\pm$ 0.007	1.325 (24)	3.05	0.00233
Самцы, 2006 г.	0.505 $\pm$ 0.060	0.305 $\pm$ 0.008	1.653 (20)	5.58	< 0.00001
Самки, 2006 г.	0.293 $\pm$ 0.020	0.241 $\pm$ 0.002	1.216 (53)	3.01	0.00262

Последнее косвенно указывает на значимое усиление дестабилизации морфогенеза нижней челюсти у самцов и самок в данной форпостной популяции в оба года сравнения. В то же время значения показателя *R* (отношение *MNND/ExpMNND*) во всех случаях превысили 1.0, причём по критерию *Z* все эти отклонения статистически достоверны. Это означает, что у всех выборок этой популяции наблюдаются статистически значимые эффекты сверхрассеивания (*overdispersion*) ординат.

Если в засушливом 2005 г. различия между полами по показателю внутригруппового морфологического разнообразия (*MNND*) не проявились ($t = 0.697$; $p > 0.05$), то в дождливом 2006 г. они были статистически высоко значимы ($t = 3.363$; $p < 0.001$). Наибольшее значение *MNND* у самцов проявилось в 2006 г., но одновременно в этом году наблюдается и минимальное значение показателя у самок (см. табл. 5). Поскольку показатель косвенно отражает уровень дестабилизации морфогенеза [Васильев и др., 2018], можно с известной осторожностью полагать, что условия дождливого 2006 г. были неблагоприятны для самцов данной популяции (их относительная численность и доля в улове была низкой), но, напротив, благоприятны для самок (их численность и доля в улове были кратно выше). Судя по показателю *MNND*, более засушливый 2005 г. в целом оказался более благоприятным для обоих полов, хотя у самок проявилась некоторая (хотя и незначимая: $t = 1.539$; $p > 0.05$) тенденция к его увеличению по сравнению с самцами.

В итоге можно заключить, что, поскольку у самцов и самок в оба года проявилось сверхрассеивание и доказано его значимое проявление (см. табл. 5), данные косвенно

указывают на общую дестабилизацию морфогенеза в форпостной северной популяции малой белозубки. При этом в экологически контрастные годы у самцов и самок проявилась противоположная морфогенетическая реакция на условия дождливого 2006 г.: для самцов они были неблагоприятны, а для самок – относительно благоприятны. В то же время в засушливом 2005 г. условия были примерно одинаково благоприятными для обоих полов, что, возможно, отражает большую приспособленность вида к обитанию в более тёплых и местах засушливых южных регионах в пределах основного ареала. Вероятно, 2005 г. по условиям развития мало отличался от характерных для вида условий.

Мандибулярные индексы и анализ трофических предпочтений малой белозубки в разных погодно-климатических условиях

Сравнение средних значений пяти морфофункциональных мандибулярных индексов потенциально позволяет оценить особенности трофических предпочтений у самцов и самок в форпостной популяции малой белозубки в различающиеся по погодно-климатическим характеристикам годы – 2005 и 2006 (табл. 6).

Из средних значений индексов, приведённых в табл. 6, следует, что по таким из них, как *TI* и *TM*, связанным с режуще-пилящими движениями нижней челюсти, различий между выборками не обнаружено ($p > 0.05$). Двухфакторный дисперсионный анализ показал, что три других индекса проявили значимые различия, связанные с фактором «год» и взаимодействием «год $\times$ пол» (табл. 7).

Эффект взаимодействия факторов «год $\times$ пол» на примере массетерно-резцового ин-

Таблица 6. Значения мандибулярных индексов с учётом их стандартных ошибок ($\pm SE$) в выборках самцов и самок разных лет из форпостной популяции малой белозубки в Челябинской области

Пол, год (экз.)	Морфофункциональные мандибулярные индексы				
	$TI \pm SE$	$TM \pm SE$	$MI \pm SE$	$MM \pm SE$	$AM \pm SE$
Самцы, 2005 (33)	0.285 $\pm$ 0.002	0.498 $\pm$ 0.003	0.280 $\pm$ 0.002	0.490 $\pm$ 0.003	0.858 $\pm$ 0.005
Самки, 2005 (24)	0.285 $\pm$ 0.003	0.497 $\pm$ 0.004	0.284 $\pm$ 0.002	0.495 $\pm$ 0.004	0.859 $\pm$ 0.004
Самцы, 2006 (20)	0.282 $\pm$ 0.003	0.492 $\pm$ 0.005	0.289 $\pm$ 0.003	0.502 $\pm$ 0.004	0.839 $\pm$ 0.005
Самки, 2006 (53)	0.281 $\pm$ 0.002	0.490 $\pm$ 0.003	0.280 $\pm$ 0.001	0.489 $\pm$ 0.002	0.847 $\pm$ 0.004

Таблица 7. Двухфакторный дисперсионный анализ значений морфофункциональных мандибулярных индексов (MI , MM , AM) нижней челюсти малой белозубки при оценке влияния факторов условий года (Y), пола (S) и их взаимодействия ($Y \times S$) в форпостной северной популяции (2005–2006 гг.)

Источник изменчивости	Сумма квадратов	Число степеней свободы, d.f.	Средний квадрат	F	Уровень значимости, p	Размер эффекта, η^2
<i>MI</i> – массетерно-резцовый индекс						
Год (Y)	0.000155	1	0.000155	1.498	0.2232	0.0118
Пол (S)	0.000205	1	0.000205	1.985	0.1613	0.0155
($Y \times S$)	0.001162	1	0.001162	11.249	0.0011	0.0820
Остаточная	0.013014	126	0.000103			
Общая	0.014536	129				
<i>MM</i> – массетерно-молярный индекс						
Год (Y)	0.000015	1	0.000015	0.048	0.8265	0.0073
Пол (S)	0.000491	1	0.000491	1.589	0.2098	0.0121
($Y \times S$)	0.002725	1	0.002725	8.821	0.0036	0.0641
Остаточная	0.038930	126	0.000309			
Общая	0.042216	129				
<i>AM</i> – ангулярно-массетерный индекс						
Год (Y)	0.006277	1	0.006277	6.421	0.0125	0.0485
Пол (S)	0.000590	1	0.000590	0.604	0.4386	0.0048
($Y \times S$)	0.000505	1	0.000505	0.517	0.4734	0.0041
Остаточная	0.123162	126	0.000977			
Общая	0.130534	129				

декса MI чётко проявился у самцов: в 2006 г. данный индекс значимо больше, чем в 2005 г., а у самок проявляется противоположная тенденция. В 2006 г. индекс у них имеет тенденцию быть меньше по величине, чем в 2005 г.

Половые различия по данному индексу в 2006 г. высоко значимы. Все это указывает на то, что сила грызения в области резца у самцов в 2006 г. выше, чем у самок, а также достоверно больше, чем у самцов в 2005 г. Аналогично ведёт себя и индекс MM (массетерно-молярный), который отражает те же тенденции усиления грызения и дробления кормовых объектов самцами в 2006 г. за счёт первого моляра нижней челюсти. По индексу AM (ангулярно-массетерному) проявляются

общие различия между годами без учёта пола (см. табл. 6, 7).

В 2005 г. у самцов и самок белозубки значение данного индекса в среднем достоверно выше, чем в 2006 г. Последнее означает, что в 2005 г. в данной популяции белозубки активно использовали при поимке добычи свойство горизонтального покачивания ветвей нижней челюсти (swinging по [Zazhigin, Voyta, 2019]). При горизонтальных параллельных сдвигах ветвей нижней челюсти осуществляется горизонтальное дробление и разрезание тканей добычи. Полученные результаты косвенно указывают на то, что диета у самцов и самок, а также у обоих полов в целом в разные годы была различной, что

привело к изменению конфигурации мандибул. Особый интерес вызывает факт косвенного обнаружения различий в диете у самцов и самок в нетипичном дождливом 2006 г. Самцы чаще питались более твёрдыми кормовыми объектами, а самки – относительно более мягкими. Возможно, такое трофическое поведение самцов было в этом году вынужденным, так как численность самцов была в 3 раза ниже, чем самок (самки могли при этом конкурировать за добычу). В то же время эффект дестабилизации развития самцов в 2006 г., судя по величине индекса *MNND*, был в этой группе наибольшим, указывая на стресс особей в процессе развития.

Соотношение географической, хронографической и половой изменчивости формы нижней челюсти малой белозубки

В финальной части работы мы провели оценку соотношения трёх форм изменчивости (по [Яблоков, 1966]): географической, хронографической и половой на основе канониче-

ского анализа прокрустовых координат. Для этого, наряду с выборками самцов и самок двух экологически контрастных лет (2005 и 2006) из озёрской форпостной популяции, в сравнение включили выборки обоих полов из двух удалённых и изолированных ландшафтной преградой популяций из центральной части ареала вида – горной кабардино-балкарской и равнинной краснодарской. Для большей количественной сопоставимости выборки самцов и самок двух экологически контрастных лет в форпостной популяции были случайно выровнены по объёму наблюдений по 20 особей в каждой.

Наибольшие различия, как и следовало ожидать, проявились вдоль CV1 (75.20% дисперсии) и были связаны с проявлением географической изменчивости между форпостной челябинской популяцией, с одной стороны, и выборками из центральной части ареала – с другой. Вдоль второй канонической переменной CV2 (11.93%) проявились различия между двумя последними выборками – как ландшафтно-географическая изменчивость меньшего уровня, чем вдоль CV1,

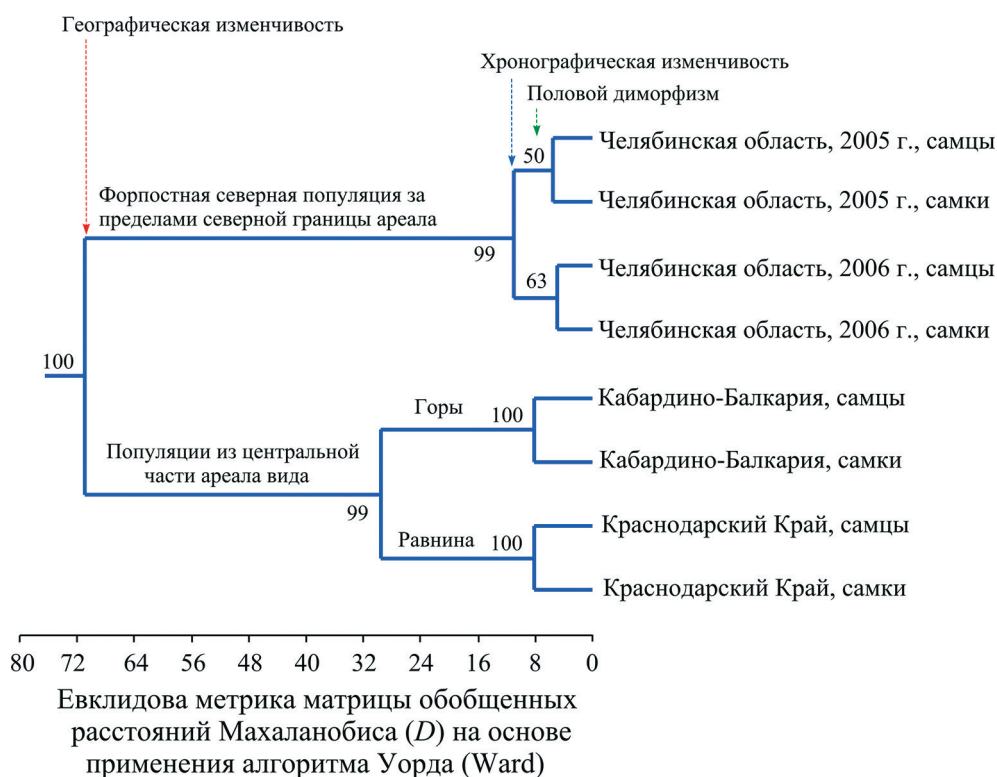


Рис. 7. Кластерный анализ (Ward) матрицы обобщённых расстояний Махаланобиса (*D*) между выборками самцов и самок кабардино-балкарской, краснодарской и экологически контрастных лет (2005–2006 гг.) из форпостной челябинской популяций малой белозубки. В узлах ветвей указаны величины бутстреп-поддержек, %. Коэффициент кофенетической корреляции $CCC = 0.991$. Географические координаты локализации всех выборок см. в разделе «Материалы и методы».

так и сочетание хронографической изменчивости и проявлений полового диморфизма в форпостной челябинской группировке.

Проявление «ландшафтно-географической» изменчивости между кабардино-балкарской и краснодарской популяциями и хронографической изменчивости в челябинской форпостной популяции в значительной степени совпало вдоль второй канонической оси, однако было выражено в разной степени. Первая форма изменчивости проявилась в большей степени. Вдоль третьей канонической переменной CV3 (5.48% дисперсии) тоже проявилась ландшафтно-географическая изменчивость, а также половые различия и эффект взаимодействия между факторами «год» и «пол» ($Y \times S$) в форпостной популяции. По матрице обобщённых расстояний Махаланобиса (D) провели итоговый кластерный анализ методом Уорда (Ward), который позволил оценить взаимную иерархию и соотношение трёх форм изменчивости (рис. 7).

Из рис. 7 следует, что наименьший и приблизительно равный по величине длин ветвей кластера уровень различий проявился при сравнении выборок разного пола – уровень полового диморфизма. Следующий по величине удаления выборок иерархический уровень различий – хронографическая изменчивость в форпостной популяции. «Ландшафтно-географическая» изменчивость при сравнении равнинной краснодарской и горной кабардино-балкарской популяций соответствует ещё более высокому иерархическому уровню. Максимальный уровень иерархии морфологических различий соответствует проявлению географической изменчивости форпостной челябинской популяции по сравнению с двумя южными из центральной части ареала вида – кабардино-балкарской и краснодарской.

Таким образом, в итоге можно подтвердить, что хронографическая изменчивость в форпостной популяции выражена сильнее половых различий, а морфологическое своеобразие этой популяции, локализованной далеко за северной границей ареала, существенно превышает уровень «ландшафтно-географической» изменчивости между географически изолированными популяциями из центральной части ареала.

Заключение

Проведённый с помощью методов геометрической морфометрии анализ изменчивости форпостной челябинской популяции в сравнении с двумя удалёнными популяциями из центральной части ареала позволил оценить и характеризовать уровень фенотипической пластичности инвазионной группировки малой белозубки. Поскольку оценивали изменчивость конфигурации нижней челюсти – органа, участвующего в поимке добычи и первичной обработке кормовых объектов, изменчивость формы мандибул отражает не только их функциональные особенности, но и различия в составе диеты землероек и их ценотическую роль в разные годы.

Первоначальная оценка экологических условий и элементов экологической структуры форпостной популяции в 2005 и 2006 гг. позволила установить ряд важных сопутствующих обстоятельств. Показано, что погодные условия в эти годы различаются по динамике среднемесячного количества осадков. Если 2005 г. был засушливым, то 2006 г. оказался дождливым. В возрастной структуре форпостной популяции белозубок за пределами северной границы ареала в разные годы полностью доминируют сеголетки: в засушливом 2005 г. доля зимовавших составила 3.5%, а в избыточно влажном 2006 г. – достигала 12.2%.

Возрастные различия по форме нижней челюсти значимы. С возрастом укорачивается длина резца и частично стираются вершины премоляров и моляров. Поэтому в сравнительном анализе использовали только сеголеток.

Соотношение полов в форпостной популяции в оба года значительно отклоняется от 1:1, причём в засушливом 2005 г. доля самок составила около 40%, а в избыточно влажном 2006 г. – 81%. Половые различия по форме мандибул высоко значимы, причём в экологически разные годы они проявляются неодинаково. Однако по центроидным размерам нижней челюсти все выборки самцов и самок в 2005 и 2006 гг. не различаются друг от друга. Другими словами, в оба года сравнения не выражен половой диморфизм по размерам мандибул, но проявляется существенный

половой диморфизм по их форме. Выявлена значимая хронографическая изменчивость формы нижней челюсти, которая кратно превышает размах половых различий по конфигурации мандибул.

В экологически контрастные годы значения функционального массетерно-резцового, массетерно-молярного и ангулярно-массетерного мандибулярных индексов у самцов и самок достоверно различаются, указывая на питание их в эти годы разными трофическими объектами, что может в неблагоприятные годы снизить потенциальную трофическую конкуренцию между полами.

Показатель внутригруппового морфо-разнообразия (*MNND*) мандибул в выборках самцов и самок (за исключением самок 2005 г.) оказался значимо выше ожидаемых случайных величин, и во всех выборках наблюдается эффект свехрассеивания ординат особей, что указывает на значимое усиление дестабилизации морфогенеза нижней челюсти белозубок обоих полов в данной форпостной популяции в оба года сравнения.

Таким образом, в итоге проведённого исследования в экологически контрастные годы установлены: нарушение возрастной структуры и соотношения полов в форпостной популяции малой белозубки, нестабильность развития мандибул в годы сравнения, изменение их формы и функций при механической обработке кормов в контрастных условиях. У самцов и самок проявилась противоположная морфогенетическая реакция на условия дождливого 2006 г.: для самцов они были неблагоприятны, а для самок – относительно благоприятны. По комплексу использованных показателей условия засушливого 2005 г. более благоприятны для форпостной изолированной популяции, что соответствует типичным условиям обитания вида на юге в пределах основного ареала.

Географическая изменчивость между форпостной челябинской и двумя кабардино-балкарской и краснодарской популяциями из центра ареала на порядок (в 3.5 раза) превышает размах хронографической изменчивости между выборками экологически контрастных лет (2005–2006 гг.) в форпостной челябинской популяции. Полученные результаты, по

оценке соотношения разных форм изменчивости, прямо доказывают высокий уровень фенотипической пластичности малой белозубки, что позволяет объяснить устойчивость существования инвазионной форпостной популяции вида далеко за северной границей ареала вида в Челябинской области. Высокая фенотипическая пластичность и синантропность малой белозубки позволяют прогнозировать возможность дальнейшей инвазии вида на север Южного Урала при потеплении климата, что важно учитывать ввиду способности малой белозубки к переносу опасных для человека трансмиссивных заболеваний.

Благодарности

Авторы благодарят Музей Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург) за любезно предоставленные краниологические коллекции, а также к.б.н. Л.Л. Войта, куратора коллекций насекомых Зоологического института РАН, за возможность использования цифровых фотографий нижних челюстей из депозитария териологических коллекций ЗИН РАН. Особо благодарим к.б.н. О.В. Толкачева за неоценимую помощь при полевом сборе коллекционного материала. Авторы благодарны рецензентам за высказанные ими конструктивные замечания и полезные рекомендации, которые способствовали улучшению статьи.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН (№ 122021000091-2).

Литература

- Бобринский Н.А., Кузнецов Б.А., Кузякин А.П. Определитель млекопитающих СССР: пособие для студентов педагогических институтов и учителей. М.: Просвещение, 1965. 382 с.
- Большаков В.Н., Васильев А.Г. Сравнительное изучение островной и материковой популяций красной полевки *Clethrionomys rutilus* Pall.; возможная роль «принципа основателя» // Журнал общей биологии. 1976. Т. 37, № 3. С. 378–385.
- Большаков В.Н., Васильев А.Г., Васильева И.А., Городилова Ю.В. Эволюционно-экологический анализ сопряжённой географической изменчивости двух симпатрических видов грызунов на Южном Урале // Экология. 2013. № 6. С. 446–453.
- Большаков В.Н., Васильев А.Г., Васильева И.А., Городилова Ю.В., Любашевский Н.М., Чибиряк М.В.

- Морфологическая изменчивость малой лесной мыши (*Sylvemus uralensis*) на Южном Урале: техногенный аспект // Вестник Оренбургского государственного университета. 2011. № 12 (131). С. 37–39.
- Большаков В.Н., Черноусова Н.Ф., Гальчина И.И. Малая белозубка (*Crocidura suaveolens*) – находка на Урале за пределами ареала // Зоологический журнал. 2005. Т. 84, № 5. С. 636–638.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Шкурихин А.О. Геометрическая морфометрия: от теории к практике. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2018. 471 с.
- Васильев А.Г. Концепция морфониши в эволюционной экологии // Экология. 2021. № 3. С. 163–178. [Vasil'ev A.G. The concept of morphoniche in evolutionary ecology // Russian J. of Ecology. 2021. Vol. 52, no. 3. P. 173–187.]
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Коурова Т.П., Чибиряк М.В. Форпостная популяция белобрюхой белозубки на северной границе ареала в Оренбургской области // Фауна Урала и Сибири. 2022. № 2. С. 87–108.
- Гелашвили Д.Б., Якимов В.Н., Логинов В.В., Епланова Г.В. Статистический анализ флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков разноцветной ящурки *Eremias arguta* // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: сб. науч. трудов. Тольятти, 2004. Вып. 7. С. 45–59.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 1. С. 2–8.
- Дэвис Д.С. Статистический анализ данных в геологии. Кн. 2. М.: Недра, 1990. 427 с.
- Жерихин В.В. Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2003. 542 с.
- Захаров В.М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М.: Наука, 1987. 213 с.
- Лисовский А.А., Шефтель Б.И., Савельев А.П. [и др.] Млекопитающие России: список видов и прикладные аспекты // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 56. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2019. 191 с.
- Черноусова Н.Ф., Спирина С.С., Толкачев О.В. Малая белозубка – новый синантропный вид на Урале // Экология фундаментальная и прикладная. Екатеринбург, 2005. С. 89–98.
- Черноусова Н.Ф., Толкачев О.В. Новая синантропная популяция *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811) на Урале и её роль в природно-очаговой инфекции геморрагической лихорадки с почечным синдромом // Известия Челябинского научного центра. 2006. Вып. 3, № 33. С. 95–100.
- Шварц С.С. Эволюционная экология животных. Экологические механизмы эволюционного процесса. Свердловск, 1969. 198 с.
- Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 277 с.
- Яблоков А.В. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 1966. 364 с.
- Alberti M. Eco-evolutionary dynamics in an urbanizing planet // Trends in Ecology and Evolution. 2015. Vol. 30, no. 2. P. 114–126.
- Anderson M.J. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance // Australian Ecology. 2001. Vol. 26. P. 32–46.
- Anderson P.S.L., Renaud S., Rayfield E.J. Adaptive plasticity in the mouse mandible // BMC Evolutionary Biology. 2014. Vol. 14, no. 85. P. 2–9.
- Ceballos G., Ehrlich P.R., Barnosky A.D. [et al.] Accelerated modern human-induced species losses: entering the sixth mass extinction // Science Advance. 2015. Vol. 1, no. 5. e1400253. DOI:10.1126/sciadv.1400253
- Cohen J. A power primer // Psychological Bulletin. 1992. Vol. 112, no. 1. P. 155–159.
- Cornette R., Tresset A., Herrel A. The shrew tamed by Wolff's Law: Do functional constraints shape the skull through muscle and bone covariation? // Journal of Morphology. 2015. Vol. 276. P. 301–309.
- Donelan S.C., Hellmann J.K., Bell A.M. [et al.] Transgenerational plasticity in human-altered environments // Trends in Ecology and Evolution. 2020. Vol. 35, no. 2. P. 115–124.
- Donnelly K.P. Simulations to determine the variance and edge effect of total nearest neighbor distance // Simulation studies to archeology / ed. by Hodder I. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 1978. P. 91–95.
- Facon B., Genton B.J., Shykoff J. et al. A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions // Trends in Ecology and Evolution. 2008. Vol. 21, no. 3. P. 130–135.
- Hammer Q. New methods for the statistical analysis of point alignments // Computers and Geosciences. 2009. Vol. 35. P. 659–666.
- Hammer Q., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia. Electronica. 2001. Vol. 4, no. 1. P. 1–9 (program). http://palaeoelectronica.org/2001_1/past/issue1_01.html
- Huang S., Davies T.J., Gittleman J.L. How global extinctions impact regional biodiversity in mammals // Biol. Letters. 2012. Vol. 8. P. 222–225.
- Klingenberg C.P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // Mol. Ecol. Resour. 2011. Vol. 11. P. 353–357.
- Maestri R., Monteiro L.R., Fornel R. et al. Geometric morphometrics meets metacommunity ecology: environment and lineage distribution affects spatial variation in shape // Ecography. 2018. Vol. 41. P. 90–100.
- Palmer A.R. Fluctuating asymmetry analyses: a primer // Developmental Instability: Its Origins and Implications / T.A. Markow (ed.). Dordrecht, The Netherlands: Kluwer, 1994. P. 335–364.
- Palmer A.R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1986. Vol. 17. P. 291–321.
- Parmesan C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change // The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 2006. Vol. 37. P. 637–669.

- Pigliucci M. Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture. Baltimore, London: The John's Hopkins University Press, 2001. 328 p.
- Polly P.D., Lawing A.M., Eronen J.T., Schnitzler J. Processes of ecometric patterning: modelling functional traits, environments, and clade dynamics in deep time // *Biol. J. of the Linn. Soc.* 2016. Vol. 118. P. 39–63.
- Read A.F., Clark J.S. The next 20 years of ecology and evolution // *Trends in Ecology and Evolution.* 2006. Vol. 21, no. 7. P. 354–355.
- Rohlf F.J. Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces // *Journal of Classification.* 1999. Vol. 16. P. 197–223.
- Rohlf F.J. TpsUtil, file utility program, version 1.74. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook (program). 2017a.
- Rohlf F.J. TpsDig2, digitize landmarks and outlines, version 2.30. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook (program). 2017b.
- Rohlf F.J., Slice D. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks // *Syst. Biol.* 1990. Vol. 39, no. 1. P. 40–59.
- Sakai A.K., Allendorf F.W., Holt J.S. et al. The population biology of invasive species // *Annual Rev. Ecol. Syst.* 2001. Vol. 32. P. 305–332.
- Saul W.-C., Jeschke J.M. Eco-evolutionary experience in novel species interactions // *Ecol. Letters.* 2015. Vol. 18. P. 236–245.
- Shapiro S.S., Wilk M.B. An analysis of variance test for normality (complete samples) // *Biometrika.* 1965. Vol. 52. P. 591–611.
- Sheets H.D., Zelditch M.L. Studying ontogenetic trajectories using resampling methods and landmark data // *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy.* 2013. Vol. 24, no. 1. P. 67–73.
- Steffen W., Grinevald J., Crutzen P., McNeil J. The Anthropocene: conceptual and historical perspectives // *Philosophical Transactions of the R. Soc. A.* 2011. Vol. 369. P. 842–867.
- Sutherland W.J., Freckleton R.P., Goodfray H. Ch. J. et al. Identification of 100 fundamental ecological questions // *Journal of Ecology.* 2013. Vol. 101. P. 58–67.
- West-Eberhard M.J. Phenotypic accommodation: Adaptive innovation due to developmental plasticity // *Journal of Experimental Zool (Mol. Dev. Evol.).* 2005. Vol. 304. P. 610–618.
- Zakharov V.M. Population phenogenetics: Analysis of developmental stability in natural populations // *Acta Zool. Fennici.* 1992. Vol. 191. P. 7–30.
- Zalasiewicz J., Williams M., Steffen W., Crutzen P. The new world of the Anthropocene // *Environ. Sci. Technol.* 2010. Vol. 44. P. 2228–2231.
- Zazhigin V.S., Voyta L.L. Northern Asian Pliocene–Pleistocene *beremendiin* shrews (Mammalia, Lipotyphla, Soricidae): a description of material from Russia (Siberia), Kazakhstan, and Mongolia and the paleobiology of *Beremendia* // *Journal of Paleontology.* 2019. Vol. 93, no. 6. P. 1234–1257.
- Zelditch M.L., Sheets H.D., Fink W.L. The ontogenetic dynamics of shape disparity // *Paleobiology.* 2003. Vol. 29. P. 139–156.
- Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L. *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer.* New York: Elsevier Acad. Press, 2004. 437 p.
- Zelditch M.L., Wood A.R., Bonett R.M., Swiderski D.L. Modularity of the rodent mandible: integrating bones, muscles, and teeth / M.L. Zelditch // *Evolution and Development.* 2008. Vol. 10. P. 756–768.

VARIABILITY OF NORTHERN ISOLATED OUTPOST POPULATION OF LESSER WHITE-TOOTHED SHREW *CROCIDURA SUAVEOLENS* (PALLAS, 1811) (EULIPOTYPHLA: SORICIDAE) IN THE SOUTHERN URALS AS AN INVASIVE SYNANTHROPIC SPECIES

© 2025 Vasil'ev A.G. *, Chernousova N.F., Chibiryak M.V., Didkovsky I.P.

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the RAS; Yekaterinburg, 620144, Russia
e-mail: *vag@ipae.uran.ru

Geometric morphometrics methods were used to study the manifestations of various forms of variation in the outpost, isolated from the main range of the northern population of the lesser white-toothed shrew *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811) of the Southern Urals using the example of variation in centroid size (CS – centroid size) and the shape of the mandible. Chronographic variability and sexual dimorphism in the Chelyabinsk outpost population were compared with geographical variability in comparison with two remote Kabardino-Balkarian and Krasnodar populations from the central part of the range. The assessment of developmental stability was carried out by analyzing the pattern of the nearest neighboring points of the withingroup morphospace (*MNND* – mean nearest neighbour distance). The nutritional features of shrews were assessed by morphofunctional mandibular indices. In the outpost population of the lesser white-toothed shrew, in the years contrasting in climatic conditions (2005–2006), changes in the age structure and sex ratio, instability in the development of mandibles, as well as changes in their shape and functions during mechanical processing of feed were detected. Significant chronographic variation of the mandible was revealed, which was greater than the range of sex differences in the outpost population. The geographical variation between the isolated Chelyabinsk and two remote populations from the center of the range exceeded the scope of chronographic variation in the Chelyabinsk outpost population. The index of withingroup morphological disparity (*MNND*) of mandibles in males and females samples (with the exception of females of 2005) is significantly higher than the expected random values, which proves the manifestation of destabilization of morphogenesis of both sexes in the outpost population in both years. In the rainy 2006 year, the values of the *MI*, *MM* and *AM* mandibular indexes in males and females differ significantly, indicating that they use different components of the diet during this year, which can reduce trophic competition between the sexes. The revealed high phenotypic plasticity and synanthropic properties of the species make it possible to predict the possibility of further invasion of the lesser white-toothed shrew to the north of the Southern Urals with climate warming, which is important to consider due to its ability to transmit vector-borne diseases dangerous to humans.

Keywords: *Crocidura suaveolens*, outpost population, variability, mandible, geometric morphometrics, the Southern Urals.

ИНВАЗИОННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ ГМ-РАПСА

© 2025 Викторов А.Г.

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт проблем экологии и эволюции им. А.И. Северцова РАН, Москва 119071, Россия
e-mail: aleviktorov@ya.ru

Поступила в редакцию 15.09.2028. После доработки 08.11.2025. Принята к публикации 18.11.2025

В обзоре рассмотрена почти 30-летняя история выращивания биотехнологических сортов масличного рапса (*Brassica napus*), продаваемых под торговой маркой «канола». Трансгенные конструкции, обеспечивающие устойчивость к неселективным гербицидам, усилили высокий инвазионный потенциал рапса как такового, давая ГМ-сортам селективное преимущество перед обычными сорняками.

Популяции самосеяков ГМ-рапса стали постоянным атрибутом транспортной инфраструктуры в странах, где рапс выращивается, в странах, куда его семена импортируются, и в странах, через которые происходит этот транзит.

Происходит передача трансгенов от ГМ-рапса родственным видам капустоцветных. Обнаружены популяции сорняков, в которых циркулируют трансгенные конструкции устойчивости к неселективным гербицидам. Эти популяции со временем приобретают устойчивость и к другим гербицидам. Так, в Аргентине, где никогда не выращивался ГМ-рапс, широко распространяется популяция трансгенной сурепицы *Brassica rapa*, устойчивой к пяти гербицидам.

В 2024 г. площадь мировых посевов рапса (в том числе канолы) равнялась 42,9 млн га, из которых 10,448 млн га (24,3%) заняты трансгенными сортами. Показательно, что с 2012 г. по настоящее время площади посевов трансгенных сортов рапса (канолы) остаются на уровне 10–11 млн га. Прекращение роста и стабилизация этого показателя в начале 2010-х годов коррелирует с появлением основного корпуса данных о высоком инвазионном потенциале ГМ-сортов этой культуры.

Ключевые слова: генетически модифицированные организмы, неселективные гербициды, глифосат, самосевы, инвазии, сорняки, *Brassicaceae*, *Brassica napus*, *Brassica rapa*.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-4-29-44

Введение

Семейство *Brassicaceae* включает более 300 родов и около 400 видов растений, широко распространённых по всему миру. Представители этого таксона веками выращиваются для получения пищи, корма для сельскохозяйственных животных, приправ, масел, а также в качестве декоративных культур. Все шесть основных культивируемых видов *Brassica* генетически связаны между собой. Считается, что в своё время произошла естественная гибридизация между тремя диплоидными видами (репой *Brassica rapa* L, капустой огородной *Brassica oleracea* L и горчицей чёрной *Brassica nigra* L), которая привела к появлению трёх аллотетраплоидов (рапса *B. napus* L, абиссинской горчицы *B. carinata* A. Braun и горчицы сарептской, или русской, *Brassica juncea* (L.) CZERN., 1859). Таким образом, широко возделываемый вид *B. napus* ($2n =$

$4x = 38$) возник в результате естественного межвидового скрещивания между *B. rapa* ($2n = 2x = 20$) и *B. oleracea* ($2n = 2x = 18$). Судя по всему, это событие произошло несколько десятков тысяч лет назад в Средиземноморье [Tillería et al., 2023].

Семена рапса считались непригодными в качестве пищи людей и корма для животных из-за высокого содержания эруковой кислоты и глюкозинолатов. В Европе это растение начали выращивать в XIII веке лишь с целью получения масла для осветительных приборов (уличных фонарей, ламп и лампад). В Канаде масштабные посевы рапса появились в 1942 г., когда возник дефицит технического масла для смазки механизмов военных кораблей [CFIA, 2017]. Интенсивные селекционные программы впоследствии позволили получить сорта *B. napus*, семена которых имели низкое содержание эруковой кислоты и глюкозинолатов.

Эти сорта рапса получили зонтичное название «канола». Торговая марка «Канола (Canola)» происходит от словосочетания «канадское масло с низкой кислотностью (Canadian oil, low acid)», она зарегистрирована в Канаде в 1970 г. В 1986 г. в торговую марку «Канола» были внесены изменения, согласно которым она могла применяться только к сортам *B. napus*, из которых можно получить рапсовое масло, содержащее менее 2% эруковой кислоты, и муку, имеющую менее 30 мкмоль глюкозинолатов на грамм. Лицензионные соглашения позволяют подписавшим им компаниям использовать слово «канола» и символ цветка с четырьмя лепестками на всех продуктах, которые соответствуют стандартам и спецификациям Канадского совета по каноле (Canola Council of Canada) [Kneen, 1992]. В мировой литературе принято термин «канола (ГМ-канола)» использовать в случаях, когда речь идёт о растениях, выращенных из семян, полученных согласно этому лицензионному соглашению, во всех других случаях используется термин «рапс (ГМ-рапс)».

Семена современных сортов канолы содержат от 35 до 45% масла. Этот продукт занимает в Канаде 80% рынка салатного масла, 56% рынка шортенингов (кондитерских кулинарных жиров) и 42% рынка маргаринов. Масло канолы также используется в косметике, типографских красках, кремах для загара, промасленных тканях, рецептурах пестицидов и в промышленных смазках. Мука канолы (побочный продукт при извлечении масла из семян) имеет высокое содержание белка и широко используется в качестве корма сельскохозяйственных животных. Некоторые сорта канолы, выведенные уже в XXI веке, употребляются в качестве сырья для производства биотоплива. Их отличает высокое содержание эруковой кислоты, повышающей качество топлива, с одной стороны, а с другой – делающих их непригодными для применения в кулинарии, однако, несмотря на формальное противоречие названия с химическим составом, они также позиционируются на рынке как «канола» по разрешению Канадского совета по каноле [CFIA, 2017].

В настоящее время рапс относится к числу важнейших сельскохозяйственных куль-

тур благодаря разнообразному ассортименту как пищевых, так и технических продуктов, получаемых из него. Как универсальная культура, он может выращиваться во многих климатических условиях. Его также используют в программах севооборота, особенно с зерновыми культурами, для прерывания жизненных циклов фитопатогенов и замедления развития устойчивости к гербицидам. В последнее время мировое производство рапса, в том числе канолы, составляет приблизительно 90 млн т в год. Крупнейшими производителями этой культуры являются страны ЕС, которые производят порядка 20 млн т (22% от общего мирового производства), Канада – 19 млн т (21%), Китай – 16 млн т (18%), Индия – 12 млн т (13%) и Австралия – 6 млн т (7%). Ожидается, что мировое производство, потребление и спрос рапса возрастут в краткосрочной и среднесрочной перспективе. Так, Международный совет по зерну прогнозирует, что в сезоне 2025/2026 посевные площади достигнут 44 млн га. Если это произойдёт, рапсом будет засеяна самая большая площадь за всю историю сельского хозяйства. Ожидается, что рынок рапсового масла вырастет с 38,91 млрд долларов США в 2025 г. до 51,1 млрд долларов США к 2032 г., что соответствует среднегодовому темпу роста в 3,97%. Этот рост во многом обусловлен растущим использованием рапсового масла в качестве сырья для производства дизельного топлива. Так, например, в США почти 60% импортируемого рапсового масла потребляется этим сектором экономики. С октября 2023 г. по февраль 2024 г. импорт рапсового масла в США достиг 1,3 млн т, что на 21% больше, чем за аналогичный период предыдущего года. На мировом рынке масличных культур рапс (канола) занимает третье место после сои и хлопчатника, опережая даже подсолнечник. Это объясняется экономической выгодой: семена, собранные с 1 га рапсового поля, дают 1100 кг масла, в то время как такой же показатель для подсолнечника равен 600 кг, а для сои – 290 кг [Editor, 2025].

В обзоре рассмотрена почти 30-летняя история появления и распространения как отдельных растений, так и целых популяций биотехнологических сортов канолы в резуль-

тате самосево в странах, где они выращиваются, в странах, импортирующих их семена, и в странах, осуществляющих транзит последних.

Сорта канолы, устойчивые к гербицидам

В 90-е г. прошлого века канола как запатентованный сорт рапса вошла в число первых сельскохозяйственных культур в программу создания биотехнологических сортов, устойчивых к неселективным гербицидам (глифосату и глюфосинату). Сорта, устойчивые к глифосату, до настоящего времени продаются под торговой маркой Roundup-Ready™ и представляют собой самую большую долю рынка ГМ-канолы в мире. Резистентность к глифосату в большинстве трансгенных линиях обеспечивается генетической конструкцией, содержащей два гена: один кодирует нечувствительную к глифосату 5-енолпирувилшикимат-3-фосфатсинтазу (CP4 EPSPS) из *Agrobacterium* sp. штамм CP4, а другой – ген *goxv247* бактерии *Ochrobactrum anthropi* штамм LBAA, кодирующий фермент глифосатоксидоредуктазу (GOX), разлагающую глифосат на аминометилфосфоновую кислоту (АМФК) и глиоксилат [Green, 2009]. Сорта канолы, устойчивые к глюфосинату, имеют трансгены *pat* почвенной бактерии *Streptomyces viridochromogenes* (Krainsky 1914) Waksman and Henrici 1948 или *bar* бактерии *Streptomyces hygroscopicus* (Jensen, 1931) Yüntsen et al., 1956., которые кодируют фосфинотрицинацетилтрансферазу (PAT). Этот фермент детоксифицирует глюфосинат путём его ацетилирования. Канола торговой марки Navigator™ Canola, устойчивая к ГМ-бромоксину, получена с использованием гена *oxu* (кодирующего фермент нитрилазу, ответственную за расщепление бромоксина до нефитотоксичного соединения) граммотрицательной факультативно-анаэробной условно-патогенной бактерии *Klebsiella pneumoniae* subsp. *ozaenae* (Abel 1893) Ørskov 1984. Известен также трансгенный сорт канолы, устойчивый к системному гербициду дикамбе, обладающему ауксин-подобным действием (2-метокси-3,6-дихлорбензойной кислоте). Генно-инженерная конструкция этого сорта несёт ген *dmo* почвенной бактерии

Pseudomonas maltophilia (штамм DI-6). Ген *dmo* кодирует фермент дикамба-О-деметилазу, преобразующую дикамбу в 3,6-дихлорсалициловую кислоту (3,6-DCSA), которая не обладает гербицидной активностью [Pandolfo et al., 2016; Sohn et al., 2021].

В 1987 г. с помощью традиционной селекции созданы не-трансгенные, устойчивые к имидазолинону (IMI) две линии канолы (PM1 и PM2) с мутантным геном BnAHAS, которые коммерциализированы в Канаде в 1996 г. под торговой маркой Clearfield® [Krato and Petersen, 2012; Tan et al., 2005]. Мутация в PM1 имеет одну замену в кодоне 653 (серин на аспарагин) в локусе BnAHAS1, что обеспечивает устойчивость к гербицидам IMI. Линия PM2 имеет точечную мутацию в кодоне 574 (замена триптофана на лейцин), расположенную в локусе BnAHAS3, что обеспечивает устойчивость к гербицидам IMI и определённую перекрестную устойчивость к сульфонилмочевинам и триазолопиримидинам. Линия PM2 имеет более высокий уровень резистентности, чем PM1 [Powles and Yu, 2010; Tan et al., 2005]. Также методами классической генетики (естественная мутация и возвратные скрещивания) выведены сорта канолы, резистентные к триазиновым гербицидам [Pandolfo et al., 2016; ISAAA, 2025].

Окультурирование рапса произошло относительно недавно, а потому риски использования ГМ-канолы, устойчивой к гербицидам, связаны с тем, что она всё ещё сохраняет большое число «диких» признаков, определяющих высокий инвазионный потенциал. К таковым относятся быстрый рост, аллогамия и опыление насекомыми, раннее созревание семян, их высокая способность к рассеиванию и вторичному покою [Gulden et al., 2003]. Из-за ранней растрескиваемости стручков около 10% семян (~10000 на 1 м²) осыпается до или во время сбора урожая. Семена рапса очень мелкие (диаметр 0,9–2,2 мм, а масса 2,5–7,0 мг), а в совокупности с тем, что они гладкие и сферические, их сохранение в почвенном банке семян существенно облегчается [Gulden et al., 2008; Belter, 2016]. Если осыпавшиеся семена проникают в более глубокие слои почвы посредством вспашки по-

сле уборки, они могут развивать состояние вторичного покоя. В состоянии вторичного покоя семена могут сохраняться в естественных условиях до 10 и более лет [Pekrun et al., 1997; Gulden et al., 2004; Lutman et al., 2003]. В случаях, когда в ходе полевых работ семена перемещаются на поверхность, они могут прорасти. Поэтому рапс часто встречается в результате самосево. Так, на полях различных культур в Дании были обнаружены растения рапса, который выращивали здесь 11 лет назад [Andersen et al., 2010].

Наличие сортов канолы, резистентных к гербицидам, остро поставило вопрос о передаче генов (трансгенов), ответственных за эти признаки, родственным сорным видам семейства Капустные, обладающим высоким инвазионным потенциалом. Эти растения встречаются на полях основных сельскохозяйственных культур по всему миру. Так, например, вид *B. rapa* объединяет две формы: кормовую репу и экономически значимый сорняк сурепицу или птичий рапс, космополитически распространённый на полях сельскохозяйственных культур, на пастбищах и обочинах дорог [Simard et al., 2006]. *B. rapa* и *B. campestris* были описаны Линнеем как два самостоятельных вида: репа – как *B. rapa*, а сорняк – как *B. campestris*, но в 1833 г. немецкий ботаник Johann Metzger объединил таксоны в один вид – *B. rapa* [Тохеорус et al., 1984]. Частота гибридизации сурепицы, растущей рядом с полями рапса, довольно низкая (0,4–1,5%). Однако этот показатель существенно повышается (до 56–93%), когда сурепица в качестве сорняка растёт на полях рапса [FitzJohn et al., 2007; Devos et al., 2009]. Опыты по гибридизации показали, что все гибриды F1 между рапсом и сурепицей морфологически похожи на рапс, но имеют пониженную фертильность пыльцы (около 55%) [Warwick et al., 2003]. В экспериментах было показано, что эти межвидовые гибриды могут скрещиваться между собой и производить жизнеспособное потомство до поколений F3. В 2008 г. в Аргентине на полях сельскохозяйственных культур были обнаружены в качестве сорняков устойчивые к имидазолинону межвидовые гибриды этих растений, возникшие в результате скрещивания сурепицы и канолы

сорта Clearfield® [Ureta et al., 2017; Torres Carbonell et al., 2020]. Это говорит о том, что ГМ-канола может передавать ген устойчивости к гербициду сурепице, где он может сохраняться неопределённо долгое время.

В 2024 г. различные сорта ГМ-канолы выращивались в четырёх странах мира (Австралия, Канада, США и Чили) на площади более 10 млн га, а экспорт семян этой биотехнологической культуры осуществлялся ещё примерно в 20 стран [AgbioInvestor GM Monitor, 2025]. В первых трёх странах из вышеназванных, где эта трансгенная культура выращивалась на больших площадях, был проведён более или менее масштабный мониторинг популяций её самосево. Подобные исследования в странах импортёрах проводились в Аргентине, Великобритании, Швейцарии, Японии и в ряде государств ЕС. И во всех этих странах были обнаружены самосевы.

Трансгенные самосевы в странах, где ГМ-рапс выращивается

Канада стала первой страной, где начали выращивать канолу с трансгенами устойчивости к неселективным гербицидам (глифосату и глюфосинату). Первые посевы этих биотехнологических сортов появились здесь в 1996 г. на площади 140 000 га, что равнялось 4% от всех посевов этой культуры (3,45 млн га). Все последующие годы происходило неуклонное увеличение посевов канолы, достигнувшие в 2012 г. показателя 8,97 млн га. При этом уже 95% этих площадей находились под трансгенными сортами. С этого года по настоящее время (2024 г.) эти показатели принципиально не меняются. Небольшое уменьшение или увеличение посевов ГМ-канолы каждый год компенсировалось пропорциональным увеличением или уменьшением посевов конвенциональных (выведенных методами традиционной селекции) сортов, однако 95%-ная доля трансгенных сортов неуклонно сохранялась [AgbioInvestor GM Monitor, 2025].

Вскоре после начала высева ГМ-сортов канолы стали поступать сообщения о трансгенных самосевах рапса как на полях конвенциональной канолы, так и в рудеральных местообитаниях. Плотность их популяций сильно колебалась и в пространстве, и во

времени. Так, из 27 протестированных партий конвенциональных семян 14 имели уровень содержания трансгенов устойчивости к гербицидам выше 0,25% и, следовательно, не соответствовали 99,75%-ному стандарту чистоты для сертифицированных семян рапса, а три партии семян имели уровень содержания трансгенов устойчивости к глифосату, превышающий 2,0% [Friesen et al., 2003]. В 1998 г. в провинции Альберта были обнаружены самосевы рапса, которые выжили после нескольких обработок глифосатом. Их дальнейшее исследование показало, что из-за соседства полей, засеянных тремя линиями канолы (двух трансгенных и одной конвенциональной), устойчивыми к трём разным гербицидам, образовались гибриды, устойчивые к их разным сочетаниям, в том числе ко всем трём (глифосату, глюфосинату и имидазолинону) [Hall et al., 2000].

Канада до конца XX века имела международную репутацию производителя высококачественной горчицы трёх видов (жёлтой (*Sinapis alba*), коричневой и восточной (*B. juncea*)). Стоимость экспорта горчицы, производимой согласно правилам органического земледелия и соответствующим образом сертифицированной, оценивалась в 100 млн долларов в год (в ценах 2000 г.). Мониторинг горчицы импортёрами ЕС выявил следовые количества трансгенов ГМ-канолы, выращиваемой в Канаде. Некоторые из этих ГМ-событий не были одобрены в европейских странах. Агентство по стандартизации продуктов питания (The UK Food Standards Agency, или сокращенно FSA) сообщило, что семена коричневой горчицы, импортированные во Францию, имели низкий уровень содержания трансгенов торговых марок ГМ-канолы (Roundup Ready и Liberty Link). Уровень этих трансгенов в семенах горчицы был оценен как не превышающий 0,003%, что не представляло никакого риска для здоровья, однако экспорт канадской горчицы на европейский континент прекратился. Управление органического производства провинции Саскачеван после этого инициировало коллективный иск против фирм Monsanto и Aventis CropScience с целью получения компенсации за потерю доходов, однако перспек-

тивная отрасль производства органической горчицы в западной Канаде прекратила своё существование [Editor, 2002; Smyth et al., 2002; Demeke et al., 2006].

В 2005 г. в Канаде уже около 80% посевов канолы относились к генно-модифицированным сортам (5,5 из 7,0 млн га) [Beckie et al., 2006], поэтому для выяснения масштаба утечек трансгенов в окружающую среду был предпринят ряд исследований. Так, в 2005 г. был проведён мониторинг обочин железнодорожных путей и автомобильных дорог в двух регионах Канады: провинции Саскачеван, где выращивалась половина канадской ГМ-канолы, и в провинции Британская Колумбия, через порт которой (Ванкувер) на тихоокеанском побережье Канады шёл практически весь экспорт семян этой биотехнологической культуры. Железные и автомобильные дороги, обочины которых обрабатываются неселективными гербицидами, представляют собой идеальную систему, в которой устойчивые к ним растения укореняются и распространяются в результате действия естественного отбора, им благоприятствующего, что приводит к увеличению затрат на содержание инфраструктуры дорог без сорняков. Площадь, занятая самосевными растениями ГМ-рапса, усреднённая по 155 участкам в Саскачеване, была заметно меньше вдоль железнодорожных путей, чем вдоль автомобильных дорог; напротив, тот же показатель, усреднённый по 54 участкам в Ванкувере, был больше вдоль железнодорожных путей, чем вдоль автомобильных дорог. В обоих случаях средняя плотность ГМ-растений выше в популяциях, обнаруженных вдоль железнодорожных путей, чем вдоль автомобильных дорог. Две трети растений рапса, отобранных в Саскачеване и Ванкувере, были трансгенными, хотя относительная доля растений с признаками устойчивости к глифосату или глюфосинату различалась. Частота встречаемости трансгенных растений в рудеральных биотопах коррелировала с размером их посевов в предшествующие годы. Единственный межвидовой трансгенный гибрид сурепицы (*B. rapa*) и рапса (*B. napus*) был обнаружен возле дороги в Ванкувере, что подтвердило высокую вероятность гибридизации между

этими двумя видами *Brassica* [Yoshimura et al., 2007; Beckie et al., 2006].

В 2005–2007 гг. в трёх районах на юге канадской провинции Манитоба было проведено исследование распределения самосеов рапса на обочинах автомобильных дорогах и краях полей, на которых в предыдущих сезонах выращивалась канола (в двух (Макдональд и Карман) – один раз в 4 года ротации, а в третьем (Рейнланде) – реже). Кроме того, во всех трёх районах имелись элеваторы и предприятия по переработке семян этой культуры. Самосевы рапса чаще всего встречались в редкой растительности, непосредственно на обочинах, а реже всего – в более густой растительности канав, где они менее конкурентоспособны. Эти растения обычно встречались с большей плотностью на краях полей во всех трёх сельскохозяйственных ландшафтах. Так, на пробных участках площадью 110 м² их численность на обочинах варьировала от 35 до 1220 растений, в то время как на краях полей этот показатель находился в пределах от 35 до 3050 растений. Кроме того, подавляющее большинство (93–100%) самосеов либо сами имели трансгенные признаки, либо производили ГМ-потомство как результат опыления трансгенной пыльцой. Факторы, связанные с их наличием, значительно различались между соседствующими обочинами дорог и краями полей, это позволило предположить, что их распространение происходило независимо друг от друга. Количество самосеов на обочинах дорог увеличивалось как с улучшением качества поверхности дорожного полотна (что коррелировало с увеличением интенсивности движения по нему), так и с близостью элеваторов и фабрик по переработке зерна. Вместе с тем плотность трансгенных самосеов на краях полей увеличивалась при наличии соседнего поля ГМ-канолы в текущем году, а также внесении гербицидов и уменьшалась после вспашки. В целом численность самосеов была выше в Макдональде и Кармане, чем в Рейнланде, что, вероятно, отражало меньшую частоту выращивания канолы в последнем районе [Knispel & McLachlan, 2010].

Популяции самосеов рапса вдоль путей сообщения в Канаде не уничтожались ни му-

ниципальными властями, ни менеджментом автомобильных и железных дорог, а усилия в этом направлении фермеров, как правило, ограничивались полями и непосредственно прилегающими биотопами [Yoshimura et al., 2007]. Такие методы борьбы с сорняками, как регулярное скашивание сорной многолетней растительности, на деле приводили к появлению большего числа однолетних сорняков, включая самосевы *B. napus*. Применение обычных гербицидов широкого спектра действия, таких как глифосат и глифосинат, для уничтожения самосеов ГМ-рапса как в агроценозах, так и в соседствующих местообитаниях, а также на обочинах дорог к успеху, естественно, тоже не приводили, так как давали конкурентное преимущество трансгенным самосевам перед всеми прочими [Hall et al., 2000; Friesen et al., 2003]. Единственный эффективный способ борьбы с самосевами – вспашка – не применялся большинством фермеров, практиковавших нулевую или консервационную обработку почвы с целью уменьшения эрозии, сохранения почвенной влаги и снижения затрат. Как раз именно эта категория фермеров использовала глифосат для борьбы с сорняками, и распространение самосеов ГМ-рапса создаёт для них большие проблемы [Friesen et al., 2003].

Поскольку небольшие популяции самосеов ГМ-рапса на обочинах дорог и границах агроценозов со временем не увеличивались, сделали вывод, что их естественное распространение было незначительным по сравнению с утечкой семян из антропогенных векторов ландшафтного масштаба. Таким образом, меры по уничтожению отдельных популяций самосеов трансгенного рапса в подобных биотопах, скорее всего, будут нивелироваться объёмом семян этой трансгенной культуры и большей протяжённостью путей сообщения, по которым происходит их транспортировка [Knispel et al., 2008].

В США первые коммерческие посевы ГМ-канолы, устойчивой к гербицидам, появились в 1999 г. Тогда их площадь составили 90 000 га, или 20% от всех посевов этой культуры. В течение последующих лет эти показатели увеличивались, достигнув в 2011 г. значений соответственно в 690 000 га и 96%.

В 2024 г. в США из 1,80 млн га полей канолы только 50 000 га приходилось на конвенциональные сорта [AgbioInvestor GM Monitor, 2025; Fernandez-Cornejo et al., 2014]. Первое исследование популяции самосеивов этой биотехнологической культуры произведено в 2010 г. в штате Северная Дакота, одном из основных регионов выращивания канолы в Соединенных Штатах. Исследование заключалось в поиске самосеивов рапса, растущих на обочинах автомобильных дорог трёх типов (дорог между штатами, дорог штатов и дорог графств). Всего было обследовано 5400 км обочин. Пробы брались через каждые 8,05 км вдоль трансекты длиной 50 м и шириной 1 м. Все собранные растения рапса (406 экземпляров) проверялись на содержание трансгенных белков; 347 (86%) из собранных растений дали положительный результат на белки, обеспечивающие устойчивость к глифосату и глифосинату (CP4 EPSPS и PAT соответственно). Плотность самосеивов варьировала от 0 до 175 растений на квадратный метр. Более того, были обнаружены две особи с обоими трансгенами. На момент проведения исследования сорта канолы с таким сочетанием признаков ещё не поступили в продажу, что говорит о произошедшей в природе гибридизации двух ГМ-сорт. Это исследование стало первым сообщением в США об укоренившихся в окружающей среде популяциях генетически модифицированных растений [Schafer et al., 2011].

В 2011 г. на поле в штате Калифорния (США), где в 2007 г. выращивалась ГМ-канола, были обнаружены в большом количестве (более 1000 растений на 1 га) самосеивы этой культуры, выросшие из сохранившихся в поле семян, в состоянии вторичного покоя [Munier et al., 2012].

В Австралии долго колебались в отношении внедрения ГМ-канолы. Австралийское управление по регулированию генных технологий (OGTR) выдало разрешение на использование фермерами трансгенных сортов этой культуры Roundup Ready® и InVigor® в 2003 г., но они не выращивались в коммерческих целях до 2008 г. Это было связано с тем, что с 2003 по 2007 г. шла разработка процедур и методов, которые позволили бы эффективно

разделить посеивы и логистические потоки семян конвенциональной канолы и ГМ-канолы. В 2008 г. сорта канолы Roundup Ready начали выращивать на 9600 га, что дало урожай в 9336 т зерна, а в 2010 г. в общей сложности 317 производителей собрали с 72 000 га 49 000 т семян этой биотехнологической культуры [McCauley et al., 2012]. Площадь посеивов ГМ-канолы постепенно возрастала, достигнув в 2024 г. размера 940 000 га, или 27% от всех посеивов этой культуры (3,480 млн га) [AgbioInvestor GM Monitor, 2025].

Несмотря на все меры, предпринятые в Австралии для предотвращения утечек трансгенов, в 2010 г. был зафиксирован ряд инцидентов: в первом случае ГМ-растения проросли на соседнем поле зерновых из-за сильного ветра во время посеивной кампании. Трансгенные растения были удалены вручную, что подтвердила проверка, проведённая через две недели после прополки. Второй случай был также связан с сильным ветром, снёсшим скошенную ГМ-канолу на соседнее поле. Эти растения были удалены, и в течение несколько лет в данном месте проводился мониторинг самосеивов этой культуры [McCauley et al., 2012]. В декабре 2010 г. подтвердились подозрения одного фермера в Коджонапе о наличие ГМ-рапса на его поле органического овса, сертифицированном Национальной ассоциацией устойчивого сельского хозяйства Австралии (National Association for Sustainable Agriculture, Australia, или сокращенно NASAA). В пресс-релизе от 3 января 2011 г., подтверждающем решение NASAA аннулировать сертификацию данного органического производства, было сказано: «Органическая продукция, сертифицированная NASAA, имеет нулевую терпимость к содержанию ГМО, что соответствует требованиям Национального стандарта для органических и биодинамических продуктов и Австралийского национального органического стандарта AS6000. Это необходимо для обеспечения целостности и качества органической продукции NASAA как для предприятий, так и для потребителей» [NASAA, 2011]. В исковом заявлении, поданном в Верховный суд Западной Австралии, утверждалось, что

фермер, выращивающий ГМ-канолу, проявил халатность, позволив ей попасть на поле органического овса до сбора урожая, что вызвало потерю органического статуса. Однако в своём решении суд отметил, что ГМ-рапс ГМ-канола была одобрена для реализации в качестве посевного материала в Австралии в 2010 г. и выращивающий ее фермер не совершил никаких нарушений, а потому он не может нести юридическую ответственность за реакцию органа по сертификации органической продукции [Australian organic farmer loses GM test case, 2014].

В 2009–2013 гг. проводился мониторинг самосево ГМ-рапса на обочинах дорог и в природных биотопах Западной Австралии. В 2009 г. в кустарниковых зарослях было обнаружено около 300 растений ГМ-рапса, случайно занесённых туда штормовым ветром с прилегающего поля, что позволило изучить выживаемость ГМ-рапса в естественной экосистеме. Эта популяция смогла сохраниться только в течение трёх лет. Так, в 2010 г. было обнаружено 19 самосево, в 2011 г. – 96, 2012 г. – 5, а в 2013 и 2014 гг. в этом месте не обнаружено ни одного растения ГМ-рапса. Оценка выживаемости самосево и их плодовитость показали, что в данных природных условиях они имеют мало шансов стать инвазивным, поскольку подвергаются большому количеству стрессовых факторов как биологических (конкуренция со стороны многолетних трав и злаковых сорняков, поедание кроликами самих растений и птицами ещё не созревших стручков, поражение грибковыми заболеваниями), так и абиотических (главным образом низкое количество осадков), которые снижают их выживаемость. В этой естественной, нетронутой кустарниковой местности трансген, придающий растениям рапса устойчивость к глифосату, не давал преимуществ в приспособленности, что позволило бы сохраниться популяции с течением времени. В октябре 2012 г. при обследовании окрестностей крупного зернохранилища Perth Metro вдоль обочины ведущей к нему дороги протяженностью 3500 м было обнаружено 2578 самосево рапса (93% которых устойчивы к глифосату). Большинство этих растений

развили зрелые стручки, что указывает на способность ГМ-рапса производить жизнеспособные семена на обочине дороги. Около 73% растений дали семена, а 27% самосево семян не дали, так как поздно проросли. Хотя максимальное количество самосево обнаружено на расстоянии 500 м от приёмного пункта, общей тенденцией было снижение их количества по мере удаления от зернохранилища. Все растения, выжившие после обработки глифосатом, были обработаны атразином или имазамоксом + имазапиром соответственно. Однако ни одно растение не выжило после последовательного применения гербицидов, что позволило предположить, что они не несли признаков множественной устойчивости к гербицидам. Расщепление в потомстве обнаруженных самосево ГМ-рапса показало, что они произошли от семян, рассыпанных на дороге за два года до этого, т.е. в 2010 г. Самосево ГМ-рапса, обнаруженные на обочине дороги, в отличие от росших в кустарниковых зарослях, обитали в местности с гораздо большим количеством осадков (+100–400%), не были затронуты межвидовой конкуренцией с другими сорняками и гораздо меньше страдали от кроликов и птиц. Кроме того, на обочине дорог значительная корреляция ($r = 0,975$) между средней плодовитостью растений (семенами) и плотностью почвенного семенного банка в следующем году свидетельствовала о том, что постоянное пополнение потерянными при транспортировке семенами обеспечивало сохранение популяции в течение как минимум трёх лет [Busi, Powles, 2016].

В Австралии, Канаде и США транспортные сети связывают огромные сельскохозяйственные поля ГМ-канолы и элеваторы с расположенными от них в тысячах километрах портами, через которые происходит экспорт этой культуры (Yoshimura et al., 2007). Таким образом, распространение трансгенных семян происходит в пространственных масштабах, намного превышающих ландшафты, в которых они выращиваются, а продолжающееся возделывание и соответственно транспортировка создают и поддерживают популяции ГМ-канолы за пределами агроценозов.

Самосевы ГМ-рапса в странах, импортирующих и осуществляющих транзит семян

Среди 20 стран, импортирующих семена ГМ-канолы, наиболее тщательное исследование распространения самосевок этой культуры было проведено в Японии. Рапс *B. napus* выращивался в Японии в промышленных масштабах до конца прошлого века, но популяции его самосевок (саморасселения) продолжали встречаться в различных местах (чаще всего на обочинах дорог и берегах рек). Потребности Японии в семенах этой масличной культуры в XXI веке обеспечиваются главным образом за счёт импорта: ежегодно порядка 2 млн т семян *B. napus* поступает морским путём из Канады, где около 80% этой культуры в середине 2000-х годов было генетически модифицировано. Таким образом, большинство импортируемых Японией семян рапса происходят из ГМ-сортов, устойчивых к гербицидам [Saji et al., 2005].

Впервые самосевы ГМ-рапса обнаружены в порту Касима в округе Канто в Японии в 2003 г. во время мониторинга, проведённого Министерством сельского хозяйства, лесного хозяйства и рыболовства Японии. В 2004 г. собрано более 13 тысяч семян с растений *B. napus*, *B. rapa* и *B. juncea*, росших в шести портах, на берегах рек и на обочинах четырёх дорог, ведущих из порта Касима на предприятия по переработке масличных семян (в общей сложности в 143 местах). Проростки этих семян подвергались воздействию гербицидов, иммунохимическому и ДНК-анализу. Таким образом, было обнаружено, что трансгенный рапс рос в пяти из шести крупных портов и на обочинах двух из четырёх исследованных дорог в районе Канто. Тем не менее в растениях тех же видов (*B. napus*, *B. rapa* и *B. juncea*), росших вдоль берегов рек в той же местности (Канто), трансгены обнаружены не были. Поскольку трансгенный рапс рос либо на территории основных портов, через которые ввозят семена канолы из Канады, либо вдоль основных дорог, по которым их перевозят, трансгенные растения, вероятнее всего, выросли из семян, утерянных во время транспортировки [Saji et al., 2005]. Это был первый случай обнаружения

трансгенных самосевок в стране, где данная биотехнологическая культура никогда не выращивалась.

В следующем году тем же коллективом аналогичное исследование было проведено на западном побережье Японии. Было обследовано семь портовых зон (территории портов, обочины дорог, берега рек). Трансгенные, устойчивые к гербицидам семена обнаружены у 12 материнских растений *B. napus*, растущих по обочинам дорог двух портовых зон (Йоккаити и Хаката). Поскольку через эти два порта импортируются значительные объёмы канолы, в основном из Канады, трансгенные растения, вероятнее всего, выросли из импортных семян, которые были утеряны во время транспортировки. Часть потомства от двух из 12 растений имела трансгены устойчивости как к глифосату, так и к глюфосинату. Таким образом, два типа трансгенных растений *B. napus* скрещивались друг с другом, поскольку трансгенная линия канолы с двойной устойчивостью к гербицидам в то время ещё не была коммерциализирована. Поскольку генотип материнских растений этих самосевок не был исследован напрямую, не ясно, была ли устойчивость к нескольким гербицидам в потомстве этих растений вызвана перекрёстным опылением непосредственно в Японии или же гибридизация произошла ещё в Канаде, где подобные случаи на тот момент зафиксированы не были, но отмечены в США [Schafer et al., 2011]. Как и в предыдущем исследовании, не было обнаружено трансгенных семян у растений *B. rapa* или *B. juncea* [Aono et al., 2006]. В 2007 г. в порту Мидзусима также было обнаружено растение рапса с устойчивостью к двум гербицидам. Место его нахождения на пирсе указывает на то, что гибридизация двух ГМ-линий, скорее всего, произошла ещё в Канаде до попадания семян в этот японский порт. С другой стороны, в Йоккаити семена рапса, устойчивые к нескольким гербицидам, были обнаружены на обочинах дорог в течение четырёх последовательных лет и на берегах рек в течение двух последовательных лет, но материнских растений с этим свойством обнаружено не было. Это означает, что на этих участках произошло скрещивание между двумя типами устойчи-

вых к гербицидам растений, хотя вероятность того, что скрещивание произошло до импорта семян в Японию, также нельзя полностью исключить. Более того, в 2008 г. на берегу реки возле порта Йоккайти были обнаружены семена гибрида между трансгенным рапсом *B. napus* ($2n = 38$) и сурепицей *B. rapa* ($2n = 20$), поскольку некоторые полученные из них сеянцы имели устойчивость к глифосату и необычный диплоидный набор хромосом ($2n = 29$) [Aono et al., 2011]. Эти данные говорят о большом потенциале интрогрессии трансгенов устойчивости к гербицидам в родственные инвазионные виды.

В 2006–2011 гг. в Японии проводилась 6-летняя программа мониторинга самосеов капустоцветных растений в окрестностях 12 японских портов, через которые проходит импорт семян ГМ-канолы ($212,7\text{--}235,3 \times 10^5$ т/г. в период 2006–2011 гг.). Было обнаружено 1029 популяций *B. napus*, 1169 популяций *B. juncea* и 184 популяции *B. rapa*. Общей тенденцией расширения или сокращения этих популяций отмечено не было. Особи ГМ-рапса были обнаружены в 414 популяциях из 1029 (40%) в 10 из 12 портов, но их доля в популяциях сильно различалась в зависимости от года и местоположения. Доля популяций, содержащих ГМ-рапс, была высокой ($> 60\%$) в трёх портах (Тобе, Йоккаичи и Хаката). В других портах эта доля была $< 30\%$, а в портах Осака и Тобата – нулевой. Таким образом, трансгенные популяции не показали увеличения или уменьшения в течение шести лет в окрестностях всех 12 портов, через которые проходил импорт ГМ-канолы [Katsuta et al., 2015].

В Аргентине ГМ-канола никогда не выращивалась, а национальным секретариатом (министерством) сельского хозяйства было даже запрещено экспериментальное выращивание ГМ-канолы, устойчивой к глифосату. В 2007 г. запрет был расширен, и любой импорт семян этой культуры должен был сопровождаться анализом на отсутствие трансгенов от страны-экспортера. Тем не менее в 2012 г. одичавшие популяции рапса с трансгенами устойчивости к глифосату были обнаружены в юго-восточной провинции Буэнос-Айрес [Pandolfo et al., 2016]. Кроме того, в том же районе в 2012 г. на нескольких полях сои и

других культур в качестве сорняка была обнаружена сурепица *B. Rapa*, несущая трансген резистентности к глифосату, причём некоторые из этих растений также показали устойчивость к имидазолинону [Pandolfo et al., 2018]. Таким образом, понадобилось не более четырёх лет, чтобы обнаруженная в 2008 г. популяция сурепицы, резистентная к имидазолинону, стала не восприимчивой ещё и к глифосату [Ureta et al., 2017; Torres Carbonell et al., 2020].

С момента первого обнаружения сурепицы, устойчивой к двум гербицидам, площадь заражения ими увеличивалась в геометрической прогрессии, и в 2023 г. они присутствовали на полях более чем 70 округов шести провинций Аргентины [AAPRESID, 2023]. Одна из причин связана с тем, что в Аргентине более половины площади обрабатывается с помощью наёмной сельскохозяйственной техники (в том числе уборочной), которая служит основным вектором распространения семян сорных растений. Другая причина масштабного распространения резистентной к гербицидам сурепицы заключается в том, что, вопреки известным теоретическим предположениям, у неё отсутствует «цена приспособленности», т.е. она конкурентоспособна даже при отсутствии давления отбора в виде применения глифосата и имидазолинона [Tilleria et al., 2023]. Кроме того, попытки борьбы с ней рецептурами с другими механизмами действия привели лишь к тому, что под действием естественного отбора она приобрела впоследствии устойчивость к ещё двум гербицидам: 2,4-Д (2, 4-дихлорфеноксиуксусной кислоте), подавляющей процессы роста и развития у многих двудольных, и фторхлоридону (ингибитору биосинтеза каротиноидов). Таким образом «аргентинская» сурепица стала первым сорняком, устойчивым к фторхлоридону, до последнего времени служившему «палочкой выручалочкой» в борьбе с сорняками, устойчивыми к другим гербицидам [AAPRESID, 2025].

В Африке и Евразии ГМ-канола никогда не выращивалась, однако многие страны импортируют её семена или осуществляют их транзит. Как ни странно, самый тщательный мониторинг самосеов рапса на предмет при-

сутствия в них трансгенов произвела одна из самых маленьких европейских стран – Швейцария. Данное обстоятельство связано с тем, что эта альпийская республика – лидер по внедрению органического земледелия, а её жители придают большое значение проблеме ГМО и, соответственно, потенциальному ущербу от неконтролируемого распространения трансгенов.

Швейцария не давала разрешения ни на посевы ГМ-канолы, ни на импорт её семян, однако предоставление своих транспортных путей в целях транзита последних оказалось достаточным для возникновения популяций ГМ-самосевов этой культуры. В 2011–2012 гг. в Швейцарии и Княжестве Лихтенштейн было обследовано 79 железнодорожных станций и сортировочных узлов в районе портов, и в 58 (73%) из них обнаружены самосевы рапса. В общей сложности из 2403 растений, прошедших тестирование на наличие трансгенов, у 50 (2,1% от общего количества) в четырёх из 79 мест отбора проб обнаружена экспрессия трансгена, обеспечивающего устойчивость к глифосату. На железнодорожном вокзале Лугано (кантон Тичино) положительный результат на трансген дали 91,3% растений, на разгрузочной железнодорожной станции в рейнском речном порту Кляйнхюнинген (кантон Базель-Штадт) – 88,9%, на железнодорожном вокзале Санкт-Йоханн (кантон Базель-Штадт) – 92,3% и на железнодорожной станции Муттенц-Аухафен (кантон Базель-Штадт) – 2,1%. Трансгенные самосевы, очевидно, выросли из семян, просыпавшихся из вагонов или во время перегрузки контейнеров с судов на поезда. В первых трёх местах ГМ-растения, скорее всего, выросли из одного или нескольких семян, которые из-за обработок глифосатом подверглись сильному положительному отбору на трансген, что привело к увеличению его распространения в местных популяциях [Schoenenberger and Andrea, 2012]. Если бы в популяциях с высокой численностью ГМ-растений (например, в Лугано, Кляйнхюнингене и Санкт-Йоханн) все семена-основатели были трансгенными, присутствие особей, не содержащих трансгены, было бы маловероятным, поскольку ГМ-канола содержит их в гомозиготном со-

стоянии, что исключает возможность генетического дрейфа.

В 2013 г. был проведен более тщательный мониторинг популяций одичавшего рапса в рейнском порту и на грузовой железнодорожной станции Санкт-Йоханн г. Базель. Всего было отобрано 2787 растений. Присутствие трансгенного рапса, устойчивого к глифосату, было подтверждено во всех ранее задокументированных местах отбора проб и дополнительно обнаружено в одном новом месте отбора проб в рейнском порту. Кроме того, впервые в Европе были обнаружены растения ГМ-канолы, устойчивые к глюфосинату (торговая марка InVigor, фирма Bayer). Они росли в пяти местах отбора проб в рейнском порту. Авторы предположили, что наиболее вероятным источником семян ГМ-канолы может быть загрязненная ими пшеница, импортируемая в больших объёмах из Канады [Schulze et al., 2014].

Мониторинг двух участков железнодорожных путей, пролегающих от швейцарских границ с Италией и Францией до соответствующих заводов по переработке семян масличных культур в Южной и Северной Швейцарии, общей протяжённостью 14,8 км также показал наличие самосевов рапса, несущих трансген устойчивости к глифосату. На южном участке было обнаружено 22 ГМ-самосева, а на северном – 159. Такое неравномерное распределение связано с тем, что основной экспорт семян канолы проходит через северный транспортный узел в районе г. Базель [Hecht et al., 2014]. Выше по течению Рейна самосевы ГМ-рапса встречаются значительно реже. Так, обследование девяти биотопов вблизи крупных предприятий по переработке семян и в портах вдоль р. Рейн в ФРГ, проведённое в 2014 г., выявило как отдельные самосевы, так и целые популяции одичавшего рапса во всех исследованных местах. Однако из 1918 исследованных растений подтверждено наличие только одного трансгенного растения, устойчивого к глифосату [Franzaring et al., 2016].

Хотя ГМ-канола никогда не была разрешена для выращивания в Европейском союзе, 11 стран ЕС в разное время проводили её полевые испытания, и в некоторых из них

впоследствии обнаружены самосевы этой биотехнологической культуры. Так, в 1995 г. в Швеции на ферме Лённсторп проводились полевые испытания трёх линий ГМ-канолы (урожай был собран осенью того же года). В 1996–2005 гг. на ферме выращивались пшеница, ячмень и сахарная свёкла. Несмотря на надлежащие агротехнические методы и меры контроля, спустя 10 лет на этом поле было выявлено 15 трансгенных самосевов ГМ-рапса [D’Hertefeldt et al., 2008]. В ФРГ в период с 1994 по 2007 г. было проведено более 300 полевых экспериментов с 15 сортами ГМ-канолы в 88 различных местах. Мониторинг этих агроценозов впоследствии показал появление самосевов ГМ-рапса через 13–15 лет после проведения этих однократных опытов в открытом грунте. Кроме самосевов были также обнаружены гетерозиготные гибриды трансгенного рапса (устойчивого к глифосату) с конвенциональными сортами [Belter, 2016].

В целом опыт многих стран показывает, что даже при прекращении выращивания ГМ-канолы её трансгены, попавшие в окружающую среду, могут в ней долго сохраняться, и их судьбу невозможно спрогнозировать (см. рис.).

Заключение

Высокий инвазионный потенциал рапса как таковой усилился у биотехнологических сортов этой культуры, имеющих трансгены устойчивости к неселективным гербицидам. Поскольку борьба с сорняками в большинстве стран ведётся с помощью глифосата и глифосината, то резистентные к ним самосевы ГМ-рапса получают громадное селективное преимущество перед другими растениями и только увеличивают своё распространение.

В результате широкомасштабного выращивания ГМ-рапса и транспортировки его семян на большие расстояния популяции трансгенных самосевов этой культуры стали постоянной чертой сельскохозяйственных ландшафтов в Северной Америке и придорожных экосистем в Японии и Австралии. Хотя небольшие локальные популяции, как правило, недолговечны, потери семян при перевозке автомобильным и железнодорожным транспортом постоянно создают новые популяции. Этот баланс локального вымирания и распространения в масштабе ландшафта предполагает, что популяции самосевов ГМ-канолы могут функционировать как метопуляция. Концепция «метопуляции» (популяции популяций) подразумевает необходимость миграции для замещения вымерших (уничтоженных) небольших

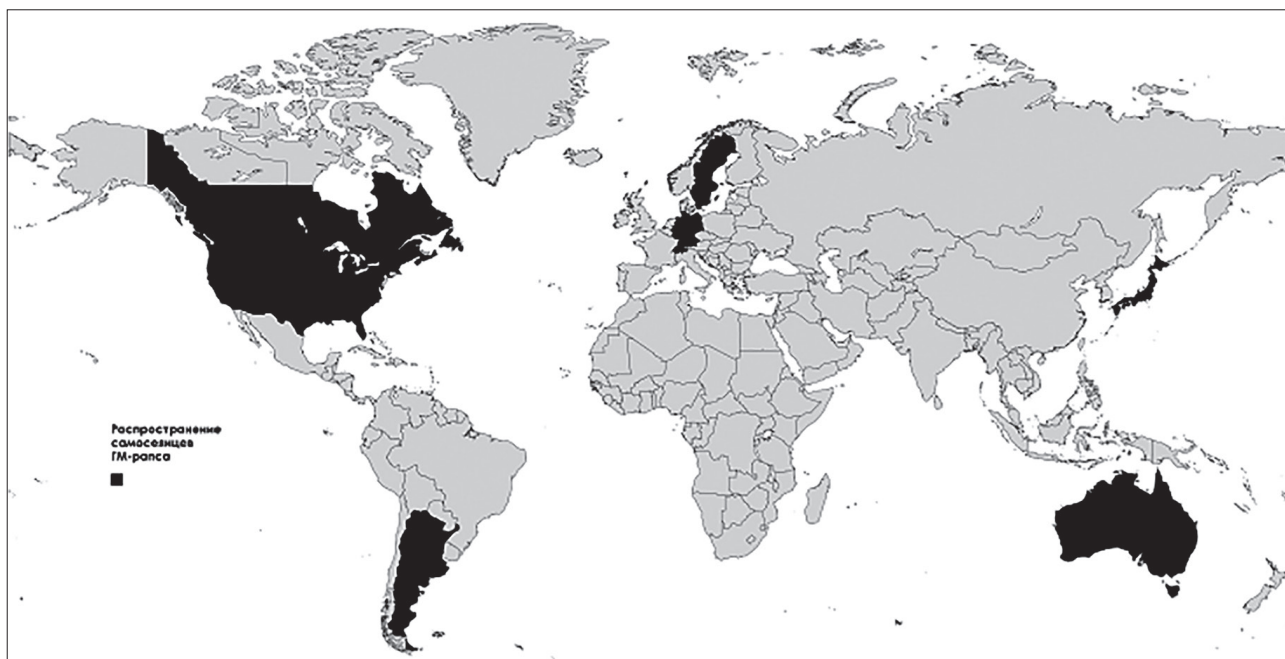


Рис. Распространение самосевов ГМ-рапса.

изолированных популяций для поддержания существования метапопуляции в границах конкретного ландшафта [Levin, 1969; Hanski, 1998] и может быть полезна для понимания рисков, связанных с несанкционированным распространением трансгенных культур вообще и ГМ-рапса в частности [Claessen et al., 2005].

Во-первых, учитывая высокий инвазионный потенциал ГМ-рапса, сосуществование его полей в одном ландшафте с полями конвенционального, а тем более органического производств этой культуры практически лишено смысла из-за неизбежного засорения трансгенами. Именно с этим связано практически полное доминирование ГМ-канолы в Канаде и США. В Австралии и Чили эта проблема решается путём разнесения в пространстве биотехнологических, конвенциональных и органических полей этой культуры, а также логистических потоков собранных на них семян. Во-вторых, высокая вероятность скрещивания биотехнологических сортов с близкородственными сорными видами неизбежно будет приводить к возникновению «суперсорняков», устойчивых к одному или нескольким гербицидам (как это произошло в случае «аргентинской сурепицы»). В-третьих, присутствие как самосево самого ГМ-рапса, так и его внутри- и межвидовых гибридов на полях других культур неизбежно приведёт к засорению урожая и неконтролируемому распространению трансгенов на большие расстояния, в том числе и на другие континенты [Warwick et al., 2008]. В-четвёртых, вспашка, считающаяся единственным эффективным методом борьбы с самосевами рапса, лишь откладывает проблему до следующего агротехнического мероприятия, меняющего почвенные слои местами и выносящего семена рапса на поверхность и дающего им шанс выйти из состояния вторичного покоя и прорасти. Задokumentировано, что в состоянии вторичного покоя семена рапса могут находиться как минимум 15 лет и, скорее всего, это не предел [Warwick et al., 2008].

С 1996 г. по начало 2012 г. рост мировых посевов масличного рапса (канолы) шёл главным образом за счёт ГМ-сортов. Площадь их посевов неуклонно росла до 2012 г. и с тех

пор колебалась в ту или иную сторону около отметки 10 млн га. Показательно, что этот показатель с 2012 г. по настоящее время принципиально не меняется, что коррелирует с появлением основного корпуса данных о высоком инвазионном потенциале ГМ-сортов этой культуры. Так, в 2024 г. площадь мировых посевов канолы равнялась 42,9 млн га, из которых 10,448 млн га (24,3%) были заняты трансгенными сортами [AgbioInvestor GM Monitor, 2025].

Финансирование работы

Исследования проведены в рамках государственного задания по теме «Проблемы экологической безопасности № 1021062812202-9/89.

Конфликт интересов

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Список литературы

- AAPRESID 2023. https://www.aapresid.org.ar/rem-malezas/mapa-malezas/#maleza%5B%5D=nabos-rg&tipo_mapa=presencia_maleza&-malezas%5B%5D=nabos-r2-4d&malezas%5B%5D=nabos-rg&malezas%5B%5D=nabos-rals&anosPM%5B%5D=2019&anosPM%5B%5D=2021&anosPM%5B%5D=2023 (Accessed on 02 November 2025).
- AAPRESID 2025. Alerta roja: Se confirmó la resistencia de *Brassica rapa* a flurocloridona // <https://aapresid.org.ar/blog/alerta-roja-confirmando-resistencia-brassica-rapa-flurocloridona> (Accessed on 02 November 2025).
- AgbioInvestor GM Monitor, 2025. <https://gm.agbioinvestor.com/gm-production> (Accessed on 02 November 2025).
- Andersen N.S., Rasmussen J., Jørgensen R.B. You reap what you sow – or do you? – volunteers in organic row-sown and broadcast-sown oilseed rape fields // *Eur. J. Agron.* 2010. Vol. 32. P. 121–126. DOI: 10.1016/j.eja.2009.09.001
- Aono M., Wakiyama S., Nagatsu M., Nakajima N., Tamaoki M., Kubo A., Saji H. Detection of feral transgenic oilseed rape with multiple-herbicide resistance in Japan // *Environ. Biosafety Res.* 2006. Vol. 5. P. 77–87
- Aono M., Wakiyama S., Nagatsu M., Kaneko Y., Nishizawa T., Nakajima N., Tamaoki M., Kubo A., Saji H. Seeds of a Possible Natural Hybrid between Herbicide-Resis-

- tant *Brassica napus* and *Brassica rapa* Detected on a Riverbank in Japan // GM Crops. 2011. Vol. 2, no. 3. P. 201–210. DOI: 10.4161/gmcr.2.3.18931
- Australian organic farmer loses GM test case (Update) (2014, May 28) retrieved 2 November 2025 from <https://phys.org/news/2014-05-australian-farmer-gm-case.html> (Accessed on 02 November 2025).
- Beckie H.J., Harker, K.N., Hall L.M., Warwick S.I., Legere A., Sikkema P.H., Clayton G.W., Thomas A.G., Leeson J.Y., Seguin-Swartz G., Simard M.-J. A decade of herbicide-resistant crops in Canada // Can. J. Plant. Sci. 2006. Vol. 86. P. 1243–1264.
- Belter A. Long-term monitoring of field trial sites with genetically modified oilseed rape (*Brassica napus* L.) in Saxony-Anhalt, Germany. Fifteen years persistence to date but no spatial dispersion // Genes. 2016. Vol. 7, no. 1: 3. DOI: 10.3390/genes7010003
- CFIA (Canadian Food Inspection Agency). Biology Document BIO2017-03 Canadian Food Inspection Agency The Biology of *Brassica napus* L. (Canola/Rapeseed). <https://inspection.canada.ca/en/plant-varieties/plants-novel-traits/applicants/directive-94-08/biology-documents/brassica-napus#c312007> (Accessed on 02 November 2025).
- Busi R., Powles S.B. Transgenic glyphosate-resistant canola (*Brassica napus*) can persist outside agricultural fields in Australia // Agric. Ecosys. Environ. 2016. Vol. 220. P. 28–34.
- Claessen D., Giligan C.A., Van den Bosch F. Which traits promote persistence of feral GM crops? Part 2: implications of metapopulation structure // Oikos. 2005. Vol. 110. P. 30–42.
- Demeke T., Perry D.J., Scowcroft W.R. Adventitious presence of GMOs: scientific overview for Canadian grains // Can. J. Plant. Sci. 2006. Vol. 86. P. 1–23.
- Devos Y., De Schrijver A. & Reheul D. Quantifying the introgressive hybridisation propensity between transgenic oilseed rape and its wild/weedy relatives // Environ. Monit. Assess. 2009. Vol. 149. P. 303–322. <https://doi.org/10.1007/s10661-008-0204-y>
- D'Hertefeldt T., Jørgensen R.B., Pettersson L.B. Long-term persistence of GM oilseed rape in the seedbank // Biol. Lett. 2008. Vol. 4. P. 314–317. DOI:10.1098/rsbl.2008.0123
- Editor. Global and domestic outlook for canola // Farmer's Weekly. 14 march 2025. P. 57.
- Editor. Going with the flow // Nat. Biotechnol. 2002. Vol. 20. P. 527.
- Fernandez-Cornejo J., Wechsler S., Livingston M., Mitchell L. Genetically engineered crops in the United States // USDA-ERS Econ. Res. Rep. 2014. Vol. 162. P. 1–60. DOI:10.2139/ssrn.2503388
- FitzJohn R.G., Armstrong T.T., Newstrom-Lloyd L.E., Wilton A. D. & Cochrane M. Hybridisation within *Brassica* and allied genera: evaluation of potential for transgene escape // Euphytica. 2007. Vol. 158. P. 209–230. DOI: 10.1007/s10681-007-9444-0
- Franzaring J., Wedlich K., Fangmeier A., Eckert S., Zipperle J., Krah-Jentgens I., Hünig C., Züghart W. Exploratory study on the presence of GM oilseed rape near German oil mills // Environ. Sci. Pollut. Res. 2016. Vol. 23. P. 23300–23307.
- Friesen L.F., Nelson A.G., Van Acker R.C. Evidence of contamination of pedigreed canola (*Brassica napus*) seedlots in western Canada with genetically modified herbicide resistance traits // Agron. J. 2003. Vol. 95. P. 1342–1347.
- Green J.M. Evolution of Glyphosate-Resistant Crop Technology // Weed Science. 2009. Vol. 57, no. 1. P. 108–117. DOI:10.1614/WS-08-030.1
- Gulden R.H., Shirtliffe S.J., Thomas A.G. Harvest losses of canola (*Brassica napus*) cause large seedbank inputs // Weed Science. 2003. Vol. 51. P. 83–86. DOI:10.1614/0043-1745
- Gulden R.H., Thomas A.G., Shirtliffe S.J. Relative contribution of genotype, seed size and environment to secondary seed dormancy potential in Canadian spring oilseed rape (*Brassica napus*) // Weed Research. 2004. Vol. 44. P. 97–106. DOI:10.1111/j.1365-3180.2003.00377.x
- Gulden R.H., Warwick S.I., Thomas A.G. The biology of Canadian weeds. *Brassica napus* L. and *B. rapa* L. // Can. J. Plant Sci. 2008. Vol. 88. P. 951–996. DOI:10.4141/CJPS07203
- ISAAA (International Service for the Acquisition of Agri-Biotech Applications). GM Approval Database. <https://www.isaaa.org/gmapprovaldatabase/default.asp> Accessed 5 July 2025.
- Katsuta K., Matsuo K., Yoshimura Y., Ohsawa R. Long-term monitoring of feral genetically modified herbicide-tolerant *Brassica napus* populations around unloading Japanese ports // Breed. Sci. 2015. Vol. 65. P. 265–275.
- Hall L., Topinka K., Huffman J., Davis L., Good A. Pollen flow between herbicide-resistant *Brassica napus* is the cause of multiple-resistant *B. napus* volunteers. Weed Science. 2000. Vol. 48. P. 688–694.
- Hanski I. Metapopulation dynamics // Nature. 1998. Vol. 396. P. 41–49.
- Hecht M., Oehen B., Schulze J., Brodmann P., Bagutti C. Detection of feral *GT73* transgenic oilseed rape (*Brassica napus*) along railway lines on entry routes to oilseed factories in Switzerland. Environ // Sci. Pollut. Res. 2014. Vol. 21. P. 1455–1465.
- Kneen B. The rape of canola. Toronto: New Canada Publications, 1992. 233 p. ISBN 1-55021-066-1
- Knispel A.L., McLachlan S.M., Van Acker R.C., Friesen L.F. Gene flow and multiple herbicide resistance in escaped canola populations // Weed Science. 2008. Vol. 56. P. 72–80.
- Knispel A.L., McLachlan S.M. Landscape-scale distribution and persistence of genetically modified oilseed rape (*Brassica napus*) in Manitoba, Canada. Environ // Sci. Pollut. Res. 2010. Vol. 17. P. 13–25.
- Krato C. Petersen J. Gene flow between imidazolinone-tolerant and – susceptible winter oilseed rape varieties // Weed Research. 2012. Vol. 52. P. 187–196.
- Levin R. «Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control» // Bulletin of the Entomological Society of America. 1969. Vol. 15. P. 237–240.

- Lutman P.J.W., Freeman S.E., Pekrun C. The long-term persistence of seeds of oilseed rape (*Brassica napus*) in arable fields // J Agric Sci. 2003. Vol. 141. P. 231–240. DOI: 10.1017/S0021859603003575
- McCauley R., Davies M., Wyntje A. The step-wise approach to adoption of genetically modified (GM) canola in Western Australia // AgBioForum. 2012. Vol. 15. P. 61–69.
- Munier D.J., Brittan K.L., Lanini W.T. Seed bank persistence of genetically modified canola in California // Environ. Sci. Pollut. Res. 2012. Vol. 19. P. 2281–2284.
- NASAA (National Association for Sustainable Agriculture Australia). NASAA response to WA GM contamination (Press Release) (2011, January 3). Available on the World Wide. http://www.nasaa.com.au/data/media/NASAA%20Press%20Release_140F06.pdf
- Pandolfo C.E., Presotto A., Carbonell F.T., Ureta S., Poverne M., Cantamutto M. Transgenic glyphosate-resistant oilseed rape (*Brassica napus*) as an invasive weed in Argentina // Environ. Sci. Pollut. Res. Int. 2016. Vol. 23. P. 24081–24091. DOI: 10.1007/s11356-016-7670-5
- Pandolfo C.E., Presotto A., Carbonell F.T., Ureta S., Poverne M., Cantamutto M. Transgene escape and persistence in an agroecosystem: the case of glyphosate-resistant *Brassica rapa* L. in central Argentina // Environ. Sci. Pollut. Res. Int. 2018. Vol. 25. P. 6251–6264. DOI: 10.1007/s11356-017-0726-3
- Pekrun C., Lutman P.J.W., Baeumer K. Induction of secondary dormancy in rape seeds (*Brassica napus* L.) by prolonged imbibition under conditions of water stress or oxygen deficiency in darkness // Eur. J. Agron. 1997. Vol. 6. P. 245–255. DOI: 10.1016/S1161-0301(96)02051-5
- Powles S. B., Yu Q. Evolution in action: plants resistant to herbicides // Annual review of plant biology. 2010. Vol. 61. P. 317–347. DOI: 10.1146/annurev-arplant-042809-112119
- Saji H., Nakajima N., Aono M., Tamaoki M., Kubo A., Wakiyama S., Hatase Y., Nagatsu M. Monitoring the escape of transgenic oilseed rape around Japanese ports and roadsides. Environ. Biosafety Res. 2005. Vol. 4. P. 217–222.
- Schafer M.G., Ross A.A., Londo J.P., Burdick C.A., Lee E.H., Travers S.E., Van de Water P.K., Sagers C.L. The establishment of genetically engineered canola populations in the US // PLoS ONE. 2011. Vol. 6, no. 10. e25736. DOI: 10.1371/journal.pone.0025736
- Schoenenberger N., D'Andrea L. Surveying the occurrence of subspontaneous glyphosate-tolerant genetically engineered *Brassica napus* L. (*Brassicaceae*) along Swiss railways // Environmental Sciences Europe. 2012. Vol. 24, 23. DOI: 10.1186/2190-4715-24-23
- Schulze J., Frauenknecht T., Brodmann P., Bagutti C. Unexpected diversity of feral genetically modified oilseed rape (*Brassica napus* L.) despite a cultivation and import ban in Switzerland // PLoS ONE. 2014. Vol. 9, e114477.
- Simard M.-J., Légère A., Warwick S.I. Transgenic *Brassica napus* fields and *Brassica rapa* weeds in Quebec: sympatry and weed-crop in situ hybridization // Can. J. Bot. 2006. Vol. 84. P. 1842–1851. DOI: 10.1139/B06-135
- Smyth S., Khachatourians G.G., Phillips P.W.B. Liabilities and economics of transgenic crops // Nat. Biotechnol. 2002. Vol. 20. P. 537–541.
- Sohn S.I., Pandian S., Oh Y.J., Kang H.J., Ryu T.H., Cho W.S., Shin, K.S. A Review of the Unintentional Release of Feral Genetically Modified Rapeseed into the Environment // Biology. 2021. Vol. 10, no. 12. P. 1264. DOI: 10.3390/biology10121264
- Tan S., Evans R.R., Dahmer M.L., Singh B.K., Shaner D.L. Imidazolinone-tolerant crops: history, current status and future // Pest Management Science. 2005. Vol. 61, no. 3. P. 246–257. DOI: 10.1002/ps.993
- Tillería S.G., Pandolfo C., Presotto A., Ureta S. No Fitness Cost in *Brassica rapa* L. (Wild Turnip) Populations Associated with Transgenic Glyphosate and Non-Transgenic Ahas-Inhibiting Herbicides Resistance // Crop Protection. 2023. Vol. 177. 106527. DOI: 10.2139/ssrn.4514533ia
- Torres Carbonell F., Ureta S., Pandolfo C., Presotto A. Molecular characterization of imidazolinone-resistant *Brassica rapa* × *B. napus* hybrids // Environmental monitoring and assessment. 2020. Vol. 192. 746. DOI: 10.1007/s10661-020-08711-6
- Toxeopus H., Oost E.H. and G. Reuling. Current aspects of the taxonomy of cultivated Brassica species. The use of *B. rapa* L. versus *B. campestris* L. and a proposal for a new intraspecific classification of *B. rapa* L. // Crucifer Newsletter. 1984. Vol. 9. P. 55–57.
- Ureta M.S., Torres Carbonell F., Pandolfo C., Presotto A.D., Cantamutto M.A., Poverene M. IMI resistance associated to crop-weed hybridization in a natural *Brassica rapa*-population: characterization and fate // Environmental monitoring and assessment. 2017. Vol. 189. No. 3. P. 1–12. DOI: 10.1007/s10661-016-5760-y
- Warwick S.I., Simard M.-J., Légère A., Beckie H.J., Braun L., Zhu B., Mason P., Séguin-Swartz G., Stewart C.N. Hybridization between transgenic *Brassica napus* L. and its wild relatives: *Brassica rapa* L., *Raphanus raphanistrum* L., *Sinapis arvensis* L., and *Erucastrum gallicum* (Willd.) O.E. Schulz // Theoretical and Applied Genetics. 2003. Vol. 107. No. 3. P. 528–539. DOI: 10.1007/s00122-003-1278-0
- Warwick S.I., Legere A., Simard M.-J., James T. Do escaped transgenes persist in nature? The case of an herbicide resistance transgene in a weedy *Brassica rapa* population // Mol. Ecol. 2008. Vol. 17. P. 1387–1395.
- Yoshimura Y., Beckie H.J., Matsuo K. Transgenic oilseed rape along transportation routes and port of Vancouver in western Canada // Environ. Biosafety Res. 2007. Vol. 5. P. 67–75.

INVASIVE POTENTIAL OF GM RAPESEED

© 2025 Viktorov A.G.

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, 119071 Moscow, Russia
e-mail: aleviktorov@ya.ru

The review examines the nearly 30-year-long history of cultivating biotechnological varieties of oilseed rape (*Brassica napus*), sold under the brand name «canola». Transgenic constructs conferring resistance to non-selective herbicides have enhanced the high invasive potential of rapeseed, giving GM varieties a selective advantage over common weeds.

Self-seeded populations of GM rapeseed have become a permanent trait of transport infrastructure in countries where rapeseed is grown, in countries where its seeds are imported, and in countries through which this transit occurs.

Transgenes are transferred from GM rapeseed to related *Brassica* species. Weed populations have been discovered in which transgenic constructs for resistance to non-selective herbicides circulate. These populations eventually acquire resistance to other herbicides. For example, in Argentina, where GM rapeseed has never been grown, a population of transgenic *B. rapa*, resistant to five herbicides, is spreading widely.

In 2024, the global rapeseed crop area (including canola) equaled 42.9 million hectares, of which 10.5 million hectares (24.3%) were occupied by transgenic varieties. It is significant that from 2012 to the present, the area planted with transgenic rapeseed (canola) varieties has remained at 10-11 million hectares. The cessation of growth and stabilization of this indicator in the early 2010s correlates with the emergence of a major body of data on the high invasive potential of GM varieties of this crop.

Key words: genetically modified organisms, non-selective herbicides, glyphosate, volunteers, invasions, weeds, *Brassicaceae*, *Brassica napus*, *Brassica rapa*.

ОЦЕНКА ВОЗДЕЙСТВИЯ ИНВАЗИВНОГО МОЛЛЮСКА *VIVIPARUS VIVIPARUS* (LINNAEUS, 1758) (MOLLUSCA, GASTROPODA) НА БИОХИМИЧЕСКОЕ КАЧЕСТВО КОРМОВОЙ БАЗЫ РЫБ НА УЧАСТКЕ РЕКИ ОБЬ В НИЖНЕМ БЬЕФЕ ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2025 Гладышев М.И.^{a,b*}, Андрущенко С.В.^{a,b**}

^a Институт биофизики ФИЦ КНЦ СО РАН, Красноярск, 660036, Россия

^b Сибирский федеральный университет, Красноярск, 660041, Россия

email: *glad@ibp.ru, **sv.shelekhina@mail.ru

Поступила в редакцию 31.07.2025. После доработки 01.10.2025. Принята к публикации 03.11.2025

Проведена оценка воздействия инвазивного брюхоного моллюска *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) на биохимическое качество кормовой базы рыб на участке р. Обь в нижнем бьефе водохранилища. Установлено снижение средневзвешенного содержания физиологически ценных полиненасыщенных жирных кислот – эйкозапентаеновой (ЭПК) и докозагексаеновой (ДГК) – в биомассе зообентоса после инвазии *V. viviparus*. Однако биомасса, продукция и продуктивность по ЭПК и ДГК аборигенного зообентоса остались на прежнем уровне, поскольку инвазивный моллюск занял свободную пищевую нишу. Бентоядные рыбы на исследованном участке реки после инвазии *V. viviparus* потенциально могут получать с продукцией зообентоса такое же, как и ранее, количество полиненасыщенных жирных кислот, необходимых для успешного роста и развития.

Ключевые слова: инвазия, зообентос, *Viviparus viviparus*, продукция, жирные кислоты, биохимическое качество

DOI: 10.35885/1996-1499-18-4-45-53

Введение

Биологические инвазии чужеродных видов, интенсивность которых особенно возросла со второй половины XX века, как известно, представляют существенную опасность для функционирования аборигенных экосистем из-за своей необратимости и непредсказуемости последствий [Дгебуадзе, 2023]. Негативные последствия инвазий, как правило, состоят в снижении биоразнообразия за счёт изменения видами-вселенцами местообитаний аборигенных видов (эдикация), конкуренции, хищничества и паразитизма [Дгебуадзе, 2023]. Однако, если межпопуляционные взаимодействия – трофические и топические – при инвазиях сравнительно хорошо изучены, гораздо менее известными остаются не прямые метаболические эффекты, влияющие на функционирование экосистем и связанные с биохимическими особенностями видов-вселенцев [Дгебуадзе и др., 2023].

Одной из важных биохимических характеристик биомассы организмов и потоков вещества в трофических сетях природных экосистем является содержание длинноцепочечных полиненасыщенных жирных кислот семейства омега-3 (ПНЖК), а именно эйкозапентаеновой (20:5n-3, ЭПК) и докозагексаеновой (22:6n-3, ДГК) кислот. ЭПК и ДГК играют ключевую роль в функционировании нервной и сердечно-сосудистой систем и мышечной ткани многих беспозвоночных и позвоночных животных, включая человека [Gladyshev & Sushchik, 2019]. Считается, что в водных экосистемах при инвазиях бентосных организмов, принадлежащих к таксонам, для которых характерно сравнительно низкое содержание ЭПК и ДГК, например моллюсков, вытесняющих таксоны с высоким содержанием этих ПНЖК (насекомых, ракообразных), снижается биохимическое качество кормовой базы рыб [Makhutova et al., 2016]. Однако данные о содержании ЭПК и

ДГК в биомассе тех или иных звеньев трофической сети ($\text{мг} \cdot \text{г}^{-1}$) не позволяют в полной мере судить о потоках ПНЖК в экосистеме. Для определения потоков необходимо оценивать продуктивность по ЭПК и ДГК ($\text{мг} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут.}^{-1}$), то есть количество этих ПНЖК, поступающее с нижнего на верхний трофический уровень, в составе биологической продукции, или добываемое человеком в уловах [Борисова и др., 2016; Гладышев, 2018; Gladyshev & Sushchik, 2019; Дгебуадзе и др., 2023]. Таким образом, для определения биохимических последствий инвазии недостаточно знать лишь изменения видового состава сообщества и связанного с ним содержания ЭПК и ДГК в отдельных видах, а необходимо оценивать изменения биологической продукции.

До строительства Новосибирской ГЭС на р. Обь в 1936–1949 гг. отмечалась сравнительно низкая биомасса зообентоса на песчаном грунте, в пределах $0,04\text{--}0,82 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$, представленная в основном личинками хирономид [Романова, 1963]. В конце 90-х гг. в Обском водохранилище по неизвестным причинам началось вселение, а затем и массовое распространение брюхоногого моллюска – речной живородки *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758), что, как считается, послужило причиной снижения биоразнообразия и рыбопродуктивности водоёма [Винарский и др., 2015; Яныгина, 2016; Яныгина и др., 2020]. Однако в р. Обь в нижнем бьефе водохранилища ещё в 2009–2013 гг. *V. viviparus* не встречался, и биомасса зообентоса, как и ранее, составляла

в среднем $0,38 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ [Визер, 2015; Визер и др., 2019].

Начиная с 2018 г. на данном участке р. Обь, как и ранее в Обском водохранилище, стали отмечать значительное развитие брюхоногого моллюска *V. viviparus* и, как следствие, увеличение общей биомассы зообентоса [Визер и др., 2019; Яныгина и др., 2020]. В 2021–2023 гг. этот моллюск уже доминировал в биомассе зообентоса, достигая на отдельных участках реки рекордных значений в $1,4 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$ ввиду массового размножения и агрегированного распределения речной живородки [Визер и др., 2024].

Задачей настоящей работы была оценка влияния вселенца *V. viviparus* на участке р. Обь в нижнем бьефе водохранилища на биохимическое качество зообентоса как кормовой базы рыб, а именно на продуктивность по ЭПК и ДГК.

Материал и методика

Пробы зообентоса собирали на глубине до 0,5 м круговым скребком Дулькейта в августе 2021 г., с мая по сентябрь 2022 г. и в августе 2023 г. Четыре станции сбора проб зообентоса были расположены на левом и правом берегах р. Обь выше и ниже впадения притоков первого порядка – рек Иня и Тула (рис. 1): выше устья р. Иня (54.955571°N , 83.028871°E), ниже устья р. Иня (54.998991°N , 82.948138°E), выше устья р. Тула (54.949975°N , 83.000253°E), ниже устья р. Тула (54.992487°N , 82.932774°E).



Рис. 1. Карта расположения станций сбора проб зообентоса в р. Обь: 1 и 3 – станции на левом берегу; 2 и 4 – станции на правом берегу.

Грунт на станциях 1 и 3 – песчаный, на станции 2 – песчано-илистый, на станции 4 – илисто-песчаный.

Собранные пробы промывали через капроновые сита из мельничного газа с ячейей 224 мкм для отделения донных беспозвоночных животных от грунта. Пробы зообентоса разбирали и фиксировали 80%-ным этанолом в течение суток для проведения последующей камеральной обработки. В лабораторных условиях проводили идентификацию видов и подсчёт численности донных беспозвоночных. Биомассу зообентоса определяли после удаления излишка воды фильтровальной бумагой, взвешивая на аналитических весах HR 150AZ (A&D, Япония) с точностью до 0,1 мг.

Долю различных таксонов (D , %) в общей биомассе зообентоса рассчитывали, как:

$$D = \frac{B_i}{\sum_{i=1}^n B_i} \cdot 100\%,$$

где B_i – биомасса i -го таксона ($\text{г} \cdot \text{м}^{-2}$).

Температуру воды для расчёта продукции зообентоса измеряли ручным термометром DT 131 (СЕМ, Китай) с точностью 0,1°C. Средняя за вегетационный сезон температура воды в р. Обь составляет 19,1°C [Андрущенко и др., 2024].

Пробы зообентоса для анализа жирных кислот (ЖК) собирали дополнительно в августе 2023 г. Донных беспозвоночных животных разбирали по таксономическим группам и выдерживали в течение суток в ёмкостях с водой комнатной температуры для очищения кишечных трактов. Излишек жидкости с организмов удаляли фильтровальной бумагой, взвешивали на аналитических весах и фиксировали смесью хлороформ : этанол (2:1) для экстрагирования липидной фракции. После в пробы добавляли внутренний стандарт, представленный метиловым эфиром жирной кислоты 19:0, проводили гомогенизацию и двухстадийный метанолиз [Gladyshev et al., 2016]. Анализ метиловых эфиров жирных кислот проводили на газовом хроматографе с масс-спектрометрическим детектором (модель 7890A/7000 QQQ, «Agilent Technologies», США). По полученным данным определяли состав биомаркерных (пищевых) жирных кислот для установления спектров питания

таксономических групп зообентоса и проводили расчёт суточной продукции (P , $\text{г} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$) и продуктивности зообентоса по ЭПК и ДГК (E , $\text{мг} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$) [Андрущенко и др., 2024]. Поскольку наличие толстой раковины и оперкулума у *V. viviparus* существенно снижает либо делает невозможным его потребление рыбами [Винарский и др., 2015; Яныгина и др., 2020], были использованы два варианта расчётов продукции зообентоса и его продуктивности по ЭПК и ДГК: вселенец не является (1) и является (2) компонентом кормовой базы рыб. В первом случае при расчётах использовалась биомасса зообентоса без учёта *V. viviparus*, во втором – учитывались все таксоны зообентоса, включая инвазивный вид.

Средневзвешенное содержание суммы эйкозапентаеновой (ЭПК) и докозагексаеновой (ДГК) кислот (C , $\text{мг} \cdot \text{г}^{-1}$ сырой массы) в кормовых организмах рассчитывали следующим образом:

$$C = \frac{\sum_{i=1}^n D_i \cdot S_i}{100},$$

где D_i – доля i -го таксона в общей биомассе зообентоса (%), S_i – содержание ЭПК и ДГК в i -м таксоне ($\text{мг} \cdot \text{г}^{-1}$ сырой массы).

Достоверность различий определяли по критерию Стьюдента. Различия считали достоверными при $p < 0,05$. Расчёт средних и стандартных ошибок, многомерный канонический анализ соответствия и расчёт критерия Стьюдента проводили с помощью стандартного пакета программ STATISTICA – 9 (StatSoft, США).

Результаты

В составе донной фауны р. Обь в нижнем бьефе Новосибирской ГЭС за весь период исследования было обнаружено 69 видов зообентоса из 15 таксономических групп, представленных брюхоногими (Gastropoda) и двустворчатыми моллюсками (Bivalvia), подёнками (Ephemeroptera), ручейниками (Trichoptera), стрекозами (Odonata), пиявками (Hirudinea), жуками (Coleoptera), малощетинковыми червями (Oligochaeta), разноногими раками (Amphipoda), вислокрылками (Megaloptera), клопами (Hemiptera) и двукрылыми (Diptera), среди которых были комары-звонцы или хирономиды (Chironomidae),

Таблица 1. Структурно-функциональные характеристики зообентоса – кормовой базы рыб (средние значения ± стандартная ошибка SE) в р. Обь в нижнем бьефе водохранилища в вегетационные сезоны без учёта и с учётом биомассы инвазивных моллюсков *Viviparus viviparus* как компонента кормовой базы

Характеристика	До инвазии <i>V. viviparus</i> (2008–2013 гг., по Визер, 2015)	После инвазии <i>V. viviparus</i> (2021–2023 гг., по Андрущенко и др., 2024)			
		без учёта <i>V. viviparus</i>	p_1	с учётом <i>V. viviparus</i>	p_2
B (г·м ⁻²)	0,38±0,10	0,78±0,31	>0,05	3,09±1,40	>0,05
P (г·м ⁻² ·сут ⁻¹)	0,038±0,001	0,054±0,029	>0,05	0,095±0,048	>0,05
C (мг·г ⁻¹)	3,39±0,20	2,65±0,06	<0,05	1,38±0,13	<0,01
E (мг·м ⁻² ·сут ⁻¹)	0,11±0,02	0,14±0,07	>0,05	0,15±0,08	>0,05

Примечание. B – биомасса (сырой вес); P – продукция; C – средневзвешенное содержание суммы эйкозапентаеновой (ЭПК) и докозагексаеновой (ДГК) кислот в кормовых организмах; E – продуктивность кормовых организмов по сумме ЭПК+ДГК; p_1 и p_2 – достоверность различий по критерию Стьюдента между средними значениями до инвазии и после инвазии с учётом и без учёта инвазивных моллюсков соответственно. Достоверные различия выделены жирным шрифтом.

мокрецы (Ceratopogonidae), болотницы (Limoniidae) и мошки (Simuliidae). Биомасса зообентоса составила 3,09±1,40 г·м⁻² (табл. 1).

Основной вклад в биомассу зообентоса в 2021–2023 гг. вносили брюхоногие моллюски, а именно *V. viviparus*. Доля *V. viviparus* в общей биомассе донных беспозвоночных составила 49,4±2,8 % (табл. 2).

До инвазии наибольший вклад в биомассу зообентоса вносили хирономиды, их доля составляла в среднем 66% от общей биомассы

(см. табл. 2). После вселения *V. viviparus*, без учёта биомассы данного моллюска, хирономиды всё так же вносили наибольший вклад в биомассу, но их доля снизилась до 26%. Одновременно в биомассе зообентоса наблюдалось достоверное увеличение доли стрекоз и двусторчатых моллюсков до 24,4 и 14,6% соответственно. Несмотря на изменения в процентном соотношении, в целом биомасса аборигенного зообентоса после инвазии достоверно не изменилась по сравнению с био-

Таблица 2. Доля различных таксонов (%) в общей биомассе зообентоса – кормовой базы рыб (средние значения ± стандартная ошибка SE) в р. Обь в нижнем бьефе водохранилища в вегетационные сезоны без учёта и с учётом биомассы инвазивных моллюсков *Viviparus viviparus* как компонента кормовой базы

Таксон	До инвазии <i>V. Viviparus</i> (2008–2013 гг., по Визер, 2015)	После инвазии <i>V. viviparus</i> (2021–2023 гг., по Андрущенко и др., 2024)		
		без учёта <i>V. viviparus</i>	p	с учётом <i>V. viviparus</i>
Oligochaeta	6,6±2,8	10,5±3,9	>0,05	5,6±2,4
Hirudinea	0,9±0,6	14,7±5,9	>0,05	6,1±2,3
Mysida	1,2±0,8	0,0±0,0	>0,05	0,0±0,0
Amphipoda	4,2±3,6	2,9±1,5	>0,05	0,7±0,4
Trichoptera	5,6±4,3	1,6±1,6	>0,05	0,6±0,6
Ephemeroptera	14,3±5,8	3,0±0,9	>0,05	1,5±1,0
Odonata	0,0±0,0	24,4±9,8	<0,05	15,3±7,2
Coleoptera	0,0±0,0	0,1±0,1	>0,05	0,0±0,0
Hemiptera	0,0±0,0	0,1±0,1	>0,05	0,0±0,0
Chironomidae	66,4±5,3	26,1±9,6	<0,01	10,5±4,8
Diptera*	0,8±0,4	2,0±1,9	>0,05	0,9±0,9
Bivalvia	0,0±0,0	14,6±4,2	<0,01	9,5±3,7
Gastropoda	0,0±0,0			49,4±2,8

*Исключая Chironomidae.

Примечание. p – достоверность различий по критерию Стьюдента между средними значениями до инвазии и после инвазии без учёта инвазивных моллюсков соответственно. Достоверные различия выделены жирным шрифтом.

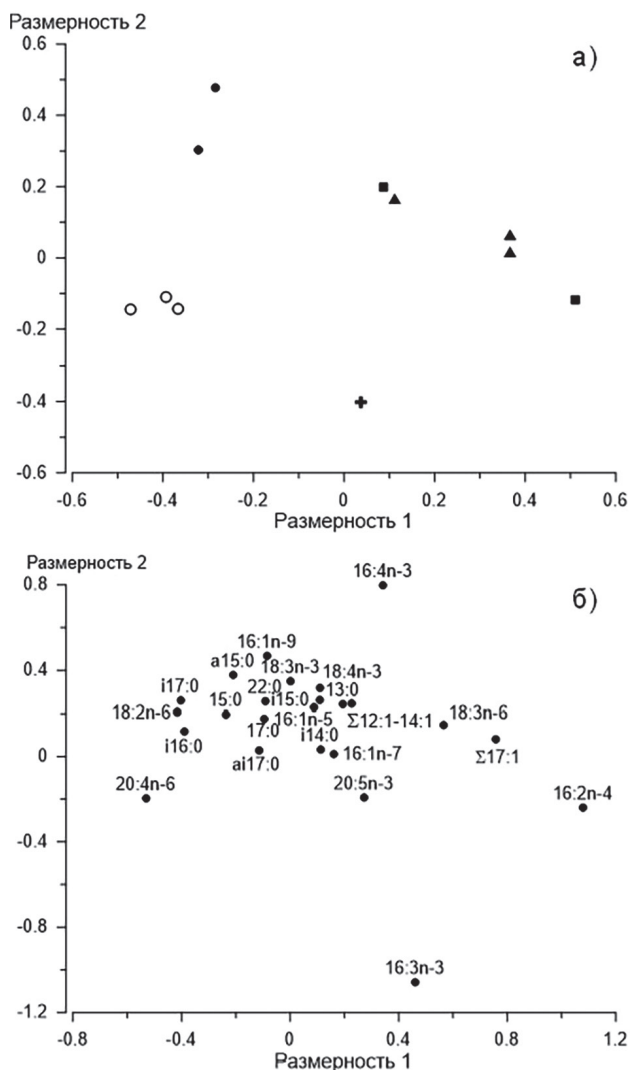


Рис. 2. Многомерный канонический анализ соответствия уровней пищевых жирных кислот (% от общего количества) (а) в биомассе зообентоса р. Обь (б): пустые кружки – *V. viviparus*; закрашенные кружки – Bivalva; квадраты – Chironomidae; треугольники – Odonata; крестик – Hirudinea; август 2023 г. Доля объясненной дисперсии (инерции) по оси 1 – 47,4%, по оси 2 – 20,9%, $\chi^2 = 116,5$, число степеней свободы 230.

массой зообентоса до вселения *V. viviparus* (см. табл. 1). Продукция аборигенного зообентоса в р. Обь ниже плотины ГЭС после инвазии *V. viviparus* так же существенно не изменилась, даже наметилась тенденция к её росту.

Многомерный канонический анализ соответствия, проведённый для составов пищевых ЖК *V. viviparus* и других таксонов зообентоса с целью определения различий в спектрах питания, выявил существенные отличия по первой наибольшей размерности между моллюсками, с одной стороны, и остальными таксонами – с другой (рис. 2, а).

При этом *V. viviparus* по первой размерности также немного отличался по составу ЖК от представителей двустворчатых моллюсков, но наибольшие различия между *V. viviparus* и двустворчатыми моллюсками наблюдались по второй размерности (см. рис. 2, а). Основной вклад в различия между моллюсками и другими таксонами по первой размерности вносили кислоты 20:4n-6, 18:2n-6 (маркеры аллохтонного терригенного вещества), i17:0 и i16:0 (маркеры бактерий), с одной стороны, и 16:2n-4 – маркеры диатомовых водорослей [Кормилец, 2019; Makhutova et al., 2022], с другой стороны (рис. 2, б).

Средневзвешенное содержание ЭПК и ДГК в организмах зообентоса в р. Обь достоверно снизилось после инвазии *V. viviparus* с 3,39 до 1,38 мг·г⁻¹ (см. табл. 1). Однако продуктивность зообентоса по ЭПК и ДГК, E (мг·м⁻²·сут⁻¹) после инвазии практически не изменилось как для аборигенного сообщества бентосных беспозвоночных, так и с учётом *V. viviparus*.

Обсуждение

Изначальное распространение брюхоногого моллюска *V. viviparus* было установлено в Новосибирском водохранилище ввиду изменения гидрологического режима реки и постепенного появления благоприятных условий местообитания [Яныгина и др., 2020]. Замедление течения, появление ила на песчаном грунте, вероятно, способствовало массовому размножению *V. viviparus* в пределах водохранилища и его проникновению вниз по течению в основное русло р. Обь в 2018 г. [Визер и Визер, 2016; Визер и др., 2019; Яныгина и др., 2020]. В настоящее время биомасса *V. viviparus* составляет около 49% от общей биомассы зообентоса (см. табл. 2).

По литературным данным, доля биомассы *V. viviparus* в общей биомассе донных беспозвоночных может достигать 99.9% в зависимости от глубины отбора и водности года [Визер и др., 2024]. Столь значительное доминирование инвазивного вида может оказывать негативное влияние на аборигенные виды, снижая их видовое разнообразие и количественные характеристики. Наибольший вклад в биомассу зообентоса до инвазии вно-

сили хирономиды, тогда как после инвазии основная доля биомассы приходилась в практически равной степени на хирономид, стрекоз и двустворчатых моллюсков (см. табл. 2, без учёта *V. viviparus*). Возможно, наблюдаемые изменения связаны с образованием новых биотопов, более благоприятных для данных таксономических групп, ввиду заиления исходных грунтов побережья р. Обь и наличия макрофитов [Визер и др., 2019].

Считается, что *V. viviparus* является трофическим и биотопическим конкурентом для аборигенных видов зообентоса, вытесняя их с обычных местообитаний на мелководье [Визер и Визер, 2016]. Однако, согласно нашим данным, биомасса зообентоса без учёта *V. viviparus* на изученном участке р. Обь после инвазии достоверно не отличалась от биомассы до инвазии (см. табл. 1).

V. viviparus считается преимущественно детритофагом, хотя и способным также питаться посредством фильтрации [Цихон-Луканина, 1987; Jakubik, 2009; Yanygina, 2025]. По данным проведённого многомерного канонического анализа соответствия для составов жирных кислот таксономических групп зообентоса, пищевые спектры моллюсков и представителей других таксонов зообентоса (Chironomidae, Odonata, Hirudinea) не перекрываются: моллюски питаются в основном аллохтонным детритом и связанным с ним бактериями, тогда как пищевые цепи других таксонов зообентоса базируются в первую очередь на диатомовых водорослях. Более того, спектры питания аборигенных *Bivalvia* и инвазивных *V. viviparus* также не вполне совпадают: если у первых в питании преобладают бактерии и детрит из остатков высших растений, то у вторых, вероятно, в питании может преобладать аллохтонный детрит животного происхождения. Базовое различие в спектрах питания брюхоногих моллюсков и других таксонов зообентоса было установлено также в дальневосточной реке [Bogatov et al., 2024].

Таким образом, на исследованном участке р. Обь, согласно анализу биомаркерных ЖК, спектры питания инвазивных *V. viviparus* и аборигенных видов зообентоса не перекрываются, и пищевая конкуренция между

ними отсутствует, что хорошо согласуется с данными об отсутствии снижения биомассы аборигенного зообентоса после инвазии (см. табл. 1). Аналогичный вывод об отсутствии конкуренции между инвазивным *V. viviparus* и аборигенным зообентосом в Обском водохранилище был сделан на основе анализа стабильных изотопов [Yanygina, 2025]. В цитируемой работе показано, что *V. viviparus* в двух заливах водохранилища являлся детритофагом и занимал свободную экологическую нишу, что полностью совпадает с нашими данными по р. Обь в нижнем бьефе водохранилища. Однако в третьем заливе (Ордынском), по мнению автора, *V. viviparus* преимущественно потреблял фитопланктон [Yanygina, 2025]. К сожалению, необходимо отметить, что упомянутое суждение о потреблении фитопланктона является ошибочным и основано на некорректной интерпретации данных анализа стабильных изотопов: действительно, в рассматриваемой статье Л.В. Яныгиной [Yanygina, 2025] на рис. 2 биомасса фитопланктона в Ордынском заливе имеет более высокое значение $\delta^{15}\text{N}$, чем ткани *V. viviparus*. То есть фитопланктон, согласно общепринятым теоретическим основам интерпретации данных изотопного анализа, не может быть объектом питания *V. viviparus*, поскольку при его усвоении должно было бы произойти фракционирование изотопов азота на величину около 2‰ и значение $\delta^{15}\text{N}$ тканей *V. viviparus* должно быть приблизительно на 2‰ больше, но никак не меньше значения $\delta^{15}\text{N}$ фитопланктона [Gladyshev, 2009].

Следовательно, согласно нашим и литературным данным [Yanygina, 2025], инвазивный *V. viviparus* в р. Обь и Обском водохранилище является детритофагом, не конкурирующим за объекты питания с аборигенными видами зообентоса. Однако, опираясь на наши данные о снижении доли хирономид в аборигенном зообентосе, нельзя исключать, что *V. viviparus* все же мог вытеснить детритоядных представителей этого таксона, что, впрочем, не привело к снижению общей биомассы аборигенного зообентоса и его продукции. Величина продукции зообентоса с учётом *V. viviparus* статистически достоверно не изменилась по сравнению с её величиной до

инвазии (см. табл. 1), что, вероятно, связано со сравнительно низкой удельной скоростью роста брюхоногих моллюсков.

Брюхоногие и двусторчатые моллюски характеризуются сравнительно низким суммарным содержанием ЭПК и ДГК [Makhutova et al., 2016; Андрущенко и др., 2024], что позволило нам ранее высказать предположение о снижении биохимического качества кормовой базы бентоядных рыб при вытеснении инвазивными моллюсками аборигенных насекомых и ракообразных [Makhutova et al., 2016]. Действительно, по нашим данным, наблюдается снижение средневзвешенного содержания ЭПК и ДГК в организмах зообентоса в р. Обь после инвазии *V. viviparus* (см. табл. 1). Однако продуктивность зообентоса по ЭПК и ДГК, то есть их количество, поступающее к рыбам в составе продукции зообентоса, после инвазии не изменилось. Поскольку ЭПК и ДГК имеют важнейшее значение для роста и развития рыб [Sargent et al., 1999; Tocher, 2003, 2015; Сущик, 2008; Glencross, 2009; Gladyshev & Sushchik, 2019], поступление этих ПНЖК с кормом, то есть для бентоядных рыб – с продукцией зообентоса, в значительной мере определяет биохимическое качество кормовой базы.

Скорее всего, *V. viviparus* не является кормовым объектом рыб из-за крупных размеров, толстой раковины и оперкулума [Визер, 2015; Яныгина и др., 2020]. То есть потенциальное негативное воздействие этого инвазивного брюхоногого моллюска могло бы заключаться в вытеснении аборигенных съедобных видов зообентоса. Однако, поскольку, согласно нашим данным, *V. viviparus* на исследованном участке р. Обь в нижнем бьефе водохранилища занял свободную пищевую нишу, его инвазия не привела к снижению количественных (биомасса и продукция) и качественных (продуктивность по ЭПК и ДГК) характеристик аборигенного зообентоса как кормовой базы рыб. То есть инвазия *V. viviparus* не привела к ухудшению кормовой базы рыб, как предполагалось ранее, на основании данных о содержании ЭПК и ДГК в биомассе моллюсков. Однако данный моллюск может оказывать иное негативное воздействие на экосистему, например, выступая

в качестве первого промежуточного хозяина для трематоды *Paracoenogonimus ovatus* (Katsurada, 1914) или приводя к огромным скоплениям раковин погибших моллюсков по берегам и ухудшая рекреационное использование водных объектов [Яныгина и др., 2020; Zhokhov and Kozhara, 2024].

Заключение

Таким образом, инвазия брюхоногого моллюска *V. viviparus* на участке р. Обь в нижнем бьефе плотины Новосибирской ГЭС привела к снижению средневзвешенного содержания ЭПК и ДГК в зообентосе. Однако, поскольку инвазивный моллюск занял свободную пищевую нишу, биомасса и продукция аборигенного зообентоса, а также его продуктивность по ЭПК и ДГК не изменилась. Бентоядные рыбы на исследованном участке реки после инвазии *V. viviparus* потенциально могут получать с продукцией зообентоса такое же, как и ранее, количество физиологически ценных ПНЖК, необходимых для их успешного роста и развития.

Финансирование работы

Работа выполнена за счёт Государственного задания Института биофизики СО РАН 488 № FWES-2024-0024.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит экспериментов с участием животных, выполненных авторами.

Литература

- Андрущенко С.В., Шулепина С.П., Андрущенко П.Ю., Гладышев М.И. Структурно-функциональные характеристики и жирные кислоты зообентоса на участке реки Обь и в её притоках // Сибирский экологический журнал. 2024. Т. 31, № 6. С. 878–894. [Andrushchenko S.V., Shulepina S.P., Andrushchenko P.U., Gladyshev M.I. Structural and Functional Characteristics and Fatty Acids of Zoobenthos in a Section of the Ob River and in Its Tributaries // Contemporary Problems of Ecology. 2024. Vol. 17, no. 6. P. 799–813.]
- Борисова Е.В., Махутова О.Н., Гладышев М.И., Сущик Н.Н. Поток биомассы и незаменимых полиненасыщенных жирных кислот из воды на сушу при вылете

- хириномид из горного озера // Сибирский экологический журнал. 2016. Т. 23, № 4. С. 543–556. [Borisova E.V., Makhutova O.N., Gladyshev M.I., Sushchik N.N. Fluxes of biomass and essential polyunsaturated fatty acids from water to land via chironomid emergence from a mountain lake // Contemporary Problems of Ecology. 2016. Vol. 9. P. 446–457.]
- Визер А.М. Влияние гидрологического режима на формирование донной фауны Верхней Оби // Концептуальные и прикладные аспекты научных исследований и образования в области зоологии беспозвоночных: мат. IV Международной конференции. Томск, 2015. С. 40–42.
- Визер А.М., Визер Л.С. Современное распространение и экология инвазийного вида моллюска *Viviparus viviparus* L. в верхней Оби // Водные экосистемы Сибири и перспективы их использования: тез. Всерос. конф. с междунар. участием. 2016. С. 28–33.
- Визер А.М., Визер Л.С., Дорогин М.А. Зоопланктон, зообентос, ихтиофауна реки Обь и искусственных водоёмов в черте г. Новосибирска // Вода: химия и экология. 2019. № 10–12. С. 18–24.
- Визер Л.С., Балацкая Т.А., Дорогин М.А. Сезонная динамика зообентоса Верхней Оби // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2024. № 2. DOI:10.33920/sel-09-2402-01
- Винарский М.В., Андреев Н.И., Андреева С.И., Казанцев И.Е., Каримов А.В., Лазуткина Е.А. Чужеродные виды моллюсков в водных экосистемах Западной Сибири: обзор // Российский журнал биологических инвазий. 2015. Т. 8, № 2. С. 2–19. [Vinarski M.V., Andreev N.I., Andreeva S.I., Kazantsev I.E., Karimov A.V., Lazutkina E.A. Alien mollusk species in the aquatic ecosystems of Western Siberia: a review // Russian Journal of Biological Invasions. 2015. Vol. 6, no. 3. P. 137–147.]
- Гладышев М.И. Качество и количество добываемой биологической продукции водоёмов при разной концентрации фосфора // Доклады АН. 2018. Т. 478, № 1. С. 100–102. [Gladyshev M.I. Quality and quantity of biological production in water bodies with different concentration of phosphorus: case study of Eurasian perch // Doklady Biochemistry and Biophysics. 2018. Vol. 478. P. 1–3.]
- Дгебуадзе Ю.Ю. Биологические инвазии чужеродных видов – глобальный вызов последних десятилетий // Вестник Российской академии наук. 2023. Т. 93, № 9. С. 814–823.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Сущик Н.Н., Герасимов Ю.В., Соломатин Ю.И., Гладышев М.И. Содержание полиненасыщенных жирных кислот в мышцах чужеродных видов рыб Рыбинского водохранилища // Вопросы ихтиологии. 2023. Т. 63, № 1. С. 110–118. [Dgebuadze Y.Y., Sushchik N.N., Gerasimov Y.V., Solomatin Y.I., Gladyshev M.I. Polyunsaturated fatty acid content in the muscles of alien fish species of the Rybinsk Reservoir // Journal of Ichthyology. 2023. Vol. 63. P. 147–155.]
- Кормилец О.Н. Жирные кислоты в трофических сетях экосистем внутренних вод. Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук. Красноярск: Сибирский федеральный университет, 2019.
- Романова Г.П. К изучению зоопланктона и зообентоса верхнего течения реки Оби // Труды Томского гос. ун-та. 1963. Т. 152. С. 117–125.
- Сущик Н.Н. Роль незаменимых жирных кислот в трофометаболических взаимодействиях в пресноводных экосистемах (обзор) // Журнал общей биологии. 2008. Т. 69, № 4. С. 299–316.
- Цихон-Луканина, Е.М. Трофология водных моллюсков. М.: Наука, 1987. 145 с.
- Яныгина Л.В. Особенности многолетней динамики зообентоса на зарегулированном участке реки Оби // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. 2016. Т. 9, № 4. С. 427–440.
- Яныгина Л.В., Котовщиков А.В., Киприянова Л.М., Волгина Д.Д. Факторы пространственного распределения и оценка риска инвазии речной живородки *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) в водные экосистемы бассейна р. Оби // Сибирский экологический журнал. 2020. № 2. С. 205–216. [Yanygina L.V. et al. Factors of spatial distribution and risk assessment of *Viviparus viviparus* L. invasion in aquatic ecosystems of the Ob river basin // Contemporary Problems of Ecology. 2020. Vol. 13, no. 2. P. 162–171.]
- Bogatov V.V., Sushchik N.N., Kolmakova A.A., Gladyshev M.I. Allochthonous versus autochthonous carbon subsidies in small river food webs depend on seasonality and riparian tree species // Aquatic Sciences. 2024. Vol. 86, no. 41.
- Gladyshev M.I. Stable isotope analyses in aquatic ecology (a review) // Journal of Siberian Federal University. Biology. 2009. 2. P. 381–402.
- Gladyshev M.I., Sushchik N.N. Long-chain omega-3 polyunsaturated fatty acids in natural ecosystems and the human diet: assumptions and challenges // Biomolecules. 2019. No. 9. P. 485. DOI:10.3390/biom9090485
- Gladyshev M.I., Sushchik N.N., Shulepina S.P., Ageev A.V., Dubovskaya O.P., Kolmakova A.A., Kalachova G.S. Secondary production of highly unsaturated fatty acids by zoobenthos across rivers contrasting in temperature // River Research and Applications. 2016. Vol. 32. P. 1252–1263.
- Glencross B.E. Exploring the nutritional demand for essential fatty acids by aquaculture species // Rev. Aquacult. 2009. No. 1(2). P. 71–124.
- Jakubik, B. Food and feeding of *Viviparus viviparus* (L.) (Gastropoda) in dam reservoir and river habitats // Polish Journal of Ecology. 2009. No. 57. P. 321–330.
- Makhutova O.N., Shulepina S.P., Sharapova T.A., Dubovskaya O.P., Sushchik N.N., Baturina M.A., Pryanichnikova E.G., Kalachova G.S., Gladyshev M.I. Content of polyunsaturated fatty acids essential for fish nutrition in zoobenthos species. // Freshwater Science. 2016. Vol. 35. P. 1222–1234.
- Makhutova O.N., Sushchik N.N., Gladyshev M.I. Fatty acid-markers as foodweb tracers in inland waters. Encyclopedia of Inland Waters, 2nd edition. Elsevier. 2022. Vol. 4. P. 713–726.

- Sargent J., Bell G., McEvoy L., Tocher D., Estevez A. Recent developments in the essential fatty acid nutrition of fish // *Aquaculture*. 1999. Vol. 177. P. 191–199.
- Tocher D.R. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish // *Reviews in Fisheries Science*. 2003. Vol. 11. P. 107–184.
- Tocher D.R. Omega-3 long-chain polyunsaturated fatty acids and aquaculture in perspective // *Aquaculture*. 2015. Vol. 449. P. 94–107.
- Yanygina L.V. Trophic position of the invasive mollusc *Viviparus viviparus* in the Novosibirsk Reservoir and its role in nutrient cycling // *Hydrobiologia*. 2025. No. 852. P. 1373–1384.
- Zhokhov A.E., Kozhara A.V. Expansion of the area of trematodes *Paracoenogonimus Ovatus* (Katsurada, 1914) in Western Siberia // *Russian Journal of Ecology*. 2024. Vol. 55, no. 4. P. 301–307.

ASSESSMENT OF THE IMPACT OF THE INVASIVE MOLLUSK *VIVIPARUS VIVIPARUS* (LINNAEUS, 1758) (MOLLUSCA, GASTROPODA) ON THE BIOCHEMICAL QUALITY OF FISH FOOD RESOURCES IN THE LOWER REACH OF THE OB RIVER RESERVOIR

© 2025 Gladyshev M.I. ^{a,b*}, Andrushchenko S.V. ^{a,b**}

^a Institute of Biophysics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences,
Federal Research Center of the Krasnoyarsk Science Center, Krasnoyarsk, 660036, Russia

^b Siberian Federal University, Krasnoyarsk, 660041, Russia

email: *glad@ibp.ru, **sv.shelekhina@mail.ru

The impact of the invasion of *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) into the lower reach of the Ob River reservoir on the biochemical quality of the fish food resources was assessed. In the invasion of *V. viviparus*, a decrease in the weighted average content of essential polyunsaturated fatty acids—eicosapentaenoic acid (EPA) and docosahexaenoic acid (DHA) — was observed in the biomass of zoobenthos. However, the biomass, production, and productivity of EPA and DHA in native zoobenthos remained unchanged, as the invasive mollusk occupied a vacant trophic niche. In the studied river area, benthivorous fish after the invasion of *V. viviparus* can potentially receive the same amount of polyunsaturated fatty acids—essential for their growth and development—from zoobenthos production as before.

Key words: invasion, zoobenthos, *Viviparus viviparus*, production, fatty acids, biochemical quality

**РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ДИНАМИКА УЛОВОВ, УСЛОВИЯ
ФОРМИРОВАНИЯ ЗАПАСОВ И ЗНАЧЕНИЕ ГОРБУШИ
ONCORHYNCHUS GORBUSCHA (WALBAUM, 1792)
(SALMONIFORMES, SALMONIDAE) КАК ОБЪЕКТА
РЫБОЛОВСТВА НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРЕ РОССИИ**

©2025 **Зубченко А.В.**, Алексеев М.Ю., Ткаченко А.В.*

Полярный филиал ГНЦ РВ ФГБНУ «ВНИРО», Мурманск, 183038, Россия
e-mail: *tkach@pinro.vniro.ru

Поступила в редакцию 5.02.2025. После доработки 19.11.2025. Принята к печати 21.11.2025

Обобщены результаты многолетних работ по интродукции горбуши в новый ареал. Приведены сведения по статистике уловов при промышленном, прибрежном и любительском рыболовстве в бе-ломорском бассейне. На основании собственных материалов и литературных данных сделан вывод о том, что ограниченное количество площадей, пригодных для нереста, температурный режим на начальной стадии онтогенеза и в период катадромной миграции смолтов и кормовая база в районах нагула являются основными факторами, лимитирующими численность интродуцента в новом ареале. Высказано мнение о ценности горбуши как объекта регионального рыболовства, о необходимости возобновления работ по пастбищному выращиванию и адаптации чётной линии.

Ключевые слова: горбуша, интродукция, новый ареал, статистика уловов, лимитирующие численность факторы, пастбищное выращивание, адаптация чётной линии.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-4-54-73

Введение

Прошло почти 70 лет после начала работ (1956 г.) по интродукции дальневосточной горбуши в водоёмы Европейского Севера России. Горбуша имеет самый короткий жизненный цикл среди представителей семейства Salmonidae (становится половозрелой за 22–23 мес. с момента оплодотворения икры) и высокий темп роста, достигая длины 45–65 см и массы 1,2–3,0 кг практически за один год нагула в море. Это стало одним из определяющих факторов при её выборе как объекта интродукции, поскольку, по мнению Карпевич [Карпевич, 1998], для этой цели наиболее подходят коротко- и среднecиклические рыбы с высокой соматической продуктивностью (нототении, лососёвые, камбаловые и др.).

Попытки переселить горбушу в новые регионы предпринимались неоднократно: в 1910–1920 гг. – в реки залива Мэн, в 1950–1960 гг. – в различные районы атлантического побережья Канады [Davidson, Hutchinson, 1938; Кожин, 1940; Huntsman, Dymond, 1940; Bigelov, Schroeder, 1953; Lear, 1975; Harache,

1992], в 1981–1986 гг. – в район залива Каско (штат Мэн) [Harache, 1992]. Однако успех не был достигнут.

Результат интродукции дальневосточной горбуши в бассейны Белого и Баренцева морей оказался более успешным, хотя длительное время в чётные годы (за исключением 1960 г.) интродуцент встречался единично, а в нечётные – наблюдались заметные межгодовые колебания численности с тенденцией сокращения запасов, если воспроизводство не поддерживалось за счёт выпуска заводской молодки с рыбоводных заводов Мурманской области (основная часть икры для инкубации доставлялась из рек о. Сахалин и о-вов Курильской гряды). Ситуация изменилась в 1985 г., когда в качестве водоёма-донора была выбрана р. Ола (Магаданская область). Поколение этого года положило начало продуктивной фазе акклиматизации нечётной линии горбуши. В последующие годы икра с Дальнего Востока завозилась ещё трижды – в 1986, 1989 и 1998 гг., в том числе с целью запустить линию чётных лет. Однако добиться положительного резуль-

тата с чётной линией горбуши не удалось. По мнению Маркевича с соавторами [Маркевич и др., 1978], это обусловлено тем, что в условиях Европейского Севера России начальная стадия эмбриогенеза двух смежных линий проходит в разных термических условиях: в нечётные годы при оптимальной температуре, в чётные – при температуре ниже 4,5 °С. Это приводит к гибели почти всей оплодотворённой икры, а выжившие постэмбрионы дефектные и вскоре погибают.

Начиная с 2000-х годов численность горбуши обеих линий в водоёмах Севера России формируется только за счёт естественного воспроизводства. По данным Гордеевой [Гордеева, 2017] и Гордеевой с соавторами [Гордеева и др., 2015], у горбуши нечётной линии наблюдается сильно направленный отбор, означающий адаптацию к достаточно неблагоприятным условиям воспроизводства в новом ареале. С чем связан заметный рост численности интродукта в реках Белого моря в нечётные годы. У рыб чётной линии подобных процессов не обнаружено, что снижает их адаптивные возможности и является причиной малочисленности.

За время, прошедшее с начала работ по интродукции горбуши в водоёмы Европейского Севера России, чужеродный вид освоил не только российские воды, но и водотоки Швеции, Финляндии, Дании, Великобритании, Ирландии, Исландии, Германии, Франции, Фарерских о-вов, Гренландии и Канады [напр.: Møller et al., 2010; Gjelland, Sandlund, 2012; Hesthagen, Sandlund, 2016; Bartlett, 2017; Armstrong et al., 2018; Mo et al., 2018; Millane et al., 2019; Sandlund et al., 2019; Nielsen et al., 2020; Erkinaro et al., 2021] и считается в этих странах нежелательным видом, угрожающим биологическому разнообразию атлантического лосося – аборигена этих рек. На данный момент убедительных доказательств этого воздействия нет. В то же время экспансия горбуши происходит на фоне снижения мировых запасов атлантического лосося [ICES, 2023]. Поэтому опасения, что этот агрессивный, но менее ценный по сравнению с атлантическим лососем, вид займет освобождающуюся экологическую нишу, не беспочвенны. Для нативного ареала показана

но, что снижение продуктивности нерки в Беринговом море, заливе Аляска и в Британской Колумбии исторически связано с увеличением численности горбуши [Connors et al., 2020]. Выявлено неблагоприятное воздействие горбуши на рост, возраст созревания, выживаемость и численность нерки, чавычи, кижуча, кеты [Ruggerone, Nielsen, 2004]. Эти же авторы отмечают, что горбуша может быть доминирующим конкурентом среди лососёвых в морских водах, и её основными чертами, влияющими на конкуренцию с другими лососёвыми, являются большое обилие, высокие нормы потребления и быстрый рост, степень совпадения рациона или потребление добычи более низкого трофического уровня, а также ранние сроки миграции в океан.

В России отношение к горбуше прямо противоположное. Если раньше были как сторонники [напр.: Карпевич, 1975; Сурков, Суркова, 1977; Камышная, Смирнов, 1981; Персов и др., 1983], так и противники [напр.: Галкина, 1966; Бакштанский, 1974; Гриценко, Бакштанский, 1975] проводимых акклиматизационных работ, то в настоящее время споры поутихли, и горбуша в водах Европейского Севера России воспринимается как привычный представитель местной ихтиофауны, который, несмотря на незначительные по сравнению с Дальним Востоком объёмы вылова, занимает определённую нишу при осуществлении рыболовства в реках и прибрежных водах Белого и Баренцева морей.

Цель работы – проанализировать результаты промысла горбуши в различные периоды акклиматизации, обсудить вопросы, связанные с особенностями формирования её запасов, оценить уровень значимости и востребованности горбуши как объекта рыболовства в беломорском бассейне, существующие меры регулирования рыболовства, необходимость возобновления работ по пастбищному выращиванию и целесообразность адаптации чётной линии.

Материал и методы

В работе использовали материалы, собранные в 2000–2023 гг. на реках и прибрежных тонях Беломорского побережья Кольского п-ова. Географические координаты точек

отбора проб в реках следующие: река Умба (66°42'07.8533» с.ш., 34°18'33.8256» в.д.; 66°48'43.5863» с.ш., 34°17'13.4880» в.д.), река Варзуга (66°35'54.2131» с.ш., 36°09'47.7881» в.д.; 66°24'51.6404» с.ш., 36°33'14.3128»), река Индера (66°14'35.4083» с.ш., 37°08'43.5662» в.д.). В прибрежных водах Белого моря материал собирали на тоневых участках близ н/п Кашкаранцы (66°20'01.9516» с.ш., 36°00'50.2179» в.д.), Чапома (66°06'21.9976» с.ш., 38°56'23.9227» в.д.) и Чаваньга (66°06'11.1481» с.ш., 37°48'06.4078» в.д.). Использованы также данные по статистике рыболовства за 2010–2023 гг., ежегодно представляемые Североморским и Северо-Западным территориальными управлениями Росрыболовства, ретроспективные данные Полярного филиала ФГБНУ «ВНИРО» и Мурманского филиала ФГБУ «Главрыбвод» по статистике уловов горбуши за 1958–2009 гг., ретроспективные данные Полярного филиала ФГБНУ «ВНИРО» по температуре воды на разрезе «Кольский меридиан», представленные на сайте <http://www.pinro.vniro.ru>, ежегодные данные ФГБУ «Мурманское УГМС» по температуре воды в р. Варзуга, а также картографические данные NOAA OI SST V2 High Resolution Dataset data provided by the NOAA PSL, Boulder, Colorado, USA, from their website at <https://psl.noaa.gov>.

Результаты и обсуждение

В российских водах в результате интродукции дальневосточная горбуша стала не только частью ихтиофауны прибрежных вод и водотоков бассейнов Баренцева и Белого морей [Исаев, 1961; Карпевич, 1998; Zubchenko et al., 1998; Зубченко и др., 2004; Кудерский, 2005; Зубченко и др., 2018а; Прусов и др., 2021), но и проникла в Карское море [Устюгов, 1967; Анчутин и др., 1976; Крупицкий, Устюгов, 1977; Шишмарев и др., 1980; Богданов, Кижеватов, 2007, 2015; Заделёнов, Форина, 2024] и в настоящее время встречается в водоёмах Европейского Севера России и Западной Сибири – от р. Паз на западе до р. Пясины на востоке (рис. 1).

К настоящему времени интродуцент является объектом рыболовства в 4 регионах Европейского Севера России: Мурманской



Рис. 1. Карта-схема распространения горбуши в водах Севера России.

(МО), Архангельской областях (АО), Республике Карелия (РК) и в Ненецком автономном округе (НАО), а также в водоёмах Красноярского края. Однако основную роль в промысле горбуши играют первые 3 региона, поскольку за весь период акклиматизации относительно большие уловы горбуши имели место только в нечётные годы (исключение составляет 1960 г.) и только в бассейне Белого моря.

На первом этапе акклиматизации (1958–1984 гг.) улов горбуши в чётные годы лишь однажды в 1960 г. составил 98,7 т, а в остальные – колебался от 0,007 до 12,9 т (в среднем 2,1 т) (рис. 2, а). За этот период рыболовными заводами было выпущено 82,5 млн экз. смолтов, а общий декларированный вылов составил 129,7 т.

Суммарный выпуск смолтов нечётной линии в эти же годы был примерно таким же (81,5 млн экз.). Общий заявленный вылов составил 922,8 т при колебаниях от 0,1 до 286,6 т в 1973 г. (рис. 2, б). Уловы более 200 т имели место ещё дважды – в 1975 и 1977 гг.

Какой-либо зависимости в уловах от количества выпущенных смолтов не наблюдалось. Например, в 1972 г. рыболовными заводами было выпущено 4,2 млн смолтов горбуши генерации 1971 г. Учтённый улов в 1973 г. составил 286,6 т. В 1964 г. выпущено 35,9 млн смолтов генерации 1963 г., учтённый улов – 47,8 т, а в результате выпуска в 1962 г. – 34,3 млн смолтов – на следующий год сведений об уловах не задекларировано [Зубченко и др., 2004].

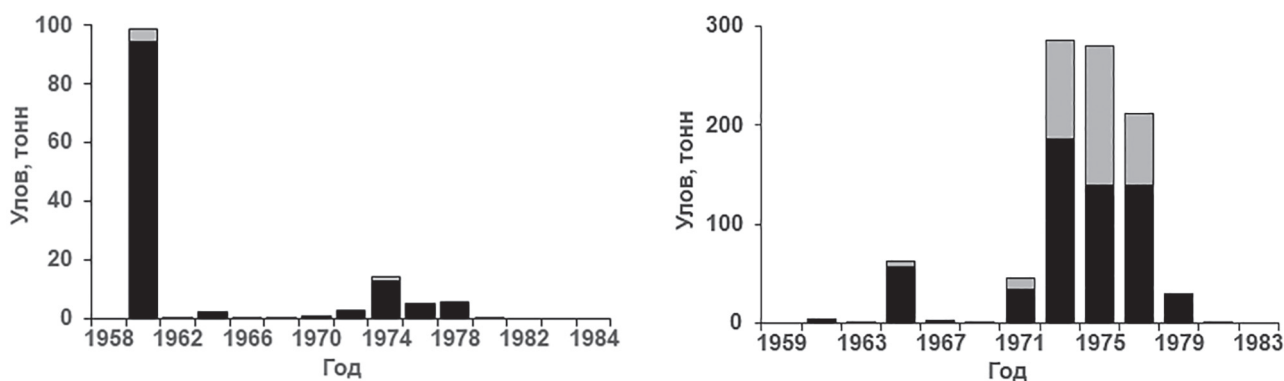


Рис. 2. Динамика уловов чётной (а) и нечётной (б) линий горбуши в Мурманской (выделено черным), Архангельской (выделено серым) областях и Республике Карелия (выделено белым) в 1958–1984 гг.

Начиная с 1985 г. (второй этап акклиматизации) чётная линия интродуцента в отсутствие поставок икры с Дальнего Востока практически исчезла. Уловы варьировали от 0,1 до 11,1 т (рис. 3, а). В восьми случаях сведений об уловах вообще не поступало. В 2000 г. улов в 11 т, по-видимому, связан с выпуском 1,65 млн заводской молоди горбуши генерации 1998 г. В сумме за 1986–2024 гг. учтённый вылов чётной линии горбуши составил 46,9 т.

У нерестовых мигрантов нечётной линии наблюдается тренд увеличения уловов ($r^2 = 0,51$, $p < 0,05$). Учтённый вылов колебался от 3,3 т в 1987 г. до 714,4 т в 2021 г. (рис. 3, б). Суммарный вылов за рассматриваемый период составил 3708 т. При этом 2023 г. показал, что ожидания роста или хотя бы более или менее стабильно высокого (по меркам нового ареала) состояния запасов не оправдались. Учтённый вылов горбуши более чем в три раза уступал таковому в 2021 г.

Рост численности горбуши наблюдался не только в водоёмах Европейского Севера России. Согласно статистике, в 2021 г. в норвежских реках было поймано и изъято 112 485

экз. горбуши. В 2019 г., когда начали официально регистрировать вылов этого вида, был зарегистрирован только 15 721 лосось [Pauli et al., 2023]. По оценкам норвежских учёных и менеджеров [Larsen, 2022], ожидалось, что в 2023 г. в реках провинции Финнмарк численность нежелательной для Норвегии рыбы составит 1 млн, что вдвое больше, чем численность дикого лосося, мигрирующего на нерест в реки Норвегии. Оценка сделана на основании сведений по динамике прироста уловов с 2015 по 2021 г., и она не казалась чрезмерной, учитывая, что в Норвегии насчитывается более 400 водотоков, где обитает атлантический лосось [Forseth et al., 2017]. В 2023 г. специализированный лов горбуши осуществлялся в 92 реках, в том числе для борьбы с «нашествием» горбуши на 42 водотоках были впервые установлены ловушки (типа российских рыбоучётных заграждений), полностью перегораживающие русло реки. Однако прогноз не оправдался, и вылов интродуцента в норвежских водах в 2023 г. только в два раза (около 250 тыс. экз.) превышал результаты 2021 г. [Berntsen, 2023].

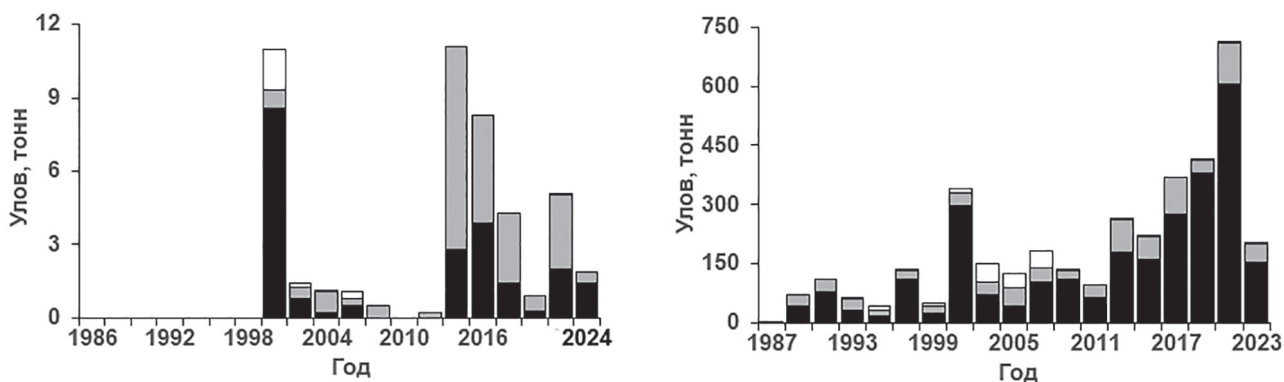


Рис. 3. Динамика уловов чётной (а) и нечётной (б) линий горбуши в Мурманской (выделено черным), Архангельской (выделено серым) областях и Республике Карелия (выделено белым) в 1986–2024 гг.

Тихоокеанские лососи относятся к флюктуирующим видам с довольно широким диапазоном изменений их уровня запаса [Каев, Колпаков, 2022], и условия среды играют при этом определяющую роль. Так, аномально низкий уровень воды во время нереста при высокой численности производителей приводит к снижению степени насыщенности кислородом и возрастанию концентрации продуктов метаболизма в эмбриональный период развития, поскольку погибшие рыбы не уносятся течением, а разлагаются на нерестилищах. Это при условии повышенной температуры воды на начальной стадии инкубации, а затем резкого похолодания приводит к снижению численности дочернего поколения [Гриценко, 2002]. Прямое влияние на урожайность поколений горбуши оказывают распределение осадков на протяжении года, падение уровня воды, уменьшение стока вскоре после нереста или зимой, незначительная толщина ледяного и снежного покрова, влекущие за собой обсыхание и промерзание нерестовых бугров, весенне-летняя температура, солёность, ветровое волнение [Канидьев, 1973, Котенев и др., 2015], выедание хищниками [Бакштанский, 1963, 1964; Паренский, 2003].

Спрингер и ван Влит [Springer, van Vliet, 2014] полагают, что рост численности дикого лосося, особенно горбуши, в северной части Тихого океана с середины 1970-х годов связан с восходящим воздействием изменения климата на физику океана и процессы воспроизводства. Рост запасов горбуши в водах североευропейского бассейна (см. рис. 3, *b*), судя по всему, также обусловлен благоприятным температурным режимом в районах миграции и нагула, на что указывает достаточно высокая связь ($r = 0,66$; $p < 0,05$) между уловами нечётной линии горбуши и суммарной среднемесячной температурой на глубине 0–50 м на разрезе «Кольский меридиан» в октябре – декабре года, предшествующего году нерестовой миграции (рис. 4).

Температура воды, по-видимому, играет весомую роль в формировании численности интродукта не только в период нагула и нерестовой миграции, но и в период нереста, начальной стадии эмбриогенеза, выхода личинок из нерестовых бугров, а также в период

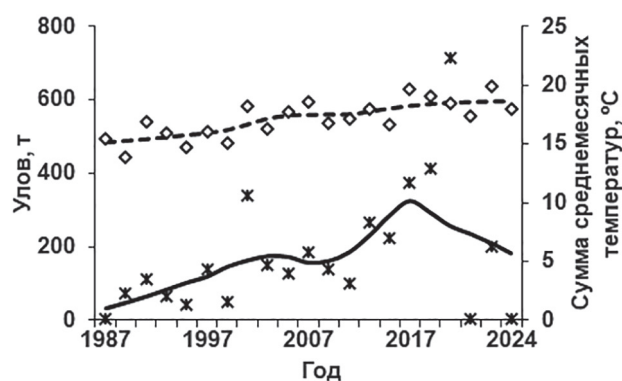


Рис. 4. Динамика уловов нечётной линии горбуши и суммы среднемесячных температур в слое 0–50 м на разрезе «Кольский меридиан» в октябре – декабре года, предшествующего году нерестовой миграции, и аппроксимация этих значений с применением регрессии LOESS: (X,—) – улов; (◇,—) – сумма среднемесячных температур.

катадромной миграции смолтов и перехода их в море. Правда, по мнению Каева [Каев, 2018а, б], температурный фактор менее значим, чем паводки, особенно экстремальные, разрушающие гнёзда в период выхода эмбрионов. Тем не менее для р. Варзуга, играющей существенную роль в воспроизводстве горбуши, выявлена, хотя и слабая взаимосвязь ($r = 0,51$; $p < 0,05$) между уловами горбуши нечётной линии и суммой градусо-дней в сентябре в год нереста и в мае следующего года в период ската смолтов. При этом, следует сказать, разница между этими показателями для поколений чётных и нечётных лет довольно значительная – в среднем 243 (128–386) и 431 (317–610) градусо-дней соответственно (рис. 5).

Для самой многочисленной по величине промыслового возврата генерации 2019 г. сумма температур составила 495 градусо-дней (табл. 1), в то время как для менее многочисленной генерации 2015 г. – 610 градусо-дней, а для не оправдавшей прогнозы генерации 2021 г. – 341 градусо-день. За период с 2001 по 2024 г. это один из самых низких показателей суммы температур для генераций нечётных лет (ниже было только для поколения 2007 г. – 317 градусо-дней). Интересным представляется факт существенной диспропорции между осенней и весенней температурами воды в период развития поколений чётных лет (см. табл. 1), что согласуется с мнением Маркевича с соавторами [Маркевич

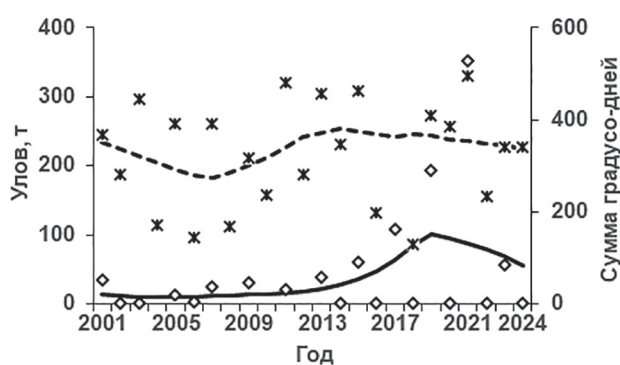


Рис. 5. Динамика уловов горбуши и сумма градусо-дней в р. Варзуга в сентябре в год нерестовой миграции и в мае следующего года и аппроксимация этих значений с применением регрессии LOESS: (x,—) – улов; (♦,—) – сумма градусо-дней.

и др., 1978] и объясняет их малочисленность из-за массовой гибели или икры на ранних стадиях развития, или личинок при переходе на активное питание. Аналогичная существенная диспропорция осенней и весенней температур наблюдалась в период развития генерации 2023 г. У нас нет данных по количественной характеристике катадромной миграции смолтов этого поколения в р. Варзуга, но температурные условия на начальной стадии эмбриогенеза в сентябре 2023 г. и в период ската смолтов в мае 2024 г. очень схожи с таковыми для предыдущего чётного малочисленного поколения 2022 г. Может ли это служить признаком того, что в 2025 г. не следует ожидать значительных подходов горбуши и её преднерестовая численность в беломорском бассейне будет хотя бы на уровне 2023 г. или сыграет свою роль закономерность, когда максимальный возврат отмечался при нересте относительно небольшого количества производителей, а при высоких численностях подхода эффективность воспроизводства резко

снижалась и возврат был минимальный [Коновалов, 1990; Ардашев, Подлесных, 2005], что наблюдалось в 2023 г.? Могут ли эти данные служить определённым ориентиром для оценки ожидаемой численности нерестовых мигрантов?

Значительную роль в формировании численности горбуши играют условия среды в период катадромной миграции и перехода смолтов в морскую воду, так называемые физиологическое и экологическое «окна смолта» [McCormick et al., 1998; McCormick, 2012] – ограниченный период времени, в течение которого рыба находится на пике готовности к катадромной миграции (физиологическое «окно смолта») и адаптации к пребыванию в морской среде (экологическое «окно смолта»), а также температурный режим и состояние кормовой базы на путях миграции и в районах нагула.

Данные, характеризующие условия катадромной миграции смолтов горбуши в реках беломорского бассейна, довольно скудны и мало информативны. Тем не менее в общем они дают представление о сроках миграции и изменениях температуры воды, которая, по мнению Уэйлена с соавторами [Whalen et al. 1999], вероятно, является триггером миграции смолтов.

Так, в одном из притоков I порядка (р. Лебязья) р. Поной (рис. 6) в 1962 г. скат молоди горбуши наблюдался во второй и третьей декадах июня и в первой декаде июля. Температура воды в период ската изменялась от 7 до 17,5 °C [Азбелев и др., 1962]. Авторы отмечают, что сроки ската зависят от времени освобождения реки ото льда, которое происходит обычно ближе к концу мая.

Таблица 1. Суммарные показатели температуры и динамика уловов горбуши в р. Варзуга в 2014–2024 гг.

Год нереста/год ската смолтов	2014/ 2015	2015/ 2016	2016/ 2017	2017/ 2018	2018/ 2019	2019/ 2020	2020/ 2021	2021/ 2022	2022/ 2023	2023/ 2024
Сумма градусо-дней в сентябре/мае	52/ 146	322/ 288	108/ 20	228/ 181	329/ 57	309/ 186	92/ 119	234/ 107	289/ 53	358/ 67
Общая сумма градусо-дней	198	610	128	409	386	495	211	341	342	425
Год возврата производителей	2016	2017	2018	2019	2020	2021	2022	2023	2024	2025
Улов, т	1,5	107,9	0,232	194,2	0,11	353,3	0,91	58,01	0,17	?



Рис. 6. Карта-схема беломорского бассейна: 1 – р. Поной; 2 – р. Сояна; 3 – малые реки; 4 – р. Индера; 5 – р. Варзуга.

В ряде малых беломорских рек Кольского п-ова в 1974–1975 гг. скат молоди горбуши начался в первых числах июня и закончился в последней декаде июня [Агапов, 1979]. Других данных, характеризующих скат в этих реках, нет.

В притоке I порядка р. Сояна (впадает в р. Кулой в 54 км от её устья) в 1974 г. скат молоди горбуши наблюдался в третьей декаде июня и в первой и второй декадах июля [Бакштанский, Чуксина, 1990]. К сожалению, авторы не приводят данных по температуре воды в период ската. Однако известно, что в р. Кулой максимум температуры наблюдается, как правило, в июле и не превышает 12°C, а непосредственно в р. Сояна средняя дата перехода температуры воды через 0°C – середина мая [Березкин, 2016]. По данным автора, максимум весеннего половодья проходит, как правило, во вторую декаду мая. Заканчивается половодье обычно в середине июня, т.е. до начала ската молоди горбуши. В летнюю межень постоянным источником питания являются грунтовые (карстовые) воды, что, возможно, объясняет низкую летнюю температуру воды в р. Сояна, хотя эта река протекает заметно южнее, чем, например, р. Поной.

В р. Индера миграция молоди горбуши в 2004 г. началась 24 мая при температуре воды 5,1 °C и закончилась 30 мая при температуре

8,5 °C. Пик миграции пришелся на 25–26 мая, когда дневная температура воды составляла 6,2–8,8 °C [Зубченко и др., 2004].

В этой же реке в 2004–2014 гг. миграция начиналась 14–23 мая и завершалась 21–28 мая. Температура воды в период ската в эти годы повышалась от 3,5 до 10,5 °C. Продолжительность миграции варьировала от 4 до 14 суток, причём в последние годы наблюдалось увеличение длительности периода миграции в два раза [Веселов и др., 2016]. В 2015 г., по данным этих же авторов, основная миграция смолтов горбуши проходила с 16 по 30 мая в температурном диапазоне 1,1–10,5 °C. Спустя две недели она возобновилась (12–16 июня, 12,5–15,7 °C), чего в предыдущие годы не отмечалось,

В 2018 г. миграция смолтов горбуши в нижнем течении р. Поной и в притоке I порядка – р. Рябога охватила период с 23 мая по 10 июня [Ткаченко, Шкателов, 2019]. Температура воды в начале периода наблюдений составляла около 6 °C. Скат уже шёл. При этом пик ската в р. Рябога наблюдался при температуре 7,5 °C, а непосредственно в русле р. Поной – при температуре 10,5 °C. К концу ската температура в р. Рябога опустилась до 6,5 °C, а в основном русле р. Поной – до 8 °C.

Таким образом, сроки катадромной миграции смолтов горбуши в беломорских реках исключительно специфичны, продолжительность их варьирует от 4 до 30 суток и охватывает период с середины мая до второй декады июля. Миграция проходит в довольно широком диапазоне температур – от 1,1 до 17,5 °C на фоне увеличения температуры и снижения уровня воды, однако взаимосвязь между этими факторами и численностью мигрирующих смолтов не просматривается.

По-видимому, значительна роль температурного фактора и на начальном этапе нагульной миграции. По данным Иванкова [Иванков, 1984], температурный фактор в ранний период жизни горбуши в море является одним из наиболее критичных, определяющим динамику её численности. В годы, когда средняя температура воды в прибрежье о. Итуруп в период обитания здесь послепокатной молоди была меньше 3,5–3,7°C, отмечалось снижение численности дочернего поколения

в сравнении с родительским. При температуре ниже 3,5–3,7 °C горбуша перестает питаться. Экспериментально установлено, что после голодания молоди лососей в течение нескольких дней отмечается гибель 25–56% особей даже при условии, если молодь после начинает получать корм. Также после голодания молодь хуже растёт и становится менее жизнеспособной. Низкая температура может влиять на выживаемость и опосредовано – через задержку развития кормовых организмов, в основном зоопланктона. Ванюшин с соавторами (Ванюшин и др., 2015) также отмечают, что неблагоприятные температурные условия, сложившиеся в прибрежных водах южных Курильских островов в мае в период раннего морского нагула скатившейся из рек молоди горбуши генераций 2010, 2013 и 2014 гг., стали через год причиной крайне малочисленных подходов горбуши в реки о. Итуруп. Поверхностная температура океана была существенно ниже «порога» в 3,5 °C, который является минимальной границей температуры, обеспечивающей полноценное воспроизводство горбуши. От температуры в морском побережье зависят время начала вегетации и кормовые условия для скатившейся молоди.

Сеголетки горбуши встречаются и при более низких температурах. Об обнаружении их массовых скоплений в районах, где поверхностная температура воды составляла 0,5–2,5 °C, а в подповерхностных (20–100 м) слоях – от 0,9 до 3,5 °C, сообщает Шунтов [Шунтов, 1994]. Сеголетки горбуши были отмечены даже при температуре до минус 0,5 °C [Шунтов, Темных, 2008], что говорит об эвритермности вида на этой стадии развития. Однако как в первом, так и во втором случае сведения о влиянии таких предельно низких температур на жизнеспособность молоди не приводятся.

Анализ данных по поверхностной температуре воды в Белом море за несколько чётных лет показал её значительную вариабельность в различных частях моря (рис. 7, *a–f*). При этом в районах с наиболее благоприятной температурой расположены такие крупные судоходные реки, как Северная Двина (744 км) и Онега (416 км), в силу своей гидро-

логии не играющие существенной роли в воспроизводстве горбуши. Самые жёсткие температурные условия во второй половине мая – первой декаде июня складываются вблизи устьев рек, впадающих в горло и воронку Белого моря (см. рис. 7, *a, c, e*). Очевидно, с этим связаны более позднее по сравнению с другими реками начало ската смолтов из р. Сояна, поскольку поверхностная температура воды в этот период в восточной части воронки близка к 0 °C, и низкая численность горбуши в р. Поной (в 2023 г. декларированный улов рыбаков-любителей в этой реке составил 8 экз., в то время как в р. Варзуга – около 1,7 тыс. экз.). В районе впадения р. Варзуга в 2018, 2020 и 2022 гг. в период ската смолтов горбуши генераций 2017, 2019 и 2021 гг. поверхностная температура воды держалась на уровне 4–6 °C (см. рис. 7, *a, c, e*), т.е. незначительно выше температурного порога, при этом учтённая численность вернувшихся на нерест производителей заметно различалась – 201,9; 361,5 и 55,6 тыс. экз. соответственно.

Рассматривая тему влияния условий среды на формирование численности интродуцента в период катадромной миграции и на начальной стадии морского этапа жизни, нельзя не учитывать вопрос о воздействии хищных и нехищных рыб. По мнению Бакштанского [Бакштанский, 1963, 1964], их роль весьма значительна. Уже в реке за мальками усиленно охотится молодь сёмги, форель и крачки [Бакштанский, 1963]. По данным этого же автора, с переходом молоди в солоноватую воду на неё активно охотится молодь трески, пикши и особенно сайды. Её истребление молодью тресковых рыб ведётся весьма интенсивно как на открытой воде, так и у берега. При этом молодь, прижатая к урезу воды, очень часто обсыхает. В Белом море молодь горбуши и кеты (последняя также служила объектом акклиматизации) может поедать даже сельдь [Бакштанский, 1964], которая в весенний период часто держится у берегов, где образует плотные скопления. По данным этого автора, в период максимального ската в желудках 102 экз. четырехгодовалой сельди средней длины 15,6 см нашли 304 экз. мальков горбуши и кеты при максимуме в 23 экз. и среднем количестве – 3 экз.

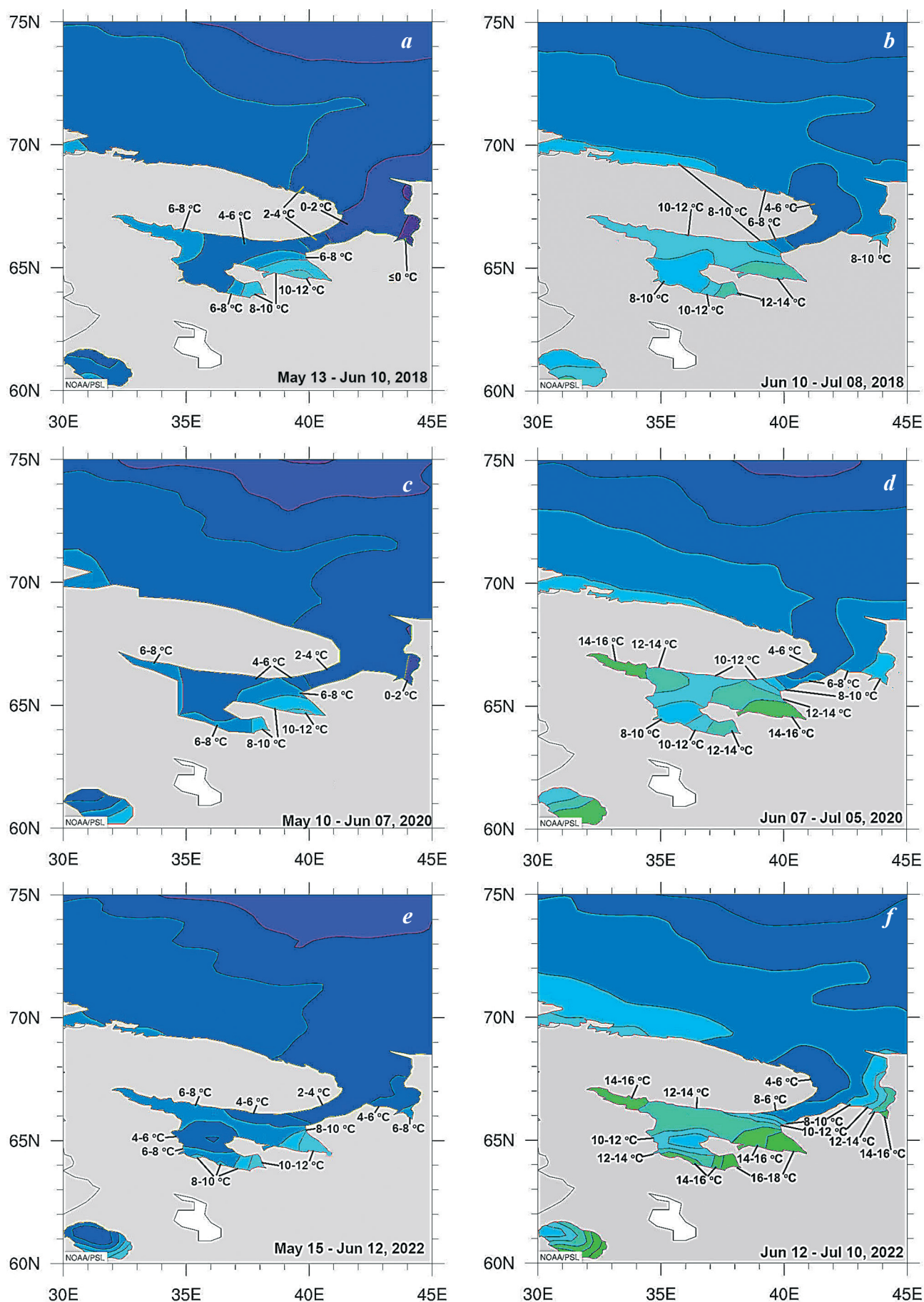


Рис. 7. Поверхностная температура воды в Белом море в мае-июне (a); июне-июле (b) 2018 г.; в мае-июне (c); июне-июле (d) 2020 г.; мае-июне (e); июне-июле (f) 2022 г. [NOAA OI SST V2 ..., 2024].

Температурный режим и хищники, несомненно, оказывают заметное влияние на формирование численности горбуши, однако Шунтов [Шунтов, 1994], ссылаясь на литературные данные, отмечает, что численность тихоокеанских лососей лимитируется большим количеством абиотических и биотических факторов, при этом решающую роль играют условия нереста, развития икры, обитания молоди в пресной воде и в первые месяцы жизни в море, а точнее – в прибрежной зоне. Отдельные факторы, накладываясь друг на друга, увеличивают или, напротив, уменьшают выживаемость лососей на разных этапах жизненного цикла. Такая многофакторность создаёт массу вариантов воздействия условий обитания на формирование численности лососей. Такого же мнения придерживаются Шунтов и Темных [Шунтов, Темных, 2008, с. 234], которые, не отрицая негативного влияния на определённых этапах крайних значений температур «лососёвого диапазона», полагают, что «зачастую, по-видимому, более существенным являются не конкретные значения температуры, а комплекс условий, складывающийся в тёплые или холодные весенне-летние сезоны». В целом, по данным Шунтова [Шунтов, 1994], от скатившихся в морское побережье мальков горбуши на следующий год возвращается в среднем от 2 до

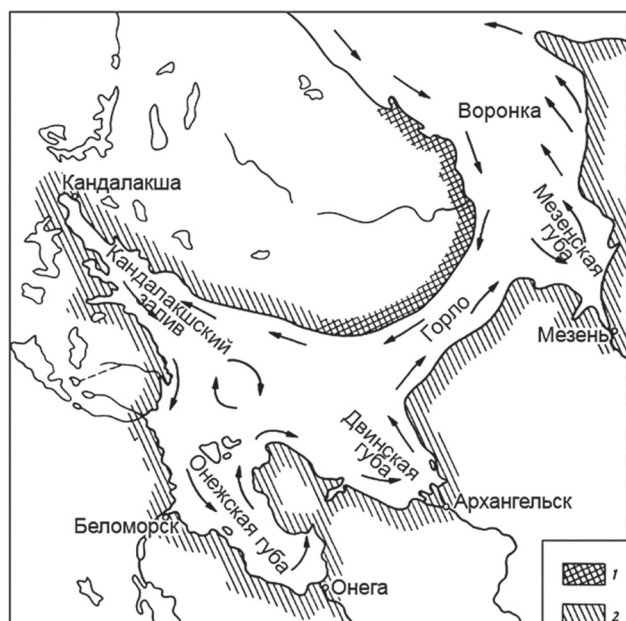


Рис. 8. Характеристики поверхностных течений и приливов в Белом море: 1 – полусуточные; 2 – полусуточные мелководные (из: Добровольский, Залогин, 1982).

5%, и основная гибель, по их мнению, происходит именно на раннем морском этапе жизни.

После ската из беломорских рек Кольского п-ова в силу направленности течений (рис. 8) постсмолты горбуши мигрируют в сторону Кандалакшского залива, где во второй половине июня – начале июля наиболее благоприятный температурный режим (см. рис. 7, *b, d, f*), затем нагуливаются в Онежской и Двинской губах и, по-видимому, в августе-сентябре смещаются в Мезенскую губу и покидают Белое море.

В Баренцевом море с учётом расположения системы течений (рис. 9) и температуры воды в сентябре – ноябре (рис. 10, *a–f*) постсмолты вместе с западной ветвью Новоземельского течения, по-видимому, проникают до 74–75° с.ш., и можно предположить, что общее направление миграции связано с границей температурной фронтальной зоны, т.е. границей между атлантическими и арктическими водами (рис. 11), продвигаясь вдоль которой в северо-западном направлении они попадают в струю тёплого Шпицбергенского течения и мигрируют в Норвежское море, возможно, достигая южной оконечности о. Западный Шпицберген.

Дальнейший путь постсмолтов протекает вдоль Полярного фронта, формирующегося на стыке холодного Восточно-Гренландского и тёплого Фарерского течений. Затем

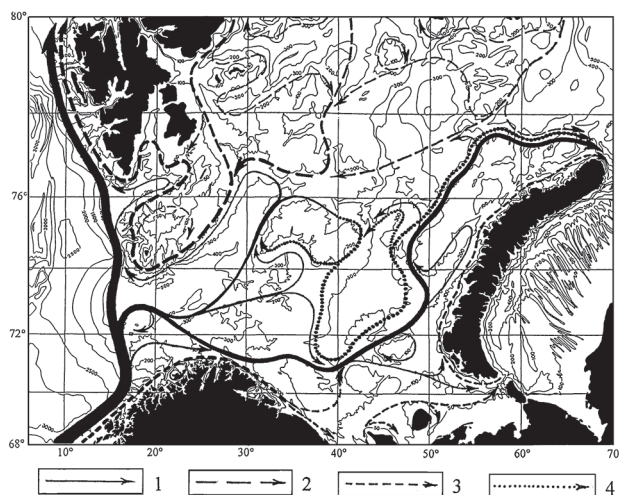


Рис. 9. Схема циркуляции вод в Баренцевом море: 1 – Атлантическое течение; 2 – Арктическое течение; 3 – Прибрежное течение; 4 – приток плотных донных вод (из: Ozhigin et al., 2000).

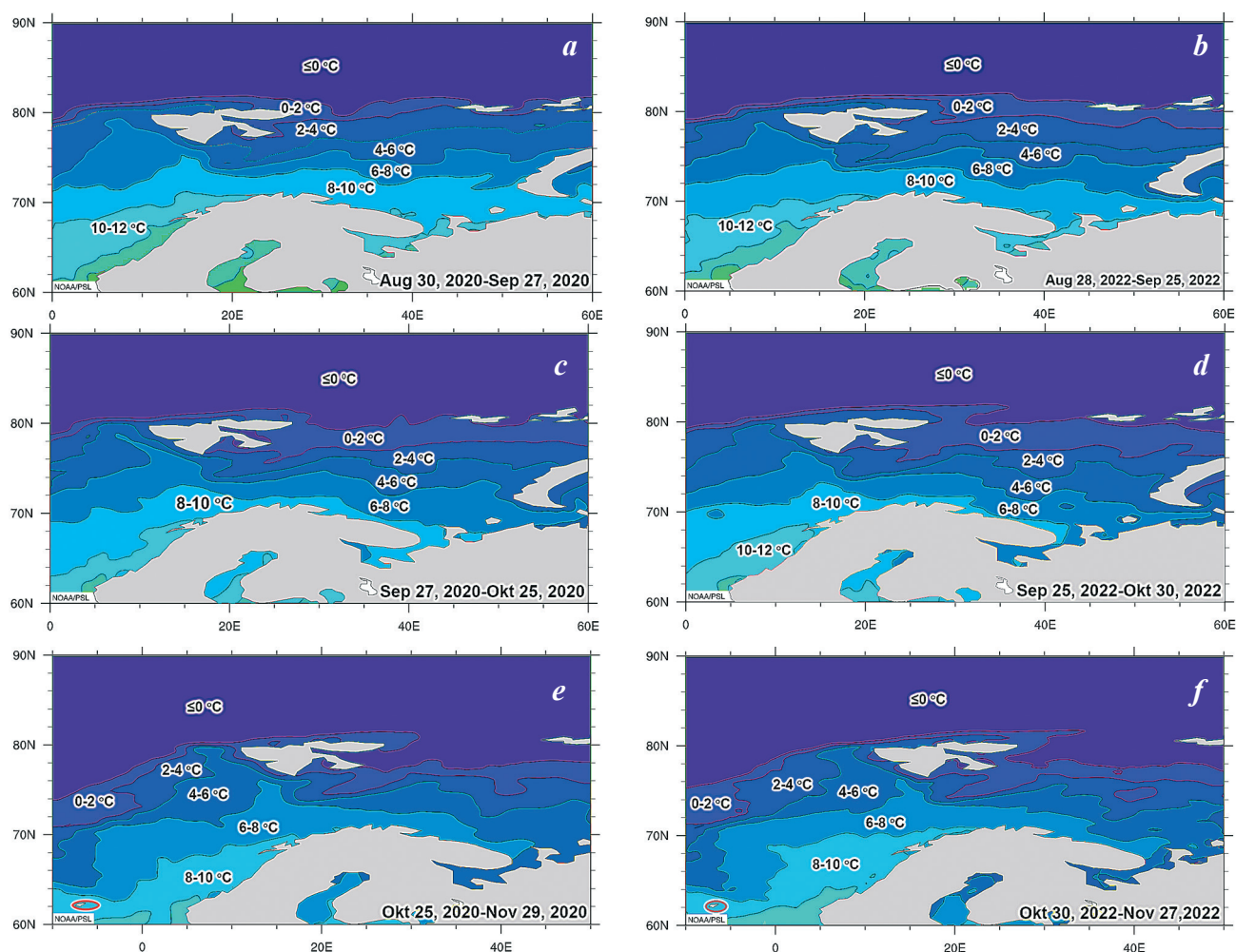


Рис. 10. Поверхностная температура воды в Баренцевом и Норвежском морях в сентябре (a); октябре (c); ноябре (e) 2020 г.; сентябре (b); октябре (d); ноябре (f) 2022 г. [NOAA OI SST V2 ..., 2024]; в левом нижнем углу двух нижних рисунков (e, f) обозначены Фарерские острова.

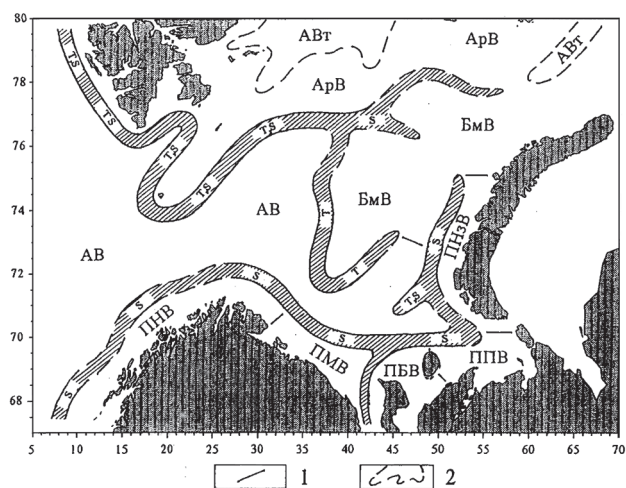


Рис. 11. Фронтальные зоны и основные типы/подтипы вод на акватории Баренцева моря: Т – температурная; S – халинная; T,S – термохалинная; АВ – атлантические воды; АВТ – атлантические трансформированные; АрВ – арктические; БмВ – баренцевоморские; ПНВ – прибрежные норвежские; ПМВ – прибрежные мурманские; ПБВ – прибрежные беломорские; ППВ – прибрежные печорские; ПНЗВ – прибрежные новоземельские (из: Ожигин, Ившин, 1999).

горбуша проникает в воды, расположенные к юго-востоку от острова Ян-Майен и вдоль фронта, формируемого арктическими водами Восточно-Исландского течения и тёплыми водами Фарерского течения, и достигает расположенного северо-восточнее Фарерских островов района циклонического круговорота.

По данным Бирмана [Бирман, 2004], поверхностная температура воды в районах нагула горбуши в нативном ареале находится в пределах 3,5–10 °C. По другим данным, диапазон ещё шире – 0,9–11,0 °C [Шунтов, Темных, 2008]. Отмечается также, что основная масса горбуши предпочитает держаться в диапазоне поверхностных температур от 5 до 8 °C [Бирман, 2004]. В новом ареале по своему термическому режиму, связанному с поступлением тёплых атлантических вод, наиболее пригоден для нагула горбуши рай-

он северо-восточнее Фарерских островов. Например, в 2015–2024 гг. средняя поверхностная температура воды в феврале – апреле в этом районе колебалась в диапазоне от 6,0 до 8,0 °C [NOAA OI SST V2 ..., 2024], а наличие зоны конвергенции тёплых и холодных вод создаёт условия для развития кормовой базы. Здесь также нагуливается атлантический лосось, пищевой спектр которого, исходя из опубликованных данных, близок к таковому горбуши [Pauli et al., 2023]. Эти же продуктивные районы используются в качестве кормовых угодий для таких крупных запасов пелагических рыб, как сельдь, скумбрия, путассу, мойва, сайка [Utne et al., 2012; Нор, Gjøsaeter, 2013], и горбуша конкурирует за пищу не только с атлантическим лососем, но и с этими видами рыб. В этой связи Паули с соавторами [Pauli et al., 2023], ссылаясь на данные ИКЕС [ICES, 2021a, b], отмечают, что нет оснований полагать, что горбуша окажет крупномасштабное воздействие на экосистему, поскольку в настоящее время численность пелагических рыб на несколько порядков больше, чем численность горбуши, мигрирующей в реки Норвежского и Баренцева морей. То есть на фоне установившегося равновесия в экосистеме не следует ожидать значительного прироста численности горбуши.

В пользу этого вывода говорит также ограниченность участков, пригодных для нереста горбуши [Алексеев и др., 2019].

По многолетним данным, основная доля уловов на Севере России (около 70% от общего вылова) приходится на прибрежные воды и беломорские реки Кольского п-ова. В этом регионе расположены 94 (в границах Мурманской области – 96) реки протяженностью более 5 км, имеющие непосредственный выход в море, и эти реки играют ключевую роль в воспроизводстве интродукта в новом ареале. В основном это малые водотоки протяженностью менее 100 км. Большинство из них имеет сбросовый характер, у некоторых в нижнем течении расположены непроходимые водопады, поэтому участки, пригодные для нереста горбуши, сконцентрированы преимущественно вблизи устьев этих рек. Обширные галечники, расположенные практи-

чески на всём протяжении основного русла и в многочисленных притоках, имеются только в р. Варзуга. На эту же реку приходится основная доля вылова. Например, в 2021 г. из 714,4 т улова горбуши 403,3 т (около 56%) добыли в этой реке.

К настоящему времени выявленная площадь нерестово-выростных угодий (НВУ) атлантического лосося в беломорских реках Кольского п-ова составляет около 41,9 млн м² [Зубченко и др., 2018б]. По расчётам, основанным на материалах Агапова [Агапов, 1979], проводившего исследования на ряде рек беломорского побережья Кольского п-ова, для нереста горбуши доступны примерно 3,8% от выявленного к настоящему времени фонда нерестово-выростных угодий. С учётом этого площадь угодий, пригодных для нереста горбуши, в этих реках насчитывает примерно 1,6 млн м², что несколько выше более ранней оценки – 1,2 млн м² [Зубченко и др., 2004]. Для сравнения: в реках северо-восточного побережья Сахалина площадь нерестилищ оценивается на уровне 6,02 млн м². Преднерестовая численность горбуши в 1985–2016 гг. колебалась от 0,115 до 62,9 (в среднем 11,7) млн экз. [Каев, 2019]. Из этого следует, что площадь нерестилищ, потенциально осваиваемых горбушей в беломорских реках Кольского полуострова, примерно в 4 раза меньше, чем в реках северо-восточного побережья Сахалина. К этому следует добавить, что, в отличие от рек Дальнего Востока, в ряде исследованных беломорских рек на нерестилищах горбуши не наблюдаются выходы грунтовых и ключевых вод [Агапов, 1979]. Этот автор также отмечает, что, несмотря на сходные условия нереста (температура, уровень и скорость течения), плотность заполнения нерестилищ производителями в сотни раз меньше, чем на Дальнем Востоке. Правда, не приводит при этом конкретных данных, а использует в расчётах лишь возможные уровни заполнения (1,2 и 2,5 самок на м²), что явно не соответствует вышеупомянутому утверждению. Например, в р. Илюшина (о. Кунашир) протяженностью 9,3 км плотность заполнения нерестилищ, по средним многолетним данным (1994–2011 гг.), достигает 4–5 экз/м², а численность нересто-

вых мигрантов колебалась от 13,5 до 228,0 (в среднем 95,9) тыс. экз. [Каев, Ромасенко, 2017]. Для справки: в р. Варзуга протяженностью 254 км, в которой площадь нерестилищ, пригодных для нереста горбуши, составляет около 370 тыс. м², максимальная учтённая численность отмечена в 2021 г. – 361,5 тыс. экз. Учитывая вышесказанное, подтверждается высказанное ранее мнение [Семенченко, 1988; Чебанов, 1991; Паренский, 2003; Ардашев, Подлесных, 2005] о том, что площадь угодий, пригодных для нереста, и плотность их заполнения являются одним из значимых факторов, лимитирующих численность лососей. Поэтому нет оснований ожидать, что в дальнейшем численность горбуши нечётной линии даст значительный прирост по сравнению с 2021 г., когда величина преднерестового запаса, исходя из промысловой статистики, составила около 2 млн экз. Это согласуется с мнением Агапова [Агапов, 1986], отмечавшего, что максимальная численность горбуши в бассейне Белого моря может достигать 2 млн экз., хотя, например, Карпевич [Карпевич, 1998] считает, что нерестилища рек Кольского полуострова могут обеспечить воспроизводство промыслового стада горбуши численностью 4–8 млн экз. массой около 6–12 тыс. т.

В водах Европейского Севера России горбуша является объектом промышленного, прибрежного и любительского рыболовства, рыболовства в научно-исследовательских и контрольных целях, в целях аквакультуры (рыбоводства) и традиционного рыболовства коренных малочисленных народов Севера [О рыболовстве и..., 2022]. Среди них наиболее значимы промышленное, прибрежное и любительское рыболовство.

По учтённым данным, на промышленное и прибрежное рыболовство в этих водах приходится более 90% уловов горбуши. Их отличие заключается в том, что в первом случае оно осуществляется во внутренних водах, в том числе во внутренних морских водах в исключительной экономической зоне РФ, а также в морских водах за её пределами, а во втором – во внутренних морских водах в исключительной экономической зоне РФ с обязательной доставкой уловов в прибрежные регионы

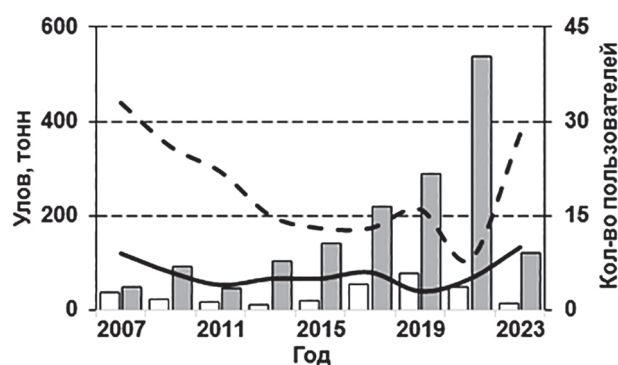


Рис. 12. Динамика уловов нечётной линии горбуши и количество пользователей юридических лиц (—) и индивидуальных предпринимателей (---) при промышленном и прибрежном рыболовстве в МО в 2007–2023 гг.

РФ. До начала 1990-х годов лов (добычу) горбуши осуществляли государственные структуры. В настоящее время – это пользователи рыболовных участков (юридические лица и индивидуальные предприниматели). На юридических лиц приходится основная доля уловов (около 85%), что наиболее наглядно видно на примере Мурманской области (рис. 12), при этом число юридических лиц, задействованных в промысле в течение рассматриваемого периода, было довольно-таки постоянным (4–5 пользователей) и возросло до 10 только в 2023 г. В то же время количество индивидуальных предпринимателей снизилось с 33 в 2007 г. до 8 в 2021 г. и снова возросло до 28 в 2023 г.

Результаты любительского рыболовства, исходя из официальной статистики, значительно уступают таковым при промышленном и прибрежном лове. В то же время любительское рыболовство как одна из форм эксплуатации запасов горбуши очень популярно в североевропейских регионах России. В период массового хода горбуши её ловом занимаются тысячи неорганизованных рыболовов-любителей. По декларированным данным, в АО и НАО в 2009 г. суммарный вылов рыбаков-любителей составил 3,3 т, в 2013 г. в АО – 0,59 т, в НАО – 0,16 т, в 2021 г. – 2,36 и 0,2 т, в 2023-м – 11,1 и 0,42 т соответственно. В МО декларированные уловы рыболовов-любителей в 2007–2023 гг. колебались от 0,1 до 16,64 т (табл. 2). Однако эта информация ни в коей мере не отражает реального состояния дел, так как включает только уловы на рыбо-

Табл. 2. Динамика уловов горбуши при любительском рыболовстве в МО в 2007–2024 гг.

Год	2007	2008	2009	2010–2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021	2022	2023	2024
Улов, т	3,56	–	0,13	–	1,06	–	0,10	0,08	3,21	–	14,61	–	16,64	–	16,56	0,05
Улов, экз.	–	–	–	–	710	–	47	45	1754	–	11685	–	14206	–	12054	26

ловных участках. Уловы неорганизованных рыбаков-любителей не регистрируются, результаты не отражаются в официальной статистике, что влияет на достоверность оценки преднерестовой численности горбуши и создаёт проблемы в регулировании промысла. По опросным данным и информации, выкладываемой в интернете, не декларируемые уловы горбуши значительны и, по экспертной оценке, во много раз превосходят данные, приводимые в официальной статистике.

Вопрос рационального использования запасов горбуши весьма актуален. Долгое время её лов не регулировался. Он впервые был ограничен в 2003 г., и на данный момент вылов горбуши лимитируется. Ввиду недостаточной изученности научно обоснованных методов прогнозирования её преднерестовой численности нет, и квота устанавливается на уровне экспертной оценки. В то же время, учитывая опыт дальневосточных регионов, очевидно, что численность горбуши будет значительно варьировать. Это обуславливает необходимость максимального завышения объёма квоты, и в случае ошибки рыбодобывающие организации потерпят убытки. Уже предлагалось не ограничивать изъятие этого вида всеми видами промысла [Алексеев и др., 2019]. Это позволит с максимальной выгодой эксплуатировать её запас, а также снизит возможное негативное влияние чужеродного вида на крайне хрупкую экосистему северных регионов.

Возможно, в данном случае есть смысл обратиться к опыту соседней Норвегии, где при прибрежном любительском лове в качестве орудий лова используют удочки, жаберные сети и такой метод рыбной ловли, как троллинг. Этот промысел строго не регулируется, за исключением ограничений на использование жаберных сетей (глубина, размер и т.д.) [Pauli et al., 2023]. Одним из достижимых вариантов регулирования любительского лова

горбуши является введение ограничений по времени, периодам и участкам лова. В экосистеме не бывает пустот, а значит, горбуша занимает чью-то нишу, возможно, атлантического лосося. Есть ли смысл в этом случае ограничивать её вылов? В той же Норвегии власти приняли решение усилить отлов инвазивного вида, поскольку допускают вероятность экологической катастрофы [Иванова, 2021].

Основная задача акклиматизации горбуши в северо-европейских водах России состояла в создании дополнительной сырьевой базы промысла для рыбной промышленности Северного бассейна. В какой-то мере эта задача реализована, так как натурализацию нечётной линии горбуши можно считать свершившимся фактом. Несмотря на незначительную по сравнению с нативным ареалом величину запаса, вселенец занял определённую нишу и востребован как объект регионального рыболовства. Однако существенные колебания численности нечётной линии и малочисленность чётной линии говорят о том, что устойчивой сырьевой базы получить не удалось, что ставит под сомнение успешность всех акклиматизационных работ.

Натурализация нечётной линии горбуши и её востребованность в качестве объекта промысла в прибрежных регионах Европейского Севера России обуславливают необходимость решения проблемы адаптации чётной линии и доведения её численности до промысловых размеров. Пути решения, несомненно, есть. Например, Гордеева [Гордеева, 2010], ссылаясь на результаты непреднамеренной акклиматизации горбуши в Великих озерах, предлагает естественным путем создать генерацию чётных лет из уже адаптировавшейся к новым условиям горбуши нечётной линии, выдерживая её в пресной воде, где она растёт медленнее и созревает не только на второй, но и на третий год. Перспективным представ-

ляется вариант оплодотворения икры от самок чётной линии спермой самцов нечётной линии. Есть методы генной инженерии.

В плане увеличения численности нерестовых мигрантов необходимо определиться в вопросе возобновления работ по пастбищной аквакультуре, используя икру местных производителей. Соответствующие опыт и возможности на рыбоводных заводах северных регионов есть. При этом дозированный выпуск с рыбоводных заводов стерильной триплоидной горбуши, срок жизни которой не ограничивается двумя годами, может стать компромиссом между решением проблемы сохранения природных экосистем и необходимостью поддержки жителей Беломорья [Павлов и др., 2022].

Это очень дорогостоящие работы и затратные по времени. Однако все они возможны только в случае, если будет доказано, что горбуша в плане экологической безопасности не представляет угрозы аборигенным видам, прежде всего сёмге. А такими данными мы не располагаем. Поэтому важным является реализация научных программ по изучению взаимоотношения горбуши и сёмги как молоди, так и взрослых рыб, воздействия различных факторов (биотических, абиотических) на формирование численности горбуши, роли горбуши в переносе заболеваний, степени влияния, разлагающейся после нереста горбуши, на экосистемы лососёвых рек и многих других вопросов.

Заключение

Анализ имеющихся материалов и литературных данных показывает, что за время, прошедшее с начала акклиматизации (1956 г.), горбуша освоила не только водоёмы Европейского Севера России, но и водоёмы Западной Сибири, а также Швеции, Финляндии, Дании, Великобритании, Ирландии, Исландии, Германии, Франции, Фарерских о-вов, Гренландии и Канады, а её нечётная линия адаптировалась к достаточно неблагоприятным условиям воспроизводства в новом ареале, и в ряде регионов Арктики (Белое море) и Северо-Восточной Атлантики (Норвежское море) создаёт относительно большие промысловые скопления.

На формирование численности горбуши влияет целый ряд факторов, среди которых следует отметить значимую роль температуры воды в период нереста, начальной стадии эмбриогенеза, выхода личинок из нерестовых бугров, а также в период катадромной миграции смолтов (физиологическое «окно смолта»), перехода их в море (экологическое «окно смолта»), миграции постсмолтов, условий среды и состояния кормовой базы в районах нагула, а также величины площади угодий, пригодных для нереста.

С учётом этих факторов, не следует ожидать значительного прироста численности горбуши, и преднерестовый запас нечётной линии интродуцента в российских водах в 2021 г. был близок к максимальному.

В новом ареале горбуша является объектом рыболовства в 4 регионах России: Мурманской, Архангельской областях, Республике Карелия и в Ненецком автономном округе.

По объёмам вылова горбуша относится к объектам регионального рыболовства, что предопределяет необходимость развития этого вида рыболовства, особенно в плане обеспечения собственных нужд жителей прибрежных поселений.

Информация по вылову при любительском рыболовстве не отражает реального состояния дел, так как включает только уловы на рыболовных участках. Большая часть уловов не регистрируется, т.е. не отражается в официальной статистике, что влияет на достоверность оценки преднерестовой численности горбуши и создаёт проблемы в регулировании промысла. Для снижения незаконной составляющей любительского лова горбуши необходимо ввести более гибкие меры регулирования, предусматривающие ограничения по времени, периодам и участкам лова.

Предлагается не ограничивать изъятие горбуши всеми видами промысла, что позволит с максимальной выгодой эксплуатировать её запас, а также снизит возможное негативное влияние чужеродного вида на крайне хрупкую экосистему северных регионов.

Натурализация нечётной линии горбуши и её востребованность в качестве объекта промысла в прибрежных регионах Европейского Севера России поднимает вопрос о

целесообразности решения проблемы адаптации чётной линии и возобновления работ по пастбищной аквакультуре. Однако эти работы возможны только в случае, если будет доказано, что горбуша в плане экологической безопасности не представляет угрозы аборигенным видам, прежде всего сёмге.

Важным вопросом является реализация научных программ по изучению воздействия горбуши на экосистемы лососёвых рек в новом ареале.

Финансирование работы

Исследования проведены в рамках Государственной работы «Рыболовство в научно-исследовательских и контрольных целях». Уникальный номер реестровой записи 720000Ф.99.1.БП51АА01000 (часть II раздел 10 государственного задания ФГБНУ «ВНИРО» №076-00001-24-00).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Авторы гарантируют соблюдение всех этических стандартов, предъявляемых к научным публикациям.

Список литературы

- Агапов В.С. Естественное воспроизводство горбуши в некоторых реках Кольского полуострова // Труды ВНИРО. 1979. Т. 138. С. 73–81.
- Агапов В.С. Жизненный цикл горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum), акклиматизированной на Европейском Севере СССР // Вопросы ихтиологии. 1986. Т. 26, вып. 5. С. 779–794.
- Азбелев В.В., Сурков С.С., Яковенко А.А. Материалы по биологии горбуши, акклиматизируемой в бассейне Белого и Баренцева морей // Научно-технический бюллетень ПИНРО. 1962. № 2–3 (20–21). С. 37–38.
- Алексеев М.Ю., Ткаченко А.В., Зубченко А.В. [и др.] Распространение, эффективность нереста и возможность промысла интродуцированной горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum) в реках Мурманской области // Российский журнал биологических инвазий. 2019. Т. 12, № 1. С. 2–13.
- Анчутин В.М., Андриенко Е.К., Мягков Н.А. О поимке горбуши в Обском бассейне // Рыбное хозяйство. 1976. № 3. С. 15–16.
- Ардашев А.А., Подлесных А.В. Факторы нерестового периода в формировании численности тихоокеанских лососей // Вестник ДВО РАН. 2005. № 3. С. 92–98.
- Бакштанский Э.Л. Воздействие хищников на молодь горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) и кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) в Белом и Баренцевом морях // Вопросы ихтиологии. 1964. Т. 4, вып. 1. С. 136–141.
- Бакштанский Э.Л. Наблюдения за скатом молоди горбуши и кеты на Европейском Севере // Труды ПИНРО. 1963. Вып. 15. С. 35–43.
- Бакштанский Э.Л. Основные трудности акклиматизации горбуши в Северной Атлантике // 9-я сессия Ученого совета по проблемам «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоёмов Европейского Севера». Петрозаводск, 1974. С. 277–279.
- Бакштанский Э.Л., Чуксина Н.А. Некоторые данные по питанию и скату молоди атлантического лосося и горбуши в р. Сояна // Труды Коми научного центра УрО АН СССР. Сыктывкар, 1990. № 114. С. 262–268.
- Березкин А.А. Анализ и обобщение гидрологических сведений о реках бассейна р. Кулой [Электронный ресурс] // Выпускная квалификационная работа (дипломный проект). М.: РГГУ, 2016. 50 с. URL: [rid_b3cf598cde6243d5a3283112bb4eb420.pdf](https://www.rgu.ru/bitstream/123456789/123456789/1/rid_b3cf598cde6243d5a3283112bb4eb420.pdf) (дата обращения: 05.12.2024 г.).
- Бирман И.Б. Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей. М.: Нац. рыб. ресурсы, 2004. 172 с.
- Богданов В.Д., Кижеватов Я.А. Горбуша (*Oncorhynchus gorbuscha*, Walbaum, 1792) – новый вид водных биологических ресурсов в Ямало-Ненецком автономном округе // Вестник АГТУ. Сер. «Рыбное хозяйство». 2015. № 3. С. 7–14.
- Богданов В.Д., Кижеватов Я.А. Горбуша в водоёмах и водотоках Ямало-Ненецкого автономного округа // Науч. вестник Ямало-Ненецкого автономного округа. 2007. Вып. 6 (50). Ч. 2. С. 3–4.
- Ванюшин Г.П., Царева В.А., Углова Т.Ю., Кружалов М.Ю. Сравнительная оценка результатов промысла горбуши температурных условий морской среды, определяемых по спутниковым данным в районе южных Курильских островов // Труды ВНИРО. 2015. Т. 158. С. 112–120.
- Веселов А.Е., Павлов Д.С., Барышев И.А. [и др.] Полиморфизм покатной молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в реке Индера (Кольский полуостров) // Вопросы ихтиологии. 2016. Т. 56, № 5. С. 571–576.
- Галкина Л.А. Интродукция лососей рода *Oncorhynchus* в Баренцево и Белое моря // Вып. 12 (16). М.-Л.: ММБИ, 1966. С. 192–202.
- Гордеева Н.В. Беломорская горбуша: адаптация, генетика, демография // Изучение, рациональное использование и охрана природных ресурсов Белого моря: мат. конференции. СПб., 2017. С. 47–49.
- Гордеева Н.В. Беломорская горбуша: итоги и перспективы акклиматизации // Рыбное хозяйство. 2010. № 5. С. 65–67.
- Гордеева Н.В., Салменкова Е.А., Прусов С.В. Динамика биологических и популяционно-генетических показателей у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, вселённой в бассейн Белого моря // Вопросы их-

- тиологии. 2015. Т. 55, № 1. С. 45–54. <http://dx.doi.org/10.7868/S0042875215010063>
- Гриценко О.Ф. Проходные рыбы острова Сахалин. Систематика, экология, промысел. М.: Изд-во ВНИРО, 2002. 247 с.
- Гриценко О.Ф., Бакштанский Э.Л. Перспективы акклиматизации тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* // Труды ВНИРО. 1975. Т. 106. С. 114–122.
- Добровольский А.Д., Залогин Б.С. Моря СССР. М.: Изд-во МГУ, 1982. 192 с.
- Заделёнов В.А., Фориная Ю.Ю. Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* в бассейнах крупных рек Красноярского края: история интродукции, биологические характеристики // Вопросы рыболовства. 2024. Т. 25, № 1. С. 59–66. <https://doi.org/10.36038/0234-2774-2024-25-1-59-66>
- Зубченко А.В., Алексеев М.Ю., Долотов С.И. [и др.] Реестр лососёвых рек Мурманской области. Бассейн Белого моря. ПИНРО. Мурманск: ПИНРО им. Н.М. Книповича, 2018а. 308 с.
- Зубченко А.В., Веселов А.Е., Калюжин С.М. Горбуша (*Oncorhynchus gorbuscha*): проблемы акклиматизации на Европейском Севере России. Петрозаводск – Мурманск, 2004. 82 с.
- Зубченко А.В., Прусов С.В., Алексеев М.Ю. Основные результаты акклиматизации горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в водоёмах Севера России // Биологические проблемы Севера. Материалы Международной научной конференции, посвященной памяти В.Л. Контримавичуса (Магадан, 18–22 сентября 2018 г.). Магадан, 2018б. С. 428–430.
- Иванков В.Н. Причины периодических и ежегодных флуктуаций численности и изменений биологических признаков горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) (Salmonidae) южных курильских островов // Вопросы ихтиологии. 1984. Т. 24, вып. 6. С. 895–906.
- Иванова Ю. Норвежские рыбаки опасаются, что русская горбуша уничтожит экосистему рек [Электронный ресурс] // Новости +1. 21.06.2021. 2021. URL: <https://plus-one.ru/news/2021/06/21/norvezhskie-rybaki-opasayutsya-chto-russkaya-gorbusha-unichtozhit-ekosistemu-rek> (дата обращения: 05.12.2024).
- Исаев А.И. Акклиматизация тихоокеанских лососей в Баренцевом и Белом морях // Вопросы ихтиологии. 1961. Т. 1, вып. 1. С. 46–51.
- Каев А.М. Некоторые результаты изучения динамики численности горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на Северо-Восточном побережье острова Сахалин // Вопросы ихтиологии. 2019. Т. 59, № 6. С. 672–680. <https://doi.org/10.1134/S0042875219060043>
- Каев А.М. О влиянии экстремальных факторов среды на динамику численности горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Вопросы ихтиологии. 2018а. Т. 58, № 2. С. 179–191. <https://doi.org/10.7868/S0042875218020078>
- Каев А.М. Снижение численности горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) в Сахалино-Курильском регионе как следствие действия экстремальных факторов среды // Известия ТИНРО. 2018б. Т. 192, № 1. С. 3–14. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2018-192-3-14>
- Каев А.М., Колпаков В.Н. Состояние запасов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) Восточного Сахалина // Труды СахНИРО. 2022. Т. 18. С. 3–20.
- Каев А.М., Ромасенко Л.В. Горбуша и кета острова Кунашир (структура популяций, воспроизводство, промысел). Южно-Сахалинск: Изд-во СахГУ, 2017. 124 с.
- Камышная М.С., Смирнов А.Н. Воспроизводство горбуши, интродуцированной в бассейны Баренцева и Белого морей // Современные проблемы ихтиологии. М.: Наука, 1981. С. 196–225.
- Канидьев А.Н. Закономерности изменения численности сахалинской горбуши и промысловые прогнозы // Труды ВНИРО. 1973. Т. 78. С. 9–33.
- Карпевич А.Ф. Избранные труды: в 2 т. Т. 2: Акклиматизация гидробионтов и научные основы аквакультуры. М.: Памятники исторической мысли, 1998. 870 с.
- Карпевич А.Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов. М.: Пищевая промышленность, 1975. 432 с.
- Кожин Н.И. Акклиматизация тихоокеанских лососей // Рыбное хозяйство. 1940. № 3. С. 36.
- Коновалов С.М. Зависимость «родители – потомки» в субизолятах летней нерки озера Азбачьего (Камчатка) // Биология моря. 1990. Т. 16, № 4. С. 3–11.
- Котенев Б.Н., Кровнин А.С., Кловач Н.В. [и др.] Влияние климато-океанологических факторов на состояние основных запасов горбуши в 1950–2015 гг. // Труды ВНИРО. 2015. Т. 158. С. 143–161.
- Крупницкий Ю.Г., Устюгов А.Ф. Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) в реках севера Красноярского края // Вопросы ихтиологии. 1977. Т. 17, вып. 2 (103). С. 360–363.
- Кудерский Л.А. Работы по акклиматизации горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1972) в России // Материалы 9-й Международной конференции «Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря» (11–14 октября 2004 г., Петрозаводск, Карелия, Россия). Петрозаводск, 2005. С. 172–183.
- Маркевич Н.Б., Дягилев С.Е., Агапов В.С. Формирование местных популяций горбуши на европейском севере СССР (южное побережье Кольского полуострова) // Тез. докл. Четырехсторонней международной конференции (СССР, США, Канада, Япония). Южно-Сахалинск, октябрь 1978 г. Владивосток, 1978. С. 16–18.
- О рыболовстве и сохранении водных биологических ресурсов [Электронный ресурс]: Федеральный закон от 20.12.2004 № 166-ФЗ (ред. от 29.12.2022). Доступ из справ.-правовой системы «Консультант-Плюс».
- Ожигин В.К., Ившин В.А. Водные массы Баренцева моря. Мурманск: ПИНРО им. Н.М. Книповича, 1999. 47 с.

- Павлов Д.С., Махров А.А., Прусов С.В. [и др.] Проблема расселения горбуши (неэндемичного вида) в лососёвых реках [Электронный ресурс] // Русский лосось: сайт Ассоциации «Русский лосось». М., 2022. URL: <https://ru.russiansalmon.org/info/problema-rasseleniya-gorbushi-neendemichnogo-vida-v-lososevyh-rekah/> (дата обращения: 05.12.2024 г.).
- Паренский В.А. Описание динамики численности и промысла горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Вопросы ихтиологии. 2003. Т. 43, № 3. С. 352–360.
- Персов Г.М., Федоров К.Е., Сакун О.Ф., Чистова М.Н. Биологические основы, биотехника и надёжность процесса акклиматизации дальневосточной горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) (Salmonidae) на Европейском Севере СССР // Вопросы ихтиологии. 1983. Т. 23, вып. 4. С. 622–628.
- Прусов С.В., Зубченко А.В., Алексеев М.Ю. [и др.] Состояние запасов и рыболовства анадромных рыб Мурманской области. Мурманск: ПИНРО им. Н.М. Книповича, 2021. 72 с.
- Семенченко Н.Н. Механизмы саморегуляции численности популяции нерки *Oncorhynchus nerka* // Вопросы ихтиологии. 1988. Т. 28, вып. 1. С. 44–52.
- Сурков С.С., Суркова Е.И. О некоторых перспективных вопросах акклиматизации горбуши // Труды ПИНРО. 1977. Вып. 32. С. 196–206.
- Ткаченко А.В., Шкателов А.П. Динамика ската молоди горбуши р. Поной Мурманской области // Проблемы Арктического региона: тез. докл. 18-я Международной научной конференции студентов и аспирантов (г. Мурманск, 15 мая 2019 г.). Мурманск, 2019. С. 25.
- Устюгов А.Ф. Горбуша в Красноярском крае // Рыбное хозяйство. 1967. № 7. С. 17.
- Чебанов Н.А. О влиянии плотности нерестовых скоплений на эффективность нереста, выживаемость икры в буграх и размерную структуру потомства у нерки *Oncorhynchus nerka* // Вопросы ихтиологии. 1991. Т. 31, вып. 1. С. 101–106.
- Шишмарев В.М., Лугаськов А.В., Богданов В.Д. Распространение горбуши в Обском бассейне // Информационные материалы ИЭРИЖ УНП АН СССР. 1980. С. 83–84.
- Шунтов В.П. Новые данные о морском периоде жизни азиатской горбуши // Известия ТИНРО. 1994. Т. 116. С. 3–41.
- Шунтов В.П., Темных О.С. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр. Владивосток: ТИНРО-центр, 2008. Т. 1. 481 с.
- Armstrong J.D., Bean C.W., Wells D.A. The Scottish invasion of pink salmon in 2017 // J Fish Biol. 2018. Vol. 93, no. 1. P. 8–11. <https://doi.org/10.1111/jfb.13680>
- Bartlett G. Pink salmon caught in N.L. likely from Russian stocking program [Electronic resource] // CBC News. Posted: Sep 20, 2017. URL: <https://www.cbc.ca/news/canada/newfoundland-labrador/pink-salmon-newfoundland-labrador-russia-1.4297983> (Accessed on 05.12.2024).
- Berntsen H.H. Trends in pink salmon occurrence in Northern Norway, incl. border rivers // 3rd International Seminar on Pink salmon in the Barents region and in Northern Europe 2023. Abstract report October 25th and 26th | NIBIO Svanhovd. Norway. 2023. P. 9.
- Bigelow H.B., Schroeder W.C. Fishes of the Gulf of Maine // US Fish. Wildl. Serv. Fish. Bull. 1953. Vol. 53, no. 74. 577 p.
- Connors B., Malick M.J., Ruggerone G.T. [et al.] Climate and competition influence sockeye salmon population dynamics across the Northeast Pacific Ocean // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2020. Vol. 77, no. 6. P. 943–949. <https://cdnsiencepub.com/doi/full/10.1139/cjfas-2019-0422>
- Davidson F.A., Hutchinson S.J. The geographic distribution and environmental limitations of the pacific salmon (genus *Oncorhynchus*) // Bull. Bur. Fish. 1938. Vol. 48, no. 28. P. 667–692.
- Erkinaro J., Orell P., Falkegård M., Foldvik A. Status of the Tana/Teno River salmon populations in 2021 [Electronic resource] // Report from the Tana Monitoring and Research Group nr 1. 2021. 59 p. URL: <https://jukuri.luke.fi/handle/10024/551530> (Accessed on 05.12.2024).
- Forseth T., Barlaup B.T., Finstad B. [et al.] The major threats to Atlantic salmon in Norway // ICES J. Mar. Sci. 2017. Vol. 74, no. 6. P. 1496–1513. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsx020>
- Gjelland K.Ø., Sandlund O.T. Pukkellaks *Oncorhynchus gorbuscha* [Electronic resource] // Artsdatabankens faktaark ISSN1504-9140 nr. 283 utgitt 2012. 3 p. URL: <http://www2.artsdatabanken.no/faktaark/Faktaark283.pdf%C2%A0> (Accessed on 05.12.2024).
- Harache Y. Pacific salmon in Atlantic waters // ICES Marine Science Symposium. 1992. Vol. 194. P. 31–55. <https://doi.org/10.17895/ices.pub.19270577>
- Hesthagen T., Sandlund O.T. Spredning av ferskvannsfisk i Norge. En fylkesvis oversikt og nye registreringer i 2015 [Electronic resource] // NINA Rapport 1205. 2016. 54 p. URL: <https://brage.nina.no/nina-xmlui/handle/11250/2383974/> (Accessed on 05.12.2024).
- Hop H., Gjosæter H. Polar cod (*Boreogadus saida*) and capelin (*Mallotus villosus*) as key species in marine food webs of the Arctic and the Barents Sea // Marine Biology Research. 2013. Vol. 9, no. 9. P. 878–894. <https://doi.org/10.1080/17451000.2013.775458>
- Huntsman A.G., Dymond J.R. Pacific salmon not established in Atlantic waters // Science. 1940. Vol. 91, no. 2367. P. 447–449.
- ICES Scientific Reports. Working Group on North Atlantic Salmon (WGNAS). 2023. Vol. 5, no. 41. 477 p. <https://doi.org/10.17895/ices.pub.22743713>
- ICES. Arctic fisheries working group (AFWG). ICES Scientific Report. 2021a. Vol. 3. 817 p.
- ICES. Working group on widely distributed stocks (WG-WIDE). ICES Scientific Report. 2021b. Vol. 3. 874 p.
- Larsen H. Forventer en million pukkellaks: 2023 ser skremmende ut [Electronic resource] // NRK (Norsk Rikskringkasting). Publisert 7. feb. 2022. URL: <https://www.nrk.no/tromsogfinnmark/forventer-en-million-pukkellaks-til-finnmarkselvene-i-2023-1.15841469> (Accessed on 05.12.2024).

- Lear W.H. Evaluation of transplants of Pacific pink salmon (*O. gorbuscha*) from British Columbia to Newfoundland // J. Fish. Res. Bd Can. 1975. Vol. 32, no. 12. P. 2343–2356.
- McCormick S.D. Smolt Physiology and Endocrinology // Fish Physiology. 2012. Vol. 32. P. 199–251. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-396951-4.00005-0>
- McCormick S.D., Hansen L.P., Quinn T.P., Saunders R.L. Movement, migration, and smolt ing of Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1998. Vol. 55 (Suppl. 1). P. 77–92. <https://doi.org/10.1139/d98-011>
- Millane M., Walsh L., Roche W.K., Gargan P.G. Unprecedented widespread occurrence of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* in Ireland in 2017 // Journal of Fish Biology. 2019. Vol. 95, no. 2. P. 651–654. <https://doi.org/10.1111/jfb.13994>
- Mo T.A., Thorstad E.B., Sandlund O.T. [et al.] The pink salmon invasion: a Norwegian perspective // J Fish Biol. 2018. Vol. 93, no. 1. P. 5–7. <https://doi.org/10.1111/jfb.13682>
- Møller P.R., Nielsen J.G., Knudsen S.W. [et al.] A checklist of the fish fauna of Greenland waters. Zootaxa 2378. 2010. 84 p. <http://doi.org/10.11646/zootaxa.2378.1.1>
- Nielsen J., Rosing-Asvid A., Meire L., Nygaard R. Widespread occurrence of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) throughout Greenland coastal waters // Journal of Fish Biology. 2020. Vol. 96, no. 6. P. 1505–1507.
- NOAA OI SST V2 High Resolution Dataset data provided by the NOAA PSL, Boulder, Colorado, USA. 2024. <https://psl.noaa.gov/mddb2/makePlot.html?variableID=156649>
- Ozhigin V.K., Trofimov A.G., Ivshin V.A. The Eastern Basin Water and currents in the Barents Sea // ICES Annual Science Conference 2000. Theme Session L: North Atlantic Processes. ICES CM 2000/L: 14. 2000. P. 1–16.
- Pauli B.D., Berntsen H.H., Thorstad E.B. [et al.] Geographic distribution, abundance, diet, and body size of invasive pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in the Norwegian and Barents Seas, and in Norwegian rivers // ICES J. Mar. Sci. 2023. Vol. 80, no. 1. P. 76–90. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsac224>
- Ruggerone G., Nielsen J. Evidence for competitive dominance of Pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) over other Salmonids in the North Pacific Ocean // Rev. Fish Biol. Fisher. 2004. Vol. 14, no. 3. P. 371–390. <https://doi.org/10.1007/s11160-004-6927-0>
- Sandlund O.T., Berntsen H.H., Fiske P. [et al.] Pink salmon in Norway: the reluctant invader // Biological Invasions. 2019. Vol. 21, no. 4. P. 1033–1054. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1904-z>
- Springer A.M., van Vliet G.B. Climate change, pink salmon, and the nexus between bottom-up and top-down forcing in the subarctic Pacific Ocean and Bering Sea // Proc Natl Acad Sci USA. 2014. 111:E 1880–E1888. <https://doi.org/10.1073/pnas.1319089111>
- Utne K.R., Huse G., Ottersen G. [et al.] Horizontal distribution and overlap of planktivorous fish stocks in the Norwegian Sea during summers 1995–2006 // Marine Biology Research. 2012. Vol. 8, no. 5–6. P. 420–441. <https://doi.org/10.1080/17451000.2011.640937>
- Whalen K.G., Parrish D.L., McCormick S.D. Migration Timing of Atlantic Salmon Smolts Relative to Environmental and Physiological Factors // Transactions of the American Fisheries Society. 1999. Vol. 128, no. 2. P. 289–301. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1999\)128%3C0289:MTOASS%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1999)128%3C0289:MTOASS%3E2.0.CO;2)
- Zubchenko A.V., Popov N.G., Svenning M.A. Salmon rivers on the Kola Peninsula. Some results from acclimation of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // ICES CM 1998/N:13. 1998. P. 1–12.

PINK SALMON *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (WALBAUM, 1792) (*SALMONIFORMES*, *SALMONIDAE*) AS A TARGET SPECIES IN THE RUSSIAN NORTH: VALUE, DISTRIBUTION, CATCH DYNAMICS AND CONDITIONS FOR STOCK ORIGIN AND DEVELOPMENT

©2025 **Zubchenko A.V.**, Alekseev M.Yu., Tkachenko A.V.*

Polar Branch of the Russian SSC FSBSI 'VNIRO', 183038 Murmansk, Russia
e-mail: *tkach@pinro.vniro.ru

The results of the long-term research on pink salmon introduction into the new area were generalized. The catch statistics data from commercial, coastal and recreational fisheries in the White Sea basin are given. Based on one's own information and literature data, a conclusion was made that a limited number of areas appropriate for spawning, temperature at the primary stage of the ontogenesis and during smolts downstream migrations, as well as food supply in feeding grounds are the major factors that limit the abundance of the introduced species in a new area. It is considered that pink salmon is valuable as a target species and that it is necessary to restore ranching and adaptation of even year spawners.

Key words: pink salmon, introduction, new area, catch statistics, abundance limiting factors, ranching, adaptation of even year spawners.

ПОТЕНЦИАЛЬНО ИНВАЗИОННЫЙ ВИД *PHYTOLACCA ACINOSA* ROXB. (PHYTOLACCACEAE) В РОССИИ: ИСТОРИЯ РАССЕЛЕНИЯ, СОВРЕМЕННОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

©2025 Зуева М.А.¹, Стогова А.В.², Мамонтов А.К.³, Виноградова Ю.К.⁴

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук, ул. Ботаническая, 4, Москва, 127276, Россия

e-mail: ¹marianna-ko@yandex.ru; <https://orcid.org/0000-0002-3728-5842>,

²a.stogova85@gmail.com; <https://orcid.org/0000-0003-4405-1224>,

³veidelev@rambler.ru; <https://orcid.org/0000-0002-1266-1100>,

⁴gbsad@mail.ru; <https://orcid.org/0000-0003-4891-4904>

Поступила в редакцию 9.06.2025. После доработки 05.10.2025. Принята к публикации 08.11.2025

Phytolacca acinosa Roxb. – растение азиатского происхождения, активно натурализующееся на территории России. Первоначальный вектор инвазии вида – «бегство из культуры». Проанализированы данные гербариев, цифровых баз данных и полевых исследований, что позволило построить карту современного ареала вида. Лаг-фаза *P. acinosa* длилась с 1985 г. до середины 2010-х гг. В настоящее время вид успешно адаптировался к условиям европейской части России, инвазивность его возрастает, число новых спонтанных популяций стремительно увеличивается. Основной очаг инвазии – Москва, где первая спонтанная натурализующаяся популяция обнаружена в 2016 г., а к 2025 г. зафиксировано уже 115 локальных натурализующихся популяций, и вид занимает до 20% потенциально пригодных территорий. Дано описание фитоценозов с участием *P. acinosa*, в которых зарегистрировано 45 видов сосудистых растений с преобладанием сорных видов, а также с высокой долей участия чужеродных видов. Представлены данные по структуре популяций *P. acinosa*, которая характеризуется высокой долей ювенильных и имматурных растений – от 40% при отсутствии нарушений и высокой сомкнутости травостоя в фитоценозе до 92% в антропогенно-нарушенных местообитаниях. *P. acinosa* – синантропный вид, а площадь ландшафтов, испытывающих сильное антропогенное воздействие, продолжает расти, поэтому можно прогнозировать дальнейшее распространение вида и увеличение его численности во вторичном ареале.

Ключевые слова: *Phytolacca acinosa*, популяция, урбанофлора, фитоценоз.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-4-74-87

Введение

Проблема инвазии чужеродных видов в последние годы очень актуальна [Виноградова и др., 2010; Майоров, Виноградова, 2024]. Инвазионный потенциал широко культивируемых и хозяйственно ценных растений требует повышенного внимания, поскольку основной вектор инвазии в настоящее время – это «бегство» из культуры, и растения, распространяющиеся именно таким образом, наносят больший экономический и экологический ущерб, чем виды, расселяющиеся посредством иных векторов [Виноградова и др., 2010]. Одним из недавно натурализовавшихся видов является популярная в культуре *Phytolacca acinosa* Roxb.

Phytolacca acinosa (лаконос костянковый) – многолетнее травянистое растение высотой 0,5–1,5 м. Корни толстые, мясистые. Стебли прямые, зелёные или красновато-фиолетовые, листовая пластинка эллиптическая или ланцетно-эллиптическая, 10–30 × 4,5–15 см. Кисти прямые, обычно короче листьев, густо цветущие. Цветки обоеполые, около 8 мм в диаметре. Листочков околоцветника 5, белые или желтовато-зелёные, эллиптические, яйцевидные или продолговатые, равные, после цветения отогнутые. Тычинок 8–10, примерно такой же длины, как листочки околоцветника. Плодолистиков обычно 8, отчётливые. Соплодие прямостоячее. Ягода пурпурно-чёрная при созревании, сплюснутая, около 7 мм в диаме-



Рис. 1. Широко распространённые в России виды рода *Phytolacca*: а – *P. acinosa*; б – *P. americana*.

тре. Семена почковидные, около 3 мм, гладкие [Wu et al., 2003]. В настоящем исследовании мы использовали широкую трактовку вида и рассматривали *P. esculenta* Van Houtte как синоним *P. acinosa* [Ronse, 2011].

Как и для многих инвазионных видов, недавно распространившихся в новые регионы, существуют ошибки в их идентификации. Из рода *Phytolacca* в Европе распространены в основном два вида (рис. 1): *P. acinosa* и *P. americana* L. [Wyrzykiewicz-Raszewska, 2009]. Более агрессивен и шире распространён американский вид *P. americana*. Он лучше изучен, и зачастую именно так идентифицируют *P. acinosa* [Ronse, 2011; Zielinski et al., 2012; Strgulc Krajšek et al., 2023]. Например, в Китае при выращивании *P. acinosa* и *P. americana* в некоторых случаях их ошибочно трактуют как синонимы [Хуе, 2010]. Основные признаки, отличающие *P. acinosa* и *P. americana*, перечислены ниже.

У *P. acinosa* кисти прямостоячие, цветки густо расположены вдоль оси (рис. 1, а). Плодолистиков 8, изредка 10 отчётливых. В

отличие от предыдущего вида, плод на всех стадиях созревания ребристый, с «дольками» по числу плодолистиков. Листья широкояйцевидные или широкоэллиптические, на верхушке широкозаострённые или закруглённые, более плавно по сравнению с предыдущим видом сужаются в черешок. У *P. americana* кисти поникающие, но в начале цветения кисть может быть и прямостоячая (рис. 1, б). Цветки редко расположены вдоль оси. Плод с 10 плодолистиками шаровидный, гладкий, плодолистики полностью срослись. Листья широколанцетные или эллиптические, на верхушке длиннозаострённые, внезапно сужены в черешок. [Цвелев, 2004; Jeong et al., 2025; XI et al., 2021; Strgulc Krajšek et al., 2023; Letz, 2012].

P. acinosa имеет азиатское происхождение, распространён от Гималаев до Японии [Майоров и др., 2012]: произрастает во Вьетнаме, в Восточных и Западных Гималаях, в Индии, Китае, Корее, Маньчжурии, Мьянме, Непале, Пакистане, Тайване, Тибете и Японии [POWO, 2025].

По данным POWO [2025], вторичный ареал *P. acinosa* охватывает Северную Америку: США (Висконсин); ряд европейских стран: Австрию, Бельгию, Болгарию, Чехию, Словакию, Данию, Францию, Германию, Великобританию, Венгрию, Нидерланды, Румынию, Швецию, Швейцарию, Украину, Югославию. Среди российских регионов указаны: Северный Кавказ, Алтай, Приморский край, центральная и южная части Европейской России.

По данным GBIF [2023], *P. acinosa* распространён шире. Отмечено несколько находок в Новой Зеландии и один гербарный образец из Малайзии, но идентификация этих растений недостаточно надёжна. В Северной Америке, помимо штата Висконсин, приводится для Миннесоты и юга Канады.

Инвазивность *P. acinosa* отмечается во всех регионах вторичного ареала. Первые упоминания о культивации в Северной Америке относятся к началу XX в. Есть гербар-

Таблица 1. Первые находки *P. acinosa* в Европе

Год	Страна	Источник	Примечание
В культуре			
1829	Великобритания	Royal Botanic Gardens, 2025	Гербарный образец
1889	Швеция	Lundberg, 2025	В коллекции Шведского музея естественной истории
1927	Румыния	Miu, 2022	Гербарный образец
1931	Нидерланды	Bijmoer et al., 2024	Гербарный образец
1936	Португалия	Heleno et al., 2024	Ботанический сад Университета Коимбры
1949	Дания	Ruhling, 2024	Гербарный образец
1961	Германия	Senckenberg, 1961	Гербарный образец
1974	Австрия	Biologiezentrum Linz Oberoesterreich, 2024	Гербарный образец
1998	Словения	Babij, 1998	Культивируемая популяция на кладбище
Вне культуры			
1956	Чехия	Pyšek et al., 2012	Указывается как редкий чужеродный
1960	Бельгия	Meise Botanic Garden, 2024a	Гербарный образец, собранный на осыпи
1963	Молдова	Meise Botanic Garden, 2024b	Дичающий
1976	Беларусь	Третьяков, 2010	Найден в ООПТ вне культуры как сорное
1993	Словакия	Letz, 2012	Урбанофильное растение, встречающееся в населённых пунктах, реже в рудеральных местообитаниях вдали от деревень
2006	Польша	Wyrzykiewicz-Raszewska, 2009	Небольшая популяция впервые обнаружена вне культуры
2008	Венгрия	Schmotzer, 2019; Balogh, Juhasz, 2008	Натурализация отмечается во многих населённых пунктах
2011	Болгария	Zielinski et al., 2012	Гербарный сбор из рудерального местообитания
2014	Хорватия	Borak, Sostaric, 2016	Отмечен в двух точках в селитебных ландшафтах, случайный
2017	Словения	Invazivke, 2025; Strgulc Krajšek et al., 2023	Внесён в базу данных инвазионных видов Словении
2022	Украина	Shynder et al., 2022	Дичание в ботаническом саду им. А. Фомина в Киеве

ный лист 1911–1912 гг. из сада в г. Чико (Калифорния) [Howell, 1911–1912]. В 1982 г. этот вид выращивался в Нью-Йоркском ботаническом саду, что подтверждается гербарным образцом [Taylor, 2019]. Вне культуры впервые найден в 1985 г.: крупная популяция в 100 и более растений обнаружена на берегу озера Монона (штат Висконсин) в окрестностях старого поместья Turville Point [Gary, 2025].

В Европу *P. acinosa* был завезён и как пищевое, и как декоративное растение в XIX в. Первые упоминания и гербарные сборы известны из Великобритании. К концу XX в. этот вид выращивали практически во всех европейских странах. Данные о первых упоминаниях вида в культуре и вне культуры приведены в табл. 1. В отдельных регионах история инвазии изучена более подробно, и есть свидетельства дичания этого вида с середины XX в., но массовая натурализация *P. acinosa* в Европе, по-видимому, началась в 2000-х гг.

В Казахстане *P. acinosa* культивируется с начала 2000-х гг. Вид проходил интродукционные испытания на коллекции лекарственных растений Главного Ботанического сада ИБФ МОН РК (Казахстан, г. Алматы) с 2003 г. Индекс успешности интродукции – 3 (плодоносит при создании специфических условий: почва, водообеспеченность, температурный режим, освещённость и т.п.); оценка степени агрессивности – вид неагрессивный [Грудзинская и др., 2017]. По данным GBIF, с 2020х гг. на юго-востоке Казахстана *P. acinosa* высаживается в цветниках [iNaturalist, 2025], данных по распространению вне культуры на территории Казахстана нет.

История натурализации *P. acinosa* в России пока изучена крайне слабо. Во «Флоре СССР» указывается один вид лаконоса – *P. Americana* L., произрастающий на Кавказе как чужеродный из Северной Америки, сорный, растёт у дорог и жилищ, культивируется для окраски шёлковых тканей и вин [Кузнецова, 1936]. В 2004 г. Н.Н. Цвелев указывал оба вида *Phytolacca*, но отмечал, что живых растений *P. acinosa* на территории Восточной Европы не наблюдал [Цвелев, 2004]. В других, более поздних изданиях флоры России [Маевский, 2014] род *Phytolacca* не упоминается. А.П. Серёгин (2016) считает отсутствие

P. acinosa, как и некоторых других видов, в издании серьёзным упущением и предполагает, что это приведёт к ошибкам в определении. Например, *P. americana* ошибочно указывался некоторыми исследователями для Центральной России [Майоров и др., 2012]. Для Приморского края отмечен как очень редкий чужеродный вид общеазиатского происхождения (Восточно- и Южноазиатский) [Kozhevnikov et al., 2019]. Сейчас в базе проекта ГБС РАН по инвентаризации инвазионной флоры России ИРИС (<https://www.gbsad.ru/iris>) *P. acinosa* указан в Европейской части России и имеет 3-ю категорию, в которую входят чужеродные виды, расселяющиеся и натурализующиеся в настоящее время в нарушенных местообитаниях [Сенатор, Виноградова, 2023]. Материалов по фитоценологии и популяционной биологии *P. acinosa* в России пока крайне мало, и этот вопрос требует изучения.

Цель данной работы – проанализировать особенности распространения и оценить степень натурализации *P. acinosa* на территории России. Задачи исследования: изучить историю расселения вида в России, составить карту современного распространения, охарактеризовать местообитания, подверженные инвазии *P. acinosa*, и фитоценозы, складывающиеся с её участием, оценить состояние спонтанных инвазионных популяций вида.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Просмотрены гербарные материалы *P. acinosa*, собранные на территории РФ и хранящиеся в крупнейших гербарных коллекциях (MW (МГУ), МНА (ГБС РАН), VBG (ДВО РАН), LE (БИН РАН)). Изучены материалы доступных баз данных: GBIF, iNaturalist, POWO.

Для оценки распространения и выявления тенденций изменения вторичного ареала использованы данные GBIF. При анализе числа находок *P. acinosa* нами был введён поправочный коэффициент, рассчитанный как отношение числа всех наблюдений сосудистых растений в 2007 г. (год первого обнаружения *P. acinosa* в России) к общему числу наблюдений текущего года.

В 2024 г. проводилось обследование селитебных и рудеральных местообитаний в центральной России и на северной границе вторичного ареала вида. Собственные материалы были собраны на территории Москвы, Московской, Калужской и Ярославской областей. При обнаружении популяции *P. acinosa* мы проводили геоботанические описания по стандартной методике на квадратных пробных площадях (ПП) 10×10 м, а также подсчитывали число побегов *P. acinosa* на ПП 1 м² и проводили популяционные исследования. Ювенильные растения отличали по присутствию семядолей, которые у данного вида сохраняются длительное время. Имматурные и генеративные особи различали по наличию генеративных побегов. Оценивали состояние инвазионных популяций по методике, предложенной Ю.К. Виноградовой с соавторами [Виноградова и др., 2023; Виноградова, Сенатор, 2024]. Геоботанические описания и популяционные исследования проводились на семи ПП:

1. г. Москва, Ботанический сад Первого Московского государственного медицинского университета им. И.М. Сеченова (55°44'50" с. ш.; 37°31'49" в. д.).

2. г. Москва, Ботанический сад Первого Московского государственного медицинского университета им. И.М. Сеченова (55°44'52" с. ш.; 37°31'45" в. д.).

3. г. Москва, р-н Преображенское, ул. Халтуринская (55°47'58" с. ш.; 37°43'38" в. д.).

4. г. Москва, р-н Преображенское, ул. Халтуринская (55°47'58" с. ш.; 37°43'38" в. д.).

5. г. Москва, р-н Свиблово, ул. Нансена (55°51'5" с. ш.; 37°39'11" в. д.).

6. Ярославская обл., г. Рыбинск (58°9'46" с. ш.; 38°59'38" в. д.).

7. Калужская обл., г. Малоярославец (55°0'54" с. ш.; 36°27'12" в. д.).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Распространение вида во вторичном ареале

Точная дата появления *P. acinosa* в России неизвестна. Этот вид культивировался в Москве в Ботаническом саду Первого МГМУ им. И.М. Сеченова, куда был привезён из Пятигорска в 1985 г. [Личное сообщение О.А. Карашук]. Интродуцирован в Республике Северная Осетия – Алания в 2005 г. (восточная окраина г. Владикавказ), исходные семена *P. acinosa* были получены

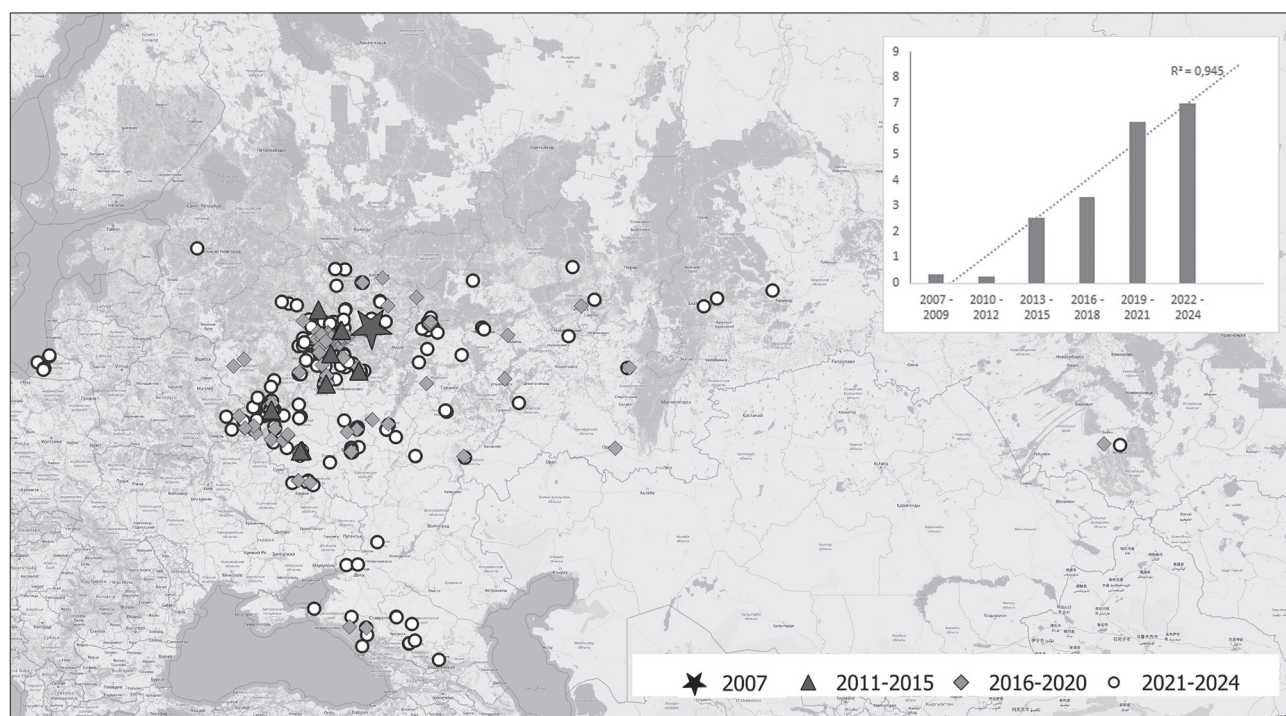


Рис. 2. Карта распространения *P. acinosa* в России. Маркерами обозначены точки обнаружения новых популяций за разные временные периоды. На диаграмме указано число наблюдений в разные годы с поправочным коэффициентом на общее число наблюдений сосудистых растений.

из ВИЛАРа [Дзадзиева, 2010]. Указывается и для других ботанических садов, но точную видовую принадлежность и дату привоза не всегда возможно установить. Например, в Ботаническом саду МГУ уже более 10 лет он спонтанно расселяется [Личное сообщение Т.Ю. Масюк; Майоров и др., 2012], выращивается в Пензенском ботаническом саду им. И.И. Спрыгина [Стародубова и др., 2022], в Ботаническом саду ВИЛАР [Мотина, 2016]. Используется в озеленении в Тверской области [Наумцев и др., 2023].

Спонтанное распространение *P. acinosa* на территории России началось в 2000-х гг. в европейской части (рис. 2). Первая находка этого вида вне культуры зафиксирована в 2007 г. во Владимирской области [Seregin et al., 2012]. В дальнейшем А.П. Серёгиным при составлении подробной флористической карты области выявлены и другие точки, подтверждённые гербарными сборами 2013 г. (MW0332300) [Серёгин, 2014]. Так как *P. acinosa* достаточно крупное растение с ярко окрашенными плодами, то можно предположить, что даты первых наблюдений соответствуют датам начала распространения этого довольно заметного инвазионного вида.

В 2010-х гг. вид начал убегать из культуры в центральных областях России, и появились сборы из рудеральных местообитаний: на пустырях, в канавах в окрестностях садовых товариществ. Подтверждающие гербарные сборы из Московской области хранятся в гербариях МГУ и ГБС (MW0201207; МНА0049988). Также есть сборы из Рязани (MW0332299; МНА0118295), Брянска (MW0332298) и Курской области (MW0332301). В Ленинградской области первый образец был собран на заросшей обочине в 2022 г. (LE 01241988).

В Москве спонтанная натурализующая популяция *P. acinosa* обнаружена только в 2016 г. – первая находка зафиксирована С.Р. Майоровым в районе станции м. «Университет» (GBIF). К 2024 г. в базе данных GBIF в Москве появилось уже 105 местонахождений, но, по-видимому, распространение этого вида в городе ещё шире. В ходе полевых исследований в 2024 г. мы выявили 10 дополнительных мест произрастания *P. acinosa* в Москве:

- СВАО, р-н Отрадное – 3 популяции, р-н Марфино – 1 популяция;
- СЗАО, р-н Строгино – 1 популяция;
- ЦАО, р-н Пресненский – 2 популяции, р-н Мещанский – 2 популяции, р-н Тверской – 1 популяция.

И 4 популяции в Московской области в Одинцовском р-не.

В настоящий момент северная граница ареала проходит через Ленинградскую, Тверскую, Ярославскую, Костромскую, Нижегородскую области и Удмуртскую Республику.

На юге *P. acinosa* распространён до Северного Кавказа. В качестве декоративного растения этот вид в регионе начал использоваться сравнительно недавно. Первое свидетельство его появления вне культурных посадок на территории Республики Адыгея (возможно, и Кавказа в целом) зафиксировано на фотоснимках А. Чалым в 2011 г., в последующие годы появились гербарные сборы из сорных местообитаний [Акатова и др., 2021].

Так как вид широко распространён в Европе, то присутствует во многих западных регионах России, в том числе и в самой западной точке – Калининградской области. На восток распространение *P. acinosa* пока идёт медленно. Есть отдельные популяции в Свердловской области, а также в Западной Сибири (Алтайский край) и Южной Сибири (Республике Алтай (MW0965176)). При этом данных по уходу из культуры в регионах Южной Сибири нет, и во флоре Республики Алтай *P. acinosa* отмечен в качестве сравнительно редкого декоративного растения [Зыкова, 2023]. В Хабаровском крае впервые обнаружена в 2012 г. [Антонова, 2018]. В Приморском крае как чужеродный вид отмечается очень редко [Kozhevnikov et al., 2019].

Распространение *P. acinosa* в Европейской части России резко ускорилось в 2020-е гг. Если до 2015 г. присутствуют только единичные находки в крупных городах, то с 2020 г. отмечаются десятки новых популяций ежегодно. Максимум – 189 наблюдений этого вида в 2022 г. Отчасти рост числа наблюдений отдельных видов в GBIF связан с общим ростом количества данных и развитием таких платформ гражданской науки, как iNaturalist. Но если ввести поправочный коэффициент

для нивелирования роста количества наблюдений всех сосудистых растений на территории России, то для наблюдений *P. acinosa* тренд не меняется, и можно утверждать, что есть тенденция к расширению ареала и дальнейшему распространению этого вида (см. рис. 2).

Степень инвазивности спонтанных популяций

Во вторичном ареале *P. acinosa* размножается семенами и внедряется преимущественно на нарушенные участки. Часто это селитебные ландшафты: придомовые территории, газоны и другие участки, нарушенные хозяйственной деятельностью, где производится нерегулярное выкашивание и эпизодические агротехнические мероприятия. Из 24 обследованных популяций в двух случаях *P. acinosa* доминировал в фитоценозе, что может оказывать серьёзное воздействие вида на экосистемные процессы и на структуру рас-

тительных сообществ. На северной границе ареала крупных, активно расширяющихся популяций не выявлено.

Все обследованные территории претерпели сильное антропогенное преобразование, и на них присутствуют элементы городского озеленения совместно с видами природной флоры.

Локальные популяции, в которых проводились фитоценологические и популяционные исследования, следующие:

1. г. Москва, Ботанический сад Первого МГМУ им. И.М. Сеченова, описания № 1–2. Крупная популяция *P. acinosa*, охватывающая нарушенные местообитания на площади около 1 га. Активная экспансия началась в середине 2010-х гг. после масштабных санитарных рубок, когда появились свободные участки с достаточным освещением. Основные доминанты по ярусам (ярусы разделены знаком «→»): *Swida alba* (L.) Opiz. – *Phytolacca acinosa* Roxb. + *Reynoutria* × *bohemica*

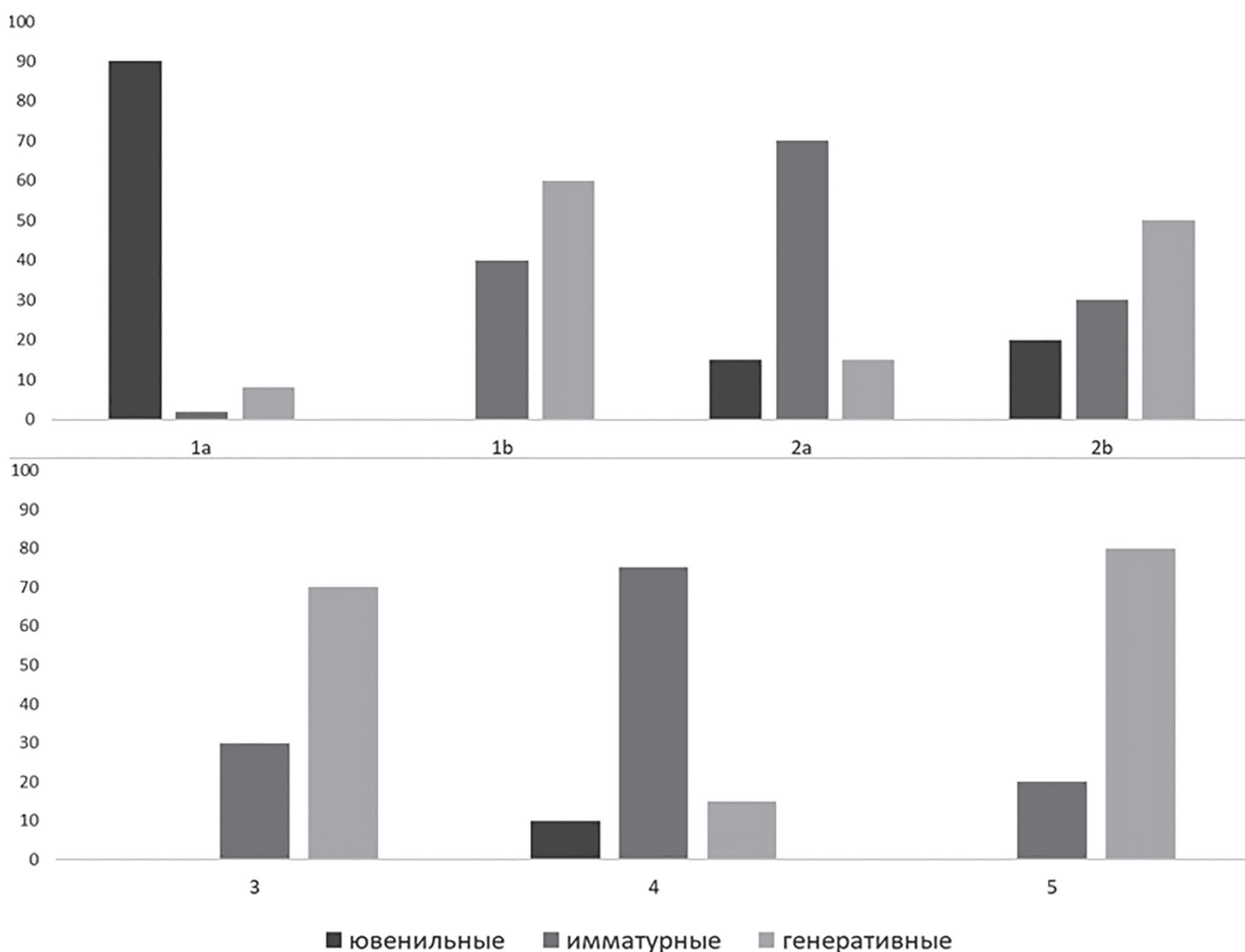


Рис. 3. Возрастные спектры популяций *P. acinosa*. Номера диаграмм (1a, 1b, 2a, 2b, 3, 4, 5) соответствуют номерам описанных в тексте популяций.

J. Chrtěk & A. Chrtěková + *Urtica dioica* L. В 2024 г. в популяции средняя доля ювенильных особей 90%, имматурных – 2% и генеративных – 8% (рис. 3: 1a). При отсутствии нарушений и высокой сомкнутости травостоя на площадках доли имматурных (40%) и генеративных (60%) всходов не обнаружены (см. рис. 3: 1b).

2. г. Москва, на придомовой территории в р-не Преображенское, описания № 3–4. Спонтанная натурализующаяся популяция распространилась на площади в 750 м². Основные доминанты по ярусам: *Betula pubescens* Ehrh. – *Spiraea* × *vanhouttei* (Briot) Carrere – *Glechoma hederacea* L. + *Phytolacca acinosa* Roxb. По возрастному составу ближе к границе популяции преобладают имматурные растения (см. рис. 3: 2a). В центральной части ювенильных особей 20%, имматурных – 30% и генеративных – 50% (см. рис. 3: 2b). Плотность побегов варьирует от 3 до 12 на м².

3. г. Москва, р-н Свиблово, описание № 5. Небольшая спонтанная натурализующаяся популяция. Основные доминанты по ярусам: *Tilia cordata* Mill. – *Cotoneaster lucidus* Schldl. – *Chenopodium album* L. + *Lamium album* L. + *Phytolacca acinosa* Roxb. По возрастному составу имматурных особей 30% и генеративных – 70% (см. рис. 3: 3).

4. Ярославская обл., г. Рыбинск, придомовая территория, описание № 6. Небольшая спонтанная натурализующаяся популяция, занимает территорию 10 м². Присутствует только травяно-кустарничковый ярус, основные доминанты: *Chelidonium majus* L. + *Phytolacca acinosa* Roxb. + *Solanum nigrum* L. + *Urtica dioica* L. Ювенильных особей 10%, имматурных – 75% и генеративных – 15% (см. рис. 3: 4).

5. Калужская обл., г. Малоярославец, заброшенный садовый участок, описание № 7. Небольшая популяция, самовозобновляющаяся в месте первоначальной посадки более 15 лет. Основные доминанты по ярусам: *Padus avium* Mill. – *Aegopodium podagraria* L. + *Urtica dioica* L. Высокая доля генеративных особей – 80% (см. рис. 3: 5).

По нашим данным, активным центром распространения нового для Средней России потенциально инвазионного вида *P. acinosa*

является г. Москва, где вид может занимать до 20% пригодных для заселения участков и проявляет тенденцию к увеличению численности (табл. 2). В популяциях за пределами крупных городов мы не зафиксировали тенденции к увеличению занимаемой площади и дальнему расселению. Например, в пос. Борок (Ярославская обл.) найдена культурная, самовозобновляющаяся популяция с преобладанием генеративных особей. Распространения на значительные расстояния (более 10 м) не зафиксировано. В Калужской области мы также выявили несколько самовозобновляющихся популяций, произрастающих в местах первоначальной посадки длительное время без ухода. При этом внедрения на новые участки в естественные и полуестественные сообщества мы не обнаружили.

Фитоценозы с участием *P. acinosa* отличаются невысоким таксономическим разнообразием, всего мы выявили 45 видов сосудистых растений (см. табл. 2), половина из которых являются сорными (18 – сорные; 3 – сорно-луговые; 2 – сорно-лесные), также встречались лесные и луговые виды. Преобладание сорных видов закономерно, так как в природном ареале этот вид тоже предпочитает антропогенные местообитания: растёт на опушках, по обочинам дорог и в селитебных местообитаниях, может быть сорным. Например, в Индии, как и в наших исследованиях, одним из наиболее распространённых видов в сообществах с *P. acinosa* является крапива *Urtica dioica* [Magray et al., 2022].

На площадках присутствовало от 8 до 20 видов, из которых чужеродные для Средней России составляли 18–36%. Тот факт, что в фитоценозах с участием *P. acinosa* чужеродная фракция флоры составляет большую долю, чем аборигенная, согласуется с данными аналогичных исследований в Словакии [Letz, 2012].

Для фитоценозов с участием *P. acinosa* характерна невысокая освещённость (рис. 4). По шкале Г. Элленберга преобладают теневые и полутеневые растения. Кислотность почв может значительно варьировать, но для большей части обследованных площадок характерны виды, приуроченные к кислым почвам. Богатство почвы минеральным азотом

Таблица 2. Геоботанические описания площадок в популяциях *P. acinosa*

Вид сосудистых растений	г. Москва					Ярослав- ская обл.	Калужская обл.	Происхождение	Ценогические группы
	Ботанический сад Первого МГМУ им. И.М. Сеченова	р-н Преображенское		р-н Свиблово	г. Рыбинск	г. Малоярославец			
		№ 1	№ 2	№ 3	№ 4	№ 5	№ 6		
А. Древесный ярус									
1. <i>Betula pubescens</i> Ehrh.			10					аб.	Л-Б
2. <i>Padus avium</i> Mill.							10	аб.	Л
3. <i>Tilia cordata</i> Mill.					30			аб.	Л
В. Подрост и подлесок									
4. <i>Acer platanoides</i> L.			2					аб.	Л
5. <i>Aralia elata</i> (Miq.) Seem.			7					чуж.	
6. <i>Celastrus orbiculata</i> Thunb.	15							чуж.	
7. <i>Cotoneaster lucidus</i> Schtdl.					20			чуж.	С
8. <i>Rubus odoratus</i> L.	20							чуж.	
9. <i>Spiraea</i> × <i>vanhouttei</i> (Briot) Carrière			10					чуж.	
10. <i>Swida alba</i> (L.) Opiz.	20							чуж.	
С. Травяно-кустарничковый ярус									
11. <i>Aegopodium podagraria</i> L.	0,1	2					70	аб.	Л
12. <i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	10							аб.	Л-Лг
13. <i>Arctium lappa</i> L.			2					аб.	С
14. <i>Artemisia vulgaris</i> L.						2		аб.	С-Лг
15. <i>Barbarea vulgaris</i> R. Br.					0,1			аб.	
16. <i>Chelidonium majus</i> L.	7	0,1	5			10	1	аб.	С
17. <i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	2							аб.	С
18. <i>Chenopodium album</i> L.					10	2		аб.	С
19. <i>Dactylis glomerata</i> L.	0,1					0,1		аб.	Лг
20. <i>Fallopia convolvulus</i> (L.) Á. Löve							1	аб.	С
21. <i>Galeobdolon luteum</i> Huds.		0,1						аб.	Л
22. <i>Galinsoga parviflora</i> Cav.					0,1			чуж.	С
23. <i>Geranium sibiricum</i> L.						2		аб.	
24. <i>Geum urbanum</i> L.	2				0,1	0,1		аб.	С

25. <i>Geum rivale</i> L.							0,1	аб.	Л-Б Лг-Б
26. <i>Glechoma hederacea</i> L.	0,1			20			4	аб.	Л-Лг
27. <i>Impatiens parviflora</i> DC.	2		10	0,1			1	чуж.	С
28. <i>Lamium album</i> L.	0,1	2		2	10			аб.	С
29. <i>Lamium maculatum</i> (L.) L.							5	аб.	Л
30. <i>Lapsana communis</i> L.	2					3		аб.	С-Л
31. <i>Lysimachia nummularia</i> L.		0,1						аб.	Лг-Б
32. <i>Oxalis stricta</i> L.						0,1		чуж.	С
33. <i>Parietaria officinalis</i> L.	0,1							чуж.	С
34. <i>Phytolacca acinosa</i> Roxb.	20	50	40	7	10	20	3	чуж.	
35. <i>Plantago major</i> L.				5		1		аб.	С
36. <i>Poa pratensis</i> L.				5				аб.	Лг
37. <i>Ranunculus repens</i> L.	0,1					1		аб.	С
38. <i>Reynoutria × bohemica</i> J. Chrtek & A. Chrtková		35			5			чуж.	С
39. <i>Rumex acetosa</i> L.	2							аб.	Лг
40. <i>Solanum nigrum</i> L.						5		чуж.	С
41. <i>Stellaria media</i> (L.) Vill.		0,1	2		5			аб.	С
42. <i>Symphytum officinale</i> L.		10	0,1					аб.	С-Лг
43. <i>Taraxacum officinale</i> F.H. Wigg.	1		0,1	5		2	4	аб.	С-Лг
44. <i>Urtica dioica</i> L.	70	5		0,1	5	5	5	аб.	С-Л
45. <i>Viola odorata</i> L.	1							аб.	С

Примечание. Для видов указаны проективное покрытие (%); происхождение: аб. – аборигенный; чуж. – чужеродный; ценоотические группы: Л – лесные, Лг – луговые, Б – болотные, С – сорные.

на площадках можно оценить как среднее, а влажность – от средней до высокой. Ординация сообществ в наших исследованиях указывает на высокую кислотность почв,

что согласуется с данными непосредственных измерений кислотности почв в природных популяциях вида в Индии [Magray et al., 2022].

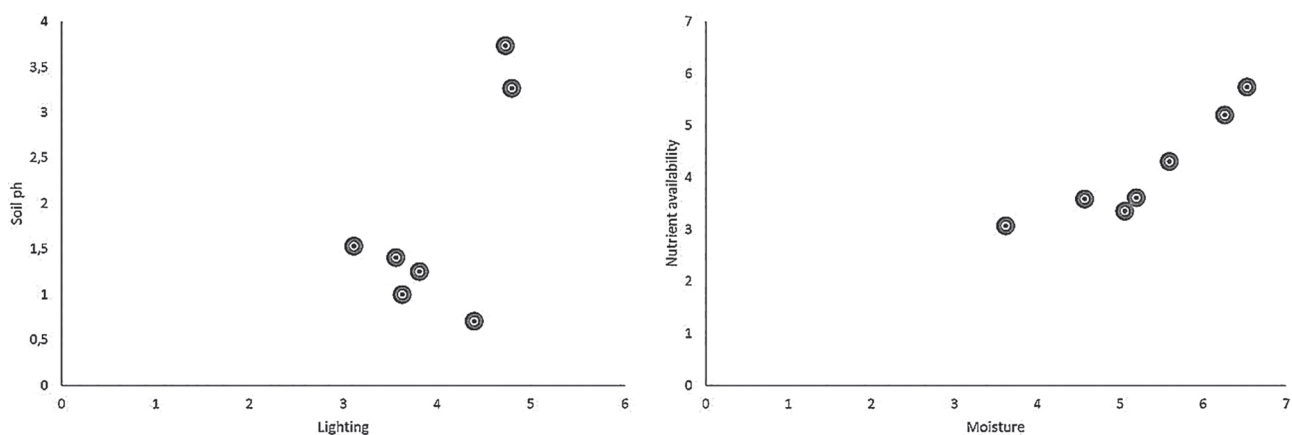


Рис. 4. Ординация фитоценозов по экологическим параметрам.

Заключение

Первые документально подтверждённые культивируемые популяции *P. acinosa* в европейской части России относятся к 1985 г., однако вид начал распространяться в центральной России только в XXI в. Более широкая представленность вида в юго-западных и центральных регионах Европейской части связана, скорее всего, с историей его культивирования на садовых участках, а позднее и в городском озеленении. Можно предположить, что изначально посадочный материал привозили из Белоруссии, где этот вид выращивался с конца 1970-х гг. Сведений об интродукции растений в Россию из первичного ареала мы не нашли, следовательно, первоначальным вектором инвазии вида было «бегство из культуры, Escape», а впоследствии — дальнейшее расселение во вторичном ареале, Unaided. Лаг-фаза *P. acinosa* длилась 30 лет, до середины 2010-х гг., когда началось активное внедрение вида в полуестественные сообщества. Тренд расселения вида — с запада на восток страны. В настоящее время вид успешно адаптировался к условиям европейской части России, инвазивность его возрастает, число новых спонтанных популяций стремительно увеличивается, *P. acinosa* активно внедряется на антропогенно-нарушенные территории. Основной очаг инвазии — Москва, где первая спонтанная натурализующаяся популяция обнаружена в 2016 г., и к 2025 г. зафиксировано уже 115 локальных натурализующихся популяций, а вид занимает до 20% потенциально пригодных территорий. На северной границе ареала в Рыбинске и Костроме популяции малочисленны, и вид не проявляет агрессии.

В связи с неприхотливостью и декоративными качествами *P. acinosa* до сих пор продолжает пользоваться популярностью у садоводов и входит в ассортимент большинства питомников. При этом видовая принадлежность часто определяется неверно, и *P. acinosa* продаётся под названием *P. americana*.

В исследованных нами фитоценозах с участием *P. acinosa* зарегистрировано 45 видов сосудистых растений с преобладанием сорных (18 — типично сорные, 3 — сорно-луговые, 2 — сорно-лесные), остальные — лесные и луговые виды.

По шкале Элленберга в сообществах с участием *P. acinosa* преобладают теневыносливые и полутеневыносливые виды, а влажность почв варьирует от умеренной до высокой.

Так как *P. acinosa* синантропный вид и площадь ландшафтов, испытывающих сильное антропогенное воздействие, продолжает расти, то можно прогнозировать дальнейшее распространение вида и увеличение его численности во вторичном ареале. Об этом свидетельствует и структура популяций, обследованных нами в Москве, где выявлена высокая доля ювенильных и имматурных особей. Если эта тенденция сохранится, то *P. acinosa* будет представлять серьёзную угрозу природным сообществам, конкурируя с аборигенными видами за ресурсы и изменяя структуру экосистем.

Благодарности

Авторы выражают благодарность сотруднику Первого МГМУ им. И.М. Сеченова Оксане Александровне Каращук и сотруднику ботанического сада МГУ Татьяне Юрьевне Масюк за ценные сведения. Александре Сергеевне Беляковой за предоставленное фото *P. americana*.

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

Литература

- Акатова Т.В., Ескина Т.Г., Сазонец Н.М. Новые адвентивные виды растений в Республике Адыгея // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2021. Т. 126, № 6. С. 35–37.
- Антонова Л.А. Новые и редко встречающиеся адвентивные виды во флоре Хабаровского края // Turczaninowia. 2018. Т. 21, № 3. С. 97–101.
- Виноградова Ю.К., Спиридович Е.В., Решетников В.Н. Особенности разработки протоколов оценки и контроля инвазионных видов для различных типов растительных сообществ // Известия Национальной академии наук Беларуси. Серия биологических наук. 2023. Т. 68, № 1. С. 47–54.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.

- Виноградова Ю.К., Сенатор С.А. Протокол оценки состояния популяций инвазионных видов растений // Трансформация экосистем. 2024. Т. 7, № 2. С. 32–48.
- Грудзинская Л.М., Гемеджиева Н.Г., Арысбаева Р.Б., Рамазанова М., Мусрат А., Садакменде Т. Коллекция лекарственных растений в Главном ботаническом саду ИБФ МОН РК // Вестник Совета ботанических садов Казахстана (СБСК). 2017. № 5. С. 3.
- Дзадзиева М. С. Результаты интродукции *Phytolacca acinosa* и *Phytolacca americana* в РСО-Алания // Известия Горского государственного аграрного университета. 2010. Т. 47, № 2. С. 247–249.
- Зыкова Е. Ю. Дополнение к флорам Республики Алтай и Новосибирской области // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2023. Т. 128, № 3. С. 51–54.
- Кузнецова О.И. Флора СССР. Лаконосовые – *Phytolaccaceae* Lindl. Л.: Типография АН СССР, 1936. Т. 6. С. 372–373.
- Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 636 с.
- Майоров С.Р., Виноградова Ю.К. Введение в инвазионную биологию растений. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2024. 165 с.
- Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербakov А.В. Адвентивная флора Москвы и Московской области. М: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 412 с.
- Мотина Е.А. Биологическое разнообразие видов фармакопейного участка ботанического сада ВИЛАР // Биологическое разнообразие. Интродукция растений. 2016. С. 204–207.
- Наумцев Ю.В., Коротяев С.А. Монастырские сады – семантика и особенности планирования на примере изучения православных монастырей в России и опыт создания экспозиций в стиле монастырских садов сотрудниками Ботанического сада Тверского государственного университета // Зелёный журнал – бюллетень Ботанического сада Тверского государственного университета. 2023. № 11. С. 4–15. DOI: 10.26456/garden/2023.11.004
- Сенатор С.А., Виноградова Ю.К. Инвазионные растения России: результаты инвентаризации, особенности распространения и вопросы управления // Успехи современной биологии. 2023. Т. 143, № 4. С. 393–402.
- Серёгин А.П. Дополнения и поправки к 11-му изданию «Флоры...» П.Ф. Маевского (2014) по Владимирской области // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. 2016. № 7. С. 40–50. DOI: 10.17076/bg269
- Серёгин А.П. Флора Владимирской области: анализ данных сеточного картирования. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 441 с. <http://dx.doi.org/10.13140/2.1.1148.2407>
- Стародубова Н.М., Фатюнина Ю.А., Можаяева Г.Ф. Интродукционная оценка травянистых и полудревесных видов коллекции ядовитых растений Пензинского ботанического сада им. И.И. Спрыгина // Молодые учёные в решении актуальных проблем науки. 2022. С. 316–321.
- Третьяков Д.И. Дополнения к флоре сосудистых растений Беловежской пуши // Ботаника (исследования): сб. науч. тр. // Ин-т эксперимент. бот. НАН Беларуси. Минск: Право и экономика, 2010. № 39. С. 56–114.
- Цвелев Н.Н. *Phytolaccaceae* – Лаконосовые // Флора Восточной Европы. СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. Т. 11. 536 с.
- Babij V. Flora ljubljanskih Zal // *Scopelia* 39. Prirodoslovni muzej Slovenije. Ljubljana. 1998. P. 1 – 39.
- Balogh L., Juhasz M. American and Chinese pokeweed // The most important invasive plants in Hungary. 2008. P. 35–46.
- Bijmoer R., Arias Guerrero S., Creuwels J. Naturalis Biodiversity Center (NL) – Botany, 2024 (Electronic resource). Occurrence dataset <https://doi.org/10.15468/ib5ypt> accessed via GBIF.org on 2025-04-26. <https://www.gbif.org/occurrence/2516431031>
- Biologiezentrum Linz Oberoesterreich. ZOBODAT (Zoological Botanical Database), 2024 (Electronic resource). Occurrence dataset <https://doi.org/10.15468/ynjblx> accessed via GBIF.org on 2025-04-28. <https://www.gbif.org/occurrence/4997687693>
- Borak Martan V., Šoštarić R. *Phytolacca acinosa* Roxb. (*Phytolaccaceae*), a new alien species in the Croatian flora // *Acta Botanica Croatica*. 2016. Vol. 75, no. 2. P. 206–209.
- Gary A. Fewless Herbarium. University of Wisconsin – Green Bay, 2025 (Electronic resource). Occurrence dataset <https://doi.org/10.15468/38t6zx> accessed via GBIF.org on 2025-02-24. <https://www.gbif.org/occurrence/4092634717>
- GBIF Backbone Taxonomy, 2023 (Electronic resource). *Phytolacca acinosa* Roxb. in Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/39omei> accessed via GBIF.org on 2025-02-24.
- Heleno R., Costa J.M., Covelo F., Santos J., Lopes P., Gouveia A.C. et al. O armário: Fruiting phenology data for 4,462 plant taxa in Portugal (1926–2013). Version 1.3. Jardim Botânico da Universidade de Coimbra, 2024 (Electronic resource). Occurrence dataset <https://doi.org/10.15468/5hymfe> accessed via GBIF.org on 2025-02-24. <https://www.gbif.org/occurrence/4867460553>
- Howell H.H., 1911–1912. Harvard University Herbaria & Libraries (Electronic resource) https://kiki.huh.harvard.edu/databases/specimen_search.php?mode=-details&id=1557992
- iNaturalist Research-grade Observations. iNaturalist.org, 2025 (Electronic resource). Occurrence datasets <https://doi.org/10.15468/ab3s5x> accessed via GBIF.org on 2025-02-25. <https://www.gbif.org/occurrence/4076064856>; <https://www.gbif.org/occurrence/4075994845>; <https://www.gbif.org/occurrence/4908585960>
- Invazivke – Invasive Alien Species in Slovenia. Slovenian Forestry Institute, 2025 (Electronic resource). Occurrence dataset <https://doi.org/10.15468/ilh6ez> accessed via GBIF.org on 2025-04-22. <https://www.gbif.org/occurrence/2423304814>

- Jeong S. et al. Comparative Study of *Phytolacca* Species Through Morphological, Chloroplast Genome, and Phylogenetic Analysis // *Applied Sciences* (2076–3417). 2025. Vol. 15, no. 2. 593 P. <https://doi.org/10.3390/app15020593>
- Kozhevnikov A.E. et al. Illustrated flora of the Primorsky Territory, Russian Far East. National Institute of Biological Resources, 2019. 1127 p.
- Letz D.R. *Phytolacca* L // *Flora Slovenska* VI/3. Veda, Bratislava. 2012. P. 34–37.
- Lundberg J. Phanerogamic Botanical Collections (S). Swedish Museum of Natural History, 2025 (Electronic resource). Occurrence dataset <https://doi.org/10.15468/yo3mmu> accessed via GBIF.org on 2025-04-26. <https://www.gbif.org/occurrence/1095889150>
- Magray J.A. et al. Phyto-ecological analysis of *Phytolacca acinosa* Roxb. assemblages in Kashmir Himalaya, India // *Frontiers in Forests and Global Change*. 2022. Vol. 5. P. 976902.
- Meise Botanic Garden Herbarium (BR). Version 1.34. Meise Botanic Garden, 2024a (Electronic resource). Occurrence dataset <https://doi.org/10.15468/wrthhx> accessed via GBIF.org on 2025-04-28. <https://www.gbif.org/occurrence/1839688722>
- Meise Botanic Garden Herbarium (BR). Version 1.34. Meise Botanic Garden, 2024b (Electronic resource). Occurrence dataset <https://doi.org/10.15468/wrthhx> accessed via GBIF.org on 2025-04-28. <https://www.gbif.org/occurrence/4072679648>
- Miu I. V. alien_plant_species_ro. Version 1.1. NeoBiota, 2022 (Electronic resource). Occurrence dataset <https://doi.org/10.15468/gg846v> accessed via GBIF.org on 2025-02-24
- POWO – Plants of the World Online. The Royal Botanic Gardens, Kew, 2025 (Electronic resource). <https://powo.science.kew.org>
- Pyšek P., Sádlo J., Mandák B. Catalogue of alien plants of the Czech Republic (2nd edition): checklist update, taxonomic diversity and invasion patterns // *Preslia* 84. 2012. P. 155–255.
- Ronse A. External neophytes // *Scripta Botanica Belgica*. 2011. Vol. 47. P. 77–88.
- Royal Botanic Gardens, Kew – Herbarium Specimens, 2025 (Electronic resource). Occurrence dataset <https://doi.org/10.15468/ly60bx> accessed via GBIF.org on 2025-04-26. <https://www.gbif.org/occurrence/5085174324>
- Ruhling A. Oskarshamn herbarium (OHN). Biologiska museet i Oskarshamn, 2024 (Electronic resource). Occurrence dataset <https://doi.org/10.15468/u5wjib> accessed via GBIF.org on 2025-04-28. <https://www.gbif.org/occurrence/1705475076>
- Schmotzer A. New localities of *Eleusine indica* (poaceae) and *Phytolacca esculenta* (Phytolaccaceae) in eastern hungary // *Studia botanica hungarica*. 2019. Vol. 50, no. 1. P. 121–134. DOI:10.17110/StudBot.2019.50.1.121
- Senckenberg. (1961). Herbarium Senckenbergianum (GLM) – Plantae. Occurrence dataset <https://doi.org/10.15468/1cvts9> accessed via GBIF.org on 2025-04-28. <https://www.gbif.org/occurrence/80471595>
- Seregin A.P., Borovichev E.A., Glazunova K.P., Kokoshnikova Y.S., Sennikov A.N. Flora of Vladimir Region, Russia: checklist and atlas (in Russian). Tula, 2012. 620 P. <http://dx.doi.org/10.13140/RG.2.1.4544.5122/1>
- Shynder O. I., Kolomiychuk V.P., Melezhyk O.V. Spontaneous flora of OV Fomin Botanical Garden of Taras Shevchenko National University of Kyiv, Ukraine // *Environmental & Socio-economic Studies*. 2022. Vol. 10, no. 1. P. 38–56.
- Strgulc Krajšek S., Kladnik A., Skočir S., Bačič M. Seed germination of invasive *Phytolacca americana* and potentially invasive *P. acinosa*. // *Plants*. 2023. Vol. 12, no. 5. P. 1052.
- Taylor S.G.S. Torrey Herbarium at the University of Connecticut (CONN). University of Connecticut, 2019 (Electronic resource). Occurrence dataset <https://doi.org/10.15468/w35jmd> accessed via GBIF.org on 2025-02-24. <https://www.gbif.org/occurrence/4955606456>
- Wu Z.Y., Raven P.H., Hong D.Y. eds. Flora of China. Vol. 5 (Ulmaceae through Basellaceae). Science Press, Beijing, and Missouri Botanical Garden Press, St. Louis. 2003, P. 506.
- Wyrzykiewicz-Raszewska M. *Phytolacca acinosa* Roxb. – a new anthropophyte in the flora of Poland // *Roczniki Akademii Rolniczej w Poznaniu. Botanika-Steciana*. 2009. No. 13. P. 3–7.
- XI H. et al. A New Record of Naturalized Species in Mainland China: *Phytolacca icosandra* L // *Ecology and Environment*. 2021. Vol. 30, no. 8. P. 1555.
- Xue S. et al. A critical reappraisal of *Phytolacca acinosa* Roxb. (Phytolaccaceae). A manganese-hyperaccumulating plant // *Acta Ecologica Sinica*. 2010. Vol. 30, no. 6. P. 335–338.
- Zielinski J., Petrova A., Natcheva R. New species for the Bulgarian flora // *Phytologia Balcanica*. 2012. Vol. 18, no. 2. P. 197–204.

THE POTENTIALLY INVASIVE SPECIES *PHYTOLACCA ACINOSA* ROXB. (PHYTOLACCACEAE) IN RUSSIA: HISTORY OF DISPERSAL, CURRENT DISTRIBUTION AND ECOLOGICAL FEATURES

©2025 Zueva M.A.¹, Stogova A.V.², Mamontov A.K.³, Vinogradova Yu.K.⁴

N.V. Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences, st. Botanicheskaya, 4, Moscow, 127276, Russia

e-mail: ¹marianna-ko@yandex.ru, ²a.stogova85@gmail.com, ³veidelev@rambler.ru, ⁴gbsad@mail.ru

Phytolacca acinosa Roxb. is a plant of East Asian origin, actively naturalizing on the territory of Russia. The initial pathway of invasion of the species is “escape from cultivation”. Data from herbariums, digital databases and field studies were analyzed, which made it possible to construct a map of the species’ current distribution range. The lag phase of *P. acinosa* lasted from 1985 to the mid-2010s. At present, the species has successfully adapted to the environments of the European part of Russia, its invasiveness is increasing, and the number of new spontaneous populations is growing rapidly. The main site of invasion is Moscow, where the first spontaneous population was found in 2016, and by 2025, 115 local naturalizing populations have already been recorded, and the species occupies up to 20% of potentially suitable areas.

A description of phytocenoses with *P. acinosa* is given, in which 45 species of vascular plants with a predominance of weedy species and a high proportion of alien species. The data on the structure of *P. acinosa* populations are presented, which is characterized by a high proportion of juvenile and immature plants – from 40% in the absence of disturbance and high herbage closure to 92% in anthropogenically disturbed habitats.

Since *P. acinosa* is a synanthropic species, and the area of landscapes under strong anthropogenic impact continues to grow, it is possible to predict further spread of the species and an increase in its abundance in the secondary distribution range.

Key words: *Phytolacca acinosa*, population, urban flora, phytocenose.

ЯСЕНЕВАЯ ИЗУМРУДНАЯ УЗКОТЕЛАЯ ЗЛАТКА *AGRILUS PLANIPENNIS* FAIRMAIRE, 1888 (COLEOPTERA: BUPRESTIDAE) В РОСТОВСКОЙ ОБЛАСТИ: ИТОГИ ЧЕТЫРЁХЛЕТНЕГО МОНИТОРИНГА (2022–2025 гг.)

© 2025 Касаткин Д.Г.^{1,3*}, Мещерякова И.С.^{2,3**}

¹ ФГБУ «Всероссийский центр карантина растений», 344037, Ростовская область, г. Ростов-на-Дону, ул. 20-я Линия, 43/16

² Донской филиал ФГБУ «Федеральный центр оценки безопасности и качества продукции агропромышленного комплекса», 344034, Ростовская область, г. Ростов-на-Дону, переулок Синявский, 21в

³ Ростовское отделение Русского энтомологического общества
e-mail: *dorcadion@yandex.ru, **inna_levchenko22@mail.ru

Поступила в редакцию 27.08.2025. После доработки 12.10.2025. Принята к публикации 15.11.2025

Приведены результаты четырёхлетнего мониторинга (2022–2025 гг.) ясеневой изумрудной узкотелой златки (ЯИУЗ) *Agrilus planipennis* Fairmaire в Ростовской области. За указанный период вредитель широко распространился по территории области: заселил ясеневые насаждения в 18 (преимущественно западных) из 43 административных районов области, что в целом составляет 40% всей её площади. В результате карантинные фитосанитарные зоны были установлены в области в совокупности на площади в 3,186 млн га. К концу 2025 г. более 90% ясеней трёх видов (*Fraxinus pennsylvanica*, *F. excelsior* и *F. ornus*) в популяциях и придорожных лесополосах, рекреационных зонах и уличных посадках имели выраженные повреждения, от 30 до 60% деревьев находились на стадии отмирания, около 20% усохли. Плотность заселения ясеней златкой варьировала: в лесополосах на стволах деревьев было отмечено от 0,1 до 1,9 лётного отверстия на 1 дм² поверхности коры, в городских насаждениях – от 0,1 до 1,6 на дм². На примере 68 модельных деревьев в Неклиновском районе и в г. Ростов-на-Дону было показано отсутствие достоверных различий в плотности лётных отверстий по высоте ствола от 0 до 2 м. В парковых насаждениях Ростова-на-Дону выявлено 3 случая заселения ЯИУЗ выступающих из почвы корней деревьев. В изученных насаждениях у взрослых деревьев ясеня пенсильванского отмечено более интенсивное растрескивание и отслаивание коры, чем у ясеня обыкновенного, – в 90% кора выглядела обтёсанной, со значительными светлыми участками, хорошо заметными издали. В лесополосах области установлен факт массового заселения вредителем молодой поросли диаметром 3,18–7,6 см, а также водяного побега диаметром 1,75 см. Дан негативный прогноз состояния насаждений *Fraxinus* spp. в Ростовской области.

Ключевые слова: ЯИУЗ (ясеневая изумрудная узкотелая златка), ясеневые насаждения, распространение, фитосанитарное состояние, Ростов-на-Дону.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-4-88-100

Введение

Ясеневая изумрудная узкотелая златка (*Agrilus planipennis* Fairmaire, 1888 (Coleoptera: Buprestidae)) – опасный вредитель восточноазиатского происхождения. Впервые обнаружена за пределами своего естественного ареала в 2002 г. в Северной Америке [Haack et al., 2002; Anulewicz et al., 2008]. Там за последние 20 лет она сильно повредила или привела к гибели насаждения местных видов ясеней (*Fraxinus americana* L., *F. pennsylvanica* Marsh., *F. nigra* Marsh., *F. quadrangulata* Michx., *F. profunda* Bush. и ряда других) в 36

штатах США и 6 провинциях Канады [Баранчиков и др., 2024а].

Практически одновременно с обнаружением в Северной Америке в 2003 г. ЯИУЗ была зарегистрирована на территории Москвы [Ижевский, 2007; Волкович, 2007]. За последние 22 года вредитель проник в 23 региона европейской части России, в которых заселил и погубил многочисленные насаждения ясеня пенсильванского [Orlova-Bienkowskaja et al., 2020; Orlova-Bienkowskaja, Bienkowski, 2022; Володченко, Сергеева, 2023; Selikhovkin et al., 2022; Селиховкин и др., 2023; Щу-

ров, Замотайлов, 2022; Журавлёва, Карпун, 2023; Баранчиков и др., 2024а; Донскими..., 2025]. В 2019 г. вид обнаружен на Украине [Drogvalenko et al., 2019], в 2025 г. – в Беларуси [Zviagintsev et al., 2025]. Недавние оценки климатического ареала показывают возможности дальнейшего расселения ЯИУЗ как в Палеарктике, так и в Северной Америке [Баранчиков и др., 2024b].

На территории Ростовской области род *Fraxinus* L. широко представлен двумя видами: аборигенным ясенем обыкновенным (*F. excelsior* L.) и интродуцированным ясенем пенсильванским (*F. pennsylvanica*). Первый вид является неотъемлемым компонентом естественных лесов и широко используется в городском озеленении; второй встречается в городских насаждениях реже. Ясень пенсильванский составляет значительную часть искусственных лесонасаждений, в первую очередь лесополос, а также регулярно встречается в городских посадках [Зозулин, 1992]. В городских декоративных насаждениях встречается ясень белый (*F. ornus* L.). Учитывая значительное участие ясеней в лесонасаждениях региона, инвазия ЯИУЗ в Ростовскую область была ожидаемой.

В Ростовской области ЯИУЗ впервые отмечена в 2021 г. в городских насаждениях г. Азов (Азовский р-н) [Orlova-Bienkowskaja, Bienkowski, 2022]. В 2022 г. очаги вредителя зарегистрированы еще в трёх районах области: Аксайском, Мясниковском и Неклиновском, находки были сделаны на *F. pennsylvanica* в лесополосах, расположенных вдоль железнодорожных и автомобильных дорог [Романчук и др., 2022]. Дальнейший мониторинг показал проникновение вредителя в другие 8 районов на севере, юге и в центральной части области [Касаткин, Мещерякова, 2024]. Косвенные свидетельства наличия ясеновой изумрудной златки (характерное усыхание древостоя и наличие вылетных D-отверстий на стволах) были отмечены ещё в трёх районах региона – Миллеровском, Каменском и Октябрьском [Касаткин, Мещерякова, 2024].

Целью данной работы являлось обобщение данных по динамике вторичного ареала и степени повреждения ясеней златкой на

территории Ростовской области за последние 4 года (2022–2025 гг.).

Материалы и методы исследований

Рекогносцировочные обследования на территории Ростовской области проводили в мае – октябре 2022–2024 гг. и в мае – сентябре 2025 г. Обследованию подвергались насаждения с участием ясеня обыкновенного и ясеня пенсильванского разного хозяйственного назначения (лесополосы вдоль автомобильных и железных дорог, полезащитные лесополосы и др., парки, скверы, куртинные, линейные и аллейные городские насаждения, одиночные деревья в районах с плотной городской застройкой).

Также был обследован участок линейных насаждений ясеня белого. При обследовании обращали внимание на характерное усыхание кроны ясеня и/или отдельных ветвей (рис. 1), развитие многочисленной корневой поросли и водяных побегов, вздутие и отслаивание коры, расклёванные насекомоядными птицами личиночные ходы [Мозолевская и др., 2008].

У ясеня пенсильванского, в отличие от ясеня обыкновенного, сильнее проявляются растрескивание и отслаивание коры в результате повреждения златкой, что хорошо визуализируется иногда со значительного расстояния и облегчает поиск заселённых деревьев (см. рис. 1). Факт наличия ЯИУЗ фиксировали в том числе и по D-образным лётным отверстиям на стволе и ветвях, в которых иногда находились мёртвые имаго.

При возможности производили вскрытие коры и осмотр на наличие типичных извилистых ходов со светлой буровой мукой и личинок. В период лёта имаго кроны и поросль окашивали энтомологическим сачком. Видовую идентификацию личинок и имаго проводили в соответствии с опубликованными ключами [Illustrated Guide..., 2015].

Координаты обследуемых насаждений определяли при помощи мобильного приложения программы MAPS ME [<https://maps.me/>].

Фитосанитарное состояние осмотренных деревьев оценивали визуально по стандартной шкале состояний (1 – без признаков ослабления, 2 – ослабленные, 3 – сильно ослабленные, 4 – усыхающие, 5 – сухостой текущего года, 6 – сухостой прошлых лет)



Рис. 1. Деревья ясеня обыкновенного (А) и ясеня пенсильванского (В) с повреждениями *A. planipennis*: А – погибшая лесополоса *F. excelsior* с развившейся корневой порослью, Неклиновский р-н, окр. с. Синявское, сентябрь 2024 г.; В – отслаивание коры на заселённом стволе *F. pennsylvanica*, г. Ростов-на-Дону, август 2025 г. Фото авторов.

[Алексеев, 1989; Постановление..., 2020]. Средневзвешенную категорию фитосанитарного состояния насаждения (вычисляли согласно Постановлению Правительства РФ от 09.12.2020 № 2047 «Об утверждении Правил санитарной безопасности в лесах» [Постановление..., 2020] с изменениями [Трофимов, Трофимова, 2024] по формуле:

$$K_{cp} = \sum(P_i \times K_i)/100, \quad (1)$$

где P_i – доля каждой категории санитарного состояния, в %; K_i – категория санитарного состояния дерева ($K_i = 1$ – без признаков ослабления, 2 – ослабленные, 3 – сильно ослабленные, 4 – усыхающие, 5 – погибшие).

По шкале средневзвешенной категории состояния обследованные насаждения оценивали: 1–1,5 – без признаков ослабления; 1,51–2,5 – ослабленные; 2,51–3,5 – сильно ослабленные; 3,51–4,5 – усыхающие; более 4,5 – погибшие [Трофимов, Трофимова, 2024].

Учёт плотности и характера распределения лётных отверстий ЯИУЗ производился на модельных деревьях путём взятия проб (палеток) [Маслов, 2006]. На осматриваемых деревьях закладывали 2 палетки высотой 2,5 дм: нижнюю – по границе наиболее низко расположенного лётного отверстия, верхнюю – на высоте 1,7 м.

У каждого осмотренного дерева измеряли окружность ствола на уровне груди (1,3 м от земли), а также окружность заселённой части ствола посередине палеток. Плотность лётных отверстий (вычисляли по формуле [Маслов, 2006]):

$$\rho_{(л.о)} = n/(l \cdot o), \quad (2)$$

где n – число лётных отверстий на палетке, шт.; l – длина палетки по высоте ствола, дм; o – окружность ствола или заселённой его части на палетке, дм.

При анализе материала средние значения плотности лётных отверстий на двух учётных

палетках сравнивали с помощью непараметрического критерия Манна – Уитни для независимых выборок [Рунион, 1982].

Анализ распределения вредителя по длине ствола проводился на одном поваленном сухом ясене обыкновенном с частично отслоившейся корой (окр. х. Пятихатки, август 2024 г.). Участок заселения ЯИУЗ определялся по наличию на стволе характерных лётных отверстий и личиночных ходов. Измеряли высоту дерева, окружность ствола на высоте 1,3 м, длину заселённой части. Число учётных палеток и их местонахождение на стволе определяли согласно выборочному методу учёта на модельном дереве [Маслов, 2006]. Плотность заселения палеток определялась согласно формуле (2), указанной выше.

Результаты исследований

В 2022 г. поиски златки в насаждениях ясеней пенсильванского и обыкновенного в Ростове-на-Дону и Таганроге дали отрицательные результаты. В 2022–2023 гг. в регионе вредителя в основном регистрировали на удалении в нескольких десятках километров от городов и исключительно на ясене пенсильванском, но в г. Ростов-на-Дону (2023 г.) были отмечены единичные очаги в куртинных насаждениях. Однако уже в 2024 г. массовые повреждения как *F. pennsylvanica*, так и *F. excelsior* регистрировали в парках и уличных насаждениях г. Ростов-на-Дону (табл. 1).

К настоящему времени распространение ЯИУЗ подтверждено на площади, охватыва-

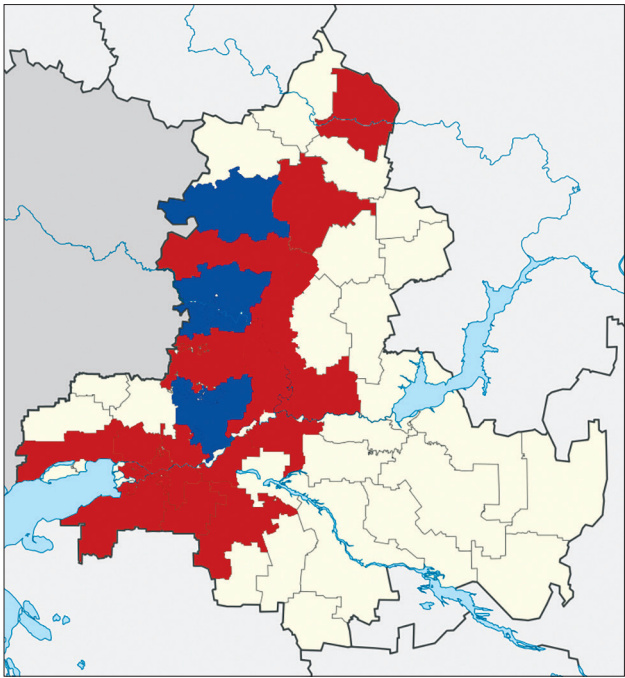


Рис. 2. Распространение ЯИУЗ в Ростовской области на конец сентября 2025 г.: закрашены красным – районы обнаружения имаго или личинок *A. planipennis*; синим – районы визуальной документации повреждения ясеней (без находок самого насекомого).

ющей 40% Ростовской области (рис. 2; см. табл. 1).

Вредитель очень широко распространён на территории г. Ростов-на-Дону (рис. 3), где обнаружен в различных типах насаждений ясеня: в искусственных лесных массивах разной конструкции и хозяйственного назначения; в парках; в линейных, аллеиных уличных насаждениях; в куртинных насаждениях; на одиночных деревьях среди плотной высотной застройки (табл. 2).

Таблица 1. Распространение *Agrilus planipennis* в Ростовской области в 2022–2025 гг.

№	Район, город	Координаты находок (с. ш., в. д.)	Вид ясеня*	Тип насаждений**	Результаты обследования***			
					2022	2023	2024	2025
1	Аксайский район	47.1013, 39.8719	<i>F. p.</i>	ПЛ	+	-	-	-
		47.1293, 39.8836						
2	Азовский район	46.9469, 38.9419	<i>F. p.</i>	ПЛ	-	+	-	-
		46.9201, 39.2265			-	+	-	-
		46.9411, 39.215			-	+	-	-
3	Красносулинский район	48.0708, 40.1442	<i>F. p.</i>	ЛА	-	+	-	-
		47.8120, 40.1761			-	+	+	-
		47.5891, 40.1131			-	+	-	-
		47.9978, 39.8791		ПЛ	-	-	—	-

4	Неклиновский район	47.2852, 39.2210	<i>F. p.</i>	ЛЖ	+	+	+	-
		47.2856, 39.3765			-	+	+	-
		47.2868, 39.1941			+	+	+	-
		47.3122, 39.0035			-	-	+	-
		47.2827, 39.2771	<i>F. ex.</i>	ПЛ	-	+	+	-
		47.3196, 39.1870			-	-	+	-
5	Мясниковский район	47.2719, 39.3226	<i>F. p.</i>	ОП	+	+	+	+
6	г. Ростов-на-Дону	47.2779, 39.7192	<i>F. p.</i>	ОП	-	-	+	+
		47.2414, 39.7561	<i>F. p.</i> , <i>F. ex.</i>	П	—	—	+	+
		47.1854, 39.6254 47.1856, 39.6181	<i>F. p.</i>	РН	-	-	+	-
		47.2173, 39.7741			-	-	+	-
		47.2371, 39.7592 47.2366, 39.7596 47.2337, 39.7429	<i>F. p.</i> , <i>F. ex.</i>	УН	-	-	+	-
		47.2933, 39.7831			-	-	+	-
		47.2527, 39.7889	<i>F. p.</i>	РН	-	-	+	-
		47.2683, 39.7347		П	-	-	+	-
		47.2392, 39.7000		П	-	-	+	+
		47.2320, 39.6117 47.2348, 39.5890 47.2356, 39.6026 47.2258, 39.6290		КУН	-	+	+	-
		47.1988, 39.6621	<i>F. o.</i>	ЛН	-	-	+	+
7	г. Таганрог	47.2203, 38.9227	<i>F. ex.</i>	П	—	-	-	-
8	Кашарский район	49.0042, 40.7267	<i>F. p.</i>	ПЛ	-	-	+	-
9	Верхнедонской район	49.4642, 41.1207	<i>F. p.</i>	ЛА	-	-	+	-
10	Багаевский район	47.2754, 40.3998	<i>F. p.</i>	ЛА	-	-	+	-
11	Зерноградский район	46.6644, 40.2218	<i>F. p.</i>	ПЛ	-	-	+	-
		46.6562, 40.2339			-	-	+	-
12	Кагальницкий район	47.0058, 39.9599	<i>F. p.</i>	ЛА	-	-	+	-
13	Семикаракорский район	47.0722, 40.6644	<i>F. p.</i>	ПЛ	-	-	+	-
		47.5089, 40.9050			-	-	+	-
14	Тарасовский район	48.7499, 40.0791	<i>F. p.</i>	ЛЖ	-	-	+	-
		48.6431, 40.3335		ЛР	-	—	+	-
15	Усть-Донецкий район	47.6924, 40.7671	<i>F. ex.</i>	ЛА	-	-	—	+
		47.5316, 40.6215	<i>F. p.</i>		-	-	—	+
16	Константиновский район	47.6356, 41.1195	<i>F. p.</i>	ЛА	-	-	—	+
17	Белокалитвенский район	48.1979, 40.7734	<i>F. p.</i>	ПЛ	-	-	-	+

* Вид ясеня: *F. p.* – *Fraxinus pennsylvanica*; *F. o.* – *F. ornus*; *F. ex.* – *F. excelsior*.

** Тип насаждений: ПЛ – полезащитная лесополоса; ЛА – лесополоса вдоль автодороги; П – парк; ЛН – линейные насаждения у дороги; ЛЖ – лесополоса вдоль железной дороги; РН – рекреационные насаждения; ЛР – лесополоса вдоль ручья; ОП – озеленительные посадки; УН – уличные насаждения; КУН – куртинные уличные насаждения.

*** Результаты обследования: + – наличие ЯИУЗ; — – отсутствие ЯИУЗ; - – обследования не проводились.

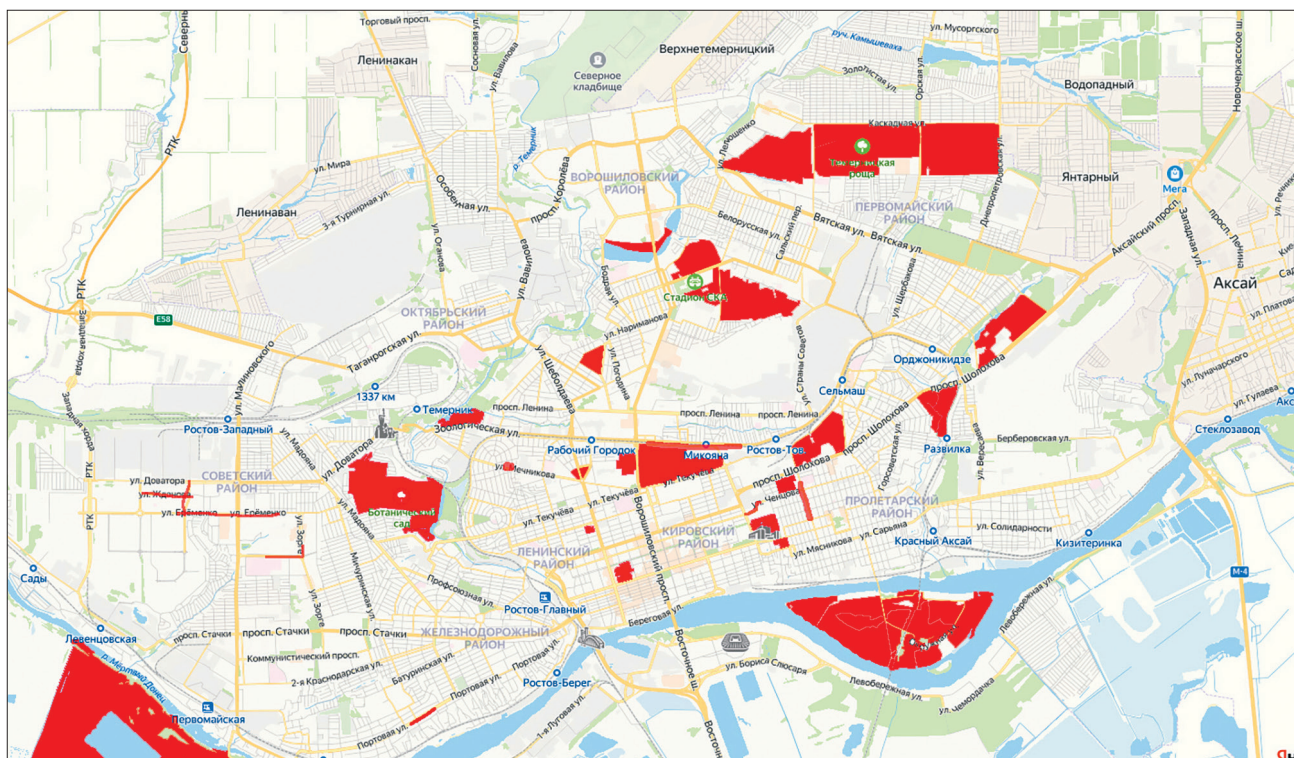


Рис. 3. Выявленные очаги ЯИУЗ на территории г. Ростов-на-Дону (2024–2025 гг.).

Таблица 2. Плотность заселения ясеней *A. planipennis* в различных типах насаждений Ростовской области (август-сентябрь 2024 г.)

№	Тип насаждения*, координаты (с. ш., в. д.)	Всего деревьев	Вид ясен**	Диаметр ствола на уровне груди, см $\bar{x} \pm S.E.$ (min–max)	Высота 1-й палетки от земли, см $\bar{x} \pm S.E.$ (min–max)	Плотность лётных отверстий на 1-й палетке $\bar{x} \pm S.E.$ (min–max)	Плотность лётных отверстий на 2-й палетке $\bar{x} \pm S.E.$ (min–max)
1	Парк Островского 47.2418, 39.7559	13	F. p., F. ex.	40,2±22,0 (16,9–84,7)	80,6±50,0 (10,0–175,0)	0,2±0,2a (0,1–0,7)	0,4±0,3a (0,1–1,1)
2	Парк Авиаторов 47.2528, 39.7891	5	F. p.	33,4±9,1 (24,8–46,2)	64,6±31,1 (13,0–95,0)	0,2±0,2a (0,1–0,4)	0,5±0,6a (0,1–1,6)
3	АН 47.2302, 39.6294	8	F. p.	40,6±12,9 (26,8–69,7)	69,7±37,9 (12,0–130,0)	0,2±0,1a (0,1–0,3)	0,2±0,1a (0,1–0,4)
4	ЛН 47.1988, 39.6621	24	F. o.	16,7±4,8 (4,5–21,7)	39,7±39 (11,0–139,0)	0,2±0,2a (0,1–0,8)	0,2±0,4a (0,1–1,5)
5	ПЛ 47.3196, 39.1870	10	F. ex.	24,2±2,5 (20,4–28,0)	82,9±46,5 (25,0–150,0)	0,3±0,2a (0,1–0,7)	0,6±0,3a (0,2–1,1)
6	ПЛ 47.2827 39.2771	8	F. ex.	5,5±1,2 (3,8–7,6)	42,8±16,1 (17,0–66,0)	1,0±0,6a (0,3–1,8)	0,7±0,6a (0,2–1,9)

* Тип насаждений: ПЛ – полевая лесополоса Неклиновский район; ЛН – линейные насаждения у дороги г. Ростов-на-Дону; АН – аллеи насаждения г. Ростов-на-Дону.

** Вид ясеня: F. p. – *Fraxinus pennsylvanica*; F. ex. – *F. excelsior*; F. o. – *F. ornus*.

Примечание. Приводятся средние показатели диаметров стволов на модельных участках, высоты 1-й палетки, плотности заселения, в скобках – минимальные/максимальные показатели (min–max); $\bar{x}$ – среднее арифметическое; S.E. – стандартная ошибка среднего. Внутри строки недостоверные различия ($p \geq 0,05$) обозначены одинаковыми (a) буквами (критерий Манна – Уитни).

Плотность лётных отверстий на учётную палетку составляла от 0,1 до 1,6 на дм² в парковых насаждениях, от 0,1 до 0,4 на дм² в аллейных уличных насаждениях, от 0,1 до 1,5 на дм² в линейных насаждениях вдоль дорог и от 0,1 до 1,9 на дм² в полезащитных лесополосах (см. табл. 2).

В 2025 г. нами были обнаружены повреждения златкой молодых деревьев ясеня белого (линейные насаждения вдоль оживлённой дороги улицы Портовой г. Ростов-на-Дону). По словам местных жителей, деревья были высажены 5–6 лет назад крупномерами (около 3 м в высоту); происхождение саженцев достоверно выяснить не удалось.

По нашим наблюдениям, в Ростовской области *A. planipennis* повреждает как старые, так и молодые деревья, включая корневую поросль. На модельном участке в окрестностях с. Синявское повреждённые златкой взрослые деревья в лесополосе к июлю 2024 г. погибли (табл. 3, п. 6), из-за чего вредитель начал осваивать поросль и водяные побеги.

На одном стволе или побеге отмечалось от одной до четырёх личинок, при этом их ход иногда шёл по спирали вокруг стволика (рис. 4). Развитие ЯИУЗ отмечено на стволах поросли диаметром 3,18–7,6 см со средним значением $5,08 \pm 0,39$ (выборка $n = 11$). Также выявлено заселение водяного побега диаметром 1,75 см.

На всех модельных участках нижние (уровень 1-го лётного отверстия) и верхние (1,7 м от земли) учётные палетки на деревьях по плотности лётных отверстий достоверно не отличались ($p \geq 0,05$) (см. табл. 2). У ослабленных деревьев с корневой порослью, закрывающей нижнюю часть ствола, 1-е лётные отверстия чаще всего фиксировались нами выше по стволу, в его освещённой части (на расстоянии 60–90 см от земли). У деревьев, растущих на некотором расстоянии друг от друга (2–8 м), с хорошо освещённой нижней частью ствола в местах, где отсутствовал высокий травяной покров и лиственной опад (например, в парках), лётные отверстия

Таблица 3. Категории состояния ясеней (*Fraxinus* spp.), повреждённых ясеневой узкотелой изумрудной златкой в различных типах насаждений, на территории Ростовской области (2024 г.)

№	Тип насаждения, координаты (с. ш., в. д.)	Всего деревьев	Диаметр ствола на уровне груди, см $\bar{x} \pm S.E.$ (min–max)	Вид ясеня*	Доля деревьев (P_i , %), отнесённых к разным категориям состояния (K_i)						Средневзвешенная категория состояния ($K_{ср}$)
					1	2	3	4	5	6	
1	Парк Островского 47.2418, 39.7559	40	$42,0 \pm 17,5$ (12,1–84,7)	<i>F. p.</i> , <i>F. ex.</i>	25	20	20	30	5	0	2,7
2	Парк Авиаторов 47.2528, 39.7891	32	$33,9 \pm 8,7$ (17,8–54,0)	<i>F. p.</i>	3	22	56	19	0	0	2,9
3	Аллейные насаждения 47.2302, 39.6294	20	$30,6 \pm 4,0$ (23,6–37,3)	<i>F. p.</i>	0	0	30	60	10	0	3,8
4	Придорожные линейные насаждения 47.1988, 39.6621	24	$16,7 \pm 4,8$ (4,5–21,7)	<i>F. o.</i>	0	42	37	21	0	0	2,8
5	Полезащитная лесополоса, 47.3196, 39.1870	15	$26,6 \pm 4,9$ (18,5–37,3)	<i>F. ex.</i>	0	7	27	53	13	0	3,7
6	Полезащитная лесополоса 47.2827, 39.277	15	$44,5 \pm 15,3$ (23,2–72,3)	<i>F. ex.</i>	0	0	0	0	0	100	6

* Вид ясеня: *F. p.* – *Fraxinus pennsylvanica*; *F. ex.* – *F. excelsior*; *F. o.* – *F. ornus*.

Примечание. Приводятся средние показатели диаметров стволов на модельных участках, в скобках – минимальные/максимальные показатели (min–max); $\bar{x}$ – среднее арифметическое; S.E. – стандартная ошибка среднего.



Рис. 4. Повреждения молодой поросли ясеня обыкновенного ясеновой изумрудной узкотелой златкой: А – ход личинки в побеге; В – лётное отверстие (показаны стрелками), Неклиновский рн, окр. ст. Синявская, август, 2025 г. Фото авторов.

фиксируются у корневой шейки, а у трёх деревьев – даже на корнях, выступающих над поверхностью грунта (рис. 5).

Ввиду невозможности рубки деревьев нам удалось проанализировать характер распределения лётных отверстий по всему стволу только у одного погибшего поваленного ясеня обыкновенного (высота дерева 9 м, диаметр на уровне груди 15,9 см) на модельном участке в полевом лесополосе около х. Пятихатки. Зона заселения златкой располагалась в нижней и средней части ствола, нижнее лётное отверстие находилось на высоте 1,3 м от корневой шейки, протяжённость заселённой части ствола составила 5 м (56% всей длины). При этом верхняя часть кроны и ветви имели следы повреждения жуками-короедами (предположительно *Hylesinus* sp.) при отсутствии следов заселения ЯИУЗ.

Обсуждение

Результаты мониторинга, проведённого в Ростовской области в 2022–2025 гг., сви-



Рис. 5. Лётные отверстия (обведены красным) ясеновой изумрудной узкотелой златки на надземной части корня, г. Ростов-на-Дону, парк Островского, август 2025 г. Фото авторов.

детельствуют о широком распространении ЯИУЗ на территории данного региона. Несмотря на первую находку вредителя в г. Ростов-на-Дону в 2021 г. [Orlova-Bienkowskaja, Bienkowski, 2022], все последующие находки в 2022 г. и большая часть находок в 2023 г. сделаны в придорожных лесополосах. По нашему мнению, более позднее проявление популяций ЯИУЗ в населённых пунктах свидетельствует в пользу гипотезы о распространении вредителя через расположенные вдоль автомобильных и железных дорог лесополосы с доминированием ясеня [Афонин и др., 2020; Егоров и др., 2022; Николаева, Емельянова, 2024]. По ним *A. planipennis*, наращивая свою численность, мог проникать в локальные и менее доступные для быстрого заселения городские насаждения. Высокие показатели плотности заселения ясеней и в лесополосах мы связываем не столько с при-

уроченностью вредителя к определённым типам насаждений или виду рода *Fraxinus*, а сколько с их более ранним заселением в сравнении с городскими насаждениями, о чём свидетельствует большое количество усыхающих и погибших деревьев в лесополосах, задокументированное в 2024 г.

Златка в первую очередь заселяет кроны ясеней и лишь позднее спускается вниз по стволам, где её присутствие выдают характерные D-образные лётные отверстия [Волкович, Мозолевская, 2014; Николаева, Емельянова, 2024], соответственно плотность заселения верхней части ствола должна быть выше нижней [Мозолевская и др., 2008; Selikhovkin et al., 2022]. Нам не удалось выявить достоверных различий в плотности распределения лётных отверстий на доступной для осмотра высоте ствола (от корневой шейки до 2 м – см. табл. 2). Вероятно, их распределение зависит не от высоты, а от освещённости и ориентации по сторонам света, что, к примеру, было отмечено в работе Ванга с соавторами [Wang, 2010], которые наблюдали большую плотность лётных отверстий на южной стороне дерева.

Несмотря на то что ЯИУЗ повреждает деревья, растущие как на открытых пространствах, так и в глубине лесного массива [Naack et al., 2002], она предпочитает более освещённые места и менее сомкнутые кроны [Николаева, Емельянова, 2024]. Существенных различий между заселением опушечных деревьев и деревьев в центре разреженного массива, а также одиночных деревьев нами в Ростовской области отмечено не было. Однако в загущенных посадках ясени были повреждены ЯИУЗ в меньшей степени, чем в разреженных, что согласуется с наблюдениями других авторов [Liu et al., 2003]. При этом в загущенных ясеневых посадках на ослабленных деревьях в большей степени присутствовали местные ксилофаги, чем чужеродная златка. Мы предполагаем, что у чужеродной златки и комплекса местных ксилофагов существует конкуренция за трофический ресурс. В 2024 и 2025 гг. в лесополосах Усть-Донецкого района деревья ясеня пенсильванского и ясеня обыкновенного, относящиеся к 3–5-й категории состояния, были в значительной степени

освоены местными лубоедами *Hylesinus* и древесницей въедливой (*Zeuzera pyrina* L.) с отсутствием или с единичными лётными отверстиями ЯИУЗ.

В литературе данные по повреждаемости ясеней златкой противоречивы. Согласно наблюдениям одних авторов, ЯИУЗ повреждает ясени всех возрастов: от молодых (4–5 см в диаметре) до взрослых деревьев диаметром более метра [Naack et al., 2002]. По данным других исследователей, молодые экземпляры, деревья с тонкой корой и с малым диаметром ствола, а также деревья порослевого происхождения обычно не повреждаются [Баранчиков и др., 2014; Николаева, Емельянова, 2024]. Нами зафиксирован факт массового заселения ветвей (включая водяные побеги) и поросли диаметром вплоть до 1,75 см, что меньше минимального диаметра заселённого ствола (около 3 см), указанного в работе китайских исследователей [Wang et al., 2010].

Осмотр поваленного ясеня, осуществлённый нами в Неклиновском районе Ростовской области, показал, что значительная часть ствола (до 5 м включительно) была заселена златкой. В то же время в верхней части ствола (длиной около 3 м) следы златки отсутствовали, но при этом крона была сильно повреждена местными видами короедов. Подобное явление отмечалось как в природном ареале вида (на российском Дальнем Востоке) [Юрченко и др., 2007], так и в регионах инвазии – Подмосковье [Мозолевская и др., 2008], Ленинградской области [Селиховкин и др., 2023]. В одном из придорожных насаждений (окр. ж/д ст. 1300 км, Неклиновский р-н) нами наблюдалось массовое заселение короедами стволов ясеня пенсильванского, сильно повреждённого ЯИУЗ в предыдущий год, при этом заселение шло по участку, ранее атакованному златкой.

Результаты анализа фитосанитарного состояния ясеней (*F. pennsylvanica*, *F. excelsior*, *F. ornus*), повреждённых златкой в Ростовской области, вызывают серьёзные опасения. Наиболее благоприятное состояние деревьев отмечено нами в парках, при этом средне-взвешенная категория их состояния оценена нами как «сильно ослабленные». Хуже ситуация обстояла с уличными аллеями и ли-

нейными насаждениями, а также с лесополосами, состояние которых характеризовалось как «усыхающие» или «погибшие» (см. табл. 3). Примечательно, что плотность заселения деревьев в парках и лесополосах была сопоставима (см. табл. 2). Следует упомянуть, что оценка состояния деревьев проводилась в сезон 2024 г., визуальный осмотр тех же насаждений в парках в 2025 г. показал ухудшение состояния большинства деревьев до категории «усыхающие» или «погибшие».

Вероятнее всего, большая часть деревьев на обследованных нами модельных участках в ближайшие годы погибнет. Вероятность восстановления повреждённых насаждений ясеня, описанная для Москвы [Трофимов, Трофимова, 2024], по нашему мнению, в Ростовской области оценивается как низкая. Деревья, произрастающие в условиях хронического водного дефицита, за пределами своего экологического оптимума не имеют сопоставимых ресурсов для восстановления. В парковой зоне нами отмечены многочисленные деревья с погибшими стволами, но имеющие корневую поросль и водяные побеги. При этом выглядевшие в 2024 г. совершенно здоровыми побеги и поросль в 2025 г. массово погибли при отсутствии их заселения вредителем (рис. 6).

На достаточно стремительную гибель множества деревьев, на наш взгляд, могли повлиять погодные условия последних двух лет, характеризовавшиеся резкими перепадами температур в январе – марте (от -12°C до $+10^{\circ}\text{C}$, от $+3^{\circ}\text{C}$ до $+20^{\circ}\text{C}$ и т.д. за 4–6 дней), а также длительными засухами летом и осенью в сочетании с температурами до $+38-40^{\circ}\text{C}$, и комфортные условия для массового размножения златки – разреженность древостоя и хорошая освещённость.

Заключение

По результатам четырёхлетнего мониторинга установлено, что значительная часть территории произрастания ясеня в Ростовской области, особенно в её западной части, уже заселена ясеновой изумрудной узкотелой златкой. В неохваченных обследованием районах вредитель, вероятно, также присутствует (при низкой трудно поддающейся вы-



Рис. 6. Дерево ясеня пенсильванского, заселённое ЯИУЗ, с усохшими водяными побегами, г. Ростов-на-Дону, парк Островского, август 2025 г. Фото авторов.

явлению численности), за исключением возмозможных засушливых территорий.

Основные массивы ясеневых насаждений области находятся в критическом состоянии: старовозрастные деревья гибнут и усыхают, молодые посадки и поросль активно заселяются златкой. Мероприятия по обрезке заражённых деревьев, применяемые в городских парках, не оказывают положительного влияния на регулирование численности популяции ЯИУЗ. Практикуемая обрезка, а не удаление сильно заражённых, но ещё живых деревьев способствует формированию «метлообразной» кроны, внутри которой вредитель продолжает развиваться и заселять новые ветви, поддерживая численность популяции. Формирующаяся вокруг стволов усыхающих деревьев поросль также не удаляется, и на ней

активно питаются имаго в период лёта, а по мере утолщения стволов происходит её заселение личинками.

Единственным эффективным решением видится замена существующих ясеневых насаждений в области устойчивыми видами ясеня (например, восточноазиатскими), как это предложено в работе Баранчикова с соавт. [2024a], либо другими древесными породами.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Благодарности

Авторы выражают глубокую благодарность анонимным рецензентам за ценные замечания и рекомендации.

Литература

- Алексеев В.А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. № 4. С. 51–54.
- Афонин А.Н., Егоров А.А., Скворцов К.И. Ясеновая изумрудная узкотелая златка *Agrilus planipennis* Fairmaire (Coleoptera: Buprestidae): путешествие из Москвы в Санкт-Петербург – реально? // в кн.: Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах (XI Чтения памяти О.А. Катаева): мат. Всероссийской конференции с международным участием / Д.Л. Мусолин, Н.И. Кириченко, А.В. Селиховкин (ред.). СПб.: СПбГЛТУ, 2020. С. 57–58.
- Баранчиков Ю.Н., Бабичев Н.С., Сперанская Н.Ю., Демидко Д.А., Волкович М.Г., Снигирева Л.С., Акулов Е.Н., Кириченко Н.И. Ясеновая изумрудная узкотелая златка *Agrilus planipennis* Fairmaire (Coleoptera: Buprestidae) на Алтае (Южная Сибирь) // Сибирский лесной журнал. 2024а. № 5. С. 79–88.
- Баранчиков Ю.Н., Добролюбов Н.Ю., Семёнов С.М. Изменения климатического ареала ясеневой узкотелой златки *Agrilus planipennis* Fairmaire (Coleoptera: Buprestidae) в Северном полушарии // Российский журнал биологических инвазий. 2024б. № 3. С. 14–26.
- Баранчиков Ю.Н., Серая Л.Г., Гринаш М.Н. Все виды европейских ясеней неустойчивы к узкотелой златке *Agrilus planipennis* Fairmaire (Coleoptera: Buprestidae) – дальневосточному инвайдеру // Сибирский лесной журнал. 2014. № 6. С. 80–85.
- Волкович М.Г. Узкотелая златка *Agrilus planipennis* – новый опаснейший вредитель ясеней в европейской части России. 2007. https://www.zin.ru/animalia/coleoptera/rus/eab_2007.htm
- Волкович М.Г., Мозолевская Е.Г. Десятилетний «юбилей» инвазии ясеневой изумрудной узкотелой златки *Agrilus planipennis* (Coleoptera: Buprestidae) в России: итоги и перспективы // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2014. № 207. С. 8–19.
- Володченко А.Н., Сергеева Е.С. Первая находка чужеродного вида *Agrilus planipennis* Fairmaire, 1888 (Coleoptera: Buprestidae) в Саратовской области // Полевой журнал биолога. 2023. Т. 5, № 1. С. 42–48. DOI: 10.52575/2712-9047-2023-5-1-42-48
- Донскими экспертами выявлен впервые новый для республики карантинный объект (web-страница). <https://fczerna.ru/news/?NAME=donskimi-ekspertami-vyyavlen-vpervye-novyy-dlya-respubliki-karantinnyy-obekt> (проверено 15.08.2025).
- Егоров А.А., Афонин А.Н., Скворцов К.И., Милютин Е.А. Вероятность естественного распространения ясеневой изумрудной узкотелой златки *Agrilus planipennis* Fairmaire (Coleoptera, Buprestidae) по зелёным насаждениям вдоль трассы М10 от Москвы до Санкт-Петербурга // Энтомологическое обозрение. 2022. Т. 101, № 3. С. 545–556.
- Журавлёва Е.Н., Карпун Н.Н. Первая находка ясеневой изумрудной узкотелой златки (*Agrilus planipennis* Fairmaire) в Ставрополе // Субтропическое и декоративное садоводство. 2023. С. 169–178.
- Зозулин Г.М. Леса Нижнего Дона. Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского университета, 1992. 208 с.
- Ижевский С.С. Угрожающие находки ясеневой изумрудной узкотелой златки *Agrilus planipennis* в Московском регионе. 2007 (web-страница). <http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/agrplaiz.htm> (проверено 16.07.2025).
- Касаткин Д.Г., Мещерякова И.С. Новые данные о распространении и вредоносности *Agrilus planipennis* (Coleoptera: Buprestidae) в Ростовской области: мат. Международной научно-практической конференции «Защита и карантин растений. Здоровые растения – здоровая нация»: 10–13 декабря 2024 г. // Фитосанитария и карантин растений. Спецвыпуск. 2024. № 4 S (20A). С. 36.
- Маслов А.Д. Методические рекомендации по надзору, учёту и прогнозу массовых размножений стволовых вредителей и санитарного состояния лесов. Пушкино, 2006. 68 с.
- Мозолевская Е.Г., Исмаилов А.И., Алексеев Н.А. Очаги нового опасного вредителя ясеня – изумрудной узкотелой златки в Москве и Подмоскowie // Лесной вестник. 2008. Вып. 1. С. 53–59.
- Николаева Н.Е., Емельянова А.А. Развитие очага поражения ясеней г. Твери ясеневой изумрудной златкой *Agrilus planipennis* Fairmaire (Coleoptera: Buprestidae) // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2024. № 4 (76). С. 64–81.
- Постановление Правительства РФ от 09.12.2020 № 2047 «Об утверждении Правил санитарной безопасности в лесах» (база данных). <https://base.garant.ru/75037636/> (проверено 18.08.2025).
- Романчук Р.В., Мещерякова И.С., Поушкова С.В., Касаткин Д.Г., Хачиков Э.А., Купрюшкин Д.П. К распространению ясеневой изумрудной узкотелой златки *Agrilus planipennis* (Coleoptera: Buprestidae) на юге Ростовской области // Экосистемы. 2022. № 32. С. 33–41.

- Рунион Р. Справочник по непараметрической статистике: современный подход. М.: Финансы и статистика, 1982. 198 с.
- Селиховкин А.В., Волкович М.Г., Кази И.М., Поповичев Б.Г., Осечкина Т.А. Популяционные характеристики и новые находки ясеневой узкотелой изумрудной златки *Agrilus planipennis* Fairm. (Coleoptera, Buprestidae) в Санкт-Петербурге в 2022 г. // *Энтомологическое обозрение*. 2023. Т. 102, вып. 1. С. 35–43.
- Трофимов В.Н., Трофимова О.В. Состояние посадок ясеня пенсильванского *Fraxinus pennsylvanica* Marsh в Московском регионе после инвазии ясеневой узкотелой златки *Agrilus planipennis* Fairmaire (Coleoptera, Buprestidae) // *АгроЭкоИнфо: электронный научно-производственный журнал*. 2024. № 2 http://agroecoinfo.ru/STATYI/2024/2/st_227.pdf (проверено 18.08.2025).
- Щуров В.И., Замотайлов А.С. Первые находки ясеневой изумрудной узкотелой златки *Agrilus planipennis* Fairmaire, 1888 (Coleoptera : Buprestidae) в Краснодарском крае // Биологическое разнообразие Кавказа и юга России: мат. XXIV Междунар. науч. конф., 17–20 ноября Магас, Махачкала: АЛЕФ, 2022. С. 558–565.
- Юрченко Г.И., Турова Г.И., Кузьмин Э.А. К распространению и экологии ясеневой изумрудной узкотелой златки (*Agrilus planipennis* Fairmaire) на Дальнем Востоке России // *Чтения памяти А.И. Куренцова*. Дальнаука. 2007. Вып. 18. С. 94–98.
- Anulewicz A.C., McCullough D.G., Cappaert D.L. & Poland T.M. Host range of the emerald ash borer (*Agrilus planipennis* Fairmaire) (Coleoptera: Buprestidae) in North America: results of multiple-choice field experiment // *Environmental Entomology*. 2008. Vol. 37, no. 1, P. 230–241.
- Drogvalenko A.N., Orlova-Bienkowskaja M.J., Bieńkowski A.O. Record of the emerald ash borer (*Agrilus planipennis*) in Ukraine is confirmed // *Insects*. 2019. Vol. 10 (10). P. 338
- Haack R.A., Jendek E., Liu H., Marchant K.R., Petrice T.R., Poland T.M., Ye H. The Emerald Ash Borer: a new exotic pest in North America // *Newsletter Michigan Entomological Society*. 2002. Vol. 47, no. 3&4. P. 1–5.
- Illustrated guide to the emerald ash borer *Agrilus planipennis* Fairmaire and related species (Coleoptera, Buprestidae) / M.L. Chamorro, E. Jendek, R.A. Haack, T.R. Petrice, N.E. Woodley, A.S. Konstantinov, M.G. Volkovitsh, Xing-Ke Yang, V.V. Grebennikov, S.W. Lingafelter. Pensoft: Sofia-Moscow, 2015. 199 p.
- Liu H.P., Bauer L.S., Gao R.T., Zhao T.H., Petrice T.R. & Haack R.A. Exploratory survey for the emerald ash borer, *Agrilus planipennis* (Coleoptera: Buprestidae), and its natural enemies in China. *Great Lakes Entomologist*. 2003. Vol. 36, no. 3&4. P. 191–204.
- Orlova-Bienkowskaja M.J., Bieńkowski A.O. Southern range expansion of the emerald ash borer, *Agrilus planipennis*, in Russia threatens ash and olive trees in the Middle East and Southern Europe // *Forests*. 2022. Vol. 13 (4), no. 541. 14 p. <https://doi.org/10.3390/f13040541>
- Orlova-Bienkowskaja M.J., Drogvalenko A.N., Zabaluev I.A., Sazhnev A.S., Peregudova E.Y., Mazurov S.G., Komarov E.V., Struchaev V.V., Martynov V.V., Nikulina T.V., Bieńkowski A.O. Current range of *Agrilus planipennis* Fairmaire, an alien pest of ash trees, in European Russia and Ukraine // *Annals of Forest Science*. 2020. Vol. 77, no. 29. 14 p. <https://doi.org/10.1007/s13595-020-0930-z>
- Selikhovkin A.V., Musolin D.L., Popovichev B.G., Merkuryev S.A., Volkovitsh M.G., Vasaitis R. Invasive populations of the emerald ash borer *Agrilus planipennis* Fairmaire, 1888 (Coleoptera: Buprestidae) in Saint Petersburg, Russia: A hitchhiker? // *Insects*. 2022. Vol. 13, no. 2: 191. DOI: 10.3390/insects13020191
- Zviagintsev V.B., Kirichenko N.I., Chernik M.I., Seraya L.G., Baranchikov Yu.N. The Emerald ash borer *Agrilus planipennis* Fairmaire (Coleoptera: Buprestidae) invaded Belarus. *Acta Biologica Sibirica*. 2025. Vol. 11. P. 847–861. <https://doi.org/10.5281/zenodo.16744135>
- Wang X.Y., Yang Z.Q., Gould J.R., Zhang Y.N., Liu G.J., Liu E.S. The biology and ecology of the emerald ash borer, *Agrilus planipennis*, in China // *Journal of Insect Science*. 2010. Vol. 10. Article 128. P. 1–23. available online: insectscience.org/10.128

THE EMERALD ASH BORER *AGRILUS PLANIPENNIS* FAIRMAIRE, 1888 (COLEOPTERA: BUPRESTIDAE) IN ROSTOV REGION: RESULTS OF FOUR-YEAR MONITORING

© 2025 Kasatkin D.G.^{1,3*}, Meshcheryakova I.S.^{2,3**}

¹ FSBI “All-Russian Center for Plant Quarantine”

344037, Rostov region, Rostov-on-Don, 20-th line 43/16

² Donskoy branch of the FSBI «Federal Center for Assessment of Safety and Quality of Agricultural Products»

344034, Rostov region, Rostov-on-Don, Sinyavsky alley, 21 v

³ Rostov branch of the Russian Entomological Society

e-mail: *dorcadion@yandex.ru, **inna_levchenko22@mail.ru

The results of the four-year monitoring (2022–2025) of the emerald ash borer (EAB) *Agrilus planipennis* Fairmaire in the Rostov Region are presented. During this period, the pest widely spread across the region, infesting ash stands in 18 (primarily in the western part) of the region’s 43 administrative districts (i.e., 40% of the region’s area). As a result, quarantine phytosanitary zones were established in the region over a total area of 3.186 million hectares. By the end of 2025, more than 90% of ash trees of three species (*Fraxinus pennsylvanica*, *F. excelsior*, and *F. ornus*) were damaged significantly in shelterbelts, roadside forest belts, recreational areas, and street plantings; 30 to 60% of the trees were dying, and about 20% were already dead. The infestation of ash trees varied: 0.1 to 1.9 exit holes per 1 dm² of bark surface were recorded on ashes in shelterbelts and from 0.1 to 1.6 per dm² in urban landscapes. A study of 68 model trees in the Neklinovsky District and in the city of Rostov-on-Don demonstrated no significant differences in the density of exit holes across trunk height from 0 to 2 m. Three cases of tree roots infestation by EAB were documented in park stands in Rostov-on-Don. In the studied stands, mature trees of *F. pennsylvanica* exhibited more intense bark cracking than *F. excelsior*—in 90% of cases, the bark appeared trimmed, with significant light-colored areas visible from a distance. In the forest belts of the region, a mass infestation of young shoots with a diameter of 3.18–7.6 cm and epicormic branch with a diameter of 1.75 cm has been detected. A negative forecast has been given for the plantings of *Fraxinus* spp. in the Rostov Region.

Key words: EAB, plantings of ashes (*Fraxinus* spp.), distribution, phytosanitary situation, Rostov-on-Don.

ОЦЕНКА ИНВАЗИОННЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ ПО СТЕПЕНИ ИХ ВОЗДЕЙСТВИЯ НА ОКРУЖАЮЩУЮ СРЕДУ И ЧЕЛОВЕКА

©2025 Морозова О.В.¹, Попченко М.И.²

Институт географии Российской академии наук, Москва, 119017, Россия

e-mail: ¹olvasmor@mail.ru, ²popchenko_m@inbox.ru

Поступила в редакцию 11.09.2025. После доработки 15.10.2025. Принято к публикации 06.11.2025

Понимание воздействия, которое оказывают чужеродные виды на природу и человека, имеет решающее значение для определения приоритетов управления инвазиями, необходимое условие принятия таких решений – классификация по типам воздействия и ранжирование видов на этой основе. Для 147 инвазионных чужеродных видов растений Европейской России оценено воздействие на аборигенные виды, природные сообщества и среду обитания человека с помощью Общей системы оценок воздействия (Generic Impact Scoring System, GISS). Протокол GISS включает как экологические, так и социально-экономические критерии, основан на литературных данных (в данном исследовании для оценки использовано 689 публикаций), учитывает максимальное воздействие во вторичном ареале. Среди всех показателей преобладает воздействие на сельское хозяйство (растениеводство), среди экологических показателей наибольшие оценки у воздействия на экосистемы и косвенного воздействия на разные биотические группы, включая конкуренцию. Предложена оценка инвазивности видов с учётом распространения вида как инвазионного на территории Европейской России. Ранжирование видов по полученным показателям выявило неплохое соответствие с перечнем рекомендованных экспертами для списка самых опасных чужеродных видов России, но выбор приоритетов среди них затруднён без объективной оценки воздействия. В целом использование стандартизированных схем оценки воздействия и прозрачной процедуры для определения статуса воздействия чужеродных видов обеспечивает более надёжный подход при расстановке приоритетов в управлении и оценке рисков инвазий, чем просто экспертное мнение. Предложен список видов, в отношении которых в первую очередь необходимо принятие законодательных мер и разработка практических мер по ограничению их распространения.

Ключевые слова: инвазионные виды, сосудистые растения, оценка воздействия, Generic Impact Scoring System, региональное распространение, инвазивность, Европейская Россия.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-4-101-120

Введение

Оценка инвазионных видов по степени их воздействия на окружающую среду – одно из условий для принятия управленческих решений в отношении таких видов [Lodge et al., 2006; Ryšek, Richardson, 2010; Дгебуадзе, 2023]. Необходимым инструментом может служить научно обоснованная классификация, позволяющая ранжировать виды по оценке как степени ущерба, так и потенциального риска от их расселения.

Для оценки риска инвазий было предпринято много попыток, и число предложенных систем оценок велико: в одном из обзоров упомянуто 169 протоколов [Vilà et al., 2019]. Большинство схем оценки организовано как

система вопросов, каждый ответ на которые получает тот или иной балл в соответствии с предложенной шкалой. Вопросы касаются самых разных областей знания о тестируемых видах. Например, система, разработанная E. Weber и D. Gut для инвазионных растений Центральной Европы [Weber, Gut, 2004], содержит 12 вопросов, характеризующих распространение вида, его биогеографию, экологию и биологию и даже особенности систематического положения вида. Предпочтение в таких схемах отдано видовым особенностям. F. Essl и соавторы [Essl et al., 2011] отметили, что многие системы оценки риска методологически сфокусированы на значимости широкого распространения видов и видовых свойствах, способствующих

их расселению. Один из существенных недостатков большинства таких оценочных схем – возможность их применения, если судить по вопросам используемых алгоритмов, только для определённых групп организмов, что исключает сопоставление инвазионных видов разных биотических групп по совокупности оценок.

В некоторой степени ранжирование видов по оказываемому воздействию реализовано в Чёрных книгах при выделении групп по значимости их влияния на природную среду [Виноградова и др., 2009, 2011; и др.]. Для обоснования группы растений, которые изменяют среду, Н.Н. Панасенко [2013] разработал балльную шкалу критериев, среди последних в общем виде включены также последствия внедрения вида в природное сообщество. С.А. Сенатор и Ю.К. Виноградова [Senator, Vinogradova, 2024] представили протокол описания состояния популяций инвазионных видов растений, где также предлагается отметить, на какие особенности природных сообществ чужеродный вид оказывает влияние: среду обитания, структуру, видовой состав сообщества, отдельные виды. Оценка риска в таком протоколе не проводится, но, по мнению авторов, подобное описание инвазионных видов будет способствовать выработке критериев оценки их воздействия.

Системы, оценивающие непосредственное воздействие чужеродных видов на окружающую среду, появились сравнительно недавно как следствие необходимости теоретического обоснования процедуры оценки, и их значительно меньше. Как отмечено в обзорах, обобщающих исследования по этой теме [Bartz, Kowarik, 2019; Vilà et al., 2019], в настоящее время предложено около 30 протоколов, классифицирующих с разной степенью подробности именно особенности воздействия чужеродных видов и потенциальный ущерб от них. Однако большинство из них разработаны и специфичны для конкретных регионов или биотических групп, некоторые учитывают только воздействие на природную среду и виды и не рассматривают воздействие в социально-экономической сфере [Vilà et al., 2019].

Подобных недостатков лишена Общая система оценок воздействия (англ. Generic

Impact Scoring System, GISS), изначально использованная для оценки воздействия чужеродных видов млекопитающих [Nentwig et al., 2010], затем эта система была успешно применена при исследовании инвазионных видов других биотических групп. К настоящему времени GISS апробирована на растениях [Rumlerová et al., 2016; Nkuna et al., 2018], птицах [Kumschick, Nentwig, 2010], амфибиях [Measey et al., 2016], рыбах [van der Veer, Nentwig, 2015], членистоногих [Vaes-Petignat, Nentwig, 2014], моллюсках [Lavery et al., 2015] и ряде других групп [Nentwig et al., 2018]. Согласно предлагаемому алгоритму GISS, вид оценивается именно по воздействиям на окружающую среду, а все воздействия чужеродных видов делятся на две группы, включающие: 1) экологические показатели и 2) социально-экономические показатели. Каждая группа показателей содержит по шесть обобщённых категорий (табл. 1), степень воздействия в которых оценивается по пятибалльной шкале от 1 (слабое локальное воздействие) до 5 (наибольшее возможное влияние, вызывающее масштабные изменения), отсутствие воздействия оценивается как 0 [Nentwig et al., 2010, 2018].

Оценка инвазионных видов с помощью GISS и подобных схем основана на литературных данных, и один из главных принципов – принцип потенциального воздействия [Blackburn et al., 2014; Rumlerová et al., 2016], т.е. максимальное воздействие по конкретной категории, распространяется на всю территорию, где вид обнаружен как чужеродный, независимо от региона его проявления. И, как правило, учитывается воздействие, обнаруженное только во вторичном ареале оцениваемого вида.

Один из недостатков GISS – фиксированное число категорий воздействия, расклассифицированных по типу их проявления по отношению к природной среде либо к области существования и деятельности человека. Попытка отойти от конкретных категорий реализована ещё в одной часто используемой в настоящее время системе – Классификации воздействий чужеродных таксонов на окружающую природную среду (англ. Environmental Impact Classification for Alien

Таблица 1. Перечень категорий, входящих в оценочную схему GISS [по: Nentwig et al., 2010, 2018 с дополнением]

Группа	Категория	Воздействие*
1. Экологическая группа показателей	1.1. Прямое воздействие на растения, грибы, микроорганизмы	Механизмы, отличные от конкуренции (например, аллелопатия)
	1.2. Прямое воздействие на животных (через интоксикацию)	Изменение качеств пищи, отравление соединениями растительного происхождения
	1.3. Косвенное воздействие (на разные биотические группы)	Конкуренция за ресурсы, опылителей, вытеснение популяций аборигенных видов
	1.4. Передача болезней, паразитов	Хозяин, переносчик
	1.5. Влияние гибридизации	Гибридизация с аборигенными видами
	1.6. Воздействие на экосистемы	Влияние на потоки веществ, свойства почвы, режимы нарушений (эрозию, пожароопасность), сукцессионные процессы
2. Социально-экономическая группа показателей	2.1. Воздействие на растениеводство (сельское хозяйство)	Засорение полей, повреждение сельскохозяйственных культур, снижение урожайности и качества
	2.2. Воздействие на животноводство, рыбное хозяйство, охотничье хозяйство, аквакультуру	Передача болезней, паразитов, интоксикация домашнего скота, изменение пастбищ, водоёмов
	2.3. Воздействие на лесное хозяйство, посадки и парки в населённых пунктах	Воздействие на лесные культуры через конкуренцию, паразитизм, распространение болезней и вредителей
	2.4. Воздействие на инфраструктуру	Дорожно-транспортная инфраструктура (включая водные пути), здания и другие сооружения, электрические кабели, линии электропередачи
	2.5 Влияние на здоровье человека	Травмы, передача болезней, паразитов, биоаккумуляция вредных веществ, наличие аллергенов
	2.6. Влияние на социальную жизнь	Загрязнение культурного или природного ландшафта (засорение, эвтрофикация, ограничение доступа, необходимость применения пестицидов, изменение рекреационной и эстетической ценности, функции сохранения биоразнообразия)

*Воздействие указано для растений.

Таха, EICAT) [Blackburn et al., 2014]. EICAT официально поддержана Международным союзом охраны природы и адаптирована для оценки воздействия на охраняемые виды [IUCN, 2020; Kumschick et al., 2024], но она оценивает только экологическое влияние. В основе этой системы механизмы воздействия, которые в общем виде можно соотнести с категориями GISS. Однако их больше, чем соответствующих категорий в GISS; для разных биотических групп их число может различаться, и результирующая оценка может быть выше, чем в GISS. Баллы оценок EICAT присваиваются по шкале [Vimercati et al., 2022], так же похожей на шкалу GISS, но с акцентом на популяционный уровень таксо-

нов и ущерб для природных видов. EICAT использована для оценки воздействия чужеродных видов ряда биотических групп в глобальном масштабе: птиц [Evans et al., 2016], амфибий [Kumschick et al., 2017; Henriksen et al., 2024], моллюсков [Kesner, Kumschick, 2018], насекомых [Clarke et al., 2021], а среди растений – бамбуков [Canavan et al., 2019] и акаций [Jansen, Kumschick, 2022].

По аналогии с EICAT разработана Схема оценки воздействия чужеродных таксонов в социально-экономической сфере – Socio-Economic Impact Classification for Alien Taxa (SEICAT) [Bacher et al., 2018; Evans et al., 2020]. SEICAT кардинально отличается от других оценочных схем и, в частности, от

протокола GISS тем, что непосредственно тип воздействия, т.е. область человеческой деятельности, в которой воздействие проявляется, не важен, а имеют значение именно последствия такого воздействия. Для того чтобы оценить, какая область человеческой деятельности подвержена воздействию, непосредственные типы воздействия и механизмы в этой системе, как и в EICAT, отмечаются при оценке видов каждой биотической группы, но они не имеют фиксированных категорий и так же, как в EICAT, могут различаться для видов разных биотических групп. С помощью SEICAT оценено воздействие в социально-экономической области чужеродных видов птиц [Evans et al., 2020], амфибий [Bacher et al., 2018], рыб [Galanidi et al., 2018], моллюсков [Kesner, Kumschick, 2018], муравьёв [Gruber et al., 2022], некоторых видов млекопитающих [Allmert et al., 2022]. Необходимо отметить, что использование EICAT и SEICAT требует наличия сведений количественного характера и по воздействию на популяционном уровне, что не всегда известно.

Для растений оценка воздействия в глобальном или макрорегиональном масштабе проведена с использованием протокола GISS: для Европы ранжированы по степени воздействия 128 инвазионных видов [Rumlerová et al., 2016]. Среди видов с наибольшей оценкой вредоносности виды р. *Acacia*, *Lantana camara*, *Eichornia crassipes*, *Crassula helmsii*, *Robinia pseudoacacia*, виды р. *Heracleum*, *Elo-dea canadensis*, *Cortaderia selloana*, *Solidago canadensis* [Rumlerová et al., 2016; Nentwig et al., 2018].

Часть чужеродных видов, инвазионных по своему статусу в Европе или в её отдельных странах, имеют такой же статус и в России, в частности на её европейской части. Однако необходимо отметить существенные различия между инвазионными видами растений Европы и Европейской России, а также России в целом.

Во-первых, из-за разницы условий среды: часть видов, которые представляют собой угрозу для природной среды и человека в Европейской России, в Европе не проявляют свою «инвазионную значимость», а многие чужеродные инвазионные растения европей-

ского списка отсутствуют или редки в России. Значительная доля территории Европы относится к Средиземноморскому региону, и часть видов, инвазионных в Средиземноморье, отсутствуют в России или являются случайными по инвазионному статусу [Pyšek, Richardson, 2010] на её территории.

Во-вторых, ряд чужеродных видов, инвазионных в обоих регионах (Европе и Европейской России), иначе «проявляют себя» в конкретных условиях, т.е. велика значимость региональных условий, а также особенностей и масштаба инвазии вида в регионе [Pyšek, Richardson, 2010]. Например, *Acer negundo* и *Echinocystis lobata* – среди наиболее инвазионных для Европейской России видов, а в Европе в целом имеют невысокую оценку своих инвазионных свойств [Rumlerová et al., 2016].

Цель данной работы – ранжирование инвазионных видов сосудистых растений Европейской России на основе протокола GISS по степени их вредоносности, уточнение и коррекция оценки реальных и потенциальных угроз растительных инвазий для территории Европейской России, выявление для Европейской России приоритетных видов, требующих проведения тех или иных мероприятий по регулированию их численности.

Материалы и методы

Инвазионные виды растений Европейской России (включая территорию Северного Кавказа) для оценки их вредоносности и процедуры ранжирования выявлены по материалам Чёрных книг и Чёрных чек-листов, разработанных на данный момент и опубликованных для административных регионов [Виноградова и др., 2011; Трemasова и др., 2012; Сага-лаев, 2013; Хорун, Казакова, 2013; Панасен-ко, 2014; Стародубцева и др., 2014; Баранова и др., 2016; Третьякова, 2016; Васюков, Новикова, 2017; Сенатор и др., 2017; Шмараева и др., 2019; Решетникова и др., 2019; Чадаева и др., 2019; Абрамова и др., 2021; Багрикова, Скурлатова, 2021; Инвазивные животные..., 2021; Шхагапсоев и др., 2021, 2022; Васюков и др., 2023; Тохтарь и др., 2023; Абрамова, Голованов, 2024], а также для обобщающих работ по инвазионным видам [Самые опасные..., 2018; Vinogradova et al., 2018], всего

для 22 субъектов Европейской России. В настоящее время далеко не все регионы Европейской России обеспечены подобными сведениями, но суммарный список охватывает области с разными природными условиями: от северных территорий до Крыма и Кавказа. В данном исследовании мы исключили из перечня виды, которые в соответствующих публикациях имели статус «потенциально инвазионные», а также виды, которые являются инвазионными только в одной из областей Европейской России. Результирующий список насчитывает 147 видов, инвазионных в двух и более областях. Помимо информации из Чёрных книг для уточнения числа регионов, где вид является инвазионным, использованы материалы из базы данных по чужеродным видам AliS [Морозова, 2002].

Борщевик, инвазионный на территории Европейской России, приведён как *Heracleum sosnowskyi/mantegazzianum*, учитывая современные молекулярно-генетические исследования и не окончательно уточнённый таксономический статус гигантских борщевиков [Ptitsyna et al., 2023; Shadrin et al., 2024], широко распространившихся на рассматриваемой территории.

Информация по воздействиям каждого из видов основана на публикациях, собранных с помощью: 1) стандартизированных поисковых запросов в Google scholar; 2) доступных баз данных (БД) ([Агроэкологический атлас..., 2008; DAISIE, 2009; NOBANIS, electronic resource], региональные БД – в основном европейских стран, а также регионов России); 3) других библиографических источников, включая региональные сводки по чужеродным видам и Чёрные книги. Всего рассмотрено около 2300 источников, из них непосредственно для оценки – 689 публикаций, среди которых 30% составляют работы российских авторов.

Для оценки воздействия мы использовали протокол GISS вследствие относительной простоты его применения, возможности учесть воздействия не только в экологической, но и в социально-экономической области, а также для сравнения инвазионных видов Европы и Европейской России. Каждое из воздействий оценивалось по шкале [Nentwig

et al., 2018], уточнённой и дополненной нами. Доминирование вида в сообществах мы включили в оценочную шкалу с баллом 2 (воздействие очевидное, но незначительное или локальное), мотивируя это тем, что эффект от присутствия вида и от преобладания его в сообществах часто не ясен или не выявлен. С нашей точки зрения, значимым является также присутствие видов на особо охраняемых природных территориях (ООПТ), а именно заповедников, на что было обращено особое внимание. Такие виды при отсутствии явного воздействия были оценены в категории 2.6 (учитывая расходы на государственном уровне на поддержание заповедной системы) (см. табл. 1) с баллом 2.

Для каждого вида отмеченные воздействия оценивались по принципу «наихудшего сценария» [Blackburn et al., 2014; Rumlerová et al., 2016]: из нескольких описаний воздействия, известных из разных источников, выбиралось то, которое содержало наиболее значимые последствия.

Из-за большого размера территории флора Европейской России изучалась по отдельным регионам, которые, как правило, соответствуют административным. Соответственно, регион в оценочной шкале сопоставим с административным.

Общая оценка для вида представляет собой сумму оценок всех выявленных для вида категорий воздействия. Для того чтобы в соответствии с оценочной шкалой отразить прогрессирующее возрастание воздействия с каждым баллом, использована логарифмическая сумма баллов экспоненциального характера [Rumlerová et al., 2016]:

$$IS_j = \lg (\sum 10^{K_i}),$$

где K – оценка по категориям воздействия, в баллах, i – от 1 до 6, j – вид.

Рассчитаны оценки по следующим отдельным категориям: $IS(E)$ – экологические, $IS(S)$ – социально-экономические, $IS(sum)$ – общая потенциальная оценка.

Чтобы отразить воздействие вида с учётом его расселения, нами введена оценка его инвазивности:

$$ISR_j = IS_j \times \lg (N),$$

где N – число регионов (в нашем исследова-

нии – регионов Европейской России), где вид инвазионный.

Для каждого из видов собрана также информация по некоторым признакам: жизненная форма (однолетние и двулетние, многолетние травянистые растения, кустарники и лианы, деревья), регион происхождения, основной вектор инвазии (непреднамеренная интродукция, «беглецы» из культуры). Для выявления связи между показателями использован коэффициент корреляции Пирсона (r), значимость особенностей видов при оценке воздействия протестирована с помощью дисперсионного анализа (ANOVA и Tukey HSD теста). Все расчёты проведены в программе Statistica 8.0.

Результаты

Рассмотренные 147 инвазионных видов растений Европейской России относятся к 111 родам и 49 семействам, преобладают виды Asteraceae (31 вид), Poaceae (18 видов), Rosaceae (12 видов) и Fabaceae (10 видов). Среди инвазионных для регионов Европейской России видов больше всего американских (51 вид, из них 46 из Северной Америки); видов с иными природными ареалами значительно меньше: 15 восточноазиатских, почти столько же (по 14) средиземноморских и евро-западноазиатских, по 9 видов европейских и евроазиатских; видов из некоторых других регионов мира от 1 до 5. У большинства видов (105) естественные ареалы лежат за пределами территории Европейской России, у меньшей части видов (42) – включают какие-либо её регионы. По группам жизненных форм распределение следующее: 58 растений – однолетние и двулетние виды (далее малолетние), 53 – травянистые многолетники, 16 – кустарники, кустарнички и лианы, 20 – деревья.

Число проанализированных источников с описанием того или иного воздействия видов – 689.

Для 12 видов мы не нашли описаний воздействия в экологической группе, для 5 – в социально-экономической; соответственно экологическое воздействие описано для 135 видов, а социально-экономическое – для 142.

Среди видов с наибольшей потенциальной оценкой воздействия (IS) *Elodea canadensis*, *Heracleum sosnowskyi/mantegazzianum*, *Acer negundo*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Reynoutria japonica*, *Solidago canadensis*, *Fraxinus pennsylvanica*, *Lupinus polyphyllus*, *Rosa rugosa*, *Solidago gigantea*. Полный перечень видов с оценками воздействия приведён в Приложении (табл. П).

Итак, 10 видов с наивысшей оценкой инвазивности ($ISR > 13$): *Elodea canadensis*, *Heracleum sosnowskyi/mantegazzianum*, *Acer negundo*, *Echinocystis lobata*, *Amaranthus retroflexus*, *Solidago canadensis*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Erigeron canadensis*, *Epilobium adeno-caulon*. Большинство из них, кроме *Ambrosia artemisiifolia*, распространены и имеют инвазионный статус более чем в половине регионов Европейской России (см. Прил., табл. П). По числу регионов Европейской России, где вид считается инвазионным, лидирует *Erigeron canadensis*, *Elodea canadensis* и *Acer negundo*. А 80 из рассмотренных видов – инвазионные менее чем в 10 регионах; столь высокое число видов с инвазией в ограниченном числе регионов, скорее всего, можно объяснить большой площадью и разнообразием условий Европейской России и, как следствие, разными макроэкологическими условиями.

Между числом регионов, где вид проявляет себя как инвазионный, и общей суммой оценок его потенциального воздействия (IS) отмечена положительная корреляция: $r = 0.43$, $p = 0.00002$. Последнее неудивительно, учитывая схожесть истории антропогенного воздействия, макроэкологических условий некоторых регионов и тот факт, что часто к инвазионным относятся виды, получившие широкое распространение.

Среди категорий с наиболее высокими оценками – влияние на экосистемы, косвенное воздействие на биотические группы и влияние на сельское хозяйство, а именно растениеводство (рис. 1). Последняя категория преобладает среди всех остальных по сумме оценок. Наиболее часто отмечаемые категории воздействия: в экологической группе – влияние на экосистемы (105 видов, 71%), прямое (аллелопатия) (75 видов, 50%) и косвенное (конкуренция) воздействие (73 вида,

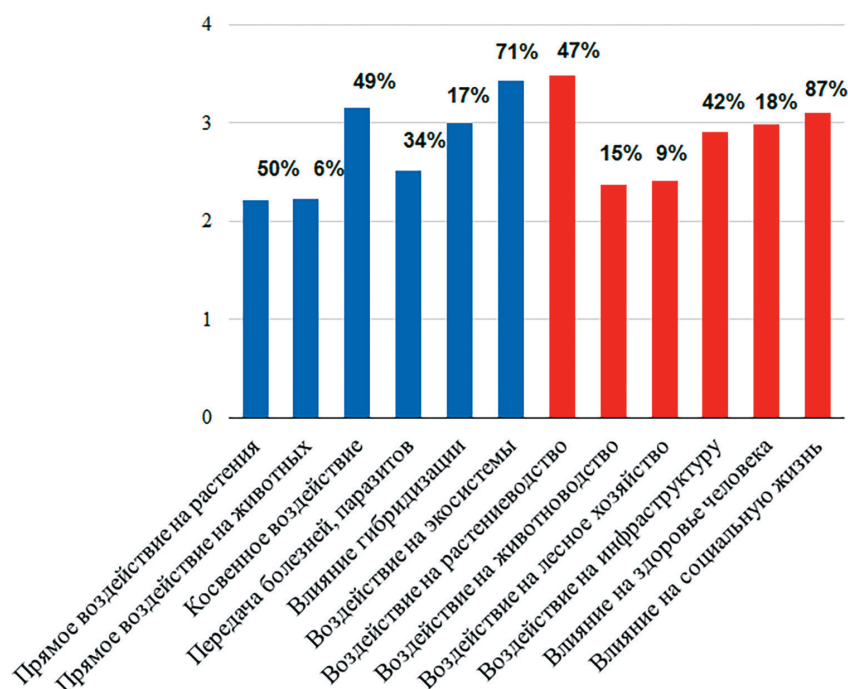


Рис. 1. Средние значения оценок для категорий экологического (синие столбцы) и социально-экономического (красные столбцы) воздействий. Над столбцами приведён процент видов с зарегистрированным воздействием (из числа исследованных видов).

49%), в социально-экономической группе – вред для растениеводства (70 видов, 47%) и влияние на социальную сферу (130 видов, 87%). Столь высокий процент видов в последней категории неудивителен, учитывая тот факт, что к ней отнесено влияние видов на функции сохранения биоразнообразия и наличие их на ООПТ, а из 147 видов 108 отмечены на территории заповедников Европейской России.

Оценка «5» отмечена в следующих категориях: влияние на экосистемы (*Elodea canadensis*), на растениеводство (*Ambrosia artemisiifolia*) и социальную сферу (*Heracleum sosnowskyi/mantegazzianum*). С оценкой «4» в экологической группе показателей большое число видов в категориях: влияние на экосистемы (*Acer negundo*, *Amelanchier* × *spicata*, *Bromus tectorum*, *B. japonicus*, *Echinocystis lobata*, *Heracleum sosnowskyi/mantegazzianum*, *Impatiens glandulifera*, *Lupinus polyphyllus*, *Parthenocissus inserta*, *Reynoutria japonica*, *Rosa rugosa*, *Solidago canadensis*, *S. gigantea*, *Zizania latifolia*), конкуренция (*Acer negundo*, *Elodea canadensis*, *Lupinus polyphyllus*, *Rosa rugosa*, *Solidago canadensis*, *S. gigantea*, *Vinca minor*); такая же оценка единично отмечена в категориях: передача болезней, паразитов

(*Fraxinus pennsylvanica*) и влияние гибридизации (*Epilobium adenocaulon*, *Reynoutria japonica*). В социально-экономической группе оценка «4» у видов, наносящих вред растениеводству (*Acroptilon repens*, *Amaranthus retroflexus*, *Ambrosia psilostachya*, *A. trifida*, *Cuscuta campestris*, *Cyclachaena xanthiifolia*, *Echinochloa crus-galli*, *Sorghum halepense*) и рыбному хозяйству (*Elodea canadensis*), инфраструктуре (*Ailanthus altissima*, *Fraxinus pennsylvanica*, *Heracleum sosnowskyi/mantegazzianum*, *Reynoutria japonica*), здоровью человека (*Ambrosia artemisiifolia*, *Cannabis sativa*) и социальной сфере (*Acer negundo*, *Reynoutria japonica*).

Выявлена корреляция между оценками воздействия экологической и социально-экономической групп: $r = 0.3381$, $p = 0.00003$. Положительная корреляция между показателями этих двух групп отмечена также и для европейского списка [Rumlerová et al., 2016], но не обнаружена при исследовании инвазионного списка отдельных стран [Турции: Yazlık et al., 2018; Ирана: Sohrabi et al., 2021], т.е. регионов с более однородными макроэкологическими условиями. Другое объяснение наличия или отсутствия корреляции между этими двумя показателями может быть свя-

Таблица 2. Оценки воздействия в зависимости от вектора инвазии и особенностей ареалов видов на территории Европейской России

Число видов и оценки	Вектор инвазии				Особенности ареала			
	«Беглецы» из культуры	Непреднамеренная интродукция	<i>F</i>	<i>p</i>	для <i>EP</i>	в <i>EP</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Число видов	81	66			105	42		
IS(E)	2.69	2.11	9.355	0.003	2.55	2.13	3.607	0.059
IS(S)	2.44	2.80	6.413	0.013	2.63	2.48	0.754	0.387
IS(sum)	3.05	3.09	0.042	0.839	3.14	2.85	2.907	0.091
ISR	2.58	2.57	0.002	0.963	2.74	2.02	6.376	0.013

Примечание. Приведены средние величины потенциальных оценок (для каждой из категорий): общая потенциальная оценка IS(sum) и оценка инвазивности (ISR); E – экологические категории, S – социально-экономические, *F* – критерий Фишера, *p* – уровень значимости; значимо различающиеся оценки выделены жирным шрифтом.

зано с приоритетами в изучении отдельных типов воздействия, которые различаются у разных исследователей [Yazlık et al., 2018]. Отмеченные противоречия показывают, что необходимы регистрация и учёт оценки обоих типов воздействия.

Оценки воздействия могут различаться в зависимости от жизненной формы видов и особенностей их ареалов. В отношении жизненных форм значимо отличаются оценки для малолетних видов, но только для социально-экономических категорий: они существенно выше, чем у многолетних. Это связано с ущербом растениеводству от сорных видов, среди которых *Ambrosia* spp., *Amaranthus* spp., *Cuscuta campestris*, *Cyclachaena xanthiifolia*, *Rhaponticum repens*, *Sisymbrium* spp., *Sorghum halepense* и др. По остальным

оценкам воздействия (экологические показатели, суммарная оценка IS) значимых различий для какой-либо жизненной формы не выявлено (рис. 2).

В зависимости от особенностей ареала (вид полностью чужеродный для территории Европейской России (для *EP*) или его природный ареал частично принадлежит Европейской России (в *EP*)) различий по оценкам воздействия нет, кроме инвазивности (ISR), средние значения которой выше в группе видов, чьи ареалы лежат полностью за пределами Европейской России (табл. 2). Последнее вполне закономерно, поскольку число регионов для видов, чужеродных для *EP*, больше, чем для видов, чужеродных в *EP*.

С учётом вектора инвазии значимые различия отмечены между разными группами

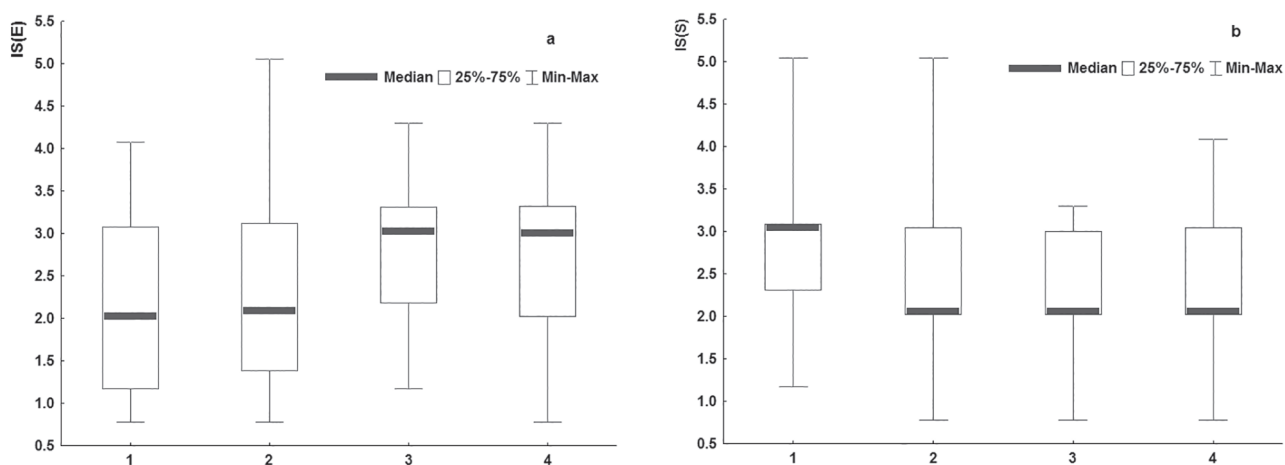


Рис. 2. Сравнение оценок экологического (а) и социально-экономического (б) воздействий для инвазионных видов растений Европейской России с точки зрения их жизненных форм: 1 – малолетние виды; 2 – травянистые многолетники; 3 – кустарники, кустарнички и лианы; 4 – деревья; IS(E) – оценка воздействия по экологическим категориям; IS(S) – оценка воздействия по социально-экономическим категориям; значимо отличаются оценки малолетних видов в социально-экономической группе показателей ($p < 0.01$).

показателей: в экологической группе (E) сумма воздействия выше у «беглецов» из культуры, а в социально-экономической (S) – у непреднамеренно интродуцированных видов (см. табл. 2).

Обсуждение

Оценка воздействия чужеродных видов – не так давно проявившее себя направление инвазионной экологии; и, надо отметить, что имеющиеся в публикациях сведения с описанием влияния видов достаточно разнородны, не всегда чётко представлены, а найти материалы по воздействию видов для одного конкретного региона невозможно. Несмотря на это, отмеченное негативное влияние чужеродных видов на биоту и сферу существования человека вполне адекватно отображает механизмы воздействия. Как отмечают европейские исследователи, как только будет изучено воздействие чужеродного вида, с большой вероятностью некоторый уровень воздействия будет обнаружен [Rumlerová et al., 2016, p. 3702]. Из проанализированных источников большинство представлено зарубежными публикациями, однако в последнее время выросло число российских исследований, посвящённых какому-либо чужеродному виду. В нашем исследовании довольно высока доля таких работ – 30%, что нашло отражение в различиях оценок для некоторых видов по сравнению с европейским списком.

Основная проблема при применении систем оценок воздействия, как и любой экспертной оценки, заключается в оценочной шкале. По имеющимся литературным данным, часто трудно предпочесть тот или иной балл: оценить локальным или региональным является воздействие вида, насколько широко его распространение и – главное – наносит ли ущерб природному разнообразию, а также существованию человека внедрение вида в природные и антропогенные сообщества. В одной из первых работ по оценке воздействия инвазионных видов на территории России Н.Г. Кадетов и М.П. Чернышов [2024] постарались избежать такой неопределённости. Они оценили по степени воздействия нескольких инвазионных видов растений, распространившихся в г. Москва. В общем виде

эти авторы использовали схему GISS, разделив влияние видов на две группы, но в каждой из групп виды оценивались иным способом, чем предложено в этой системе. Непосредственное влияние видов российские исследователи оценили с учётом максимальной представленности в сообществе – доминирования. Если чужеродный вид доминирует, то оценка максимальная – 2, в остальных случаях она варьирует от 0 (отсутствие) до 1 (риск «частичного и точечного угнетения и замещения видов исходного сообщества инвазионным» [Кадетов, Чернышов, 2024, с. 42]. Однако такой подход применим в основном для растений; воздействие от эффекта доминирования не всегда очевидно, помимо этого, необходимы многочисленные описания разных типов сообществ, а при их отсутствии невозможно сопоставление суммарных оценок видов по инвазионному риску. Соответственно применение подобных схем возможно лишь в локальном масштабе и при наличии большого числа исходных данных. Учитывая перечисленные выше недостатки оценочных систем локального характера, использование обобщённых оценок вполне оправдано.

По предложенной схеме GISS [Nentwig et al., 2010, 2018] оценивается потенциальное воздействие вида, поскольку очевидно, что исследований по оценке влияния видов в конкретных регионах, как правило, недостаточно. Однако воздействие чужеродных видов не может быть одинаковым на всём протяжении их вторичного ареала и часто определяется макроэкологическими условиями региона и типом сообществ [Hulme et al., 2014]. Чтобы отразить адаптацию вида к условиям среды и воздействие в зависимости от его «успеха» в регионе, нами введена оценка инвазивности (ISR), которая позволяет оценить суммарное воздействие вида с учётом его распространения в Европейской России. В качестве дополнительного параметра использован не весь вторичный ареал вида на территории Европейской России, а его часть, где вид считается инвазионным. Вторичный ареал чужеродного вида часто превышает ареал области его воздействия, тем не менее этот параметр входит в триаду показателей, на которые следовало бы обратить внимание при оценке

[Parker et al., 1999]. Он учтён в оценочных системах некоторых стран Европы [Essl et al., 2011; Ries et al., 2013; D'hondt et al., 2015] и в общем виде позволяет сопоставить виды не только по потенциальной угрозе, но и с учётом их реального расселения в регионе.

Ранжирование инвазионных видов Европейской России различается в зависимости от используемой результирующей оценки. По величине ISR первые 29 видов (столько включено в перечень наиболее опасных чужеродных видов России (ТОП-100) [Самые опасные..., 2018]) – *Elodea canadensis*, *Heracleum sosnowskyi/mantegazzianum*, *Acer negundo*, *Echinocystis lobata*, *Amaranthus retroflexus*, *Solidago canadensis*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Erigeron canadensis*, *Epilobium adenocaulon*, *Amelanchier* × *spicata*, *Impatiens glandulifera*, *Lupinus polyphyllus*, *Fraxinus pennsylvanica*, *Cyclachaena xanthiifolia*, *Oenothera biennis*, *Cuscuta campestris*, *Erigeron annuus*, *Parthenocissus inserta*, *Galinsoga quadriradiata*, *Matricaria discoidea*, *Bidens frondosa*, *Galinsoga parviflora*, *Impatiens parviflora*, *Reynoutria japonica*, *Ambrosia trifida*, *Echinochloa crus-galli*, *Amaranthus albus*, *Solidago gigantea*. Этот список во многом совпадает с перечнем наиболее опасных чужеродных растений для всей России, выбранных только на основе мнения экспертов [Самые опасные..., 2018], и показывает, что роль экспертов несомненно значима. Однако есть и некоторые различия. Среди видов, включённых в ТОП-100 только по решению экспертов, *Symphyotrichum* × *salignum*, *Oxalis stricta*, *Hordeum jubatum* и *Rosa rugosa* [Самые опасные..., 2018], которые даже с учётом распространения по нашей территории не входят в первые три десятка видов с наиболее высокими оценками воздействия (см. Прил., табл. П). А среди видов, значимых по своей инвазивности (ISR) и не рассмотренных в ТОП-100, *Cuscuta campestris*, *Matricaria discoidea*, *Echinochloa crus-galli*, *Amaranthus albus*. Если рассматривать только потенциальное воздействие (IS), различий между списками видов, выбранных экспертами и на основании IS, значительно больше. Среди видов, не включённых в ТОП-100, например, *Robinia pseudoacacia*. Её оценки по GISS значительны (IS = 4.12,

ISR = 9.06), и в результате её можно отнести к чужеродным видам, наносящим существенный ущерб окружающей среде (см. Прил., табл. П). Этот вид также отмечен среди наиболее опасных чужеродных растений Европы [Rumlerová et al., 2016]. На территории Европейской России белая акация проявляет свои инвазионные свойства в основном в её южной половине [Виноградова и др., 2014], в лесостепных и степных регионах и представляет серьёзную угрозу для природного разнообразия без принятия мер по регулированию численности, как, например, в Воронежском заповеднике [Стародубцева, 2020]. В целом необходимость ранжирования видов на основании стандартизированного подхода очевидна, и использованный в данном исследовании протокол GISS вполне может быть применён для такой процедуры.

Для инвазионных видов растений оценка по стандартизированному протоколу проведена для Европы [Rumlerová et al., 2016], но без учёта Европейской России, хотя она составляет 40% территории Европы, а также для некоторых стран и регионов: Турции [Yazlık et al., 2018], Ирана [Sohrabi et al., 2021], Южной Африки [Nkuna et al., 2018]. Основные отличия в самом списке видов. При сравнении прежде всего с европейским списком только 38 видов общих (из 128 для Европы, из 147 для Европейской России), а среди наиболее вредоносных по оценке воздействия видов общих 6 (из 26): *Elodea canadensis*, *Reynoutria japonica*, *Lupinus polyphyllus*, *Rosa rugosa*, *Robinia pseudoacacia*, *Solidago canadensis*. Столь значительные различия связаны с экологическими особенностями регионов: в европейском списке много видов, инвазионных в средиземноморских районах, а на нашей территории они отсутствуют или единичны и не проявляют себя как инвазионные. Другими факторами, которые влияют на состав инвазионных видов конкретного региона, могут быть время и способ внедрения вида, включая частоту внедрения.

Есть ещё существенные различия с европейским списком в оценках некоторых видов: значительны расхождения для *Acer negundo* и *Echinocystis lobata*, оценки воздействия которых в Европе небольшие. По данным ев-

ропейских авторов, потенциальные оценки воздействия *Acer negundo* составляют 3.00 в экологической группе и 2.04 в социально-экономической [по мат.: Rumlerová et al., 2016, Supplement 3]. В проведённом нами исследовании *Acer negundo* находится в тройке лидеров по оценке инвазивности (ISR), а по потенциальной оценке воздействия – среди 10 наиболее вредоносных: его потенциальные суммарные баллы IS составляют 4.30 и 4.08 для экологических и социально-экономических показателей соответственно. Такое расхождение в оценках немного удивительно, поскольку один из основных принципов GISS – учёт максимального воздействия, но, вероятно, это связано с несколько разными периодами, за которые выбирались публикации, и с включением в наше исследование значимого числа публикаций отечественных авторов. Среди последних существенное внимание [Костина и др., 2015; Абрамова и др., 2019, 2022; Виноградова и др., 2022] уделено выявлению воздействия именно этого вида.

По величине оценок наиболее значимая категория воздействия в экологической группе показателей – влияние на экосистемы, что отмечено так же и при оценке воздействия растений, инвазионных в Европе [Rumlerová et al., 2016], Турции [Yazlık et al., 2018]. Данная категория включает разные особенности экосистем, и чтобы уточнить, какие именно из них в наибольшей степени «затронуты»

чужеродными видами, мы выделили ряд подкатегорий (рис. 3) и учли число видов для них. По числу видов лидирует подкатегория «участие в естественных сообществах» (50 видов), но в основном оценки здесь небольшие, поскольку не всегда очевиден и/или выявлен эффект от присутствия чужеродных видов. Среди других групп воздействия по числу видов значимо влияние на структуру сообществ и на разнообразие (его уменьшение), по 21 виду в каждой категории.

Довольно большое число видов замедляет ход сукцессий: *Acer negundo*, *Ambrosia trifida*, *Buddleja davidii*, *Cyclachaena xanthiifolia*, *Elaeagnus angustifolia*, *Erigeron canadensis*, *Heracleum sosnowskyi/mantegazzianum*, *Hordeum jubatum*, *Impatiens glandulifera*, *Phytolacca americana*, *Robinia pseudoacacia*, *Rudbeckia laciniata*, *Solidago canadensis*, *S. gigantea*, *Sorbaria sorbifolia*. В этой группе значительную часть составляют древесно-кустарниковые виды, многие из которых раннесукцессионные по своей экологии, обладают значительным приростом и могут образовывать монодоминантные сообщества, по времени существующие довольно долго, тем самым замедляя и даже предотвращая естественную смену сообществ. Ряд авторов к видам, блокирующим сукцессии, относят и некоторые пионерные виды однолетников. По мнению О.В. Ковалёва [2004], филогенетически более поздние виды (так называе-

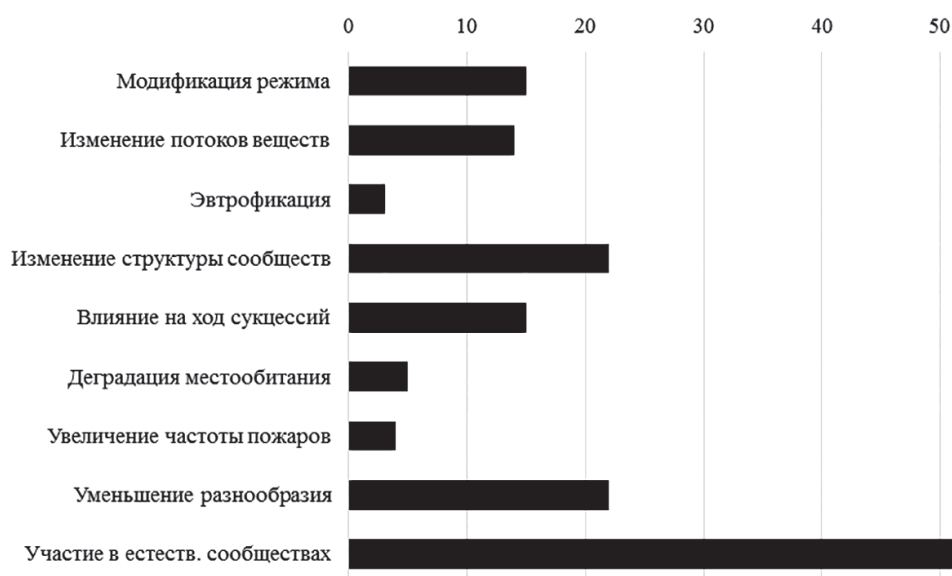


Рис. 3. Распределение числа инвазивных видов по влиянию на особенности экосистем в категории «воздействие на экосистемы».

мые молодые таксоны) более «агрессивны» и могут быть блокаторами сукцессий. Среди таких видов он отмечает виды амброзий. Однако всё не так однозначно, и не все виды амброзий, отмеченные как чужеродные, можно отнести к этой группе. Например, *Ambrosia artemisiifolia* действительно вид нарушенных местообитаний, но это слабый конкурент, и она не выдерживает давления со стороны многолетних видов, и сообщества с её участием существуют только при наличии каких-либо повторяющихся нарушений [Essl et al., 2015; Арепьева, 2019], поэтому блокатором сукцессий считать её проблематично.

На особенности видов, способствующие инвазиям, издавна обращают большое внимание. Жизненная форма видов у растений – один из признаков, не только наиболее часто тестируемых, но и отмечаемых как значимый при проявлении «агрессивных» свойств на различных этапах инвазионного процесса [Руšek et al., 2015]. Однако отсутствие или слабые различия по оценкам воздействия в зависимости от этой особенности, скорее, подтверждают мнение, что инвазионные виды всё же обладают не специфическими чертами, а тем же набором признаков, что и большинство «успешных» растений, независимо от их чужеродного или аборигенного статуса [Thompson, Davis, 2011].

Выводы

Впервые проведена оценка инвазионных видов растений Европейской России по степени воздействия на окружающую среду. Выбранная для ранжирования видов система GISS отличается простотой применения и возможностью их оценки с учётом как экологических, так и социально-экономических механизмов.

На основе ранжированного по оценкам воздействия списка к наиболее вредоносным мы относим виды, которые имеют высокий инвазионный потенциал (IS) и высокую инвазивность (ISR): *Elodea canadensis*, *Heraclium sosnowskyi/mantegazzianum*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Reynoutria japonica*, *Acer negundo*, *Solidago canadensis*, *Fraxinus pennsylvanica*, *Lupinus polyphyllus*, *Solidago gigantea*,

Cyclachaena xanthiifolia, *Amaranthus retroflexus*, *Ambrosia trifida*, *Echinocystis lobata*, *Parthenocissus inserta*, *Amelanchier* × *spicata*, *Echinochloa crus-galli*, *Impatiens glandulifera*, *Cuscuta campestris* – последовательность видов приведена в соответствии с оценкой IS. В этом списке несколько видов включены в карантинный перечень Российской Федерации (*Ambrosia artemisiifolia*, *A. trifida*, *Cuscuta campestris*), и в той или иной степени борьба с ними ведётся. В отношении остальных видов необходимо принятие конкретных законодательных мер и разработка практических мер по ограничению их распространения, особенно это касается видов, которые до сих пор используются в культуре. Частично это предусмотрено вступающим в силу с 1 марта 2026 г. Федеральным законом от 31.07.2025 № 294.

Полученные результаты – важный шаг по предоставлению информации об инвазионных видах лицам, принимающим решения в области регулирования взаимоотношения человека и природы. В целом использование стандартизированных схем оценки воздействия и прозрачной процедуры для определения статуса воздействия чужеродных видов обеспечивает более надёжный подход при расстановке приоритетов в управлении и оценке рисков инвазий, чем просто экспертное мнение.

Финансирование

Работа выполнена в рамках темы Госзадания ИГ РАН FMWS-2024-0007 (1021051703468-8) «Биотические, географо-гидрологические и ландшафтные оценки окружающей среды для создания основ рационального природопользования».

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием живых организмов в экспериментах.

Приложение

Таблица II. Оценки воздействия 147 инвазионных видов Европейской России

Вид	IS(sum)	IS(E)	IS(S)	ISR	N
<i>Acalypha australis</i> L.	3.33	2.08	3.30	4.61	4
<i>Acer negundo</i> L.	4.51	4.30	4.08	16.85	42
<i>Acorus calamus</i> L.	3.11	3.08	2.00	8.82	17
<i>Ailanthus altissima</i> (Mill.) Swingle	4.15	3.34	4.08	8.08	7
<i>Amaranthus albus</i> L.	3.12	2.00	3.08	10.03	25
<i>Amaranthus blitoides</i> S.Watson	3.12	2.00	3.08	9.77	23
<i>Amaranthus retroflexus</i> L.	4.12	3.49	4.01	15.00	38
<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.	5.05	3.08	5.05	14.31	17
<i>Ambrosia psilostachya</i> DC.	4.12	3.30	4.05	4.52	3
<i>Ambrosia trifida</i> L.	4.12	3.32	4.05	10.25	12
<i>Amelanchier</i> × <i>spicata</i> (Lam.) K.Koch	4.08	4.04	3.05	13.75	29
<i>Amorpha fruticosa</i> L.	3.37	3.05	3.08	8.07	11
<i>Aquilegia vulgaris</i> L.	3.05	3.00	2.00	5.93	7
<i>Armoracia rusticana</i> G.Gaertn., B.Mey. et Scherb.	2.08	1.30	2.00	4.57	9
<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) P.Beauv. ex J.Presl et C.Presl	3.32	3.30	2.00	9.42	17
<i>Artemisia sieversiana</i> Ehrh. ex Willd.	2.51	1.00	2.49	6.01	11
<i>Atriplex sagittata</i> Borkh.	2.30		2.30	3.70	5
<i>Atriplex tatarica</i> L.	3.12	2.04	3.08	7.47	11
<i>Bassia scoparia</i> (L.) Voss	3.11	2.00	3.08	7.99	13
<i>Bellis perennis</i> L.	2.08	1.30	2.00	3.35	5
<i>Berberis vulgaris</i> L.	3.05	3.00	2.04	3.35	3
<i>Bidens frondosa</i> L.	3.05	3.01	2.04	11.02	37
<i>Bromus japonicus</i> Houtt.	4.05	4.04	2.48	6.52	5
<i>Bromus squarrosus</i> L.	2.00		2.00	3.58	6
<i>Bromus tectorum</i> L.	4.01	4.00	2.48	8.82	9
<i>Buddleja davidii</i> Franch.	3.49	3.30	3.04	2.42	2
<i>Bunias orientalis</i> L.	2.79	2.49	2.48	8.48	21
<i>Calystegia inflata</i> Desf.	2.30		2.30	5.06	9
<i>Cannabis sativa</i> L.	4.05	1.30	4.05	7.26	6
<i>Caragana arborescens</i> Lam.	3.15	3.11	2.00	8.30	14
<i>Carduus acanthoides</i> L.	2.32		2.32	3.22	4
<i>Carduus nutans</i> L. subsp. <i>leiophyllus</i> (Petrovič) Stoj. & Stef.	3.04		3.04	2.11	2
<i>Cenchrus longispinus</i> (Hack.) Fernald	3.61	3.30	3.32	3.97	3
<i>Chaenorhinum minus</i> (L.) Lange	2.04		2.04	3.29	5
<i>Collomia linearis</i> Nutt.	2.04	1.00	2.00	2.83	4
<i>Corispermum hyssopifolium</i> L.	2.00		2.00	2.77	4
<i>Cornus alba</i> L.	3.08	3.04	2.00	5.99	7
<i>Cotoneaster acutifolius</i> Turcz.	2.08	1.00	2.04	4.05	7
<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.	2.60	2.48	2.00	5.41	8
<i>Crataegus sanguinea</i> Pall.	2.00		2.00	2.77	4
<i>Crepis sancta</i> (L.) Bornm.	2.49	2.00	2.32	1.73	2
<i>Cuscuta campestris</i> Yunck.	4.01	2.04	4.01	11.37	17
<i>Cyclachaena xanthiifolia</i> (Nutt.) Fresen.	4.13	3.11	4.08	12.94	23
<i>Echinochloa crus-galli</i> (L.) P.Beauv.	4.06	3.08	4.01	10.08	12
<i>Echinocystis lobata</i> (Michx.) Torr. et A.Gray	4.12	4.08	3.08	15.10	39

<i>Elaeagnus angustifolia</i> L.	3.36	3.32	2.30	8.07	11
<i>Elodea canadensis</i> Michx.	6.05	6.05	4.08	22.91	44
<i>Elsholtzia ciliata</i> (Thunb.) Hyl.	2.04	1.00	2.00	5.24	13
<i>Epilobium adenocaulon</i> Hausskn.	4.01	4.00	2.30	13.91	32
<i>Epilobium pseudorubescens</i> A.K.Skvortsov	2.04	1.00	2.00	6.49	24
<i>Erigeron annuus</i> (L.) Desf.	3.34	3.32	2.00	11.37	30
<i>Erigeron canadensis</i> L.	3.62	3.32	3.32	13.95	47
<i>Euphorbia davidii</i> Subils	3.00		3.00	2.08	2
<i>Euphorbia maculata</i> L.	2.32	1.00	2.30	2.55	3
<i>Festuca arundinacea</i> Shreb.	2.49	2.32	2.00	5.47	9
<i>Festuca trachyphylla</i> (Hack.) Hack.	1.48	1.30	1.00	3.25	9
<i>Fraxinus pennsylvanica</i> Marshall	4.35	4.05	4.05	13.24	21
<i>Galega orientalis</i> Lam.	2.15	2.11	1.00	4.94	10
<i>Galinsoga parviflora</i> Cav.	3.15	2.51	3.04	10.92	32
<i>Galinsoga quadriradiata</i> Ruiz et Pav.	3.49	3.05	3.30	11.10	24
<i>Geranium sibiricum</i> L.	2.34	1.30	2.30	5.39	10
<i>Gleditsia triacanthos</i> L.	3.49	3.32	3.00	5.62	5
<i>Grindelia squarrosa</i> (Pursh) Dunal	2.49	2.04	2.30	2.74	3
<i>Helianthus tuberosus</i> L.	3.16	3.08	2.34	9.45	20
<i>Hemerocallis fulva</i> (L.) L.	1.30	1.00	1.00	0.90	2
<i>Heracleum sosnowskyi</i> Manden./ <i>mantegazzianum</i> Sommier et Levier	5.09	4.08	5.05	16.96	28
<i>Hippophae rhamnoides</i> L.	3.12	3.08	2.00	9.34	20
<i>Hordeum jubatum</i> L.	3.40	3.11	3.08	8.97	14
<i>Impatiens glandulifera</i> Royle	4.02	4.01	2.30	13.68	30
<i>Impatiens parviflora</i> DC.	3.34	3.32	2.00	10.90	26
<i>Juncus tenuis</i> Willd.	2.08	1.00	2.04	7.14	31
<i>Lactuca serriola</i> L.	3.12	2.08	3.08	8.45	15
<i>Lactuca tatarica</i> (L.) C.A.Mey.	3.08	2.04	3.04	6.41	8
<i>Lathyrus sativus</i> L.	2.08	1.00	2.04	2.28	3
<i>Lathyrus tuberosus</i> L.	3.08	1.00	3.08	4.27	4
<i>Lepidium densiflorum</i> Schrad.	2.49	1.00	2.48	8.02	25
<i>Lepidium draba</i> L.	3.04		3.04	7.56	12
<i>Lepidium perfoliatum</i> L.	2.48	2.30	2.00	1.72	2
<i>Lolium perenne</i> L.	2.48	2.30	2.00	7.02	17
<i>Lonicera tatarica</i> L.	2.48	2.48		5.15	8
<i>Lupinus polyphyllus</i> Lindl.	4.33	4.31	3.04	13.57	23
<i>Lycium barbarum</i> L.	2.48	2.30	2.00	2.72	3
<i>Malus domestica</i> (Suckow) Borkh.	3.08	3.04	2.00	6.77	9
<i>Matricaria discoidea</i> DC.	3.08	2.00	3.04	11.03	36
<i>Medicago sativa</i> L.	2.61	2.48	2.04	5.08	7
<i>Mentha longifolia</i> (L.) L.	2.15	1.60	2.00	2.98	4
<i>Morus alba</i> L.	3.09	3.05	2.04	4.97	5
<i>Oenothera biennis</i> L.	3.36	3.08	3.04	11.65	32
<i>Oenothera rubricaulis</i> Klebahn	3.08	3.00	2.30	8.54	16
<i>Oenothera villosa</i> Thunb.	2.00		2.00	1.39	2
<i>Onopordum acanthium</i> L.	2.00		2.00	3.58	6
<i>Opuntia humifusa</i> (Raf.) Raf.	3.32	3.30	2.00	2.30	2

<i>Oxalis corniculata</i> L.	2.11	1.00	2.08	4.87	10
<i>Oxalis stricta</i> L.	3.05	1.00	3.05	8.98	19
<i>Parthenocissus inserta</i> (A.Kern.) Fritsch	4.12	4.05	3.30	11.15	15
<i>Petrosedum rupestre</i> (L.) P.V.Heath	1.30	1.30		1.43	3
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud. subsp. <i>isiacus</i> (Arcang.) J.H.Xue, Chepinoga et K.P.Ma	1.30	1.00	1.00	1.43	3
<i>Physocarpus opulifolius</i> (L.) Maxim.	2.49	2.32	2.00	4.85	7
<i>Phytolacca americana</i> L.	2.53	2.34	2.08	1.75	2
<i>Populus alba</i> L.	2.15	1.30	2.08	4.72	9
<i>Populus balsamifera</i> L.	3.06	1.60	3.05	5.96	7
<i>Portulaca oleracea</i> L.	3.09	2.08	3.05	7.41	11
<i>Potentilla supina</i> L.	2.34	1.00	2.32	4.20	6
<i>Prunus cerasifera</i> Ehrh.	2.61	2.49	2.00	4.21	5
<i>Prunus cerasus</i> L.	2.04	1.00	2.00	4.49	9
<i>Puccinellia distans</i> (Jacq.) Parl.	2.32	1.00	2.30	6.13	14
<i>Quercus rubra</i> L.	3.08	3.04	2.00	4.27	4
<i>Reynoutria japonica</i> Houtt.	4.52	4.32	4.08	10.41	10
<i>Reynoutria</i> × <i>bohemica</i> Chrtek & Chrtková	3.71	3.49	3.30	4.07	3
<i>Rhaponticum repens</i> (L.) Hidalgo	4.09	3.08	4.05	6.58	5
<i>Ribes uva-crispa</i> L.	2.08	1.30	2.00	4.57	9
<i>Robinia neomexicana</i> A.Gray	2.00	2.00		1.39	2
<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	4.12	4.08	3.08	9.06	9
<i>Rosa rugosa</i> Thunb.	4.31	4.30	2.08	8.95	8
<i>Rudbeckia laciniata</i> L.	2.34	2.04	2.04	3.25	4
<i>Salix euxina</i> I.V.Belyaeva	3.05	3.00	2.00	7.57	12
<i>Salsola collina</i> Pall.	2.32	1.00	2.30	1.61	2
<i>Salsola tragus</i> L.	3.34	3.04	3.05	4.64	4
<i>Sambucus nigra</i> L.	2.11	1.30	2.04	2.32	3
<i>Sambucus racemosa</i> L.	2.38	2.04	2.11	7.75	26
<i>Saponaria officinalis</i> L.	2.20	1.48	2.11	5.29	11
<i>Senecio viscosus</i> L.	2.34	1.00	2.32	7.02	20
<i>Setaria pumila</i> (Poir.) Roem. et Schult.	3.12	1.30	3.11	5.59	6
<i>Setaria viridis</i> (L.) P.Beauv.	3.09	1.30	3.08	7.11	10
<i>Sisymbrium loeselii</i> L.	3.06	1.30	3.05	7.60	12
<i>Sisymbrium volgense</i> M.Bieb. ex E.Fourn.	2.34	1.00	2.32	6.18	14
<i>Solanum rostratum</i> Dunal	3.61	3.30	3.32	5.01	4
<i>Solidago canadensis</i> L.	4.35	4.32	3.08	14.49	28
<i>Solidago gigantea</i> Aiton	4.32	4.32	1.00	9.96	10
<i>Sorbaria sorbifolia</i> (L.) A.Braun	3.33	3.05	3.00	7.31	9
× <i>Sorbaronia fallax</i> (C.K.Schneid.) C.K.Schneid.	3.01	1.30	3.00	7.22	11
<i>Sorghum halepense</i> (L.) Pers.	4.09	3.34	4.01	2.84	2
<i>Symphytotrichum lanceolatum</i> (Willd.) G.L.Nesom	3.04	3.04		4.22	4
<i>Symphytotrichum</i> × <i>salignum</i> (Willd.) G.L.Nesom	3.08	2.00	3.04	9.07	19
<i>Symphytotrichum</i> × <i>versicolor</i> (Willd.) G.L.Nesom	2.00	2.00		2.20	3
<i>Symphytum caucasicum</i> M.Bieb.	2.08	2.04	1.00	4.05	7
<i>Thladiantha dubia</i> Bunge	1.60	1.30	1.30	1.76	3
<i>Trisetum flavescens</i> (L.) P.Beauv.	2.04	1.00	2.00	2.83	4
<i>Typha laxmannii</i> Lepech.	1.60	1.30	1.30	2.58	5

<i>Ulmus pumila</i> L.	2.63	2.36	2.30	6.75	13
<i>Urtica cannabina</i> L.	1.70	1.30	1.48	1.87	3
<i>Vinca minor</i> L.	4.05	4.04	2.00	6.51	5
<i>Xanthium orientale</i> L.	3.08	1.00	3.08	9.80	24
<i>Xanthium spinosum</i> L.	3.06	1.30	3.05	4.24	4
<i>Xanthium strumarium</i> L.	3.05	1.30	3.05	4.91	5
<i>Zizania aquatica</i> L.	1.30	1.00	1.00	1.43	3
<i>Zizania latifolia</i> (Griseb.) Hance ex F.Muell.	4.09	4.05	3.08	8.51	8

Примечание. IS(sum) – общая потенциальная оценка воздействия; IS(E) – оценка воздействия по экологическим категориям; IS(S) – оценка воздействия по социально-экономическим категориям; ISR – инвазивность (жирным шрифтом выделены оценки видов, вошедших в ТОП-100 самых опасных чужеродных видов России); *N* – число регионов Европейской России, где вид считается инвазионным.

Литература

- Абрамова Л.М., Агишев В.С., Хазиахметов Р.М. Вселение клёна ясенелистного (*Acer negundo* L., Aceraceae) в пойменные леса северо-запада Оренбургской области // Российский журнал биологических инвазий. 2019. Т. 12, № 2. С. 2–24.
- Абрамова Л.М., Агишев В.С., Хазиахметов Р.М., Шигапов З.Х. Инвазия клёна ясенелистного (*Acer negundo* L.) в национальном парке «Бузулукский бор» // Аридные экосистемы. 2022. Т. 28, № 3(92). С. 53–60. <https://doi.org/10.24412/1993-3916-2022-3-53-60>
- Абрамова Л.М., Голованов Я.М. Инвазионные виды растений Оренбургской области // Степи Северной Евразии: мат. X Международного симпозиума (X). 2024. С. 41–45. <https://doi.org/10.24412/cl-37200-2024-41-45>
- Абрамова Л.М., Голованов Я.М., Мулдашев А.А. Чёрная книга флоры Республики Башкортостан. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2021. 174 с.
- Агроэкологический атлас России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их вредители, болезни и сорные растения (Электронный ресурс) / А.Н. Афонин, С.Л. Грин, Н.И. Дзюбенко, А.Н. Фролов (ред.). 2008. <https://agroAtlas.ru> (проверено 3.06.2025).
- Арепьева Л.А. Сообщества с *Ambrosia artemisiifolia* L. в Курской области // Растительность России. 2019. № 36. С. 41–58. <https://doi.org/10.31111/vegus/2019.36.41>
- Багрикова Н.А., Скурлатова М.В. Материалы к «Чёрной книге» флоры Крымского полуострова // Российский журнал биологических инвазий. 2021. Т. 14, № 2. С. 16–31. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.24139.72486>
- Баранова О.Г., Бралгина Е.Н., Колдомова Е.А., Маркова Е.М., Пузырёв А.Н. Чёрная книга флоры Удмуртской Республики. М.; Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2016. 68 с.
- Васюков В.М., Иванова А.В., Ильина В.Н., Козловская О.В., Митрошенкова А.Е., Макарова Ю.В., Файзулин А.И. Чёрная книга растений Самарской области. Самара: ИЭВБ РАН, 2023. 172 с.
- Васюков В.М., Новикова Л.А. Натурализовавшиеся чужеродные растения Пензенской области // Самарский научный вестник. 2017. Т. 6, № 1(18). С. 19–22.
- Виноградова Ю.К., Куклина А.Г., Ткачёва Е.В. Инвазионные виды растений семейства Бобовых (Люпин, Галега, Робиния, Аморфа, Карагана). М.: АБФ, 2014. 304 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Костина М.В. Клён ясенелистный (*Acer negundo* L.): морфология, биология и оценка инвазивности. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2022. 219 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Нотов А.А. Чёрная книга флоры Тверской области: чужеродные виды растений в экосистемах Тверского региона. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. 292 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2009. 494 с.
- Дребуадзе Ю.Ю. Биологические инвазии чужеродных видов – глобальный вызов последних десятилетий // Вестник Российской академии наук. 2023. Т. 93, № 9. С. 814–823. <https://doi.org/10.31857/S0869587323090050>
- Инвазивные животные и растения Карелии. Петрозаводск: ИД «ПИН», Марков Н.А., 2021. 223 с.
- Кадетов Н.Г., Чернышов М.П. Распространённость инвазионных видов в застройке различного возраста и их влияние на зелёную инфраструктуру Московской агломерации // Российский журнал биологических инвазий. 2024. Т. 17, № 4. С. 37–48. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-17-4-37-48>
- Ковалёв О.В. Новая концепция формирования биосферных инвазий: экспансия «ювенильных» таксонов // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. С. 53–68.
- Костина М.В., Ясинская О.И., Барабанщикова Н.С., Орлюк Ф.А. К вопросу о вторжении клёна ясенелистного (*Acer negundo* L.) в подмосковные леса // Российский журнал биологических инвазий. 2015. Т. 8, № 4. С. 72–80.
- Морозова О.В. База данных по адвентивным видам растений (Alien plant Species) // Материалы совещания по экологической безопасности России. М.: IUCN, 2002. С. 83–94.
- Панасенко Н.Н. Растения-«трансформеры»: признаки и особенности выделения // Вестник Удмуртского университета. Серия «Биология. Науки о Земле». 2013. Вып. 2. С. 17–22.

- Панасенко Н.Н. Чёрный список флоры Брянской области // Российский журнал биологических инвазий. 2014. Т. 7, № 2. С. 127–132.
- Решетникова Н.М., Майоров С.Р., Крылов А.В. Чёрная книга Калужской области. Сосудистые растения. Калуга: Ваш Дом, 2019. 342 с.
- Сагалаев В.А. К инвентаризации инвазивных видов флоры Волгоградской области // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. 2013. Т. 32, № 31. С. 102–105.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / ред. Ю.Ю. Дребуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 655 с.
- Сенатор С.А., Саксонов С.В., Васюков В.М., Раков Н.С. Инвазионные и потенциально инвазионные растения Среднего Поволжья // Российский журнал биологических инвазий. 2017. Т. 10, № 1. С. 57–69.
- Стародубцева Е.А. Ценотическая роль *Robinia pseudoacacia* L. в растительных сообществах Воронежского заповедника // Разнообразие растительного мира. 2020. № 2 (5). С. 14–28. <https://doi.org/10.22281/2686-9713-2020-2-14-28>
- Стародубцева Е.А., Морозова О.В., Григорьевская А.Я. Материалы к «Чёрной книге Воронежской области» // Российский журнал биологических инвазий. 2014. Т. 7, № 2. С. 133–149.
- Тохтарь В.К., Решетникова Н.М., Курской А.Ю., Зеленкова В.Н., Третьяков М.Ю. Чёрная книга флоры Белгородской области: монография. Белгород: ИД «БелГУ»; НИУ «БелГУ», 2023. 252 с.
- Тремасова Н.А., Борисова М.А., Борисова Е.А. Инвазионные виды растений Ярославской области // Ярославский педагогический вестник. 2012. Т. 3, № 1. С. 103–111.
- Третьякова А.С. Особенности распределения чужеродных растений в естественных местообитаниях на урбанизированных территориях Свердловской области // Вестник Удмуртского университета. Серия «Биология. Науки о Земле». 2016. Вып. 1. С. 85–93.
- Хорун Л.В., Казакова М.В. Флористический состав и натурализация адвентивных видов флоры Рязанской области // Вестник Удмуртского университета. Серия «Биология. Науки о Земле». 2013. Вып. 2. С. 43–47.
- Чадаева В.А., Шхагапсоев С.Х., Цепкова Н.Л., Шхагапсоева К.А. Материалы к чёрному списку флоры Центрального Кавказа (в пределах Кабардино-Балкарской Республики): ч. 2 // Российский журнал биологических инвазий. 2019. Т. 12, № 2. С. 96–113.
- Шмараева А.Н., Федяева В.В., Козловский Б.Л. Инвазионные растения Ростовской области в Ботаническом саду Южного федерального университета // Новости науки в АПК. 2019. № 1 (12). С. 167–172. <https://doi.org/10.25930/kvbm-zv70>
- 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.
- 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.
- Allmert T., Jeschke J.M., Evans T. An assessment of the environmental and socio-economic impacts of alien rabbits and hares // *Ambio*. 2022. Vol. 51, no. 5. P. 1314–1329. <https://doi.org/10.1007/s13280-021-01642-7>
- Bacher S., Blackburn T.M., Essl F., Genovesi P., Heikkilä J., Jeschke J.M., Jones G., Keller R., Kenis M., Kueffer C., Martinou A.F., Nentwig W., Pergl J., Pyšek P., Rabitsch W., Richardson D.M., Roy H.E., Saul W.-C., Scalera R., Vilà M., Wilson J.R.U., Kumschick S. Socio-economic impact classification of alien taxa (SEICAT) // *Methods in Ecology and Evolution*. 2018. Vol. 9, no. 1. P. 159–168. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12844>
- Bartz R., Kowarik I. Assessing the environmental impacts of invasive alien plants: a review of assessment approaches // *NeoBiota*. 2019. Vol. 43. P. 69–99. <https://doi.org/10.3897/neobiota.43.30122>
- Blackburn T.M., Essl F., Evans T., Hulme P.E., Jeschke J.M., Kühn I., Kumschick S., Marková Z., Mrugała A., Nentwig W., Pergl J., Pyšek P., Rabitsch W., Ricciardi A., Richardson D.M., Sendek A., Vilà M., Wilson J.R.U., Winter M., Genovesi P., Bacher S. A unified classification of alien species based on the magnitude of their environmental impacts // *PLoS biology*. 2014. Vol. 12, no. 5. e1001850. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001850>
- Canavan S., Kumschick S., Le Roux J.J., Richardson D.M., Wilson J.R.U. Does origin determine environmental impacts? Not for bamboos // *Plants, People, Planet*. 2019. Vol. 1. P. 119–128. <https://doi.org/10.1002/ppp3.5>
- Clarke D.A., Palmer D.J., McGrannachan C., Burgess T.I., Chown S.L., Clarke R.H., Kumschick S., Lach L., Liebhold A.M., Roy H.E., Saunders M.E., Yeates D.K., Zalucki M.P., McGeoch M.A. Options for reducing uncertainty in impact classification for alien species // *Ecosphere*. 2021. Vol. 12, no. 4: e03461. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3461>
- D'hondt B., Vanderhoeven S., Roelandt S., Mayer F., Versteirte V., Adriaens T., Ducheyne E., San Martin G., Grégoire J.-C., Stiers I., Quoilin S., Cigar J., Heughebaert A., Branquart E. Harmonia⁺ and Pandora⁺: risk screening tools for potentially invasive plants, animals and their pathogens // *Biological Invasions*. 2015. Vol. 17. P. 1869–1883. <https://doi.org/10.1007/s10530-015-0843-1>
- DAISIE. Handbook of alien species in Europe. 2009. Vol. 3. Springer, Berlin. 399 p.
- Essl F., Biró K., Brandes D., Broennimann O., Bullock J.M., Chapman D.S., Chauvel B., Dullinger S., Fumanal B., Guisan A., Karrer G., Kazinczi G., Kueffer C., Laitung B., Lavoie C., Leitner M., Mang T., Moser D., Müller-Schärer H., Petitpierre B., Richter R., Schaffner U., Smith M., Starfinger U., Vautard R., Vogl G., von der Lippe M., Follak S. Biological flora of the British Isles: *Ambrosia artemisiifolia* // *Journal of Ecology*. 2015. Vol. 103, no. 4. P. 1069–1098. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12424>
- Essl F., Nehring S., Klingenstein F., Milasowszky N., Nowack C., Rabitsch W. Review of risk assessment systems of IAS in Europe and introducing the German–Austrian Black List Information System (GABLIS) // *Journal for Nature Conservation*. 2011. Vol. 19, no. 6. P. 339–350. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2011.08.005>

- Evans T., Blackburn T.M., Jeschke J.M., Probert A.F., Bacher S. Application of the Socio-Economic Impact Classification for Alien Taxa (SEICAT) to a global assessment of alien bird impacts // *NeoBiota*. 2020. Vol. 62. P. 123–142. <https://doi.org/10.3897/neobiota.62.51150>
- Evans T., Kumschick S., Blackburn T.M. Application of the Environmental Impact Classification for Alien Taxa (EICAT) to a global assessment of alien bird impacts // *Diversity and Distributions*. 2016. Vol. 22, no. 9. P. 919–931. <https://doi.org/10.1111/ddi.12464>
- Galanidi M., Zenetos A., Bacher S. Assessing the socio-economic impacts of priority marine invasive fishes in the Mediterranean with the newly proposed SEICAT methodology // *Mediterranean Marine Science*. 2018. Vol. 19, no. 1. P. 107–123. <https://doi.org/10.12681/mms.15940>
- Gruber M.A., Santoro D., Cooling M., Lester P.J., Hoffmann B.D., Boser C., Lach L. A global review of socioeconomic and environmental impacts of ants reveals new insights for risk assessment // *Ecological Applications*. 2022. Vol. 32, no. 4: e2577. <https://doi.org/10.1002/eap.2577>
- Henriksen M.V., Arlé E., Pili A., Clarke D.A., García-Berthou E., Groom Q., Lenzner B., Meyer C., Seebens H., Tingley R., Winter M., McGeoch M.A. Global indicators of the environmental impacts of invasive alien species and their information adequacy // *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 2024. Vol. 379, no. 1902: 20230323. <https://doi.org/10.1098/rstb.2023.0323>
- Hulme P.E., Pyšek P., Pergl J., Jarošík V., Schaffner U., Vilà M. Greater focus needed on alien plant impacts in protected areas // *Conservation Letters*. 2014. Vol. 7, no. 5. P. 459–466. <https://doi.org/10.1111/conl.12061>
- IUCN EICAT categories and criteria. The environmental impact classification for alien taxa (EICAT). Gland, Switzerland: IUCN, 2020. 24 p.
- Jansen C., Kumschick S. A global impact assessment of acacia species introduced to South Africa // *Biological Invasions*. 2022. Vol. 24, no. 1. P. 175–187. <https://doi.org/10.1007/s10530-021-02642-0>
- Kesner D., Kumschick S. Gastropods alien to South Africa cause severe environmental harm in their global alien ranges across habitats // *Ecology and evolution*. 2018. Vol. 8, no. 16. P. 8273–8285. <https://doi.org/10.1002/ece3.4385>
- Kumschick S., Bertolino S., Blackburn T.M., Brundu G., Costello K.E., De Groot M., Evans T., Gallardo B., Genovesi P., Govender T., Jeschke J.M., Lapin K., Measey J., Novoa A., Nunes A.L., Probert A.F., Pyšek P., Preda C., Rabitsch W., Roy H.E., Smith K.G., Tricarico E., Vilà M., Vimercati G., Bacher S. Using the IUCN Environmental Impact Classification for Alien Taxa to inform decision-making // *Conservation Biology*. 2024. Vol. 38, no. 2: e14214. <https://doi.org/10.1111/cobi.14214>
- Kumschick S., Measey G.J., Vimercati G., De Villiers F.A., Mokhatla M.M., Davies S.J., Thorp C.J., Rebelo A.D., Blackburn T.M., Kraus F. How repeatable is the Environmental Impact Classification of Alien Taxa (EICAT)? Comparing independent global impact assessments of amphibians // *Ecology and evolution*. 2017. Vol. 7, no. 8. P. 2661–2670. <https://doi.org/10.1002/ece3.2877>
- Kumschick S., Nentwig W. Some alien birds have as severe an impact as the most effectual alien mammals in Europe // *Biological conservation*. 2010. Vol. 143, no. 11. P. 2757–2762. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.07.023>
- Laverty C., Nentwig W., Dick J.T., Lucy F.E. Alien aquatics in Europe: assessing the relative environmental and socioeconomic impacts of invasive aquatic macroinvertebrates and other taxa // *Management of Biological Invasions*. 2015. Vol. 6, no. 4. P. 341–350. <https://doi.org/10.3391/mbi.2015.6.4.03>
- Lodge D.M., Williams S., MacIsaac H.J., Hayes K.R., Leung B., Reichard S., Mack R.N., Moyle P.B., Smith M., Andow D.A., Carlton J.T., McMichael A. Biological invasions: recommendations for US policy and management // *Ecological applications*. 2006. Vol. 16, no. 6. P. 2035–2054. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2006\)016](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2006)016)
- Measey G.J., Vimercati G., De Villiers F.A., Mokhatla M., Davies S.J., Thorp C.J., Rebelo A.D., Kumschick S. A global assessment of alien amphibian impacts in a formal framework // *Diversity and Distributions*. 2016. Vol. 22, no. 9. P. 970–981. <https://doi.org/10.1111/ddi.12462>
- Nentwig W., Bacher S., Kumschick S., Pyšek P., Vilà M. More than “100 worst” alien species in Europe // *Biological Invasions*. 2018. Vol. 20, no. 6. P. 1611–1621. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1651-6>
- Nentwig W., Kühnel E., Bacher S. A generic impact-scoring system applied to alien mammals in Europe // *Conservation Biology*. 2010. Vol. 24, no. 1. P. 302–311. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01289.x>
- Nkuna K.V., Visser V., Wilson J.R., Kumschick S. Global environmental and socio-economic impacts of selected alien grasses as a basis for ranking threats to South Africa // *NeoBiota*. 2018. Vol. 41. P. 19–65. <https://doi.org/10.3897/neobiota.41.26599>
- NOBANIS – The European Network on Invasive Alien Species (Electronic resource). <https://www.nobanis.org> (accessed 23.12. 2024).
- Parker I.M., Simberloff D., Lonsdale W.M., Goodell K., Wonham M., Kareiva P.M., Williamson M.H., Von Holle B., Moyle P.B., Byers J.E., Goldwasser L. Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders // *Biological invasions*. 1999. Vol. 1, no. 1. P. 3–19. <https://doi.org/10.1023/A:1010034312781>
- Ptitsyna E.V., Dudov S.V., Ezhova M.A., Geltman D.V., Penin A.A., Logacheva M.D. Genetic diversity of invasive plant *Heracleum sosnowskyi* // *Plant Genetics, Genomics, Bioinformatics, and Biotechnology (PlantGen2023): abstracts* / eds. A.A. Kalachev, T.A. Gorh-kova, M.L. Ponomareva; FIC KazSC RAS // *The 7th International Scientific Conference (July 10–15, 2023, Kazan, Russia)*. Kazan: FEN, 2023. P. 236.
- Pyšek P., Manceur A.M., Alba C., McGregor K.F., Pergl J., Štajerová K., Chytrý M., Danihelka J., Kartesz J., Klimešová J., Lučanová M., Moravcová L., Nishino M., Sádlo J., Suda J., Tichý L., Kühn I. Naturalization of central European plants in North America: species traits, habitats, propagule pressure, residence time // *Ecology*. 2015. Vol. 96, no. 3. P. 762–774. <https://doi.org/10.1890/14-1005.1>

- Pyšek P., Richardson D.M. Invasive Species, Environmental Change and Management, and Health // The Annual Review of Environment and Resources. 2010. Vol. 35. P. 25–55. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-033009-095548>
- Ries C., Krippel Y., Pfeiffenschneider M., Schneider S. Environmental impact assessment and black, watch and alert list classification after the ISEIA Protocol of non-native vascular plant species in Luxembourg // Bulletin de la Société des naturalistes luxembourgeois. 2013. Vol. 114. P. 15–21.
- Rumlerová Z., Vilà M., Pergl J., Nentwig W., Pyšek P. Scoring environmental and socioeconomic impacts of alien plants invasive in Europe // Biological Invasions. 2016. Vol. 18. P. 3697–3711. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1259-2>
- Senator S.A., Vinogradova Y.K. Protocol for assessing invasive plant populations // Ecosystem Transformation. 2024. Vol. 7, no. 2. P. 32–48. <https://doi.org/10.23859/estr-221107>
- Shadrin D.M., Dalke I.V., Zakhozhiy I.G., Shilnikov D.S., Kozhin M.N., Chadin I.F. DNA Barcode Marker Analysis of *Heracleum sosnowskyi* Manden. and *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier (Apiaceae) from European Russia // Russian Journal of Biological Invasions. 2024. Vol. 15. P. 416–431. <https://doi.org/10.1134/S2075111724700309>
- Sohrabi S., Pergl J., Pyšek P., Foxcroft L.C., Gherekhloo J. Quantifying the potential impact of alien plants of Iran using the Generic Impact Scoring System (GISS) and Environmental Impact Classification for Alien Taxa (EICAT) // Biological Invasions. 2021. Vol. 18. P. 3697–3711. <https://doi.org/10.1007/s10530-021-02515-6>
- Thompson K., Davis M.A. Why research on traits of invasive plants tells us very little // Trends in ecology & evolution. 2011. Vol. 26, no. 4. P. 155–156. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.01.007>
- Vaes-Petignat S., Nentwig W. Environmental and economic impact of alien terrestrial arthropods in Europe // Neo-Biota. 2014. Vol. 22. P. 23–42. <https://doi.org/10.3897/neobiota.22.6620>
- van der Veer G., Nentwig W. Environmental and economic impact assessment of alien and invasive fish species in Europe using the generic impact scoring system // Ecology of Freshwater fish. 2015. Vol. 24, no. 4. P. 646–656. <https://doi.org/10.1111/eff.12181>
- Vilà M., Gallardo B., Preda C., García-Berthou E., Essl F., Kenis M., Roy H.E., González-Moreno P. A review of impact assessment protocols of non-native plants // Biological Invasions. 2019. Vol. 21, no. 3. P. 709–723. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1872-3>
- Vimercati G., Probert A. F., Volery L., Bernardo-Madrid R., Bertolino S., Céspedes V., Essl F., Evans T., Gallardo B., Gallien L., González-Moreno P., Grange M. Ch., Hui C., Jeschke J.M., Katsanevakis S., Kühn I., Kumschick S., Pergl J., Pyšek P., Rieseberg L., Robinson T.B., Saul W.-C., Sorte C.J.B., Vilà M., Wilson J.R.U., Bacher S. The EICAT+ framework enables classification of positive impacts of alien taxa on native biodiversity // PLoS biology. 2022. Vol. 20, no. 8: e3001729. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3001729>
- Vinogradova Y., Pergl J., Essl F., Hejda M., van Kleunen M., Regional Contributors, Pyšek P. Invasive alien plants of Russia: insights from regional inventories // Biological Invasions. 2018. Vol. 20, no. 8. P. 1931–1943. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1686-3>
- Weber E., Gut D. Assessing the risk of potentially invasive plant species in central Europe // Journal for Nature Conservation. 2004. Vol. 12, no. 3. P. 171–179. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2004.04.002>
- Yazlık A., Pergl J., Pyšek P. Impact of alien plants in Turkey assessed by the Generic Impact Scoring System // Neo-Biota. 2018. Vol. 39. P. 31–51. <https://doi.org/10.3897/neobiota.39.23598>

SCORING INVASIVE PLANT SPECIES OF EUROPEAN RUSSIA BY THEIR ENVIRONMENTAL AND SOCIO-ECONOMIC IMPACTS

© 2025 Morozova O.V.¹, Popchenko M.I.²

Institute of Geography of the Russian Academy of Sciences, 119017, Moscow,
Staromonetny per., 29

e-mail: ¹olvasmor@mail.ru, ²popchenko_m@inbox.ru

Understanding the impacts of alien species on nature and man is crucial to setting priorities for managing invasions, and classification by impact type and ranking of species on this basis is a prerequisite for such decisions. The impact on native species, natural communities and human life was assessed for 147 invasive alien plant species of European Russia using the Generic Impact Scoring System (GISS). The GISS protocol includes both ecological and socio-economic criteria and is based on literature data (in this study, 689 publications were used for scoring), taking into account the maximum impact in the secondary range. Among all the indicators, the impact on agriculture (crop production) prevails, while among the ecological indicators, the highest scores are for the impact on ecosystems and indirect impact on different biotic groups, including competition. An assessment of species invasiveness is proposed taking into account the spread of the species as invasive in the regions of European Russia. Ranking of species by the obtained indicators revealed a relatively good correspondence with the list of species recommended by experts as the most dangerous alien species in Russia, but the choice of priorities among them is difficult without an objective impact assessment. In general, the use of standardized impact scoring schemes and a transparent procedure for determination of the impact status of alien species provide a more reliable approach to setting priorities in management and assessing the risks of invasions than expert opinion alone. A list of species has been suggested for which legislative and practical measures in order to limit their distribution are necessary first of all.

Key words: invasive species, vascular plants, impact assessment, Generic Impact Scoring System, regional distribution, invasiveness, European Russia.

POPULUS LONGIFOLIA FISCH. (SALICACEAE) – ЕДИНСТВЕННЫЙ ИНВАЗИОННЫЙ ВИД ТОПОЛЯ НА РУССКОЙ РАВНИНЕ

© 2025 Насимович Ю.А.^{a,b,1}, Костина М.В.^{c,2}, Муратаев Р.А.^{a,d,3}, Гарин Э.В.^{e,4},
Борхерт Е.В.^{a,5}, Пушкова Е.Н.^{a,6}, Мельникова Н.В.^{a,7}

^a Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта РАН, Москва 119991,

^b Государственное природоохранное бюджетное учреждение г. Москвы «Государственный природоохранный центр», Москва 119019,

^c Московский государственный педагогический университет, Москва 119191,

^d Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва 119991,

^e Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,

пос. Борок Некоузского р-на Ярославской обл. 152742

e-mail: ¹nasimovich@mail.ru; ²mkostina@list.ru; ³ramil.murataev@mail.ru; ⁴garinev@mail.ru; ⁵sashai@inbox.ru;

⁶pushkova18@gmail.com; ⁷mnv-4529264@yandex.ru

Поступила в редакцию 29.09.2025. После доработки 31.10.2025. Принята к публикации 15.11.2025

Представлен обзор литературных и гербарных сведений о *Populus longifolia* Fisch. с привлечением собственных флористических, морфологических и молекулярных данных. Показано, что *P. longifolia* возник в одном из ботанических садов в северной половине Русской равнины в результате гибридизации американского *P. balsamifera* и восточно-азиатского *P. suaveolens*, причём «вклад» *P. balsamifera* в гибридизацию существенно выше (вероятно, возвратный гибрид). Это доказано молекулярно-генетическими, а также морфологическими исследованиями (в том числе обнаружением и изучением коробочек, которые оказались голыми и 2–3-створчатými). Во взаимодействии с человеком *P. longifolia* широко распространился по северной части Русской равнины, что связано не только с его культивированием, но и со способностью самостоятельно захватывать нарушенные местообитания вблизи сельских поселений, дорог и рек. Для успешного распространения этого гибридогенного вида, вероятно, имели значение отсутствие в пределах соответствующего ареала местных видов тополей подрода *Tacamahaca*, а также некоторые изначальные морфологические особенности гибрида (особенно обильная корневая поросль, свисание листьев на сравнительно длинных черешках и т.п.). Предлагавшееся объединение *P. longifolia* с *P. trichocarpa* ошибочно, а с *P. tristis* – преждевременно, так как мы мало знаем об этом таксоне.

Ключевые слова: *Populus longifolia*, *Populus tristis*, инвазии, корневые отпрыски, семенное размножение, гибридизация, ареал.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-4-121-132

Введение

Нельзя сказать, что *Populus longifolia* Fisch. (тополь длиннолистный) совсем не известен отечественным ботаникам. Он был описан Ф.Б. Фишером [Fischer, 1841], фигурировал в ряде отечественных [Циновский, 1977; Цвелёв, 2001; Сковрцов, 2008] и зарубежных работ (обычно как *P. tristis*) [Rehder, 1949; Koltzenburg, 1999], включён в последние издания сводки П.Ф. Маевского [Сковрцов, 2006, 2014]. Тем не менее даже к началу XXI в. информация о нём оказалась весьма неполной. Он принимался за одну из форм американского *P. balsamifera* L. или близкого к нему *P. candicans* Aiton [Dippel, 1892;

Karhu, Hamet-Ahti, 1992], часто смешивался с *P. tristis* [Ascherson, Graebner, 1908; Rehder, 1949; Koltzenburg, 1999; Сковрцов, 2008] и даже с *P. trichocarpa* [Сковрцов, 2008, 2010]. Такая ситуация применительно к нередкому древесному виду, произрастающему на Русской равнине, вряд ли может удовлетворить.

P. longifolia фигурирует в целом ряде наших работ [Адвентивная флора..., 2012; Костина, Насимович, 2014; Насимович и др., 2019; Borkhert et al., 2023; Насимович и др., 2024], однако все они посвящены отнюдь не специально ему. Специальных работ об этом виде нет и у других авторов. Поэтому актуальным представляется обстоятельный

обзор соответствующих сведений, который выполнен с привлечением собственных неопубликованных флористических, морфологических и молекулярно-генетических данных. Собраны воедино разрозненные сведения о *P. longifolia* и построена более или менее логичная «картина» данной инвазии. Кроме того, на примере *P. longifolia* затронуты некоторые теоретические проблемы, связанные с чужеродными видами: сложность установления вектора инвазии и региона происхождения для гибридных форм, адаптация вида-вселенца к местным условиям, генетические и эволюционные аспекты влияния инвазионного вида на внутриродовое разнообразие, сложность молекулярного изучения совокупности видов, образующих сингамеон (syngameon), преимущества межвидовых гибридов в нарушенной среде.

Гербарные сборы переданы в Гербарий Главного ботанического сада РАН в Москве (международный акроним – МНА) и Гербарий флоры Ярославской области им. И.Н. Гарина (международный акроним – GARIN).

Диагностические признаки

P. longifolia характеризуется всеми секционными признаками бальзамических тополей: черешки в сечении округлые, с желобком на верхней стороне, листовая пластинка без резкой угловатости и т.д.

Видовая специфика проявляется в невысоких и наклонённых стволах (до 15–18 м), а также в особенно обильной корневой поросли, из-за чего взрослые деревья окружены густыми «рошицами» разновозрастного подроста. Обильную корневую поросль дают многие тополя секции *Tasatahaca* Spach (Прошкин, Климов, 2020), но одновидовых зарослей размером до 50–100 м у других тополей в нашем регионе наблюдать не удавалось, то есть, по крайней мере, здесь этот признак является диагностическим.

Крона раскидистая, нерегулярная, обычно низко опущенная, значительно уже своей высоты, неравнобокая из-за наклона дерева. Ветви отходят от ствола под разными углами, но чаще под острым углом вверх. Ствол сильноносбежистый, кривой, наклонённый. Кора ствола и основных скелетных ветвей свет-

ло-серая, иногда с еле заметным желтоватым или зеленоватым оттенком. Оси 1–2-годичных ауксибластов (удлинённых побегов) сравнительно тёмные (в сравнении, например, с *P. laurifolia*), коричневые или красновато-коричневые, реже светло-коричневые, в сечении округлые – не ребристые! Почки крупнее и длиннее, чем у большинства тополей: верхушечные – до 3 (3.5) см, яйцевидные; пазушные – до 2.5 см, узкие. Листовые пластинки на брахибластах взрослого дерева эллиптические или продолговато-эллиптические, длиной до 10–12 см и шириной до 4–5 см; длина превосходит ширину в 1,8–2,5 раза. Максимальное расширение листовой пластинки смещено к основанию, но не сильно (в среднем оно находится от основания в 46–47% длины листа). Основание клиновидное, ширококлиновидное или округло-клиновидное; верхушка острая, не оттянутая или плавно оттянутая в кончик длиной 3–5 мм. Верхняя поверхность тёмно-зелёная или чёрно-зелёная (самая тёмная у тополей), блестящая, нижняя – зеленовато-беловатая, иногда очень светлая, и этот цветовой контраст резче, чем у других тополей данной секции. Черешки на брахибластах относительно длинные, длиной до 5–8 см, составляют в среднем 60% длины листовой пластинки. Базальные желёзки (желёзки на стыке черешка и листовой пластинки) у разных локальных популяций занимают от 25 до 75% возможных позиций.

Интересно, что форма и размер листовой пластинки, а также длина черешка в первом приближении одинаковые и на брахибластах, и на ауксибластах как на корневой поросли высотой 1–2 м, так и на взрослых деревьях. Только на «жировых» побегах (особенно мощных ростовых побегах после обрезки и т.п. воздействий) листья яйцевидные, с сильным смещением максимального расширения к основанию. Длина листовой пластинки в этом случае может достигать 26 см, ширина – 16 см.

Мужские и женские клоны

До недавнего времени считалось, что в России *P. longifolia* представлен только мужским клоном (Скворцов, 2008). С 2011 г. мы знаем в Москве мужские и женские деревья

Таблица. Местонахождение женских клонов *P. longifolia* в Москве и других регионах, число створок, которыми вскрываются коробочки

№ п/п	Местоположение	Процентное соотношение 2- и 3-створчатых коробочек
1	Москва; под склоном Крылатских холмов между прудами-отстойниками (1981, Игнатов – МНА0045896). 55.75644° с.ш., 37.43122° в.д.	2-створчатые ?
2	Московская обл., Подольский район, д. Бунчиха... 14.05.1989, В.Д. Бочкин – МНА0045899	2-створчатые ?
3	Москва, юг, Знаменское... 02.06.2006, В.[Б.] Куваев – МНА0045897	2-створчатые ?
4	Москва, ул. Архитектора Власова, 37, корп. 1 (в уличном озеленении)	2-створчатые коробочки – 46%, 3-створчатые – 54% (подсчёты Ю.А. Насимовича в 2012 г.)
5	Москва, под склоном Крылатских холмов между прудами-отстойниками (2012, Насимович – GARIN). 55.75644° с.ш., 37.43122° в.д.	2-створчатые коробочки – 62%, 3-створчатые – 38% (подсчёты Р.А. Муратаева в 2024 г.)
6	Ижевск (31.05.2015, А.Н. Пузырёв – МНА0453569)	Преимущественно 2-створчатые
7	Ярославская обл., пос. Шестихино Некоузского района, у моста через р. Вороновка (GARIN10553), 57.93303° с.ш., 38.23643° в.д.	2–3-створчатые
8	Ярославская обл., с. Новый Некоуз того же района, ул. Колхозная (GARIN5075). 57.90431° с.ш., 38.06801° в.д.	2–3-створчатые
9	Ярославская обл., там же, ул. Комсомольская (GARIN5060, 5061). 57.90347° с.ш., 38.07116° в.д.	2–3-створчатые
10	Ярославская обл., в местечке Мурзино на р. Ильдь (правый берег, у моста). 58.00489° с.ш., 38.23087° в.д.	2-створчатые коробочки – 42%, 3-створчатые – 58% (подсчёты Ю.А. Насимовича в 2025 г.)

P. longifolia (Адвентивная флора..., 2012): крупный мужской клон – на Щукинском полуострове близ водно-лыжной базы (наблюдения авторов); крупный женский – под склоном Крылатских холмов между прудами-отстойниками (2012, Насимович – GARIN). Коробочки, по нашим наблюдениям, всегда голые, открываются 2–3 створками (см. табл.). Позднее в Гербарии ГБС (МНА) обнаружили более старые сборы *P. longifolia* с коробочками, но они до 2019 г. были неверно определены. К сожалению, по гербарным образцам число створок подсчитывать трудно, и 3-створчатые коробочки могли быть не замечены. Кроме того, 2-створчатые коробочки тяготеют к вершине и основанию серёжки, а 3-створчатые – к середине, а потому при подсчёте створок нужно «разбирать» всю серёжку.

Р. Циновскис [1977, с. 177] на основании не вполне понятной ссылки на американского автора (который описывает одни виды, а по мнению Циновскиса, другие), упоминает голые 2-створчатые коробочки *P. longifolia*, но сам Циновскис в Прибалтике коробочки ни разу не видел, хотя описал 275 точек с дан-

ным видом, т.е. имеются обширные регионы с клоном только одного пола. Не исключено также, что доля женских растений выше в восточной части ареала *P. longifolia*, или она возросла к настоящему времени.

Недавнее и современное географическое и биотопическое распространение

P. longifolia известен на Русской равнине с начала XIX в.: в Гербарии Тартуского университета соответствующий образец хранится с 1821 г. [Циновскис, 1977]. Во второй половине XX в. был относительно обычен в Литве, Латвии, Эстонии, Псковской обл., Ленинграде – Санкт-Петербурге [Циновскис, 1977], и у нас нет сведений, что ситуация изменилась. В настоящее время не является редким также в Калужской [Скворцов, 2005а, 2008; Калужская флора, 2010], Московской [Адвентивная флора..., 2012; Муратаев, 2024], Ярославской (наблюдения и сборы Э.В. Гарина – GARIN), Смоленской, Тверской и Новгородской областях, в Коми, а также в Белоруссии [Скворцов, 2008]. На остальной Русской равнине, вероятно, встречается во всех областях её

северной половины, но мы достоверно знаем это только для Орловской обл. [Скворцов, 2008], а также для Костромской и Белгородской областей, Удмуртии (МНА), Владимирской, Вологодской и Ленинградской областей (MW), откуда имеются гербарные сборы. В пределах Русской равнины почти нет сборов южнее Орловской области (сбор из Белгородской области выглядит оторванным от основного ареала, и в таких случаях всегда возникают сомнения в правильности определения). Нет также сборов с юго-востока Русской равнины (юго-восточнее линии Орёл – Ижевск), и вряд ли это случайно. Нет сведений о произрастании вида в Зап. Европе [Циновский, 1977], Сибири и южной части Русской равнины [Скворцов, 2008]. Соответствующие гербарные сборы мы тоже не видели (МНА, MW), т.е. здесь *P. longifolia* отсутствует или очень редок. Таким образом, современным ареалом распространения *P. longifolia* в качестве спонтанно произрастающего и культивируемого вида является Русская равнина от Санкт-Петербурга и Коми на севере до Орловской области на юге, от Прибалтики на западе и до Удмуртии на востоке. Местные тополя подрода *Tacamahaca* (Spach) Penjkovsky, которые могут скрещиваться с *P. longifolia*, на этой территории отсутствуют, то есть благодаря данной инвазии произошло расширение ареала подрода.

Иногда *P. longifolia* встречается в Москве и подмосковных городах среди жилой застройки, но довольно редко; одно дерево наблюдалось нами высаженным вдоль проезжей части в одном ряду с *P. × sibirica* и другими обычными культиварами (ул. Архитектора Власова, 37, корп. 1, 03.07.2012, Медведева, Насимович – МНА0091591), в этом случае можно предположить, что соответствующий саженец привезён и высажен по ошибке; несколько раз мы видели компактные группы из 3–4 взрослых деревьев и разновозрастного подроста на газонах во дворах (например, за домом 89 по Рублёвскому шоссе), в этом случае можно заподозрить проявление личной инициативы граждан или случайную интродукцию на ещё не полностью озеленённую придомовую территорию, но никак не целенаправленные действия государства или озеленительных

фирм. Высажен во многих точках Можайска, но, несмотря на специальные поиски, не зарегистрирован в Дмитрове (зато представлен здесь своим гибридом), Пушкине, Ивантеевке, Раменском, Шатуре, Коломне (наблюдения Р.А. Муратаева и Ю.А. Насимовича в 2024–2025 гг.). В Ижевске (наблюдения А.Н. Пузырёва) ранее был широко распространён, но позднее озеленители старались избавиться от него из-за обильной корневой поросли, невысокой декоративности и недолговечности [Kostina et al., 2014]. В Череповце обычен, высажен вдоль аллеи к реке близ Парка Победы (GARIN 18192), на ул. Мамлеева и в других местах (GARIN 16396, 16414–16416), дичает (Гарин, Насимович, 2018). В общем, отношение к этому виду в разных городах и в разное время могло быть различным, но в целом по стране он никогда не был массовым культиваром городского озеленения, уступая эту роль *P. × sibirica* и *P. × petrovskoe* [Насимович и др., 2019; Муратаев, 2024].

Зато этот вид часто обнаруживался нами в сельской местности (в Подмосковье), а также на природных территориях Москвы, которые образовались путём формального включения в городскую черту сельских территорий с остатками деревень, садов и т.п. В Москве – у подножия Крылатских холмов (МНА0045898, 0045903), в Фили-Кунцевском (кв. 1 – МНА0045894) и Лианозовском лесопарках (у МКАД), на Щукинском берегу р. Москвы (МНА0091587), в парке «Северное Тушино» (на севере) и др. В этом случае *P. longifolia* может произрастать на окраинах сельских поселений (сохранившихся и бывших), в заброшенных садах, вдоль железных дорог (Горьковская ж.д. в Москве – МНА0045893; Казанская ж.д. в Москве – МНА0045913), шоссе и грунтовых дорог и в т.п. местах, обычно на относительно богатой почве. Иногда он разрастается на полуоголённых приречных песках в поймах рек (Щукинский полуостров на р. Москва – МНА0045895, 0091585, 009158; пойма р. Чертановка близ родника под Лысой горой в Москве). Приведём цифры: в ходе 133 наших специальных флористических походов по сельскому Подмосковью с составлением полного перечня видов сосудистых растений *P. longifolia* заре-

гистрирован в 19 походах, т.е. в 14% походов (данные Ю.А. Насимовича, К.Ю. Теплова, И.М. Аверченкова, А.И. Ёжиковой, Д.А. Медведевой, Е.И. Тихоновой, В.С. Фридмана и др.). При этом в низменностях с преобладанием бедных песчаных и супесчаных почв он встречен в 9% походов (изредка), на возвышенностях – в 20% походов (нередко). Особенно мало *P. longifolia* в обширной Мещерской низменности: не встречен ни в одном из 23 походов. Сходный результат, но менее чёткий из-за административных районов, расположенных на границах ботанико-географических районов, получен А.В. Щербаковым и Н.В. Любезновой [2018]: в низменностях наблюдался в 17% административных районов, на остальной территории – в 25% (наши подсчёты на основании приведённых авторами таблиц), т.е. отчётливо тяготеет к более богатым почвам возвышенностей.

Самый большой по площади лесной массив, образованный исключительно *P. longifolia*, мы видели в Ярославской области – на правом берегу р. Ильдь у моста напротив местечка Мурзино (наблюдения Э.В. Гарина и Ю.А. Насимовича в 2025 г., GARIN 3169–3185, 28801, 28802). Его длина составила 120 м, а ширина – до 20 м. Интересно, что посадки здесь не могли производиться, и растение, возможно, было спонтанно интродуцировано из старого усадебного парка на другом берегу Ильди (GARIN 28791, 28792), где оно длительно сохраняется. По мнению одного из авторов (Э.В. Гарин), размер насаждения р. Ильдь заставляет усомниться во вторичности этого клона по отношению к клону в местечке Мурзино. Также обширные заросли этого вида тополя отмечены на территории с. Верхнее Никульское, в 1,5 км к северу от клона на р. Ильдь (наблюдения Э.В. Гарина, GARIN 10459–10462). Фрагменты насаждений меньшей площади наблюдались нами во многих точках Московского региона (наблюдения Ю.А. Насимовича).

Вектор инвазии

P. longifolia впервые описан по деревьям неизвестного происхождения из ботанического сада А.К. Разумовского в Горенках близ Москвы [Fischer, 1841; Скворцов, 2008]. Дальнейшее распространение, согласно

А.К. Скворцову [2010, с. 62], происходило в результате деятельности человека: «Его сажали чуть ли не в каждом сельском поместье, и благодаря образованию обильной корневой поросли эти посадки продолжают жить много лет спустя после исчезновения самих поселений».

Это предположение в целом правильное, но в деталях сталкивается с серьёзными возражениями. В ботанических учреждениях Санкт-Петербурга и Москвы выращивалось много разных тополей, причём значительно декоративнее *P. longifolia*, но ни один из них, кроме столь же непонятно возникшего *P. × sibirica* [Скворцов, 2005б, 2007, 2010], не распространился так широко и равномерно по Русской равнине. Так, например, в Москве на широко известной сельскохозяйственной выставке в 1882 г. оказались представлены 5 новых сортов тополей, так называемые «шредеровские виды» из Петровско-Разумовского парка [Wolkenstein, 1882], и два из них (*P. × petrovskoe*, *P. × rasumovskoe*) к настоящему времени стали массовыми культиварами в Москве [Чужеродная флора..., 2020]. *P. × petrovskoe* в большом количестве высаживался в Дмитрове, Шатуре и Можайске, найден нами в Пушкине, Ивантеевке, Раменском и Коломне; *P. × rasumovskoe* отсутствует или редок во всех городах, кроме Москвы, а в сельской местности оба эти культивара мы пока не видели. Что же касается *P. longifolia*, то он даже не приведён для дендросада Р.И. Шредера [Шредер, 1899], не фигурировал на каких-либо сельскохозяйственных выставках-продажах [Wolkenstein, 1882], не приводится Д.П. Сырейщиковым [1907] для Московской губернии ни в качестве одичалого, ни в качестве культивируемого вида, впервые зарегистрирован (в культуре в Сокольниках) только в 1976 г. (Макаров – МНА, наши старые выписки, в 2025 г. этот образец не найден, возможно, оказался в обменном фонде). Тем не менее в настоящее время *P. longifolia* довольно обычен почти по всему региону (кроме Мещерской низменности): обнаружен нами в последнее десятилетие в 14% походов по сельскому Подмосковию (см. выше), хотя мы ни разу не слышали о его организованном введении в культуру в данном регионе.

Поэтому логичнее предположить, что *P. longifolia* распространился по Подмосквовью и, наверное, по всей Русской равнине самостоятельно. Конечно, человек создал для этого таксона соответствующие нарушенные участки близ сельских поселений. В каких-то случаях он мог сознательно посадить *P. longifolia* на своём участке, способствуя его сохранению и даже некоторому распространению, но брал его не в далёком ботаническом саду, а у соседа или за оградой своего села, куда *P. longifolia* «пришёл» самостоятельно. Если бы у сельского жителя был выбор, он вряд ли предпочёл *P. longifolia*, так как это низкодекоративный и опасный корнеотпрысковый сорняк, с которым в саду нужно бороться. Кроме того, для распространения в сельской культуре на такой большой площади только по принципам «из рук в руки» и «от села к селу» у *P. longifolia* не было времени.

Открытым остаётся вопрос, как *P. longifolia* вообще попал на Русскую равнину. Р. Циновскис [1977] и А.К. Скворцов [2008] рассматривали этот вопрос, но исходили из американского происхождения вида и привели не вполне убедительные факты. В любом случае при такой инвазии не исключено участие человека.

Взаимоотношения с *P. tristis* и *P. trichocarpa*

Мы понимаем *P. longifolia* в точности так, как понимал его Ф.Б. Фишер [Fischer, 1841], описавший этот вид, т.е. предельно узко. Такой же дробной трактовки придерживались Р. Циновскис [1977] и Н.Н. Цвелёв [2001]. Но западные исследователи [Schneider, 1916; Ascherson, Graebner, 1908; Rehder, 1949; Koltzenburg, 1999], если вообще упоминали *P. longifolia*, то объединяли его с *P. tristis*, который, как считалось, отличается только сердцевидными основаниями листьев (такая же кустовидная поросль). При этом название «*P. tristis*» оказывалось приоритетным, так как этот таксон описан Фишером в той же статье, но на одну страницу раньше. Это неудобно, так как *P. tristis* в узком смысле – редчайший вид (форма, культивар, клон и т.д.), и под этим названием на самом деле, как правило, фигурирует *P. longifolia*.

А.К. Скворцов [2008, 2010] не только объединил *P. longifolia* и *P. tristis*, но и признал их вегетативными клонами *P. trichocarpa*, причём тогда «*P. tristis*» становится приоритетным названием и по отношению к *P. trichocarpa*.

Мы считали такие объединения таксонов преждевременными, так как форма основания листовой пластинки – это важный диагностический признак, по которому в некоторых случаях различаются виды в роду *Populus* [Насимович и др., 2019]. В настоящее время обнаружилось молекулярное сходство *P. longifolia* с *P. balsamifera* и *P. suaveolens* (см. ниже), а по поводу *P. tristis* по-прежнему ничего не известно. Для анализа удобнее узкое рассмотрение таксонов, а возможное объединение с каким-либо известным природным видом (и ещё нужно понять, с каким именно!) – это задача следующего этапа работы.

Происхождение

По поводу происхождения *P. longifolia* имеются следующие гипотезы:

1) одна из форм *P. balsamifera* из Сев. Америки [Циновскис, 1977; Цвелёв, 2001]; бытующее представление в недавнем прошлом. В доказательство Циновскис [1977, с. 176] ссылается на Общий гербарий БИНа: «Там оказались и 3 листа очень близкого к *P. tristis* вида *P. longifolia* из Юкона (2) и Северо-Восточной Аляски (1) (последний бесспорный!). Все 4 образца [один – *P. tristis*] обозначены как *P. trichocarpa* Mill.», т.е. *P. balsamifera*. Тем не менее в американской флористической литературе *P. longifolia* не отмечен [Циновскис, 1977]. В многочисленных гербарных сборах североамериканских тополей, выполненных А.К. Скворцовым (МНА), этот вид отсутствует. Наверное, он не был встречен Скворцовым и в американских гербариях, так как в противном случае эта информация упоминалась бы в его публикациях. Мы знаем, что корневые отпрыски многих бальзамических тополей по форме листовой пластинки похожи на *P. longifolia*, а потому одного «бесспорного» гербарного листа вряд ли достаточно для доказательства американского происхождения

P. longifolia. Необходимо подробное описание хотя бы одной природной популяции с наклонёнными стволами, обильной корневой порослью, характерными коробочками и т.д.;

2) одна из форм *P. trichocarpa*, возникшая на Аляске, с листьями, характерными для порослевых побегов [Скворцов, 2008]. Для *P. tristis* эта гипотеза вполне правдоподобна в морфологическом плане, но А.К. Скворцов распространял её и на *P. longifolia*. Приводились следующие аргументы: а) *P. longifolia* сначала стал известен в России, а потом в Зап. Европе, т.е. продвигался с востока на запад; б) это продвижение совпало с активностью русских исследователей на Аляске; в) *P. longifolia* мало похож на *P. balsamifera*, но сходен с *P. trichocarpa* по резкому цветовому контрасту верха и низа листа; г) наверное, подразумевалось, что *P. longifolia* с его длинными листьями похож на корневую поросль бальзамических тополей; д) подразумевалось также, что это северный тополь, а деревья в суровых условиях Севера часто переходят к порослевой стратегии. Возражения в данном случае те же, что и для предыдущей гипотезы;

3) одна из форм *P. suaveolens*, возникшая в Вост. Сибири, с листьями, характерными для порослевых побегов (Ю.А. Насимович) [Адвентивная флора..., 2012]. Приводились следующие аргументы: а) первые два и последние два пункта те же, что и для предыдущей гипотезы (русские исследователи, возвращаясь с Аляски, пересекали также Вост. Сибирь и т.д.); б) *P. longifolia* не был найден на Аляске и вообще в Сев. Америке; в) коробочки *P. longifolia* оказались не похожи на коробочки американских тополей (не только 2-створчатые, как у *P. balsamifera*), не опушены в отличие от *P. trichocarpa*; г) *P. suaveolens* по ряду принципиальных признаков похож на *P. longifolia*: обладает большим цветовым контрастом верха и низа листа, имеет цилиндрические, а не ребристые оси побегов, имеет крупные почки и т.д.; к этому перечню теперь можно добавить максимальное расширение листа почти в его середине – в 46–47% длины листовой пластинки от основания, что в большей степени свойственно *P. suaveolens*, чем американским видам;

4) гибрид тополей с 2- и 3-створчатыми коробочками (М.В. Костина) [Костина, Насимович, 2014]. Гипотеза хорошо объясняет не только признаки коробочек у *P. longifolia*, но и отсутствие полного сходства с каким-либо «чистым» видом бальзамических тополей. Теоретически возможные родительские пары – *P. balsamifera* и *P. suaveolens* либо *P. balsamifera* и *P. trichocarpa*, хотя в указанной выше публикации рассматривался только второй случай;

5) гибрид каких-то центральноазиатских или южносибирских бальзамических тополей. *P. longifolia* в молекулярном отношении, по данным таргетного секвенирования [Borkhert et al., 2023; Насимович и др., 2024], оказался близок одновременно к *P. simonii*, *P. suaveolens*, *P. talassica* и даже к *P. afghanica*. Такой же вывод следует из ещё не опубликованных нами результатов таргетного секвенирования с увеличенной выборкой *P. longifolia*. Однако сравнение с американскими бальзамическими тополями в том и другом случае не производилось из-за невозможности собрать образцы в Сев. Америке.

В самое последнее время мы получили результаты полногеномного секвенирования двух московских образцов *P. longifolia*, представляющих мужской и женский клоны этого вида [Borkhert et al., на рассмотрении в журнале]. Образцы оказались почти одинаковыми в молекулярно-генетическом отношении (молекулярное расстояние – 1,6 условной единицы, в дальнейшем – у.е.), и это позволяет считать наши результаты достоверными. Используя данные международного архива NCBI, мы сопоставили *P. longifolia* как с азиатскими (*P. suaveolens*, *P. laurifolia*, *P. simonii* и др.), так и с американскими бальзамическими тополями (*P. balsamifera*, *P. trichocarpa*). *P. longifolia* оказался наиболее сходен с *P. balsamifera* (2,2–2,7 у.е., на дендрограмме «встал» вместе именно с этим видом). Сходства с *P. trichocarpa* выявилось чуть меньше (2,2–2,8 у.е.), и это сходство можно объяснить особенной близостью *P. balsamifera* и *P. trichocarpa*. Или же мы должны учитывать происхождение *P. longifolia* от гибрида *P. balsamifera* и *P. trichocarpa*, что объясняет наличие у него смеси 2- и 3-створчатых

коробочек, но не полное отсутствие опушения плодов. Напомним, что коробочки у *P. longifolia* голые, 2- и 3-створчатые (см. выше); у *P. balsamifera* – голые 2-створчатые, у *P. trichocarpa* – опушённые 3-створчатые [Rehder, 1949]. У гибрида *P. balsamifera* и *P. trichocarpa* (*P.* × *hastata*) форма листьев промежуточная, а коробочки с 2–4 очень слабо опушёнными или голыми створками (Eckenwalder, 2010).

Другие «чистые» виды бальзамических тополей, то есть азиатские виды, продемонстрировали более значительную удалённость от *P. longifolia*: *P. suaveolens* – 2.5–2.6 у.е., *P. laurifolia* – 2.6–2.7 у.е., *P. talassica* – 2.8 у.е.; *P. simonii* – 3.1–3.5 у.е. Это вроде бы означает, что с идеей о российском происхождении *P. longifolia* можно расстаться, но тогда окажется не объяснена одна удивительная особенность молекулярных расстояний между видами, которая представлена в полученной нами таблице [Borkhert et al., на рассмотрении в журнале]. Дело в том, что *P. longifolia* существенно ближе к азиатским бальзамическим тополям, чем *P. balsamifera* и *P. trichocarpa*. Так, например, от *P. suaveolens* его отделяют 2,5–2,6 у.е., а *P. balsamifera* удалён от того же *P. suaveolens* на 3,4–3,6 у.е. Сходные цифры получены и для *P. trichocarpa*. Это можно интерпретировать как образование *P. longifolia* в результате гибридизации *P. balsamifera* и *P. suaveolens*, а большее сходство с *P. balsamifera* объяснить возвратной гибридизацией, т.е. мы имеем дело с гибридом примерно следующего состава – *P. balsamifera* × (*P. balsamifera* × *P. suaveolens*). Кстати, такая гибридизация объясняет не только наличие у гибрида какой-то доли 3-створчатых коробочек, но и то, что эти коробочки совершенно голые.

Относительную близость к *P. laurifolia* и *P. talassica* можно объяснить так же, как мы объяснили близость к *P. trichocarpa*: все бальзамические тополя евразийского сингамеона близки друг к другу [Насимович и др., 2019]. Или же с *P. balsamifera* взаимодействовал не *P. suaveolens*, а *P.* × *moscoviensis* (гибрид *P. suaveolens* и *P. laurifolia*), что, однако, менее вероятно, так как *P. laurifolia* привносит ребристые оси побегов, а мы не видим ребристости даже у подростка.

Гибридизация с тополями городского озеленения

По нашим наблюдениям, в Московском регионе *P. longifolia* образует гибриды со многими представителями своего подрода *Tacamahaca*, хотя не все они, особенно сложные гибриды с участием нескольких бальзамических тополей, могут быть надёжно определены.

Гибриды с представителями секции чёрных тополей очень редки, но, наверное, лишь потому, что сами чёрные тополя в «чистом» виде редко используются в озеленении. На р. Исьма в Можайском районе зарегистрирован надёжно определённый гибрид с *P. nigra* (2.07.2023, Насимович – МНА, GARIN). Близ Перми (наблюдения Ю.А. Насимовича) и в Ижевске (наблюдения Пузырёва, личное сообщение) наблюдаются межсекционные гибриды с крупными округлыми или широкояйцевидными листьями, характеризующиеся резким цветовым контрастом верха и низа листа, как у *P. longifolia*. По нашему мнению, это гибриды *P. longifolia* и *P. deltoides*. Они могут стать объектами успешной селекционной работы.

Значительно больше в Московском регионе и, наверное, в других регионах Русской равнины гибридов *P. longifolia* с другими бальзамическими тополями. Из них наиболее заметен *P.* × *wobstii* R.I. Schrod. – гибрид *P. longifolia* и *P. laurifolia* (не менее 6 сборов Ю.А. Насимовича в Москве – МНА, GARIN; Пермь, 2015, Насимович – GARIN). Так трактовали его многие исследователи (Ascherson, Graebner, 1908; Rehder, 1949; Koltzenburg, 1999; Цвелёв, 2001). Мы выделили данный гибрид по морфологическим признакам, и молекулярный анализ в некоторых случаях подтвердил соответствующий состав родительских видов, хотя в других случаях результат оказался иным и весьма неопределённым. *P.* × *wobstii* по форме и размеру листовой пластинки, а также по длине черешка сходен с *P. longifolia*, но имеет прямой и иногда мощный ствол, не окружён «рощиками» подроста и, главное, обладает ребристыми осями молодых побегов, как *P. laurifolia*, что особенно заметно на побегах из спящих почек и корневых отпрысках, которые у него тоже

бывают, хотя не очень обильно. Он нередко высаживался в городах в середине XX в., реже в сельской местности. Коробочки у него 3-створчатые, опушённые. Опушение могло перейти от *P. laurifolia*. Хотя в прежних описаниях *P. laurifolia* фигурируют голые коробочки (Комаров, 1936), они могут быть и голыми, и сильно опушёнными [Климов и др., 2018].

С *P. × wobstii* сходен сложный гибрид *P. longifolia* × (*P. laurifolia* × *P. suaveolens*), который отличается только голыми коробочками. Он высажен в Останкине (ряд деревьев близ трамвайного круга, с первоначальным определением «*P. longifolia* × *P. suaveolens*», 08.05.2024, Костина и др. – МНА), в молекулярном отношении особенно близок к *P. longifolia*, а *P. laurifolia* и *P. suaveolens* равно удалены от него.

Морфологически мы также выделяли гибриды *P. longifolia* и *P. suaveolens*: 1) г. Рыбинск, Софийское кладбище..., 27.05.2018 [Э.В.] Гарин – GARIN15851, dubl: GARIN15850 (передан в Гербарий ГБС, где хранится под номером МНА0453071); 2) г. Москва, Щукинский полуостров, близ водно-лыжной базы..., 04.08.2018, В.С. Фридман, Ю.А. Насимович – МНА0091579; 3) Дмитровский район, окрестности пл. Некрасовская..., 08.08.2018, Ю.А. Насимович – МНА0091580.

Иногда предполагалось небольшое участие чёрных тополей: 1) *P. longifolia* × (*P. nigra* × *P. laurifolia*), Москва, Кузьминки-Люблино, 32-й кв., 07.07.2012, В.Д. Бочкин, С.Р. Майоров – МНА0045937; 2) *P. longifolia* × *P. × sibirica* [*P. nigra* имеется в составе последнего гибрида], ... г. Ивантеевка, ПКЮ, ряд из 8 мощных тополей вдоль СЗ границы парка..., 16.07.2024, Ю.А. Насимович (GARIN). Тем не менее такие сложные гибриды пока не могут быть определены надёжно.

Все известные гибриды *P. longifolia* с бальзамическими тополями сходны с *P. longifolia* (длинные листья, значительный цветовой контраст верха и низа листа и т.д.), но обладают прямыми и потенциально более мощными и высокими стволами, менее интенсивно производят корневые отпрыски, а потому более пригодны для озеленения.

Заключение

Современный ареал *P. longifolia* охватывает Русскую равнину от Санкт-Петербурга и Коми на севере до Белгородской области на юге, от Прибалтики на западе и до Удмуртии на востоке. Именно здесь отсутствуют или (на юге) редки местные виды тополей из подрода *Tacamahaca* (чёрные и бальзамические тополя), т.е. появление *P. longifolia* значительно расширило ареал секции *Tacamahaca*.

В пределах своего ареала *P. longifolia* изредка или нередко произрастает в сельской местности или на городских природных территориях, образовавшихся путём включения в городскую черту сельских территорий. Он тяготеет к нарушенным окраинам сельских поселений (иногда бывших), обочинам дорог, а также встречается на зарастающих приречных песках. Вне таких пойменных и т.п. территорий *P. longifolia* заметно тяготеет к возвышенностям, где почвы в среднем богаче. В городах он культивируется редко из-за низкой декоративности, недолговечности и обилия корневых отпрысков, которые приходится удалять с газонов.

Вероятнее всего, *P. longifolia* возник в одном из ботанических садов на Русской равнине в результате гибридизации *P. balsamifera* и *P. suaveolens*, причём молекулярное сходство с первым видом больше, чем со вторым, из-за чего можно предположить возвратную гибридизацию.

В пределах Русской равнины он распространился в значительной степени самостоятельно, хотя и во взаимодействии с человеком, который создал нарушенные участки с относительно богатыми почвами на окраинах сельских поселений и довольно часто культивировал его. Тем не менее отношение к *P. longifolia* как исключительно «беглецу» из культуры, который длительно сохраняется в местах посадки за счёт размножения корневыми отпрысками (колонофит), вероятнее всего, ошибочно. Он, по нашим наблюдениям, способен производить семена и иногда самостоятельно появляться в новых местах, где посадки не производились, в том числе вдоль рек и железных дорог (эпектофит).

P. longifolia проявляет черты самостоятельного гибридного вида, который при-

обрёл свой чётко очерченный ареал. Интересно, что другие бальзамические тополя, в том числе родительские виды *P. longifolia*, тоже завозились в данный регион, причём некоторые из них массово культивировались, но распространиться вне культуры смог лишь этот гибрид.

Объединение *P. longifolia* с *P. tristis* или *P. trichocarpa*, по нашему мнению, преждевременно. Молекулярное сходство *P. longifolia* с *P. trichocarpa* велико, но к *P. balsamifera* он ближе, а приведённые нами факты и аргументы доказывают гибридную природу этого таксона. Относительно *P. tristis* мы таких данных не имеем. *P. longifolia* и *P. tristis* – это обособившаяся корневая поросль, но, возможно, разных видов.

Предложенная нами «картина» может рассматриваться как отправная точка для дальнейших исследований. Необходимо, в частности, выяснить, как широко распространены женские клоны *P. longifolia*, в какой мере он способен размножаться семенами. Желательно оценить насаждения из *P. longifolia* с биоценотической точки зрения, в том числе выяснить, могут ли там расти наши местные кустарники и травы. Нужно изучить гибридизацию *P. longifolia* с тополями городского озеленения, научиться надёжно определять эти гибриды, выяснить, в какой степени эта гибридизация может способствовать дальнейшему становлению самостоятельного вида в роду *Populus* на территории, где раньше не было видов данной секции.

Вклад авторов

Ю.А. Насимович — участие в организации исследования, проведении флористической и морфологической части исследования, интерпретации молекулярных данных, сборе литературной и гербарной информации, а также в написании предварительного текста статьи и техническом оформлении рукописи.

М.В. Костина — участие в сборе полевого материала и литературной информации, в интерпретации молекулярных данных, а также в существенной доработке текста статьи.

Р.А. Муратаев — участие в сборе полевого материала, в морфологическом изучении *P. longifolia*, сборе литературной информа-

ции, а также в техническом оформлении статьи.

Э.В. Гарин — изучение распространения *P. longifolia* в Ярославской области, предоставление гербарных данных для морфологического исследования, участие в доработке текста и техническом оформлении статьи.

Е.В. Борхерт — участие в организации исследования и молекулярно-генетическом изучении *P. longifolia*.

Е.Н. Пушкова — проведение молекулярно-генетического исследования *P. longifolia*.

Н.В. Мельникова — участие в организации исследования, интерпретации результатов молекулярно-генетического анализа, а также в доработке текста статьи.

Финансирование

Исследование выполнено за счёт гранта Российского научного фонда № 24-24-20122, <https://rscf.ru/project/24-24-20122/> и в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации № 124032100076-2 (ИБВВ РАН).

Благодарности

Авторы благодарны участникам коллективных флористических походов по Подмосковью (К.Ю. Теплову, И.М. Аверченкову, А.И. Ёжиковой, Е.В. Тихоновой, В.С. Фридману, Д.А. Медведевой и др.), в ходе которых была собрана информация по распространению *P. longifolia* в разных ботанико-географических районах области. Кроме того, мы благодарим сотрудников Гербария Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН за многолетнюю поддержку наших исследований. Авторы благодарят также А.Н. Пузырёва за передачу интересных сведений о *P. longifolia* в Ижевске.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Литература

Адвентивная флора Москвы и Московской области / С.Р. Майоров, В.Д. Бочкин, Ю.А. Насимович, А.В. Щербаков. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2012. 412+120 (цв.) с.

- Калужская флора: аннотированный список сосудистых растений Калужской области / Н.М. Решетникова, С.Р. Майоров, А.К. Скворцов, А. Вик. Крылов, Н.В. Воронкина, М.И. Попченко, Л.Л. Шмытов. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2010. 548 с. [Крылов А. Вик. Тополь // Калужская флора. С. 223–227.]
- Климов А.В., Прошкин В.Б., Андреева З.В. Гибридизация видов рода *Populus* L. секция *Aigeiros* Lunell и *Tacamahaca* Mill. в природе и в культуре // Вестник НГАУ. 2018. № 1. С. 16–24.
- Костина М.В., Насимович Ю.А. К систематике рода *Populus* L. II. Значение признаков коробочек для определения систематического статуса тополей, культивируемых и дичающих в Московском регионе // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. 2014. Т. 119, вып. 5. С. 74–79.
- Муратаев Р.А. Предварительные итоги инвентаризации видов, гибридов и культиваров тополей (*Populus* L.) в Москве и Московской области // Экологическая морфология растений: Материалы XI Всерос. конф. с междунар. участием, посвящ. памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых (г. Москва, 24–26 октября 2024 г.) / под ред. В.П. Викторова и В.Н. Година. М.: МПГУ, 2024. С. 278–281. DOI: 10.31862/9785426314665
- Насимович Ю.А., Костина М.В., Борхерт Е.В., Пушкова Е.Н., Муратаев Р.А., Дмитриев А.А., Мельникова Н.В. Чёрные и бальзамические тополя России, их природные и культурные гибриды: молекулярно-генетические данные, родственные связи, статус // Социально-экологические технологии. 2024. Т. 14, № 1. С. 9–69. DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-1-9-69
- Насимович Ю.А., Костина М.В., Васильева Н.В. Концепция вида у тополей (genus *Populus* L., Salicaceae) на примере представителей подрода *Tacamahaca* (Spach) Penjkovsky // Социально-экологические технологии. 2019. Т. 9, № 4. С. 426–466. DOI: 10.31862/2500-2961-2019-9-4-426-466
- Скворцов А.К. Материалы к флоре Калужской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005а. Т. 110, вып. 2. С. 73–80.
- Скворцов А.К. Несколько дополнений к флоре Смоленской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005б. Т. 110, вып. 2. С. 65–66.
- Скворцов А.К. Salicaceae Mirb. – Ивовые // Флора средней полосы европейской части России / П.Ф. Маевский. 10-е изд. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2006. С. 174–181.
- Скворцов А.К. О некоторых тополях, описанных Ф.Б. Фишером в 1841 г. // Бюл. Гл. ботан. сада РАН. М., 2008. Вып. 194. С. 61–67.
- Скворцов А.К. Систематический конспект рода *Populus* в Восточной Европе, Северной и Средней Азии // Бюл. Гл. ботан. сада РАН. М., 2010. Вып. 196. С. 62–73.
- Скворцов А.К. Salicaceae Lindl. – Ивовые // Флора средней полосы европейской части России / П.Ф. Маевский. 11-е изд. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2014. С. 212–219.
- Сырейщиков Д.П. Иллюстрированная флора Московской губернии. Ч. 2. М., 1907. 445 с.
- Цвелёв Н.Н. О тополях (*Populus*, Salicaceae) Санкт-Петербурга и Ленинградской области // Бот. журн. 2001. Т. 86, № 2. С. 70–78.
- Циновскис Р. Два редких полузабытых вида рода тополь (*Populus* L.) с северо-запада Северной Америки и близкие им виды и гибриды в Латвии // Ботанические сады Прибалтики. Охрана растений. Рига, 1977. С. 175–196.
- Чужеродная флора Московского региона: состав, происхождение и пути формирования / С.Р. Майоров, Ю.Е. Алексеев, В.Д. Бочкин, Ю.А. Насимович, А.В. Щербаков. М.: КМК, 2020. 576 с., портрет, цв. вклейка 197 с.
- Шредер Р.И. Указатель растений Дендрологического сада Московского сельскохозяйственного института. М.: Кушперев, 1899. 148 с. – URI: <https://elibr.go.ru/handle/123456789/231249>
- Щербаков А.В., Любезнова Н.В. Список сосудистых растений московской флоры. М.: Галлея-Принт, 2018. 160 с.
- Ascherson P., Graebner P. Synopsis der Mitteleuropäischen Flora. Leipzig, 1908–1913. Vol. 4. 885 s.
- Borkhert E.V., Pushkova E.N., Nasimovich Y.A., Kostina M.V., Vasilieva N.V., Murataev R.A., Novakovskiy R.O., Dvorianinova E.M., Povkhova L.V., Zhernova D.A., Turba A.A., Sigova E.A., Snezhkina A.V., Kudryavtseva A.V., Bolsheva N.L., Krasnov G.S., Dmitriev A.A., and Melnikova N.V. Sex-Determining Region Complements Traditionally Used in Phylogenetic Studies Nuclear and Chloroplast Sequences in Investigation of *Aigeiros* Dubi and *Tacamahaca* Spach Poplars (genus *Populus* L., Salicaceae) // Frontiers in Plant Science. 2023. No. 14. 1204899. DOI: 10.3389/fpls.2023.1204899
- Dippel L. Handbuch der Laubholzkunde. Berlin: Paul Parey, 1892. 2. S. 190–211.
- Eckenwalder J.E. Populus: Flora of North America Editorial Committee, editor. Flora of North America North of Mexico // New York: Oxford University Press, 2010. Vol. 7. P. 5–22.
- Fischer F.E.L. Über die verschiedenen Arten von Balsampoppeln, welche hier kultiviert warden // Bull. Sci. S. Petersburg. 1841. Vol. 9, no. 22. P. 343–348; Allg. Gartenztg. 1841. Bd. 9, no. 51. S. 401–405.
- Karhu N., Hamet-Ahti L. Gen. *Populus* // Suomen puu-ja pensaskasvio. Helsinki, 1992. P. 142–152.
- Koltzenburg M. Bestimmungsschlüssel für in Mitteleuropa heimische und kultivierte Pappelarten und -sorten (*Populus* spec.) // Floristische Rundbriefe. Beih. 6. Februar 1999. S. 1–53.
- Kostina M.V., Puzyryov A.N., Nasimovich Ju.A., Parshchnikova M.S. Representatives of the sections *Aigeiros* Duby and *Tacamahaca* Spach (genus *Populus* L., Salicaceae) and their hybrids in cities of central and eastern European Russia // Skvortsovia. 2017. Vol. 3(3). P. 97–119.
- Rehder A. Manual of cultivated trees and shrubs. New York: MacMillan, 1949. 996 p.
- Schneider C.K. *Populus* // Sargent Ch.S. Plantae Wilsonianae. 1916. Vol. 3, no. 1. P. 16–39.

POPULUS LONGIFOLIA FISCH. (SALICACEAE) – THE ONLY INVASIVE SPECIES OF POPLAR ON THE RUSSIAN PLAIN

© 2025 Nasimovich Yu.A.^{a,b,1}, Kostina M.V.^{c,2}, Murataev R.A.^{a,d,3}, Garin E.V.^{e,4}, Borkhert E.V.^{a,5}, Pushkova E.N.^{a,6}, Melnikova N.V.^{a,7}

^a Engelhardt Institute of Molecular Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow 119991,

^b State Environmental Protection Budgetary Institution of Moscow «State Nature Conservation Centre», Moscow 119019

^c Moscow Pedagogical State University, Moscow 119191

^d Lomonosov Moscow State University, Moscow 119991

^e Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences, Borok village, Necouz Region, Yaroslavl Region 152742

e-mail: ¹nasimovich@mail.ru; ²mkostina@list.ru; ³ramil.murataev@mail.ru; ⁴garinev@mail.ru;

⁵sashai@inbox.ru; ⁶pushkova18@gmail.com; ⁷mnv-4529264@yandex.ru

An overview of literature and herbarium data on *Populus longifolia* Fisch drawing on our own floristic, morphological, and molecular data is presented. It is shown that *P. longifolia* originated in one of the botanical gardens in the northern half of the Russian Plain as a result of hybridization between the American *P. balsamifera* and the East Asian *P. suaveolens*, at that the contribution of *P. balsamifera* to the hybridization was significantly higher (probably a reversion hybrid). This has been proven by molecular genetic and morphological studies (including the discovery and study of capsules, which turned out to be bare and 2–3-valved). In interaction with humans, *P. longifolia* has spread widely across the northern part of the Russian Plain, which is associated not only with its cultivation, but also with its ability to occupy independently disturbed habitats near rural settlements, roads, and rivers. The absence of local species of poplars of the subgenus *Tacamahaca* within the relevant range, as well as some of the initial morphological features of the hybrid (especially abundant root suckers, leaves hanging on relatively long petioles, etc.) were probably important for the successful spread of this hybridogenic species. The suggested union of *P. longifolia* with *P. trichocarpa* is false, and with *P. tristis* – premature, since we know too little about this taxon.

Key words: *Populus longifolia*, *Populus tristis*, invasions, root suckers, seed propagation, hybridization, range.

МОРФОПРОСТРАНСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОПУЛЯЦИИ ЧУЖЕРОДНОГО ВИДА РЫБ В ДЕЛЬТЕ ВОЛГИ – ЕВРОПЕЙСКОГО ОБЫКНОВЕННОГО ГОРЧАКА *RHODEUS* *AMARUS* (ACHEILOGNATHINAE)

© 2025 Подоляко С.А.^{1,2*}, Литвинов К.В.^{2**}, Перковская П.А.², Дегтярёва Л.В.¹,
Бирюкова М.Г.^{1,2}, Гаврилова Д.А.¹

¹ Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, г. Москва, Россия

² ФГБУ «Астраханский государственный заповедник», г. Астрахань, Россия

e-mail: *philopator@bk.ru, **abnr@bk.ru

Поступила в редакцию 27.06.2025. После доработки 11.11.2025. Принята к публикации 03.11.2025

Впервые приведены данные по меристическим и пластическим признакам популяции чужеродного вида рыб в дельте Волги – европейского обыкновенного горчака *Rhodeus amarus*. Эта популяция в 2018–2025 гг. расширила свой ареал в западной части авандельты Волги – между Волго-Каспийским морским судоходным каналом и о. Зюдев. На основании морфопространственного анализа по пластическим признакам выборки из авандельты Волги (Астраханская область), Яхромского водохранилища (Московская область) и Сазальницкого озера (Краснодарский край) по евклидовой метрике обосновывается гипотеза о северокавказском пути проникновения популяции горчака в авандельту Волги.

Ключевые слова: европейский обыкновенный горчак *Rhodeus amarus*, инвазия, морфопространство, меристические и пластические признаки, авандельта Волги, евклидова метрика

DOI: 10.35885/1996-1499-18-4-133-141

Введение

Биологические инвазии являются актуальным предметом исследований как потенциальный источник угрозы устойчивости существующих экосистем и их преобразований под влиянием климатических факторов и антропогенной трансформации водоёмов.

В то же время расселение животных в новые регионы и геолокации можно охарактеризовать как масштабный эволюционный эксперимент, который позволяет проследить процесс адаптации и изменения популяционных характеристик видов, вынужденных осваивать новую среду обитания [Терехова и др., 2024].

Распределение модальностей отдельного адаптивного морфометрического (морфопластического) или фенетического признака либо комплекса признаков в рамках определённого таксона отражает структуру данного таксона и представляет собой его морфопространство [Поздняков, 2010]. Каждая популя-

ция, как таксон элементарного уровня, имеет своё морфопространство.

На начальном этапе проникновения чужеродного вида в какой-либо биом и формирования в нём новой, дочерней популяции её морфопространство в наибольшей степени пересекается с морфопространством родительской популяции, что выражается в наименьшем метрическом расстоянии между морфопространствами дочерней и родительской популяций в сравнении с другими популяциями вида (Schluter, 2000).

Таким образом, можно определить географическую локализацию родительской популяции относительно дочерней популяции и наиболее вероятный путь инвазии чужеродного вида в биом.

Целью нашей работы было дать характеристику и определить наиболее вероятный путь инвазии европейского обыкновенного горчака *Rhodeus amarus* (Bloch, 1782), основываясь на морфопространственной характеристике выборки из его популяции.

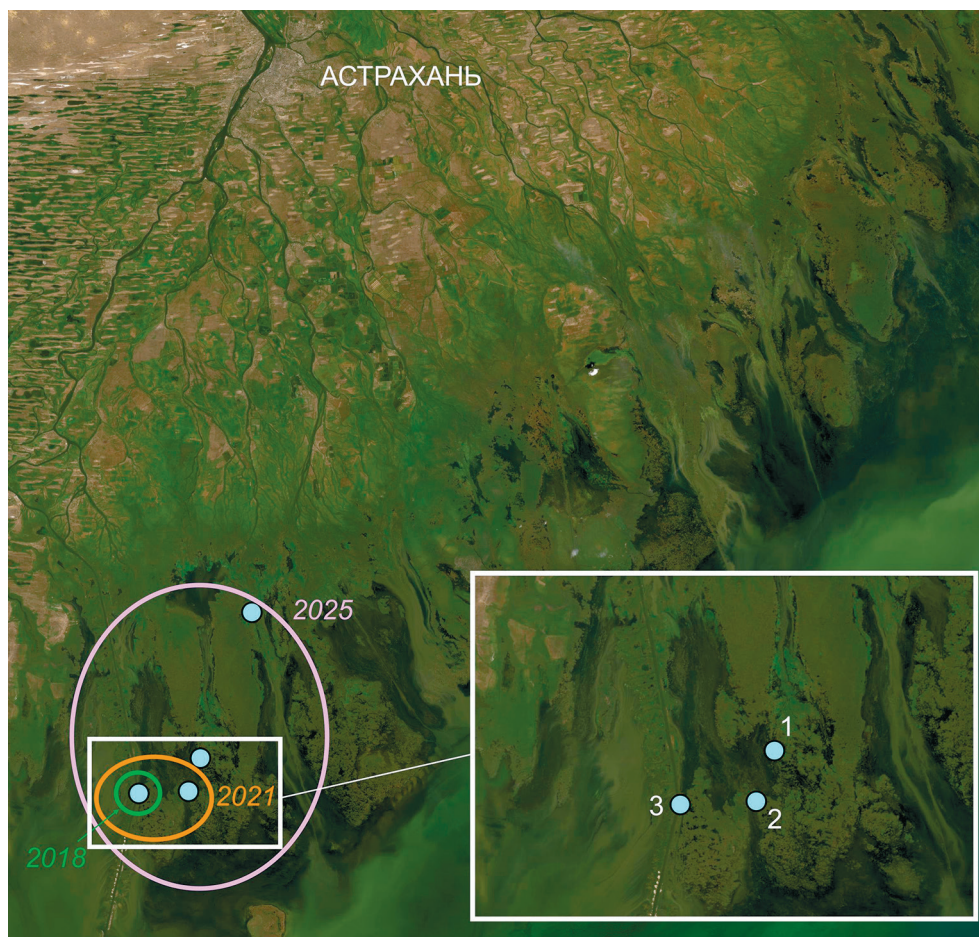


Рис. 1. Расширение ареала популяции европейского обыкновенного горчака в авандельте Волги (Астраханская область): цифрами на врезке указаны места обнаружения горчака: 1 – 2018 г. (по Никитину, 2024), 2 – 2021–2025 гг., 3 – 2025 г.; точка вне врезки указывает место поимки горчака в дельте Волги, наиболее удалённое от места его первоначального обнаружения, в 2025 г.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Сбор материала проводили в районе южной охранной зоны и на территории Дамчикского участка ФГБУ «Астраханский государственный заповедник» 29 апреля 2025 г. в авандельте Волги (Астраханская область) на станциях с координатами: 1. $45^{\circ}25'15.3769''$ с. ш., $47^{\circ}54'38.3001''$ в. д.; 2. $45^{\circ}22'52.8425''$ с. ш., $47^{\circ}52'48.2261''$ в. д. (рис. 1).

Для лова рыб использовали шестиметровую мальковую волокушу с кутцом из мельничного сита № 15. Пробы фиксировали 96%-ным этиловым спиртом.

Материал

Объём изученной нами выборки европейского обыкновенного горчака составлял 21 особь (11 самцов, 10 самок), представленную двумя возрастными группами: 1+ (9 особей) и 2+ (12 особей).

Методы меристического и пластического анализа

Проводили меристический и пластический анализ каждого экземпляра из нашей выборки по следующим признакам: L – длина всей рыбы, включая С, L – длина всей рыбы без С; F – вес всей рыбы; lc – длина головы; sc. ll. – число чешуй в боковой линии; b. D – число ветвистых лучей в D; b. A – число ветвистых лучей в A; H – наибольшая высота тела; h – наименьшая высота тела; aD – антедорсальное расстояние; pD – постдорсальное расстояние; lpc – длина хвостового стебля; lD – длина основания D; hD – наибольшая высота D; lA – длина основания A; hA – наибольшая высота A; lP – длина P; lV – длина V; PV – расстояние между P и V; VA – расстояние между V и A; li – длина кишечника; ao – длина рыла; o – диаметр глаза; io – ширина лба; ро – заглазничный отдел головы; hc – высота головы у затылка. Длина кишечника была определена у 17 особей.

На основании полученных данных по вышеперечисленным меристическим признакам в программе Microsoft Excel 2003 рассчитывали показатели пластических признаков: lc, % от l; H, % от l; h, % от l; aD, % от l; pD, % от l; lpc, % от l; lD, % от l; hD, % от l; lA, % от l; hA, % от l; lP, % от l; lV, % от l; lPV, % от l; lVA, % от l; li, % от l; ao, % от lc; o, % от lc; io, % от lc; po, % от lc; hc, % от lc.

Методы морфопространственного анализа

Использовали 12-мерное морфопространство следующих пластических признаков: lc (длина головы), % от l (длина тела без C); H (наибольшая высота тела), % от l; h (наименьшая высота тела), % от l; aD (антедорсальное расстояние), % от l; pD (постдорсальное расстояние), % от l; lD (длина основания спинного плавника), % от l; hD (высота спинного плавника), % от l; lA (длина основания анального плавника), % от l; hA (высота анального плавника), % от l; lP (длина грудного плавника), % от l; lV (длина брюшного плавника), % от l; lPV (расстояние между грудным и брюшным плавниками), % от l. Выбор и число признаков определялись ограничениями из доступных литературных источников [Пашков, 2005; Новиков, 2007].

Метрическое расстояние между морфопространствами определяли по евклидовой метрике. Первичную подготовку данных осуществляли в программе Microsoft Excel 2003. Вычисления евклидовых расстояний для массивов данных производили с помощью локальной копии нейросети DeepSeek R1. Матрицы данных (12 признака $\times$ 4 группы) были развёрнуты в векторы размером 48 элементов каждый. Евклидовы расстояния вычисляли для морфопространств популяций, морфоподпространств самок, самцов, рыб возрастом 1+ и 2+.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Расширение ареала *R. amarus* в дельте Волги

В западной части аванделъты Волги европейского обыкновенного горчака *R. amarus* впервые стали отмечать в 2018 г. в районе правой (западной) бровки Волго-Каспийско-

го морского судоходного канала (ВКМСК) (данные по биологическим параметрам вида в этом сообщении не приводятся) [Никитин, 2024]. В 2021 г. европейский обыкновенный горчак был обнаружен в южной охранной зоне Дамчикского участка Астраханского государственного заповедника (см. рис. 1, точка 2). Определение вида было подтверждено ДНК-баркодингом [данные Лёвина Б.А., личное сообщение, 2021]. В 2022 г. был подтверждён факт размножения этого вида в заповеднике [Великоцкая, Подоляко, 2023]. К 2025 г. он распространился отсюда к северу вплоть до устья протока Быстрая, освоив западный участок аванделъты Волги между Волго-Каспийским морским судоходным каналом и о. Зюдев (см. рис. 1).

Биологическая характеристика популяции из аванделъты Волги

Размерные показатели варьировали в пределах: 41,0–59,0 мм (L) и 29,0–50,0 мм (l) (в том числе у самок возраста 1+: 47,5–55,0 мм (L), 29,0–46,5 мм (l); у самок возраста 2+: 48,0–59,0 мм (L), 40,0–50,0 (l); у самцов возраста 1+: 41,0–50,0 мм (L), 31,0–41,0 мм (l); у самцов возраста 2+: 51,0–57,0 мм (L), 43,0–45,0 (l)). Общий вес особей варьировал в пределах 0,50–1,60 г, в том числе у самок возраста 1+: 1,00–1,36 г; у самок возраста 2+: 1,20–1,60 г; у самцов возраста 1+: 0,50–1,15 г; у самцов возраста 2+: 1,20–1,36 г.

В выборке наблюдалась исключительная стабильность меристических признаков A и D (табл. 1). В количестве чешуй боковой линии отмечена незначительная изменчивость.

У *R. amarus* из дельты Волги выражен половой диморфизм. Самки достоверно крупнее самцов по всем количественным показателям (по L – на 15,4%, по l – на 13,0%, по весу – на 51,2%). Также у самок европейского обыкновенного горчака из аванделъты Волги относительно более удлинённая голова, чем у самцов (на 10,9%), и высокое тело (на 14,9%). У самцов более высокая голова (на 5,2%), чем у самок.

Подходящим нерестовым субстратом для горчака в исследованном районе являются двустворчатые моллюски семейства

Таблица 1. Меристические и пластические признаки европейского обыкновенного горчака *Rhodeus amarus* (Bloch, 1782) из западной части авандельты Волги (Астраханская область)

Признаки	♂	♀	1+ ^{**}	2+ ^{**}
n	11	10	9	12
L, мм	45,4 ± 0,56	52,4 ± 0,48	46,7 ± 0,46	54,2 ± 0,38
l, мм	36,8 ± 0,46	41,6 ± 0,80	37,3 ± 0,49	44,4 ± 0,31
F, г	0,84 ± 0,35	1,27 ± 0,45	0,81 ± 0,33	1,33 ± 0,29
sc. II	5,2 ± 0,05	5,6 ± 0,05	5,5 ± 0,05	5,7 ± 0,05
b D	9,0 ± 0,00	9,0 ± 0,00	9,0 ± 0,00	9,0 ± 0,00
b A	9,0 ± 0,00	9,0 ± 0,00	9,0 ± 0,00	9,0 ± 0,00
lc, % от l	23,9 ± 0,63	26,5 ± 0,65	25,9 ± 0,38	25,3 ± 0,15
H, % от l	34,2 ± 0,90	39,3 ± 0,72	37,3 ± 0,45	36,6 ± 0,17
h, % от l	12,7 ± 1,27	12,1 ± 1,22	11,6 ± 1,15	11,0 ± 1,07
aD, % от l	53,4 ± 1,40	60,1 ± 1,11	58,0 ± 0,67	56,5 ± 0,24
pD, % от l	46,2 ± 6,66	37,0 ± 0,78	53,6 ± 7,19	31,5 ± 0,36
lpc, % от l	36,2 ± 1,32	38,6 ± 0,72	38,0 ± 1,09	39,6 ± 0,36
ID, % от l	21,6 ± 0,60	22,9 ± 0,73	23,3 ± 0,43	22,2 ± 0,26
hD, % от l	21,8 ± 0,65	25,4 ± 0,75	24,0 ± 0,49	23,2 ± 0,39
lA, % от l	30,3 ± 4,93	31,4 ± 66,41	34,2 ± 5,38	23,9 ± 56,16
hA, % от l	17,4 ± 0,53	19,7 ± 0,50	18,8 ± 0,39	18,6 ± 0,26
lP, % от l	17,8 ± 0,49	20,6 ± 0,45	19,5 ± 0,29	18,9 ± 0,24
lV, % от l	15,9 ± 0,45	19,6 ± 0,28	17,5 ± 0,27	17,6 ± 0,20
PV, % от l	19,6 ± 0,59	24,6 ± 0,58	21,6 ± 0,47	21,9 ± 0,27
VA, % от l	17,2 ± 0,48	19,8 ± 0,28	18,2 ± 0,24	19,6 ± 0,11
li, % от l*	396,5 ± 24,94	462,1 ± 11,81	396,2 ± 23,66	507,0 ± 13,88
ao, % от lc	31,2 ± 0,96	38,6 ± 0,27	34,1 ± 0,44	35,2 ± 0,74
o, % от lc	33,6 ± 1,10	36,6 ± 0,78	35,3 ± 0,64	37,2 ± 0,84
io, % от lc	46,4 ± 1,27	54,5 ± 0,32	50,8 ± 0,39	49,8 ± 0,64
po, % от lc	49,3 ± 1,40	48,7 ± 0,53	51,1 ± 0,71	52,3 ± 0,37
hc, % от lc	89,8 ± 2,49	84,6 ± 2,01	97,4 ± 0,92	83,7 ± 1,56

*Длина кишечника определена у 17 особей. **Самцы и самки.

Примечание. L – длина всей рыбы, включая C; l – длина всей рыбы без C; F – вес всей рыбы; lc – длина головы; sc. II – число чешуй в боковой линии; b. D – число ветвистых лучей в D; b. A – число ветвистых лучей в A; H – наибольшая высота тела; h – наименьшая высота тела; aD – антедорсальное расстояние; pD – постдорсальное расстояние; lpc – длина хвостового стебля; ID – длина основания D; hD – наибольшая высота D; lA – длина основания A; hA – наибольшая высота A; lP – длина P; lV – длина V; PV – расстояние между P и V; VA – расстояние между V и A; li – длина кишечника; ao – длина рыла; o – диаметр глаза; io – ширина лба; po – заглазничный отдел головы; hc – высота головы у затылка.

Unionidae, представленные следующими видами: *Unio (Unio) pictorum* (Linnaeus, 1758), *U. (Tumidiana) tumidus* Philipsson in Retzius, 1788, *U. (Crassiana) crassus* Philipsson in Retzius, 1788, *Anodonta (Anodonta) cygnea* (Linnaeus, 1758) [Винарский и др., 2018].

В култушной зоне дельты и авандельте Волги обычен фитопланктон родов *Amphora*, *Cymbella*, *Cocconeis*, *Diatoma*, *Gyrosigma*, *Navicula*, *Nitzschia*, *Synedra*. Эти группы организмов составляют основу кормовой базы горчака в других локалитетах, где присутствует горчак [Болдырев, 2023; Морева и др., 2017; Holcik, 1999].

Всё это создаёт предпосылки для дальнейшего расселения *R. amarus* и увеличения численности его популяции в авандельте Волги.

Путь инвазии европейского обыкновенного горчака в авандельту Волги

На основании литературных данных возможны два основных гипотетических пути инвазии *R. amarus* в авандельту Волги (рис. 2).

Первый путь (пунктирная линия на рис. 2) предполагает инвазию горчака из Среднего Поволжья вниз по течению Волги. Так, в 1990-е гг. ареал горчака в волжском бассейне охватывал притоки Средней Волги – реки Ока, Москва, Самара [Аннотированный..., 1998; Атлас..., 2002]. По другим работам его распространение в реке было более широким, и в 1950-е гг. его встречали на участке, где впоследствии были образованы Саратовское



Рис. 2. Локалитеты, морфопространства популяций *R. amarus* из которых анализируются в нашей статье, и возможные пути инвазии этого вида в авандельту Волги: 1 – западная часть авандельты Волги (Астраханская область); 2 – Яхромское водохранилище (Московская область); 3 – Сазальническое озеро (Краснодарский край).

и Волгоградское водохранилища [Рыбы..., 2007; Ермолин, 2010; Шашуловский, Моси-яш, 2010; Болдырев, 2023; Болдырев и др., 2025]. Как показали исследования конца 1990-х и 2000-х гг., ограниченное распространение горчак имел в эти годы в Волжском бассейне и ниже Волгоградской плотины – в

ходе облова нескольких десятков городских водоёмов Волгограда этот вид был отмечен в 2001 г. в одном из прудов (48°37'45.51" с. ш., 44°24'55.74" в. д.) [Вехов, 2008, 2013].

Второй путь инвазии (сплошная линия на рис. 2) предполагает северокавказский путь проникновения популяции горчака в авандельту Волги [Болдырев, 2023]. Возможному проникновению горчака из Азовского бассейна в Северный Каспий могло способствовать появление в результате гидростроительства сложной сети водоподводящих каналов, объединивших реки Кубань, Западный и Восточный Маныч, Кума и Терек в единую водную систему, и широкое развитие прудового рыбоводства в Кавказском регионе, что способствовало быстрому расселению и росту численности *R. amarus* в Кубанском бассейне и водоёмах Кумо-Манычской впадины в 2000-е гг. [Болдырев, 2023; Пашков, Емтыль, 2004; Пашков и др., 2004; Пашков, 2005; Позняк и др., 2008]. В 2017 г. горчак был отмечен в прибрежной зоне Каспийского моря у берегов Республики Калмыкия [Петрушкиева и др., 2021],

Нами был проведён попарный морфопро-странственный анализ по методу евклидовой метрики между массивами показателей пла-стических признаков из авандельты Волги (наши данные – см. табл. 1, координаты точек лова: 1. 45°25'15.3769" с. ш., 47°54'38.3001"; 2. 45°22'52.8425" с. ш., 47°52'48.2261" в. д.)

Таблица 2. Морфопластические признаки европейского обыкновенного горчака *Rhodeus amarus* (Bloch, 1782) из Яхромского водохранилища (Московская область) (из: Новиков, 2007)

Признаки*	♂	♀	1+	2+
n	20	40	16	26
lc, % от l	23,0 ± 0,38	22,9 ± 0,43	23,7 ± 0,25	23,0 ± 0,21
H, % от l	35,0 ± 1,05	34,0 ± 0,70	31,7 ± 0,20	34,9 ± 0,50
h, % от l	11,0 ± 0,20	10,7 ± 0,38	9,8 ± 0,22	11,1 ± 0,08
aD, % от l	51,2 ± 0,83	50,8 ± 0,37	50,1 ± 0,62	51,1 ± 0,48
pD, % от l	32,0 ± 0,78	32,3 ± 0,56	31,7 ± 0,50	32,4 ± 0,15
lD, % от l	21,5 ± 0,40	20,8 ± 0,27	20,4 ± 0,14	21,0 ± 0,26
hD, % от l	18,9 ± 0,55	18,8 ± 0,58	19,0 ± 0,43	18,4 ± 0,52
lA, % от l	17,4 ± 0,62	16,5 ± 0,50	17,0 ± 0,50	16,4 ± 0,50
hA, % от l	16,1 ± 0,79	15,1 ± 0,51	14,3 ± 0,30	15,3 ± 0,86
lP, % от l	15,6 ± 0,27	15,8 ± 0,55	16,0 ± 0,18	16,1 ± 0,72
IV, % от l	14,5 ± 0,64	14,6 ± 0,45	14,4 ± 0,21	14,8 ± 0,46
PV, % от l	24,4 ± 0,37	24,1 ± 0,44	23,2 ± 0,06	24,7 ± 0,20

* См. Примечание к табл. 1.

Таблица 3. Морфопластические признаки европейского обыкновенного горчака *Rhodeus amarus* (Bloch, 1782) из бассейна Сазальницкого озера (Краснодарский край) (из: Пашков, 2005)

Признаки*	♂	♀	1+	2+
n	19	28	28	16
lc, % от l	23,1 ± 0,55	23,8 ± 0,45	23,5 ± 0,54	24,2 ± 0,67
H, % от l	34,8 ± 0,78	36,7 ± 0,62	35,6 ± 0,51	35,3 ± 1,25
h, % от l	10,6 ± 0,24	10,5 ± 0,22	10,3 ± 0,19	10,9 ± 0,29
aD, % от l	52,7 ± 0,64	53,6 ± 0,46	52,7 ± 0,53	54,2 ± 0,55
pD, % от l	29,3 ± 0,66	28,5 ± 0,51	28,8 ± 0,57	29,0 ± 0,61
lD, % от l	20,7 ± 0,54	21,5 ± 0,40	20,9 ± 0,44	21,4 ± 0,53
hD, % от l	21,9 ± 0,46	21,6 ± 0,39	21,4 ± 0,42	22,5 ± 0,42
lA, % от l	17,4 ± 0,36	16,7 ± 0,26	16,8 ± 0,30	17,3 ± 0,34
hA, % от l	19,7 ± 0,40	20,0 ± 0,40	19,9 ± 0,42	19,9 ± 0,43
lP, % от l	4,6 ± 0,09	4,6 ± 0,07	4,7 ± 0,08	4,5 ± 0,06
lV, % от l	4,7 ± 0,14	4,7 ± 0,10	4,8 ± 0,11	4,4 ± 0,10
PV, % от l	23,8 ± 0,53	23,6 ± 0,49	22,6 ± 0,42	25,4 ± 0,51

* См. Примечание к табл. 1.

Яхромского водохранилища (Верхняя Волга) (данные из: Новиков, 2007 – табл. 2, точные координаты точек лова у автора не указаны), из авандельты Волги (наши данные) и Сазальницкого озера (данные из: Пашков, 2005 – табл. 3, координаты точки лова 46°52' с. ш., 38°31' в. д.) (см. рис. 2).

Для каждой пары морфоподпространств данных из авандельты Волги и Яхромского водохранилища были получены следующие евклидовы расстояния (в условных единицах) (табл. 4):

Евклидово расстояние для всего массива пластических признаков имеет значение 94.87 условной единицы, что подтверждает значительные различия между морфопространствами популяций горчака из авандельты Волги и Яхромского водохранилища. Особенно сильны эти различия среди самок (♀) возрастом 1+.

Для каждой пары морфоподпространств данных из авандельты Волги и Сазальницкого озера были получены следующие евклидовы расстояния (в условных единицах) (табл. 5):

Таблица 4. Евклидовы расстояния морфоподпространств самцов, самок, особей возрастом 1+, 2+ европейского обыкновенного горчака *Rhodeus amarus* (Bloch, 1782) из авандельты Волги (Астраханская область) и Яхромского водохранилища (Московская область)

♂ _{Табл.2}	♀ _{Табл.2}	1+ _{Табл.2}	2+ _{Табл.2}
35,62	38,04	40,73	36,30
48,54	51,01	53,65	49,28
43,66	46,08	48,75	44,31
41,40	43,52	46,19	41,76

Таблица 5. Евклидовы расстояния морфоподпространств самцов, самок, особей возрастом 1+, 2+ европейского обыкновенного горчака *Rhodeus amarus* (Bloch, 1782) из авандельты Волги (Астраханская область) и Сазальницкого озера (Краснодарский край)

Группы	♂ _{Табл.3}	♀ _{Табл.3}	1+ _{Табл.3}	2+ _{Табл.3}
♂ _{Табл.1}	26,27	27,58	27,55	26,49
♀ _{Табл.1}	33,71	35,05	34,97	33,82
1+ _{Табл.1}	30,33	31,66	31,60	30,46
2+ _{Табл.1}	29,18	30,51	30,44	29,29

Евклидово расстояние для всего массива пластических признаков имеет значение 69.83 условной единицы, что указывает на малозначительные различия между популяциями авандельты Волги и бассейна Сазальницкого озера и подтверждает их недавнее родство.

Заключение

Полученные результаты поддерживают гипотезу В.С. Болдырева с соавторами [Болдырев и др., 2025] о северокавказском пути проникновения популяции европейского обыкновенного горчака в авандельту Волги.

Дальнейшее накопление данных по морфометрии этого чужеродного вида в водоёмах Северного Кавказа и рек бассейна Каспийского моря, вместе с применением современных информационных технологий для математического анализа этих данных, позволит уточнить морфопространственные характеристики отдельных популяций европейского обыкновенного горчака и сформировать более точную картину структуры распространения и адаптивных особенностей этого чужеродного для региона вида.

Благодарности

Авторы статьи выражают благодарность: Лёвину Б.А. (Институт биологии внутренних вод им. А.Н. Папанина РАН) за предоставление информации о видовой принадлежности горчака из авандельты Волги по результатам ДНК-баркодинга (сборы 2021 г.); Вехову Д.А. (Азово-Черноморский филиал ВНИРО («АзНИИРХ»)) за помощь в поиске литературных источников, необходимых для анализа данных, по азово-кавказскому региону.

Авторы благодарят Занозина В.В. (Астраханский государственный университет им. В.Н. Татищева) за подготовку цветной картосхемы (см. рис. 1) для статьи.

Финансирование работы

Финансирование работ по сбору материала, подготовке части данной статьи, выполненных К.В. Литвиновым, М.Г. Бирюковой, П.А. Перковской, получено в рамках государственного задания Минприроды России для

ФГБУ «Астраханский государственный заповедник» (тема № 1220516000164-4).

Финансирование работ по камеральной обработке материала, анализу данных, подготовке основной части данной статьи, выполненных С.А. Подоляк, Л.В. Дегтярёвой, Д.А. Гавриловой, получено в рамках государственного задания Минобрнауки России для ИО РАН (тема № FMWE-2024-0018).

Эти работы являются частью комплексных многолетних исследований, проводимых Каспийским филиалом Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН совместно с ФГБУ «Астраханский государственный заповедник».

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Все экспериментальные протоколы были выполнены в соответствии с руководящими принципами ЕС по использованию лабораторных животных и уходу за ними (86/609 / СЕЕ) и при соблюдении правил, утверждённых распоряжением Президиума АН СССР от 02.04.1980 № 12000-496 и приказом Минвуза СССР от 13.09.1984 № 22. Лабораторных экспериментов и содержание животных в неволе в данной работе не проводилось. Все усилия были предприняты, чтобы использовать только минимальное количество животных, необходимое для получения надёжных научных данных

Литература

- Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. М.: Наука, 1998. 220 с.
- Атлас пресноводных рыб России: в 2 т. Т. 1 / под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука, 2002. 379 с.
- Болдырев В.С. Ихтиофауна водоёмов и водотоков Щербаковской излучины Волги // Природный парк «Щербаковский»: история исследований, сохранение биоразнообразия, рекреационный потенциал: коллективная монография. Волгоград: Крутон, 2023. С. 186–192.
- Болдырев В.С., Яковлев С.В., Випхло Е.В., Голоколёнова Т.Б., Басько Е.В., Гордеев Д.А. Европейский обыкновенный горчак *Rhodeus amarus* (Acheilognathidae) – чужеродный вид рыб в бассейне реки Урал //

- Российский журнал биологических инвазий. 2025. Т. 18, № 2. С. 2–13.
- Великоцкая П.А., Подоляко С.А. Новые данные о биологии обыкновенного горчака *Rhodeus amarus* в дельте Волги // Актуальные проблемы особо охраняемых природных территорий – 5. Труды Всероссийской научной конференции. Тольятти, 2023. С. 48–50.
- Вехов Д.А. Популяция серебряного карася *Carassius auratus* (Cypriniformes, Cyprinidae) с «золотыми» особями в пруду города Волгограда // Вопросы ихтиологии. 2008. Т. 48, № 3. С. 374–383.
- Вехов Д.А. Общая характеристика прудов Краснооктябрьского и Дзержинского районов Волгограда // Изучение, сохранение и восстановление естественных ландшафтов: сб. статей III Международной научно-практической конференции. Волгоград, 7–10 октября 2013. М.: Планета, 2013. С. 391–411.
- Винарский М.В., Каримов А.В., Литвинов К.В., Подоляко С.А. Пресноводная малакофауна Астраханского заповедника: взгляд из XXI века // Труды Астраханского государственного заповедника. Вып. 17. Воронеж: Фаворит, 2018. С. 65–87.
- Ермолин В.П. Состав ихтиофауны Саратовского водохранилища // Вопросы ихтиологии. 2010. Т. 50, № 2. С. 280–284.
- Лёвин Б.А. Личное сообщение. 2021.
- Морева О.А., Предвижкин М.А., Логинов В.В. и др. Морфологическая характеристика, особенности размножения и питания обыкновенного горчака *Rhodeus sericeus amarus* (Cyprinidae) реки Алатырь // Вопросы ихтиологии. 2017. Т. 57, № 5. С. 585–592.
- Никитин Э.В. Обыкновенный горчак – *Rhodeus amarus* (Bloch, 1782) – инвазивный вид водоёмов Астраханской области // Актуальные проблемы биоразнообразия и биотехнологии: мат. III Международной научно-практической конференции, Астрахань, 15 марта 2024 г. Астрахань: Астраханский государственный университет им. В.Н. Татищева, 2024. С. 207–211.
- Новиков А.В. Морфобиологическая характеристика европейского горчака (*Rhodeus sericeus amarus* Bloch) из бассейна Верхней Волги в связи с расширением ареала // Ихтиологические исследования на внутренних водоёмах: мат. Международной научной конференции / ред.: А.Б. Ручин (отв. ред.) и др. Саранск: Мордовский государственный университет, 2007. С. 119–122.
- Пашков А.Н., Емтыль М.Х. Новые сведения о распространении и численности горчака (*Rhodeus sericeus*, Pisces) в водоёмах Северо-Западного Кавказа // Проблемы сохранения и рационального использования биоразнообразия Прикаспия и сопредельных регионов: мат. II Международной заочной научно-практической конференции, Элиста, 31 мая 2004 г. Элиста: Калмыцкий государственный университет, 2004. С. 86–88.
- Пашков А.Н., Плотников Г.К., Шутов И.В. Новые данные о составе и распространении видов-акклиматизантов в ихтиоценозах континентальных водоёмов Северо-Западного Кавказа // Известия вузов. Северо-Кавказский регион. Естественные науки. Прил. 2004. № 1. С. 46–52.
- Пашков А.Н. Состав и особенности биологии рыб-акклиматизантов в водоёмах Азово-Черноморского побережья России (в пределах Краснодарского края) // Экосистемные исследования среды и биоты Азовского бассейна и Керченского пролива Т. 7: Апатиты, 2005. С. 263–276.
- Петрушкиева Д.С., Бугаков А.А., Панфилий С.А., Панфилий А., Браташев В.Н. Видовой состав и численность молоди промысловых и встречающихся новых, непромысловых рыб Северного Каспия у побережья республики Калмыкия // Проблемы сохранения экосистемы Каспия в условиях освоения нефтегазовых месторождений: мат. VIII Научно-практической конференции с международным участием. Астрахань, 2021. С. 245–250.
- Поздняков А.А. Морфологическое разнообразие: характеристика, структура, анализ // Труды Института систематики и экологии животных СО РАН. Сообщества и популяции животных: экологический и морфологический анализ / ред. Ю.Н. Литвинов. 2010. Вып. 46. С. 133–157.
- Позняк В.Г., Коржов П.Н., Ветошкин А.А. Рыбы ирригационных водоёмов на юго-востоке Ставропольского края // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий: мат. XXI Международной научно-практической конференции. Краснодар, 2008. С. 74–75.
- Рыбы севера Нижнего Поволжья: в 3 кн. Кн. 1: Состав ихтиофауны, методы изучения / Е.В. Завьялов, А.Б. Ручин, Г.В. Шляхтин и др. Саратов: Изд-во Саратовского государственного университета, 2007. 208 с.
- Терехова Е.С., Корытин Н.С., Ранюк М.Н. Хронографическая изменчивость морфологических характеристик в уральской популяции снотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides*) // Российский журнал биологических инвазий. 2024. Т. 17, № 3. С. 216–229.
- Шашуловский В.А., Мосияш С.С. Формирование биологических ресурсов Волгоградского водохранилища в ходе сукцессии его экосистемы. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 250 с.
- Holcik J. *Rhodeus sericeus* // The freshwater fishes of Europe. Vol. 5. Pt. 1. Cyprinidae. Wiebelsheim: AULA-Verlag, 1999. P. 1–32.
- Schluter D. The ecology of adaptive radiation. Oxford: Oxford univ. press, 2000. VIII, 288 p.

MORPHOSPATIAL CHARACTERISTICS OF THE POPULATION OF AN ALIEN FISH SPECIES IN THE VOLGA DELTA – THE EUROPEAN COMMON BITTERLING *RHODEUS AMARUS* (ACHEILOGNATHINAE)

© 2025 Podolyako S.A.^{1,2*}, Litvinov K.V.^{2**} Perkovskaya P.A.², Degtyareva L.V.^{1**},
Biryukova M.G.^{1,2}, Gavrilova D.A.¹

¹Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow 117997

²FSBI “Astrakhan State Reserve” Ministry of Natural Resources and Environment of Russia, Astrakhan, 414021

e-mail: [*philopator@bk.ru](mailto:philopator@bk.ru), [**abnr@bk.ru](mailto:abnr@bk.ru)

For the first time, the data on meristic and plastic indices of the population of an alien fish species in the Volga Delta - the European common bitterling *Rhodeus amarus* - are presented. In 2018–2025, this population expanded its range in the western part of the Volga delta front – between the Volga-Caspian Sea Shipping Canal and Zyudev Island. Based on the morphospacial analysis of plastic indices of samples from the Volga delta front (Astrakhan Region), Yakhroma Reservoir (Moscow Region) and Sazalnitskoye Lake (Krasnodar Region) according to the Euclidean metric, a hypothesis about the North Caucasian route of penetration of the bitterling population into the Volga avandelta is substantiated.

Key words: European common bitterling *Rhodeus amarus*, invasion, morphospace, meristic and plastic features, Volga avandelta, Euclidean metric.

БОЛЬШОЙ БАКЛАН *PHALACROCORAX CARBO SINENSIS* (BLUMENBACH, 1798) (PELECANIFORMES, AVES) В ИРКУТСКОЙ ОБЛАСТИ: ВОССТАНОВЛЕНИЕ И ЭКСПАНСИЯ

© 2025 Пыжьянов С.В.^{а,1}, Мокридина М.С.^{а,2}, Саловаров В.О.^{б,3},
Алексеев М.Н.^{с,4}, Тупицын И.И.^{а,5}, Демидович А.П.^{б,6}

^а Иркутский государственный университет, Иркутск, ул. Карла Маркса, 2,

^б Иркутский государственный аграрный университет им. А.А. Ежевского, г. Иркутск, ул. Тимирязева, 59,

^с ФГБУ «Заповедное Прибайкалье», г. Иркутск, ул. Байкальская, 2916,

e-mail: ¹pyzh@list.ru; ²Rjs-92@mail.ru; ³lesturohota@mail.ru;

⁴mkras75@mail.ru; ⁵itupitsyn@rambler.ru; ⁶aldemid@mail.ru

Поступила в редакцию 24.06.2025. После доработки 21.11.2025. Принята к публикации 23.11.2025

В статье дано детальное описание повторного (реверсивного) заселения большим бакланом западного побережья Байкала после его многолетнего отсутствия. Показано, что его появление и стремительное увеличение численности на Байкале обусловлено ухудшением условий обитания в других частях ареала (многолетняя засуха в северо-восточных районах Китая и Монголии) и выселением оттуда значительного числа особей. Успешное закрепление бакланов на Байкале способствовало экспансии этого вида на другие водоёмы Иркутской области, прежде всего на водохранилища Ангарского каскада.

Ключевые слова: большой баклан, реверсивное заселение и экспансия, западное побережье Байкала, водохранилища Ангарского каскада, питание бакланов.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-4-142-162

Введение

В XVIII–XIX и начале XX века большой баклан был одним из фоновых видов байкальского побережья. Свидетельства тому мы находим в описаниях первых исследователей Байкала (Georgi, 1772; Радде, 1855; Radde, 1863) и в топонимике Байкала, где именем этой птицы названы более 30 географических объекта (мыс Бакланий, Бакланий утёсы, острова Бакланий, Бакланий Камень и т.д.). По этим названиям можно уточнить картину былого распространения баклана на Байкале и предположить, что условия существования для него вокруг всего Байкала были весьма благоприятными. Однако уже в конце XIX века численность большого баклана на Байкале начала сокращаться. История его исчезновения хорошо описана Олегом Кирилловичем Гусевым (1980а, б), по данным которого к 70-м годам XX века баклан исчез с Байкала. После этого, несмотря на достаточно интенсивные орнитологические исследования, с 70-х годов прошлого столетия до начала текущего века на Байкале

отмечались только редкие залётные птицы (Пыжьянов и др., 1998).

Сходным образом, хотя и не столь радикально, менялась численность большого баклана на другом знаменитом озере Центральной Азии – оз. Хубсугул в Монголии. Некогда многочисленная птица озера (Болд, 1973) к 1970-м годам (т.е. в тот период, когда на Байкале баклан исчез полностью) сохранилась только в одной колонии на о. Чулуун-Куйс в южной части озера, где обитало не более 30 пар (Скрябин, Сумьяа, 1976). В середине 1970-х годов несколько пар периодически гнездились и в другой, известной по остаткам многолетних гнёзд крупной колонии в устье р. Их-Хороо-гол (Сумьяа, Скрябин, 1989), но суммарная численность на всём озере в эти годы не превышала 20–30 пар. То есть и здесь численность этого вида упала катастрофически и долгое время (до 2005–2006 гг.) сохранялась на минимальном уровне, хотя полностью этот вид из авифауны оз. Хубсугул не выпал (Подковыров и др., 2000; Тупицын, Подковыров, 2000).

Ситуация кардинально поменялась в XXI веке. С начала 2000-х годов стали поступать всё более многочисленные сообщения об обнаружении бакланов в разных частях озера, а в 2006 г. впервые после многолетнего перерыва были обнаружены первые два гнезда этого вида на Малом Море (Пыжьянов, 2006). По всей вероятности, эти же птицы были отмечены и В.В. Рябцевым (2006). Двумя годами ранее загнездились большие бакланы в Чивыркуйском заливе на восточном берегу озера (Ананин, Разуваев, 2016). Эти факты послужили основанием для начала целенаправленных и регулярных обследований всех островов Малого Моря, а в дальнейшем и других участков западного побережья Байкала для выяснения современного состояния популяции большого баклана в этом районе озера и оценки динамики численности этого вида. Существенно возросла численность большого баклана и на оз. Хубсугул (Пыжьянов, Пыжьянова, 2010; Пыжьянова и др., 2015).

По мере увеличения численности на Байкале баклан стал осваивать и другие водоёмы Предбайкалья, прежде всего ангарские водохранилища. Этот факт потребовал расширения района экспедиционных работ, которые были начаты в 2017 г. и с перерывами продолжались до настоящего времени. Целью работы стала оценка масштабов и темпов расселения большого баклана по Иркутской области, для чего решались следующие задачи: мониторинг численности и распределения бакланов на западном берегу Байкала; сбор информации о местах потенциального обитания бакланов на других водоёмах области, прежде всего на водохранилищах Ангарского каскада; натурная верификация собранных сведений в ходе экспедиционных работ; оценка состояния поселений бакланов и прогноз их дальнейших изменений.

Методики и материалы

Как уже отмечено, с 2007 г. острова и побережье пролива Малое Море (Средний Байкал) ежегодно обследовались в гнездовое время (конец мая – июнь) в ходе лодочных маршрутов для выявления всех мест гнездования больших бакланов в этом районе озера.

Если колония была доступна, осуществлялся полный осмотр острова с подсчётом всех найденных гнёзд и количества яиц в них. Учёт гнёзд в недоступных колониях проводился с воды с помощью бинокля. При неблагоприятных условиях (сильный ветер, волнение) делались снимки колоний с высоким разрешением и подсчёт гнёзд проводился в лабораторных условиях по полученным фотографиям. Также ежегодно с 2013 г. обследовались о. Бакланий Камень в районе бухты Песчаная, дельта р. Голоустная и участок побережья от устья р. Голоустная до бухты Сенная. Побережье от р. Голоустная до Малого Моря полностью обследовалось в 2013, 2016 и 2022 гг. Участки побережья севернее Малого Моря (мысы Арул, Кыттыгей-1 и Кыттыгей-2) обследовались ежегодно с 2018 г., за исключением 2022 г. Южнее устья р. Голоустная до истока р. Ангара учёты были проведены в 2018 и 2024 гг., а от истока р. Ангара до пос. Култук в 2018–2019 и 2023–2024 гг. в ходе мониторинговых работ сотрудниками Заповедного Прибайкалья, включая одного из соавторов данной статьи.

С 2017 г. были начаты обследования водохранилищ Ангарского каскада. Первой была обследована колония на мысе Томарь Братского водохранилища, сформировавшаяся на месте известного поселения серой цапли (Толчин, 1975). Эта колония была обследована в 2017, 2018, 2021, 2023 и 2024 гг. Позднее были проведены учёты и в других известных поселениях лесостепной части Братского водохранилища – «Середкинской» (в 2021, 2023, 2024 гг.) и «Муйской» (в 2023 и 2024 гг.) колониях.

Колонии на Иркутском водохранилище обследовались в 2018, 2021, 2023 и 2024 гг., а в 2019 и 2022 гг. Иркутское водохранилище обследовалось полностью. Самыми поздними (в 2022–2024 гг.) обследованы колонии в г. Братск, Усть-Илимского водохранилища и части Богучанского водохранилища (в пределах Иркутской области). В конце 2023 г. были получены опросные данные сотрудников Службы по охране и использованию объектов животного мира Иркутской области, обобщённые в ведомственном отчёте (Мониторинг..., 2023). Для верификации этих

данных (были указаны 24 точки в низовьях Братского, на Усть-Илимском и Богучанском водохранилищах) в 2024 г. было проведено обследование не только известных колоний, но и всех указанных точек. Учёты гнёзд в найденных поселениях производились либо с воды, либо в ходе пеших маршрутов. Во всех случаях местоположение колоний фиксировалось с помощью JPS-навигатора. В конечном итоге было обследовано 100% западного побережья Байкала южнее мыса Кылытгей, 95% Иркутского водохранилища, 37–40% Ангарского отрога Братского водохранилища, 17–20% Ийского и Окинского отрогов того же водохранилища, 43–46% Ангарского отрога (основного русла) Усть-Илимского водохранилища (Илимский отрог не обследован), 75% Богучанского водохранилища (в пределах Иркутской области).

При обозначении поселений на картах на Байкале колониям давались только номера, а на водохранилищах кроме номера присваивались литеры, обозначающие расположение колонии на том или ином водохранилище, – для Иркутского это «И», для Братского водохранилища это «Бр», для колоний г. Братск «Б», для Усть-Илимского водохранилища «УИ», для Богучанского «Бог».

При обследовании колоний бакланов, гнездящихся на деревьях (это все колонии на водохранилищах), кроме подсчёта гнёзд указывалась степень угнетения растительности по разработанной нами 6-балльной шкале:

Шкала оценки угнетения растительности

0 – угнетение не отмечено: есть только «известковый» налёт на траве, листьях и ветвях деревьев;

1 – слабое угнетение: частичное опадение листвы деревьев, незначительная деградация травяного покрова;

2 – умеренное угнетение: усыхание отдельных деревьев и формирование «пятен усыхания» вокруг них;

3 – сильное угнетение: объединение «пятен усыхания» в значительные массивы, усыхание большинства гнездовых деревьев;

4 – очень сильное угнетение: полное усыхание наземной растительности и усыхание большинства деревьев, но сохраняются отдельные живые деревья на территории колонии;

5 – полное угнетение: усыхание всей наземной растительности (как травянистой, так и кустарниковой) на всей территории колонии, усыхание всех деревьев. Почва на территории колонии полностью лишена какой-либо растительности и покрыта сплошным слоем помёта.

Данные по питанию большого баклана в период выкармливания птенцов получены щадящим методом, основанным на поведенческой особенности птенцов баклана (как, впрочем, и других рыбоядных птиц). При испуге, вызванном присутствием наблюдателя, птенцы отрывают съеденную ими пищу. Эти отрывки и собирались в качестве проб питания, фиксировались 4%-ным формалином и разбирались в дальнейшем в лабораторных условиях. Рыбы по возможности определялись до вида по Определителю байкальских рыб (Пенькова, Новикова, 2013). В пробах подсчитывалось общее количество рыб разных видов и их вес, взвешивание производилось на электронных лабораторных весах с точностью до 0,1 г.

Результаты

Западное побережье Среднего и Южного Байкала. Основным районом обитания больших бакланов на этой территории является пролив Малое Море, где, как уже отмечено выше, с 2007 г. проводились ежегодные учёты. Характер расселения и динамика численности этого вида здесь отражена в ряде публикаций (Пыжьянов, 2006; Рябцев, 2006, Пыжьянов и др., 2008; Пыжьянов, Пыжьянова, 2010; Пыжьянова и др., 2015; Пыжьянов и др., 2016; Пыжьянов, Пыжьянова, 2018; Елаев и др., 2021; Пыжьянов и др., 2023). Обобщая всё перечисленное, следует отметить, что большие бакланы освоили большинство островов пролива (за исключением островов Тойник, Малый Тойник, Зумугой и Модото), значительное количество мысов о. Ольхон и некоторые материковые мысы (табл. 1, рис. 1).

Большой баклан – облигатно колониальный вид, который чувствует себя комфортно только в окружении конспецифичных особей или представителей других колониальных видов. Поэтому его первые малочисленные

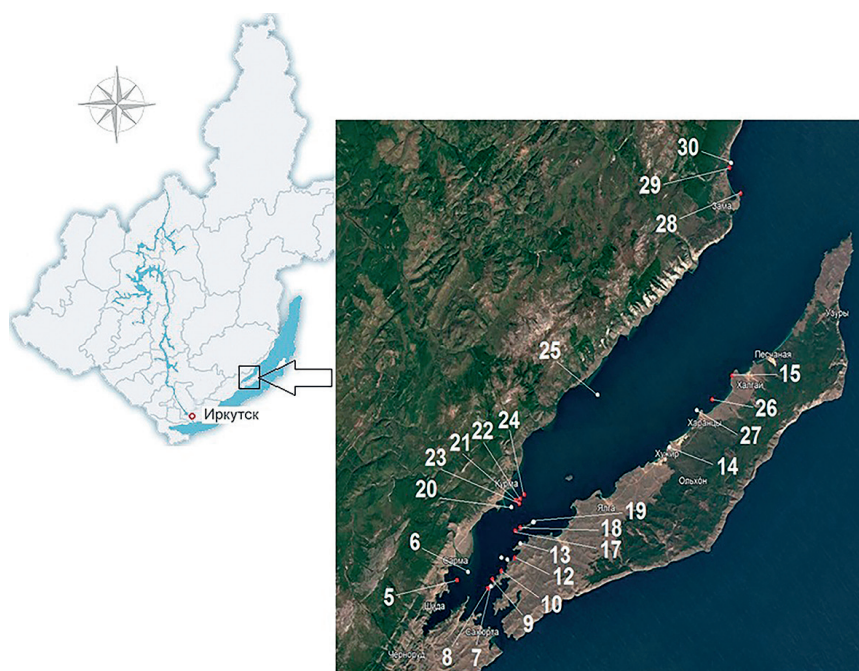


Рис. 1. Размещение колоний бакланов на Малом Море: номера на карте соответствуют номерам в табл. 1; красные точки – исчезнувшие колонии; белые точки – существующие колонии.

поселения на Байкале были приурочены к колониям монгольской чайки. В дальнейшем, при достижении достаточно высокой численности, колонии могли сформироваться и на необжитых островах и мысах. Но для этого на выбранном месте должно было сразу поселиться значительное число пар бакланов. Однако в большинстве случаев на Малом Море бакланы внедрялись в уже имеющиеся колонии монгольских чаек, что приводило в конечном итоге к вытеснению большинства чаек на периферию поселения или на дру-

гой остров (Пыжьянова, 2016; Пыжьянов, Пыжьянова, 2018; Пыжьянов и др., 2024).

Как уже отмечено выше, первые два гнезда бакланов были обнаружены в 2006 г. на о. Шаргадагон (Пыжьянов, 2006; Рябцев, 2006) в колонии монгольских чаек. В следующие годы наблюдался интенсивный рост численности этого вида в этом районе Байкала и некоторое перераспределение его по территории (Пыжьянов и др., 2008; Пыжьянов, Пыжьянова, 2010). После короткого периода перемещения по разным островам проли-

Таблица 1. Распределение колоний больших бакланов по западному побережью Байкала

№ п/п	Место расположения колонии		Координаты	Год возникновения	Диапазон численности min-max	Год последнего гнездования
	Район	Остров, мысы				
1	КБЖД*	Мыс Хабартуй-2	51°44'05,8" с.ш. 103°53'54,4" в.д.	2024	5	2024
2	Листвянка	Скалы в устье пади Абу-нева	51°51'40,8" с.ш. 104°56'38,6" в.д.	2022?	5–6	2024
3	Бухта	о. Бакланий Камень	52°14'13,2" с.ш. 105°40'50,2" в.д.	2014	15–124	2024
4	Песчаная	Скалы в бухте Внучка	52°16'20,0" с.ш. 105°43'03,8" в.д.	2022	3–7	2024

* КБЖД – Кругобайкальская железная дорога.

** Впервые бакланы загнездились на этом острове в 2006 г., но потом покинули его и вторично заселились только в 2022 г.

Примечание: знак вопроса у даты возникновения колонии означает, что, возможно, колония появилась раньше (указана дата первого обнаружения).

5	Малое Море	о. Большой Тойник		53°04'46,5" с.ш. 106°50'15,8" в.д.	2020	2–7	2021
6		о. Хынык		53°05'10,5" с.ш. 106°51'38,8" в.д.	2023	40–185	2024
7		о. Оль- хон	м. Кобылья Голова 1	53°03'45,3" с.ш. 106°54'09,0" в.д.	2015	15–124	2024
8			м. Кобылья Голова 2	53°03'48,6" с.ш. 106°54'17,1" в.д.	2015	16–46	2023
9			Мыс Хальтэ	53°04'24,2" с.ш. 106°54'48,6" в.д.	2015	1–40	2022
10			Мыс Тутырхей	53°04'53,7" с.ш. 106°56'03,4" в.д.	2014	7–80	2021
11			Мыс Хубын	53°05'43,2" с.ш. 106°57'14,1" в.д.	2014	49–162	2024
12			Скалы в Хоро- гойском заливе	53°05'40,0" с.ш. 106°57'51,4" в.д.	2016	3–211	2023
13			м. Хорогойский	53°06'38,1" с.ш. 106°59'01,6" в.д.	2015	39–131	2024
14			Мыс Татайский	53°11'47,0" с.ш. 107°19'53,7" в.д.	2024	4	2024
15			Мыс Будун	53°16'10,3" с.ш. 107°29'35,0" в.д.	2017?	2–11	2021
16		о. Хубын		53°05'51,7" с.ш. 106°56'26,5" в.д.	2007	26–656	2024
17		о. Угунгой, юг		53°07'28,4" с.ш. 106°58'35,0" в.д.	2014	12–570	2022
18		о. Угунгой, центр		53°07'36,5" с.ш. 106°59'04,5" в.д.	2014	11–190	2020
19		о. Угунгой, север		53°07'58,4" с.ш. 107°01'09,1" в.д.	2014	27–227	2024
20		о. Шаргадагон**		53°09'42,9" с.ш. 106°58'37,7" в.д.	2022	40–378	2024
21		о. Борокчин, запад		53°09'44,1" с.ш. 106°59'38,9" в.д.	2018	37–205	2021
22		о. Борокчин, север		53°09'44,4" с.ш. 106°59'39,6" в.д.	2017	8–331	2021
23		о. Борокчин, восток		53°09'43,9" с.ш. 106°59'39,0" в.д.	2019	40	2019
24		о. Баргадагон		53°09'44,6" с.ш. 106°59'40,6" в.д.	2017	15–185	2024
25		о. Изохой		53°15'56,2" с.ш. 107°11'22,3" в.д.	2009	19–230	2024
26		о. Едор		53°14'39,3" с.ш. 107°26'36,8" в.д.	2007	15–532	2022
27		о. Харанцы		53°14'01,4" с.ш. 107°24'25,4" в.д.	2019	3–222	2024
28		Мыс Арул		53°28'02,1" с.ш. 107°32'53,0" в.д.	2015?	20–26	2019
29	Зама	Мыс Калтыгей-1		53°30'15,0" с.ш. 107°31'38,3" в.д.	2013	27–100	2023
30		Мыс Калтыгей-2		53°30'26,2" с.ш. 107°31'58,5" в.д.	2021	9–50	2024

Рис. 2. Динамика численности гнездящихся на Малом Море больших бакланов (2006–2024 гг.).

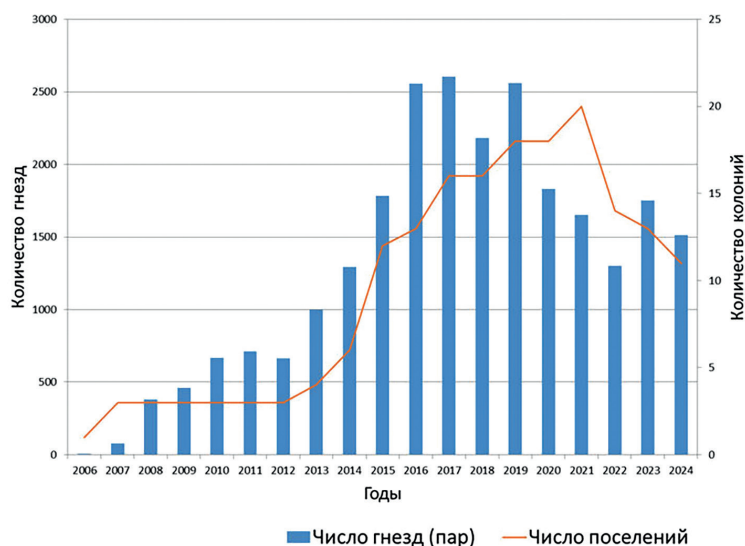


Рис. 2. Динамика численности гнездящихся на Малом Море больших бакланов (2006–2024 гг.).

ва бакланы закрепились на трёх из них: Хубын, Изохой и Едор, где их суммарная численность к 2012 г. составила 640–690 пар. В 2014 г. общая численность возросла до 1250–1350 пар, при этом появилась новые крупные поселения на о. Угунгой, а также на мысах о. Ольхон (см. табл. 1). Своего пика численность бакланов в этом районе Байкала достигла в 2016–2019 гг., что сопровождалось и увеличением общего число поселений. Однако, начиная с 2020 г., наметилась тенденция к снижению общей численности бакланов на Малом Море, хотя количество поселений ещё продолжало расти до 2021 г. (рис. 2). Но с 2022 г. стало существенно сокращаться и число колоний, что не препятствовало, однако, появлению новых (см. табл. 1).

Севернее Малого Моря, но в непосредственной близости от него, сформировались две колонии на мысах Кылтыгей-1 и Кылтыгей-2 (см. рис. 1), которые вкупе с небольшим и недолго существовавшим поселением на мысе Арул (северная граница Малого Моря) составили своеобразный «анклав» общего населения бакланов на Малом Море. Численность бакланов в основной колонии на мысе Кылтыгей-1 достигла своего пика в 2019–2020 гг., затем пошла на убыль, и в 2024 г. колония опустела. Напротив, появившаяся позднее колония на мысе Кылтыгей-2 продолжает существовать, и в текущем году численность гнездящихся здесь бакланов достигла 40–50 пар.

В период интенсивного подъёма численности бакланы стали осваивать и другие части западного берега Байкала и прилегающие к нему районы. В 2014 г. появились бакланы на о. Бакланый Камень в районе бухты Песчаная (№ 3, рис. 3). При обследовании этого острова в 2011 и 2013 гг. гнёзда бакланов отсутствовали, хотя отмечены отдыхающие птицы, а в 2014 г. здесь гнездились уже 15 пар. К 2019 г. численность гнездящихся бакланов достигла 124–130 пар и продержалась на этом уровне до 2022 г., после чего стала снижаться, хотя и не столь радикально, как на Малом Море (Пыжьянов и др., 2023). В 2024 г. здесь гнездились около 100 пар.

С 2022 г. небольшая группа бакланов от 3 до 7 пар гнездится в колонии монгольских чаек на скалах в бухте Внучка (№ 4, см. рис. 3). Примерно в эти же сроки сформировалось небольшое поселение в 5–6 пар в небольшой колонии чаек на скалах в устье пади Абунёва в 5 км севернее пос. Листвянка. В 2024 г. загнездились бакланы в количестве 5 пар и на самом юге Байкала, на мысе Хабартуй-2, также в колонии монгольских чаек (№ 2 и 1, см. рис. 3).

Судя по опросным данным, в 2014–2015 гг. поселились бакланы на Иркутском водохранилище напротив пос. Большая Речка (И1, см. рис. 3). Колония располагалась на кромке берегового обрыва, причём гнездились бакланы преимущественно на берёзах. Со временем колония перемещалась вверх по

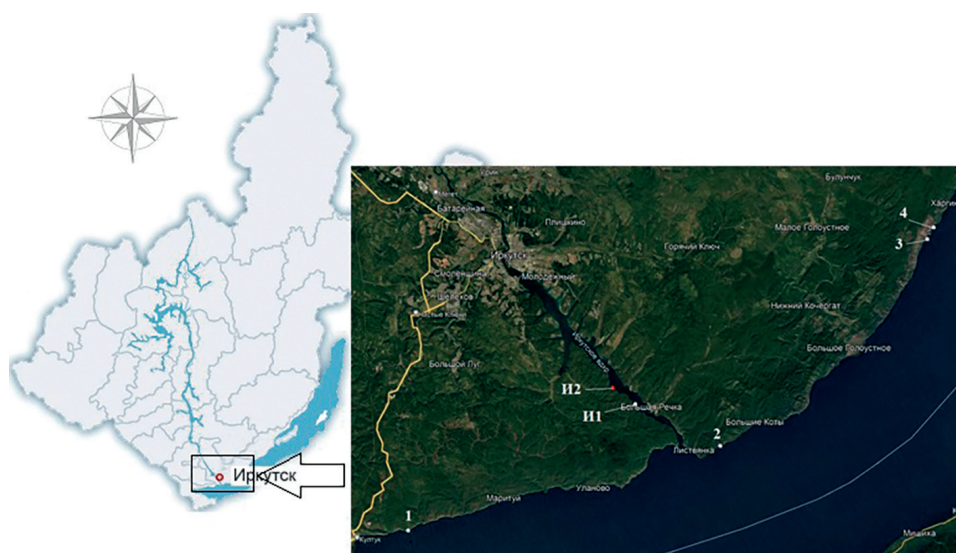


Рис. 3. Размещение колоний большого баклана на юге Байкала и Иркутском водохранилище: по оз. Байкал номера на карте соответствуют номерам в табл. 1.

склону, при этом птицы осваивали хвойные деревья – сосны и лиственницы. В настоящее время основная часть поселения сосредоточена далеко от уреза воды и большинство гнёзд расположено на хвойных деревьях, большая часть которых уже погибла.

При обследовании этой территории в 2019 г., кроме указанного поселения, в 7 км ниже по течению (напротив пос. Тальцы) было обнаружено скопление, отмеченное как потенциальное место гнездования (И2, см. рис. 3). Позднее бакланы в нём действительно загнездились, но просуществовало это поселение всего 2 или 3 года (табл. 2).

Вероятно, вторая колония образовалась как своеобразный «филиал» колонии И1 за счёт расселения части особей из неё, но по каким-то причинам после 2–3-летнего гнездования на новом месте вернувшихся в исходное поселение. Близость этих поселений к Байкалу позволяет рассматривать их вместе с населением западного берега озера.

На Иркутском водохранилище, кроме обнаруженных колоний, отмечены многочисленные места их концентрации («присады»), располагающиеся по всему левому берегу водохранилища. В большинстве случаев это наклонённые над водой почти горизонтально стволы деревьев или их мощные боковые ветви, на которых птицы отдыхают и сушат оперение.

Братское водохранилище. На этом водоёме можно выделить две группы поселений большого баклана. Первая приурочена к лесостепной части водохранилища (рис. 4), вторая – к низовьям Ангарского, Ийского и Окинского отрогов (рис. 5).

На лесостепном участке Братского водохранилища первые скопления бакланов отмечены в 2010 г. на мысе Томарь (Малеев, 2010), на котором находится известная колония серой цапли (Толчин, 1975). Достоверно загнездились они здесь в 2011 г., где 18 июня отмечено около 70 птиц и приблизительно 20

Таблица 2. Динамика численности больших бакланов на Иркутском водохранилище (количество гнёзд)

Поселение	Координаты	Годы							
		2017	2018	2019	2020	2021	2022	2023*	2024
И1	51°57'09,1" с.ш. 104°41'19,0" в.д.		70–80	250	?	382	381	181	360
И2	51°59'50,1" с.ш. 104°36'28,8" в.д.	–	–	+	?	60	102	0	0
Всего			70–80	250	?	442	483	181	360

* Учёт был проведён в поздние сроки.

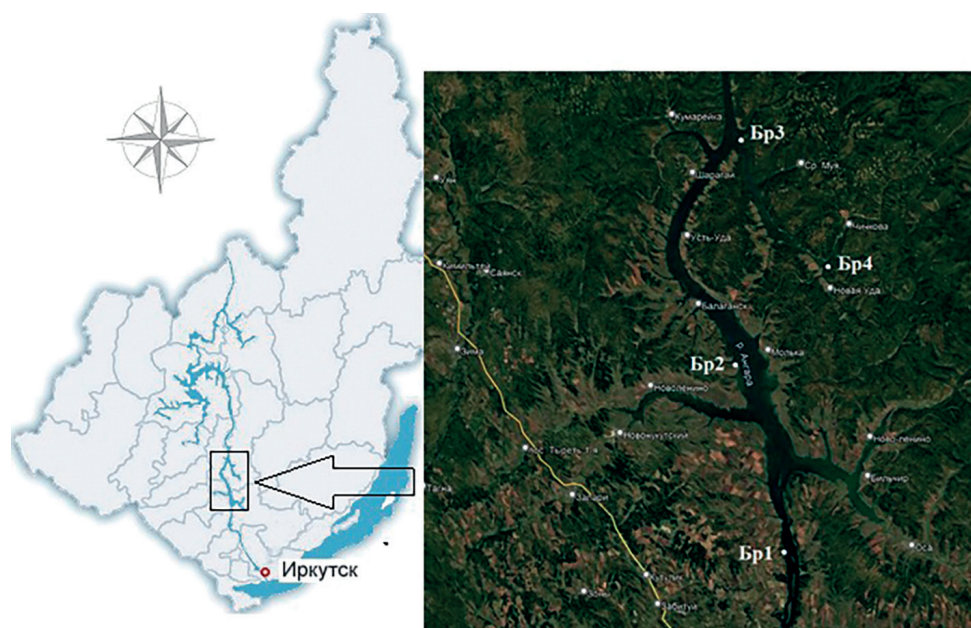


Рис. 4. Размещение колоний бакланов в лесостепной зоне Братского водохранилища.

гнезд этого вида, располагавшихся на деревьях (Попов, Малеев, 2011). На следующий год число гнездящихся бакланов достигло 50–70 пар (Попов, 2013). В 2017 г. нами учтено 850–900 пар. По литературным данным, в 2018 г. здесь гнезилось уже 1100 пар (Попов, 2018б). Максимальной численности это поселение достигло в 2021 г. – 3400–3450 пар. Но уже в 2023–2024 гг. в этой колонии насчитывалось всего 1000–1100 гнезд (см. рис. 4, Бр2: 53°50'53,9" с.ш.; 103°13'08,3" в.д.).

Вторым, не менее крупным и долговременным поселением является «Середкинская» колония (см. рис. 4, Бр1: 53°22'47,5" с.ш.; 103°22'26,3" в.д.), расположенная на левом берегу водохранилища в 6 км выше правобережной дер. Середкино. Судя по степени угнетения растительности, возраст этой колонии немногим уступает колонии на мысе Томарь, хотя обнаружена она была только в 2018 г. (Попов, 2018б). Точных данных численности птиц в ней автор не приводит, но считает её крупнейшей колонией в этом районе водохранилища. Наши учёты, проведённые в 2022–2024 гг., выявили 650, 958–1008 и 900 гнезд соответственно. Однако следует учесть, что в 2022 г. учёт был проведён в очень поздние сроки (октябрь), когда птицы уже покинули колонию и часть гнезд могла быть разрушена, так что налицо явный недоучёт.

Ещё меньше сведений о колонии в устье Удинского залива (см. рис. 4, «Муйская» колония, Бр3: 54°24'24,7" с.ш.; 103°17'09,9" в.д.) Впервые это поселение было описано как колония серой цапли (Саловаров, Кузнецова, 2006). Её обследование в 2014 г. показало, что бакланы там не гнездились (Попов, 2018б). Первые (опросные) сведения о гнездовании здесь бакланов были получены в 2018 г. С этого момента колония хорошо просматривается на космических снимках, которые показывают стабильное увеличение площади поселения вплоть до 2024 г., что говорит об увеличении численности гнездящихся птиц. По учётным данным, в 2023 г. в ней обитало 550–650 пар. В 2024 г. 9 июля при многократном прохождении колонии насчитано 2166 жилых гнезд бакланов и 44 гнезда серых цапель. Столь значительная разница в оценке численности может быть обусловлена сроками учётов – в 2023 г. учёт был проведён в последних числах июля, когда значительная часть птиц уже покинула колонию. Кроме того, это поселение подвержено очень мощному антропогенному прессу. По сообщениям местных рыбаков, они при каждой возможности разоряют гнезда в нём, убивая и птенцов, и взрослых птиц. Вполне возможно, что в 2023 г. значительная часть гнезд была уничтожена до момента учёта.

В вершине Удинского залива около д. Новая Уда в 2024 г. обнаружена ещё одна коло-

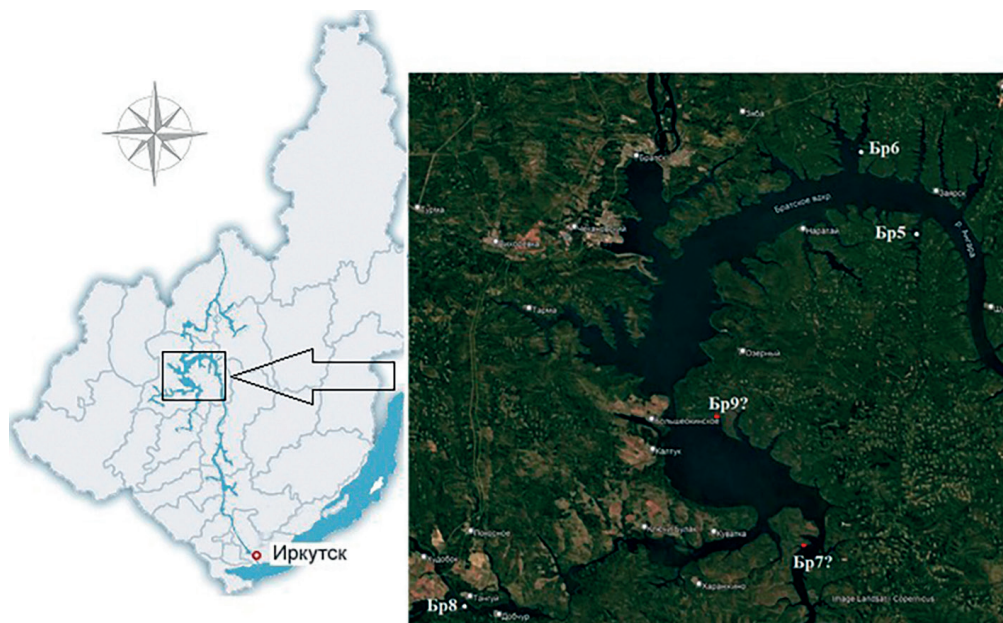


Рис. 5. Размещение колоний бакланов в нижней части Братского водохранилища: красными точками обозначены непроверенные колонии.

ния численностью 75 пар (см. рис. 4, Бр4: $54^{\circ}04'38,7''$ с.ш.; $103^{\circ}36'36,6''$ в.д.). По сведениям рыбаков, эта колония сформировалась в 2021 г., по всей видимости, как реакция на разорение основной («Муйской») колонии.

Таким образом, суммарная численность обитающих в этой части Братского водохранилища в настоящий момент составляет 4140–4240 пар бакланов.

В нижней части Братского водохранилища, по сведениям сотрудников Службы по охране и использованию объектов животного мира Иркутской области (в дальнейшем «сотрудники Службы»), было найдено 10 «колоний» бакланов (Мониторинг..., 2023). Но приведённые данные собраны в позднелетний и осенний периоды (конец августа – сентябрь), когда бакланы уже покинули свои поселения и образовывали скопления в наиболее кормных местах. Часто именно они и были приняты за «колонии». Поэтому при проверке приведённых точек реальными колониями оказались только 2, но было найдено ещё одно поселение.

Первое подтверждённое поселение располагается в глубине левобережного залива в нижней части Ангарского отрога водохранилища напротив правобережной дер. Заярск (см. рис. 5, Бр5: $56^{\circ}06'05,4''$ с.ш.; $102^{\circ}46'00,9''$ в.д.). В нём гнездится 320–340 пар, степень

угнетения растительности соответствует 3 баллам. В этой же части водохранилища на правом берегу в 20 км ниже дер. Заярск в средней части глубокого залива была найдена новая колония (см. рис. 5, Бр6: $56^{\circ}16'37,2''$ с.ш.; $102^{\circ}34'12,3''$ в.д.), в которой учтено 200–210 гнёзд. Степень угнетения растительности соответствует 2 баллам. Таким образом в нижней части Ангарского отрога Братского водохранилища гнездится 510–550 пар большого баклана.

Вторая подтверждённая колония располагается в Ийском отроге водохранилища на острове напротив дер. Тангуй (см. рис. 5, Бр8: $55^{\circ}21'31,9''$ с.ш.; $101^{\circ}01'08,7''$ в.д.). Гнёзда бакланов общим количеством 550–600 размещаются узкой полосой вдоль западного берега острова.

Поскольку многолетние поселения оставляют чёткий след на космических снимках, ещё одна вероятная колония, обнаруженная при анализе космических снимков побережья, располагается на северном побережье Ийско-Окинского расширения водохранилища (см. рис. 5, Бр9?: $55^{\circ}44'11,2''$ с.ш.; $101^{\circ}59'41,3''$ в.д.).

Южнее, на левом берегу нижней части Окинского отрога водохранилища, по не проверенным опросным данным, также существует колония бакланов (см. рис. 5, Бр7?:

55°27'57,8" с.ш.; 102°16'04,7" в.д.). Численность бакланов в этих вероятных поселениях неизвестна.

Город Братск. Самая значительная гнездовая группировка в этом районе Иркутской области располагается на островах нижнего бьефа Братской ГЭС, причём основная их часть в пределах г. Братск. Эту группировку трудно однозначно привязать к тому или иному водохранилищу, так как в трофическом отношении обитающие здесь бакланы связаны как с Братским, так и с Усть-Илимским водохранилищем.

Первое упоминание о колониях бакланов в этом районе появилось в научной литературе в 2018 г. (Попов, 2018а). Однако ещё ранее сведения о гнездовании бакланов на островах в нижнем бьефе Братской ГЭС появились в интернете. В сети имеются сведения о гнездовании больших бакланов на островах в нижнем бьефе Братской ГЭС напротив пос. Гидростроитель г. Братск (<http://kutergina.com/baklany-bratsk/>). Как и на Братском водохранилище, первыми эти острова освоили серые цапли, а с 2017 г. к ним подселились большие бакланы. Гнёзда устраивают на деревьях, что приводит к их усыханию. Точную численность бакланов Е. Кутергина и С. Чирков, ав-

торы приведённой публикации, не указывают, но отмечают, что их численность с 2017 по 2020 г. возростала. Не указано в ней и точное расположение колоний. Один из соавторов настоящей статьи, обследовавший эти острова по представлению прокуратуры г. Братск с целью выявления поселений серой цапли, гнездящихся там бакланов не обнаружил, а нашёл только брошенные колонии. Одна из них находилась в верхней части крупного о. Бурнина и была затоплена. Территория второй, располагавшейся в самой нижней части этого острова, полностью выгорела. Но им не были обследованы все острова, в том числе и те, на которых колонии были обнаружены позднее.

По учётам 2023–2024 гг., здесь располагаются 5 колоний, три из которых находятся в пределах г. Братск – две на мелких островах, прилегающих к западному берегу крупного о. Зуй, третья – на противоположном от них (левом) берегу Ангары, так же на небольшом островке (рис. 6). Все три колонии сформировались на месте поселений серой цапли, совместно с которыми гнездятся и сейчас. Кроме цапель, в самой крупной (и, вероятно, самой старой) колонии (Б2) гнездятся монгольские чайки.

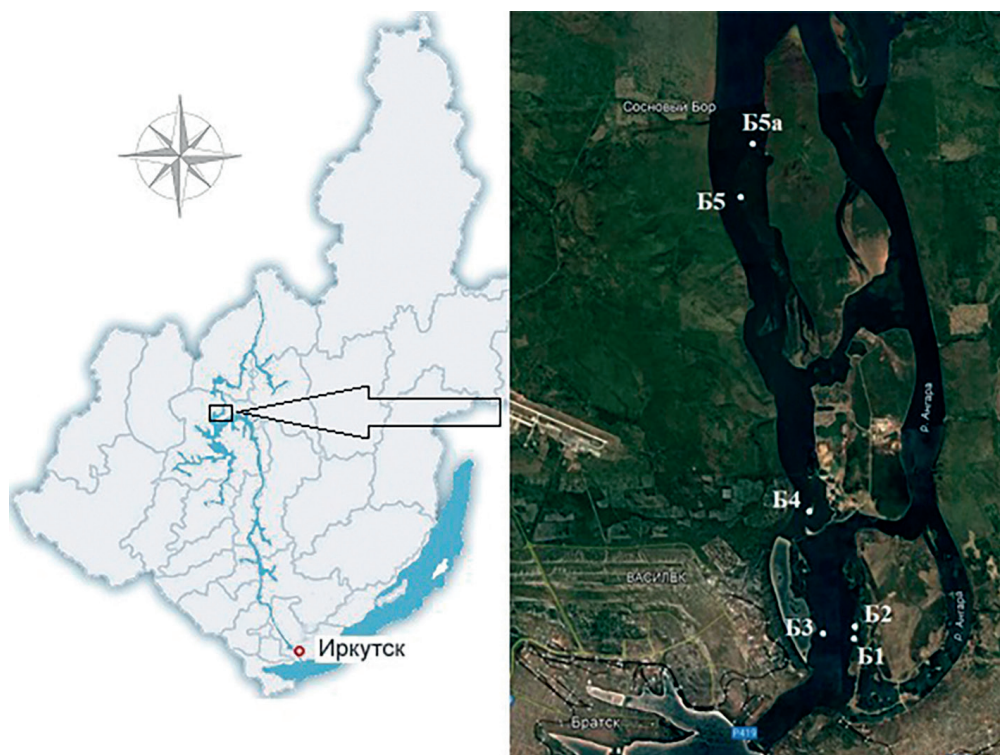


Рис. 6. Размещение колоний бакланов в нижнем бьефе Братской ГЭС.

Первая колония (см. рис. 6, Б1: 56°18'41,2" с.ш.; 101°50'02,1" в.д.) располагается на вытянутом вдоль русла реки островке, причём на северном мысу острова находится старая часть поселения (степень угнетения растительности 4–5 баллов), южнее – новая, сформировавшаяся, судя по 3-балльной степени угнетения растительности, много позднее. В старой части колонии в 2023 г. учтено 295 гнёзд, в новой – 420–435, всего 715–730 гнёзд. В 2024 г. суммарная численность в данном поселении составляла 350–400 гнёзд.

В 100 м севернее (ниже по течению) на овальном острове располагается вторая, самая крупная колония (см. рис. 6, Б2: 56°18'51,9" с.ш.; 101°50'00,6" в.д.). В 2024 г. в данном поселении учтено 3700–3800 гнёзд, тогда как годом ранее почти на тысячу меньше – всего 2950–3150 гнёзд. Степень угнетения растительности здесь максимальна и составляет 5 баллов.

На этом же уровне, но на противоположном берегу на небольшом островке расположена третья колония (см. рис. 6, Б3: 56°18'45,8" с.ш.; 101°49'05,6" в.д.). Число учтённых здесь гнёзд составляет 350–380 и 800–850 в 2023 и 2024 гг. соответственно. Колония сформировалась относительно недавно, так как степень угнетения растительности составляет 2–3 балла.

Четвёртая колония (см. рис. 6, Б4: 56°20'40,5" с.ш.; 101°48'48,5" в.д.) располагается на небольшом островке, прилегающем с запада к южной оконечности о. Тэнга, являющегося, как и о. Зуй, местом массового отдыха братчан. Колония эта молодая, степень угнетения растительности 1 балл, и насчитывала она в 2023 г. 58 гнёзд, в 2024 г. – уже 125–130.

Пятое поселение, обнаруженное нами в 2024 г., располагается на затопленных деревьях с западной стороны о. Бурнина. Колония состоит из двух частей – основной, южной, в которой учтено 190–200 гнёзд, вытянутых вдоль кромки затопленных деревьев, и своеобразного «филиала», включающего 26 гнёзд в конце этой цепочки (см. рис. 6, Б5 и Б5а: 56°25'34,8" с.ш.; 101°47'11,3" в.д.). Вполне возможно, что эти группировки надо рассматривать как самостоятельные поселения.

Суммарная численность больших бакланов в районе г. Братск составляет 5190–5410 пар. Других поселений бакланов в верхней части Усть-Илимского водохранилища нет.

Усть-Илимское водохранилище. Сотрудниками Службы для этого водоёма было указано 9 «колоний» (Мониторинг..., 2023), из которых подтверждено 5 и найдено новое.

Первое и самое крупное поселение располагается на правом берегу водохранилища в

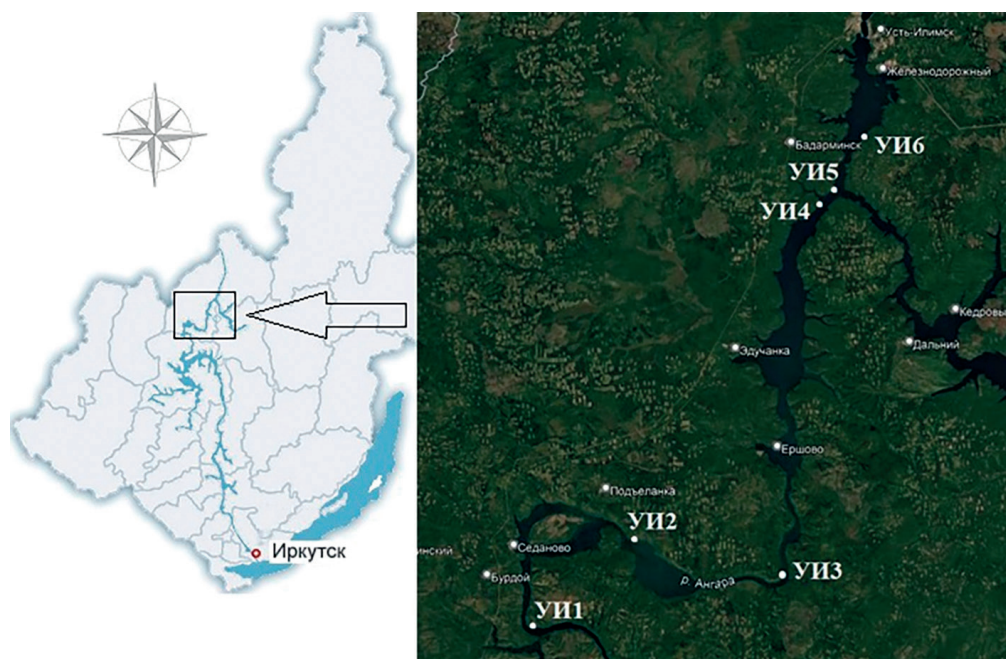


Рис. 7. Размещение колоний бакланов на Усть-Илимском водохранилище.

20 км южнее (выше по течению) пос. Седаново (рис. 7, УИ1: 56°48'49,9" с.ш.; 101°22'15,2" в.д.). Гнездятся бакланы на деревьях от уреза воды до вершины крутого склона. В 2024 г. здесь учтено 440–470 гнёзд. Сопутствующих видов нет.

Второе поселение найдено нами в 2024 г. и находится на левом берегу водохранилища в 30 км ниже по течению от того же пос. Седаново в начале второго расширения Усть-Илимского водохранилища (см. рис. 7, УИ2: 56°59'01,7" с.ш.; 101°45'27,6" в.д.). Гнёзда бакланов располагаются на деревьях по самой береговой кромке. Колония молодая, степень угнетения растительности 1–2 балла, в ней учтено 200–210 гнёзд.

В 40 км ниже по течению от предыдущей колонии, так же на левом берегу, располагается третья колония, указанная в Перечне поселений сотрудниками Службы (см. рис. 7, УИ3: 56°53'59,7" с.ш.; 102°18'10,5" в.д.). В 2024 г. в ней гнездились 250–280 пар бакланов. Гнёзда располагаются на деревьях в довольно узкой прибрежной полосе. По степени угнетения растительности (3 балла) колония существует несколько лет.

После более чем 100-километрового перерыва поселения бакланов появляются в ниж-

ней части Усть-Илимского водохранилища. Здесь найдены (подтверждены) 3 поселения, два из которых (см. рис. 7, УИ4: 57°38'33,4" с.ш.; 102°29'26,8" в.д. и УИ5: 57°40'01,9" с.ш.; 102°32'48,8" в.д.) располагаются на левом берегу и устроены однотипно: изначально бакланы в обоих поселениях заселяли деревья на небольших прибрежных островках, затем по мере увеличения численности стали осваивать деревья на прилегающем коренном берегу. Степень угнетения растительности на островах в обоих случаях составляет 4–5 баллов, на материке – 2–3 балла. В 2024 г. в них учтено 245–250 и 395–420 гнёзд соответственно. На правом берегу располагается третье поселение, занимающее очень маленький скалистый островок, на котором произрастают всего 12–15 деревьев (см. рис. 7, УИ6: 57°46'27,4" с.ш.; 102°40'37,9" в.д.). Судя по погибшим деревьям, когда-то здесь могла располагаться довольно многочисленная колония, от которой в 2024 г. сохранилось всего 4 гнезда.

Ещё одна неподтверждённая колония располагается на юго-западном берегу Илимского отрога водохранилища напротив пос. Брусничный (УИ7?: 57°15'12,3" с.ш.; 103°07'49,5" в.д.). Численность гнездящихся птиц неизвестна.

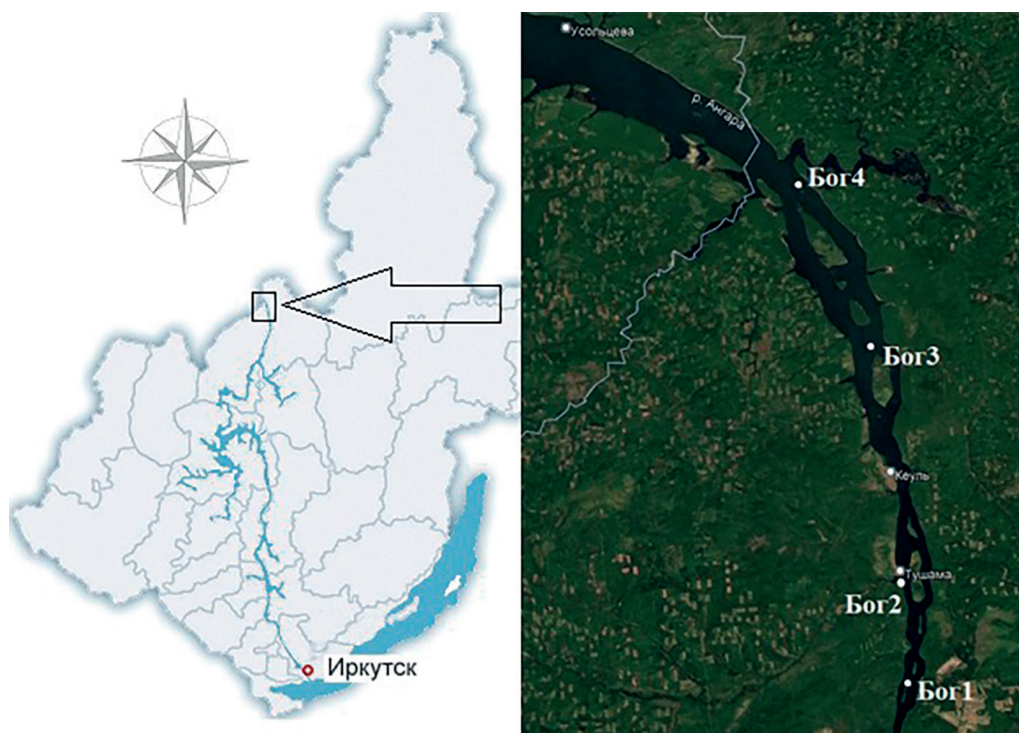


Рис. 8. Размещение колоний бакланов на Богучанском водохранилище.

Суммарная численность больших бакланов, гнездящихся в проверенных колониях по берегам Усть-Илимского водохранилища (исключая его верхнюю часть в районе г. Братск), составляет 1534–1634 пары.

Богучанское водохранилище (в пределах Иркутской области). Сотрудниками Службы для данной территории указаны 4 колонии (Мониторинг..., 2023), все из которых подтверждены. Три колонии располагаются на островах от верхней части водохранилища до устья р. Ката, ещё одна – в устье р. Тушамы.

Первая колония (рис. 8, Бог1: 58°12'03,4" с.ш.; 102°49'59,5" в.д.) на острове в 24 км ниже плотины Усть-Илимской ГЭС насчитывает 60–65 гнёзд.

Вторая колония (см. рис. 8, Бог2: 58°18'56,4" с.ш.; 102°49'53,5" в.д.) изначально располагалась на погибших деревьях на затопленном мысу, отделяющем приустьевую часть р. Тушамы от водохранилища. Здесь ранее существовала небольшая колония серой цапли (Пыжьянов, Пыжьянова, 2010), в которую и вселились бакланы. Но по мере выпадения мёртвых деревьев как бакланы, так и цапли переместились на живые деревья в незатопленной части данного мыса, где в 2024 г. было учтено не менее 50 гнёзд бакланов и 15–25 гнёзд серой цапли.

Третья колония располагается в средней части «иркутского» участка водохранилища на полузатопленной северной части острова (см. рис. 8, Бог3: 58°33'46,0" с.ш.; 102°47'42,1" в.д.) и насчитывает 260–275 гнёзд. Численность бакланов, гнездящихся на острове в устье р. Ката (см. рис. 8, Бог4: 58°44'32,7" с.ш.; 102°39'25,5" в.д.), составляет от 50 до 100 пар. Большая часть гнёзд в островных поселениях располагается на затопленных деревьях в прибрежной части островов, и только в третьей колонии часть птиц гнездится на земле на незатопленной части северной оконечности острова, отделённой от основного острова мелководной зоной.

Всего на этом участке Богучанского водохранилища гнездится 420–490 пар больших бакланов.

Другие водоёмы области. На сегодняшний день в Иркутской области достоверно известно только одно поселение больших бакланов

за пределами оз. Байкал и Ангарских водохранилищ. Это оз. Очауль (Очеуль) в Качугском районе (54°14'02,3»с.ш.; 106°27'59,0»в.д.). Численность гнездящихся здесь бакланов точно не определена, но, видимо, достаточно велика, так как известно, что местные жители предпринимали попытки разорения гнёзд в этой колонии, в результате чего бакланы переместились вглубь леса, а на озеро прилетают на кормёжку.

По р. Лена кормящиеся бакланы проникают далеко на север. По сведениям местных жителей, в районе г. Усть-Кут в заметном количестве они появились с лета 2023 г. В 2024 г. с конца июля по октябрь в окрестностях города и до дер. Турука наблюдалось не менее 100 особей, держащихся группами от 3–4 птиц до 50 особей. Кроме того, летом 2024 г. отдельные особи бакланов наблюдались уже в районе г. Киренск.

По сообщению директора заповедника «Тунгусский» Е. Мороз, появились бакланы в небольшом количестве и на территории заповедника и его окрестностей (р. Подкаменная Тунгуска, р. Чамба).

Единичные особи и небольшие группы в поисках корма отмечаются практически на всех рыбных водоёмах юга Иркутской области, включая её горные районы. По сообщениям сотрудников Тофаларского заказника, единичные особи бакланов замечены на озёрах Агульское и Медвежье. В период нереста рыб бакланы скапливаются на нерестовых реках вплоть до их верхнего течения. Особенно крупное скопление наблюдается в нижнем течении р. Белая, куда заходит нереститься омуль с Братского водохранилища. В осенний период здесь можно встретить тысячные стаи бакланов.

Обсуждение

Вторичное (реверсивное) заселение большим бакланом оз. Байкал, а затем и стремительный рост его численности было обусловлено ухудшением условий обитания в других частях ареала. Многолетняя засуха, охватившая в «нулевые» годы северо-восточные районы Китая и восточную Монголию (<https://zab.ru/news/17872>), привела к существенной деградации мест обитания бакланов в этом

регионе. На территории России пересохли Торейские озёра в Забайкальском крае (Ку-клин и др., 2013), где обитало значительное число больших бакланов. Это вызвало массовое переселение этих птиц в более благоприятные районы (Пыжьянов, Мокридина, 2023).

Любое расселение – как естественное, так и искусственное (акклиматизация, интродукция) – происходит по закономерным этапам, подробно описанным в отечественной литературе, посвященной этим вопросам (Зенкевич, 1940; Карпевич, 1975; Залетаев, 1976). В современной инвазионной биологии принята схема А.Ф. Карпевич (1975) с небольшими изменениями (Дгебуадзе, 2023), в которой выделяют 5 фаз: фаза выживания первых рекрутов (фаза I), фаза создания самовоспроизводящейся популяции (фаза II), фаза взрыва численности (фаза III), фаза падения численности (фаза IV) и фаза стабилизации численности (фаза V).

Наши натурные наблюдения прекрасно укладываются в эту схему. После закрепления (и выживания) первых переселенцев (фаза I, по Карпевич, 1975) последовал этап создания самовоспроизводящейся популяции (фаза II), характеризовавшийся повышенным репродуктивным потенциалом – при норме 3–5 яиц в кладке (Рябицев, 2014) в это время на Байкале были нередки кладки 7–8 и даже 9

яиц (Пыжьянов, Пыжьянова, 2010). Несмотря на это, темпы роста численности бакланов на Байкале в этот период намного превышали возможности его воспроизводства и были обусловлены массовым притоком бакланов из других частей ареала (Пыжьянова и др., 2015; Пыжьянов и др., 2016), прежде всего из северо-восточных районов Китая и прилегающей части Монголии и России. Позднее, в фазу взрыва численности (фаза III), которая на западном берегу оз. Байкал пришлась на 2015–2019 гг. (см. рис. 2), продуктивность бакланов снизилась до статистической нормы. Однако в этот период увеличение численности, обусловившее расселение бакланов по территории Иркутской области, уже могло обеспечиваться воспроизводством местных особей.

Показав на Малом Море как основном месте обитания бакланов на западном берегу Байкала существенную вспышку численности с максимумом в 2016–2019 гг., баклан на протяжении последних лет демонстрирует устойчивую тенденцию к снижению количества гнездящихся здесь птиц. При этом снижается и общее количество поселений (см. рис. 2), что, впрочем, не исключает появления новых колоний. Таким образом, после 2019 г. наступает фаза падения численности (фаза IV) с переходом в настоящее время в за-

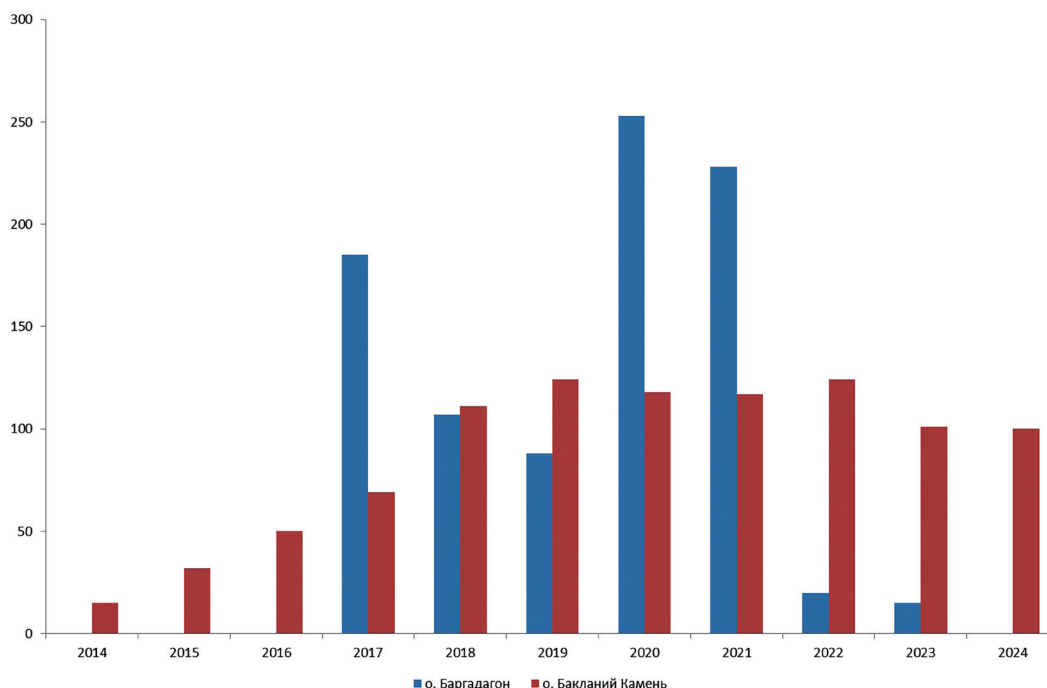


Рис. 9. Численность (гнезд/пар) бакланов на о. Баргадагон (Малое Море) и о. Бакланий Камень (бухта Песчаная).

ключительную, V фазу – фазу стабилизации численности.

Стабилизировалась численность и в колонии на о. Бакланий Камень. Хотя пик численности здесь наблюдался несколько позднее, чем на Малом Море (2019–2022 гг.), после его прохождения она сохраняется на уровне 100 ± 10 гнёзд (рис. 9).

Исчезновению поселений, равно как и формированию новых, помимо основного – изменение численности – способствует несколько дополнительных факторов. На Байкале прежде всего это фактор беспокойства. Восстановление большого баклана на Байкале, вызвавшее изначально весьма положительную реакцию местного населения, по мере увеличения его численности переросло сначала в недовольство, а позднее и в активное неприятие, вылившееся в стихийное «регулирование» его численности. Большинство доступных колоний стали подвергаться разорению людьми. Это хорошо иллюстрирует судьба бакланов на о. Баргадагон на Малом Море. Именно разорением людьми объясняется двукратное снижение численности гнездящихся на этом острове бакланов в 2018–2019 гг. (см. рис. 9). Резкий подъём в 2020–2021 гг. вызван переселением бакланов с соседнего о. Борокчин, на котором в 2020 г. поселилась лиса, полностью уничтожившая на этом острове колонии как бакланов, так и монгольских чаек к 2023 г. Однако разорение гнёзд на о. Баргадагон не прекратилось и привело сначала к существенному снижению численности птиц, а затем и к полному исчезновению бакланов с этого острова (см. рис. 9).

Другим, не менее существенным источником беспокойства являются хищники. Результат действия наземных хищников описан выше – длительное обитание лисы на острове приводит к полной деградации всех колониальных поселений. Сходное, хотя и не столь ярко выраженное действие оказывают хищники пернатые, в роли которых на Малом Море выступает монгольская чайка. Причём характер её воздействия разнообразен и всеобъемлющ – от клептопаразитизма до прямого хищничества. Чайки разоряют не только гнёзда с кладками, но и поедают птен-

цов всех возрастов. В последние годы позднелетние погадки чаек на о. Бакланий Камень состояли целиком из пуха и перьев птенцов бакланов. Аналогичная картина наблюдается и на островах Малого Моря, где гнездятся бакланы совместно с чайками. Отчасти этим обстоятельством – попыткой снизить давление чаек – можно объяснить появление первой и пока единственной в этом районе Байкала колонии на деревьях (на о. Хынык в устье р. Сарма).

Но самым существенным фактором является перераспределение кормовых ресурсов. Сразу следует отметить, что появление бакланов на Малом Море произошло на фоне катастрофической деградации промысловых рыбных ресурсов. Официальный рыбный промысел в этом, некогда основном рыбопромысловом районе на западном побережье Байкала прекратил своё существование в середине 1990-х годов по причине дефицита рыбы и, как следствие, нерентабельности производства. Основной ущерб от этого понесли монгольские чайки, испытывающие острейшую нехватку кормов в период выкармливания птенцов, что повлекло за собой крайне низкую успешность размножения (Пыжьянов, Мокридина, 2021) и способствовало развитию хищничества чаек. Бакланы пришли на другой ресурс – основу их питания до недавнего времени составляли представители бычкового комплекса и мелкий частик, добываемые бакланами на глубине, недоступной чайкам (Мокридина, 2021). По всей видимости, этот ресурс близок к истощению, так как всё чаще в последние годы в питании птенцов баклана встречаются различные беспозвоночные (гаммариды, водные личинки насекомых) (табл. 3).

Изменилась также накормленность птенцов (количество птенцов, отрыгнувших пищу при беспокойстве) во всех поселениях Малого Моря. Если в 2010–2020 гг. пищу отрыгивал каждый второй-третий птенец, то в последние два года только каждый пятый, что непосредственно повлияло на количестве собранных проб питания (см. табл. 3). По причине истощения доступных ресурсов исчезают или сокращаются колонии в глубоководных частях пролива, а появляются новые

Таблица 3. Характеристика питания птенцов большого баклана на Малом Море (северные острова) в 2020–2024 гг.

№	Вид корма	Годы*			
		2020	2022	2023	2024
1	Каменная широколобка <i>Paracottus kneri</i>	70/68,1**	5,1/2,5	12,5/2,6	57,1/55,9
2	Песчаная широколобка <i>Leocottus kessleri</i>	30/7,1	25,6/9	–	–
3	Желтокрылка <i>Cottomephorus grewingkii</i>	30/11,1	76,9/55,6	62,5/38,8	14,3/10,3
4	Длиннокрылка <i>Cottomephorus inermis</i>	10/13,7	15,4/5,2	8,8/2,9	–
5	Омуль <i>Coregonus autumnalis migratorius</i>	–	23,1/25,3	31,3/47,2	–
6	Рыба, вид не определён	–	2,6/1,3	–	–
7	Гаммарус <i>Pallasea consellus consellus</i>	–	2,6/0,4	6,3/0,8	14,3/7,9
8	Личинки плавунцов <i>Dytiscus sp.</i>	–	–	–	14,3/19,2
9	Фрагменты губки <i>Lubomirskia baicalensis</i>	–	2,6/0,7	–	–
10	Песок, камни, водоросли	–	–	–	14,3/6,7
11	Прочее (кости, отолиты, паразиты рыб)	–	–	12,5/7,7	–
Количество проб		10	39	16	7

* В 2020 г. взяты пробы с островов Исохой и Едор, в 2022 г. – с островов Исохой, Едор и Харанцы, в 2023–2024 гг. – только с о. Харанцы. ** Встречаемость (%)/весовая доля (%).

в его южной части, известной своими обширными мелководьями.

Байкал входит в исторический ареал большого баклана в Восточной Сибири. Литературные данные о гнездовании бакланов по р. Ангара, как, впрочем, и на других водоёмах Иркутской области, отсутствуют. Однако преобразование р. Ангара в каскад водохранилищ с повышенной по сравнению с рекой рыбопродуктивностью сделало эти водоёмы привлекательными для бакланов, и они стали активно их осваивать. И в данном случае мы имеем дело не со вторичным (реверсивным) заселением, а с классическим расселением.

На водохранилищах происходят сходные процессы, что и на Байкале, хотя данные по ним очень неполные. Совершенно очевидно, что пройден пик численности в колонии на мысе Томарь (Бр2), где последние годы наблюдается её стабилизация на уровне 1000 ± 100 гнёзд. По всей видимости, так же пройден пик численности и в «Середкинской» колонии (Бр1). Меньше всего учётных данных по «Муйской» колонии (Бр3), а имеющиеся данные весьма противоречивы. Несомненно одно, что численность гнездящихся в ней птиц увеличивается, так как увеличивается площадь самой колонии, что хорошо видно на космических снимках (рис. 10). Кроме того, она подвержена существенному антропогенному прессу, что может вызывать скачки численно-

сти. С этим может быть связано и образование новой колонии в окрестностях пос. Новая Уда (Бр4, см. рис. 4), хотя не исключено расселение бакланов при переходе от интенсивного к экстенсивному использованию территории и распределённых на ней ресурсов.

Суммарная численность гнездящихся в лесостепной части Братского водохранилища бакланов, по всей видимости, пошла на убыль, т.е. наблюдается фаза падения численности. Но для окончательных выводов необходимо продолжить мониторинг численности бакланов в указанных поселениях и сбор данных по их распределению в этом районе с целью выявления новых поселений, так как следует ожидать расселения бакланов в результате как антропогенного воздействия, так и локального истощения ресурсов.

В нижней части Братского водохранилища (как Ангарского, так и Ийского и Окинско-го отрогов) суммарная численность бакланов не так велика. Судя по степени угнетения растительности в обследованных колониях, которая не превышает 3 баллов, эти поселения возникли много позже, чем колонии в лесостепной зоне. Этот факт позволяет предполагать, что пик численности здесь ещё не пройден и можно ожидать увеличения численности гнездящихся в этом районе водохранилища бакланов и, как следствие, появления новых поселений.



Рис. 10. Динамика роста территории «Муйской» колонии бакланов по 2019, 2021, 2024 гг.

Особый интерес вызывают поселения в районе г. Братск своей численностью и концентрацией на небольшом участке. На самой крупной колонии степень угнетения растительности максимальна из всех известных поселений, хотя, судя по имеющейся информации, возраст её меньше, чем колоний в лесостепной зоне Братского водохранилища. Скорее всего, это объясняется очень высокой плотностью гнёзд в этой колонии, ограниченной территориально размерами острова. На отдельных деревьях располагаются до 6–7 гнёзд бакланов, что и привело к быстрой деградации растительного покрова на всем острове.

В трофическом отношении птицы с этих поселений связаны как с нижней частью Братского водохранилища, так и с р. Ангара в нижнем бьефе Братской ГЭС и самой верхней частью Усть-Илимского водохранилища. Сотенные стаи птиц, летящие на кормёжку на Братское водохранилище или

возвращающиеся оттуда, ежедневно наблюдаются над г. Братск и плотиной ГЭС. Однако в питании птенцов бакланов из этих поселений, помимо обычных для водохранилища сорных видов рыб, в значимом количестве присутствуют специфические виды корма – бычки-подкаменщики и желтокрылка, которые обитают только в русле р. Ангара ниже плотины (табл. 4).

Имеющиеся отрывочные данные по численности гнездящихся здесь птиц не позволяют достоверно представить точную картину динамики их численности. Степень угнетения растительности, характер расселения в пределах островов и появление новых поселений (колонии Б4, Б5 и Б5а, см. рис. 6) позволяют предположить, что здесь заканчивается фаза «взрыва численности» или даже начинается фаза «падения численности», и следует ожидать последующее её сокращение. Однако окончательные выводы можно будет сделать только после получения допол-

Таблица 4. Характеристика питания птенцов большого баклана в колониях г. Братск в 2023 и 2024 гг.

№ п/п	Вид рыбы	Встречаемость, %		Количественное соотношение, %			
				по особям		по весу	
		2023	2024	2023	2024	2023	2024
1	Карась <i>Carassius carassius</i>	5,6	–	1,8	–	6,7	–
2	Плотва <i>Rutilus rutilus</i>	22,2	37,5	14,6	11,5	31,8	51,5
3	Речной окунь <i>Perca fluviatilis</i>	44,4	31,3	21,8	38,5	39,1	20,1
4	Каменная широколобка <i>Paracottus kneri</i>	5,6	–	1,8	–	0,8	–
5	Желтокрылка <i>Cottocomephorus grewinkii</i>	27,8	31,3	60,0	42,3	21,6	11,9
6	Сибирский елец <i>Leuciscus leuciscus baicalensis</i>	–	18,8	–	5,8	–	14,6
7	Обыкновенная щука <i>Esox lucius</i>	–	6,3	–	1,9	–	1,9
	Всего	–	–	100,0	100,0	100,0	100,0

Примечание: 2023 г. – 18 проб, 2024 г. – 16 проб.

нительных данных в ходе мониторинга численности гнездящихся птиц.

Колонии больших бакланов в средней и нижней частях Усть-Илимского водохранилища сродни поселениям нижней части Братского водохранилища по возрасту, степени угнетения растительности и численности гнездящихся птиц. По всей видимости, освоение этих территорий шло практически одновременно и происходящие в них процессы сходны. На этих участках водохранилищ продолжается формирование самовоспроизводящейся популяции, и следует ожидать увеличения численности гнездящихся здесь птиц.

Наименее освоенное бакланами является самое северное Богучанское водохранилище. Численность бакланов здесь невысока, но тенденции её изменения пока неясны. Установить хотя бы ориентировочный возраст по степени угнетения растительности не представляется возможным, так как в большинстве случаев бакланы гнездятся на затопленных и уже мёртвых деревьях. Скорее всего, это наиболее молодые поселения на территории Иркутской области. В единственном поселении на живых деревьях в устье р. Тушма степень угнетения растительности 1 балл, так что это молодая колония.

Территорией Иркутской области бакланы не ограничились, а продолжают расселяться вниз по течению Ангары, по которой проникли до Красноярской части Богучанского водохранилища. По сообщению администрации Богучанского района, бакланы весьма многочисленны здесь, и их численность продолжает увеличиваться. Судя по всему, процесс заселения ещё очень далёк от завершения и теоретически можно ожидать увеличения численности бакланов. Однако конечный результат, т.е. конечная численность, будет во многом зависеть от общего репродуктивного успеха бакланов на территории области. На Байкале этот показатель в последние годы крайне низок (Пыжьянов, Мокридина, 2021). Данными по успешности размножения бакланов на водохранилищах мы не располагаем, поэтому однозначно предсказать результат освоения северных акваторий области и сопредельных территорий не представляется возможным.

Таким образом, и вторичное заселение, и расселение бакланов по территории Иркутской области носит закономерный характер, стадии (фазы) которого многократно описаны в отечественной литературе (Зенкевич, 1940; Карпевич, 1975; Залетаев, 1976; Дгебуадзе, 2023). Поскольку изначально баклан заселил область своего бывшего распространения на Байкале, а уже потом начал осваивать другие районы области, то и данные стадии наступают в разных районах в разное время. На западном побережье Байкала процесс заселения находится в своей завершающей стадии, в то время как в самом северном районе гнездования бакланов – на Богучанском водохранилище – этот процесс ещё в самом разгаре, и его конечный результат пока неясен.

Выводы

Вторичное (реверсивное) заселение большим бакланом Байкала связано с ухудшением экологической ситуации в местах его гнездования в Северо-Восточном Китае и сопредельных районах Монголии и России.

На начальном этапе заселения Байкала рост численности бакланов определялся их иммиграцией из других частей ареала.

В настоящее время население большого баклана на западном побережье Байкала находится в фазе «стабилизации численности», характеризующейся встраиванием вида в локальные экосистемы.

В колониях Иркутского водохранилища, в старых поселениях лесостепной зоны Братского водохранилища и г. Братск население бакланов демонстрирует фазу «падения численности», показателем которой является её снижение.

Более молодые поселения Братского, Усть-Илимского и Богучанского водохранилищ находятся в фазе «создания самовоспроизводящейся популяции» с возможным увеличением общей численности гнездящихся в них птиц.

Для более точных прогнозов и выработки рекомендаций по стабилизации/регуляции численности больших бакланов на территории Иркутской области необходим дальнейший мониторинг их численности во всех известных районах их обитания.

Благодарности

Авторы выражают благодарность руководителю службы по охране и использованию объектов животного мира Иркутской области В.П. Бороденко и начальнику отдела охоты этой же службы Ю.С. Шумилову за представление отчета сотрудников Службы по результатам мониторинга большого баклана на территории Иркутской области.

Финансирование работы

Работы были выполнены при финансовой поддержке по ФГБУ «Заповедное Прибайкалье» (Договоры № 221 от 01.06.2021 г. и № 276 от 24.05.2022 г.) и Службы по охране и использованию объектов животного мира Иркутской области (Контракты №№ Ф.2023.0029 от 8.09.2023 г., Ф.2023.0030 от 8.09.2023 г. и Ф.2023.0032 от 8.09.2023 г.). Анализ данных и подготовка рукописи выполнены за счёт собственных средств авторов.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

Ананин А.А., Разуваев А.Е. Особенности популяционной динамики большого баклана (*Phalacrocorax carbo* L.) на северо-восточном побережье оз. Байкал // Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии: мат. 3-й Всероссийской научной конференции. Улан-Удэ, 2016. С. 27–31.

Болд А. Птицы МНР (список и распространение) // Труды Института общей и экспериментальной биологии АН МНР. 1973. Вып. 7. С. 139–166.

Гусев О.К. Большой баклан на Байкале // Охота и охотничье хозяйство. 1980а. № 3. С. 14–17.

Гусев О.К. Большой баклан на Байкале // Охота и охотничье хозяйство. 1980б. № 4. С. 14–16.

Дгебуадзе Ю.Ю. Биологические инвазии чужеродных видов глобальный вызов последних десятилетий // Вестник Российской академии наук. 2023. Т. 93, № 9. С. 814–823.

Елаев Э.Н., Доржиев Ц.З., Ананин А.А. и др. История гнездования и динамика численности большого баклана (*Phalacrocorax carbo* L., 1758) в Байкальской

Сибири // Вестник БГУ. Биология. География. 2021. № 3. С. 21–32.

Залетаев В.С. Жизнь в пустыне (географо-биоценологические и экологические проблемы). М.: Мысль, 1976. 271 с.

Зенкевич Л.А. Об акклиматизации в Каспийском море новых кормовых (для рыб) беспозвоночных и теоретические к ней предпосылки // Бюллетень МОИП. 1940. Т. 49, № 1. С. 19–32.

Карпевич А.Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов. М.: Пищевая промышленность, 1975. 432 с.

Куклин А.П., Цыбекмитова Г.Ц., Горлачева Е.П. Состояние водных экосистем озёр Онон-Торейской равнины за 1983–2011 годы (Восточное Забайкалье) // Аридные экосистемы. 2013. Т. 19, № 3 (56). С. 16–26.

Малеев В.Г. Интересные встречи птиц в лесостепи левобережья Ангары (Иркутская область) // Байкальский зоологический журнал. 2010. № 2 (5). С. 12.

Мокридина М.С. Питание большого баклана на Байкале в период выкармливания птенцов // Природа Внутренней Азии. 2021. № 4 (19). С. 65–71.

Мониторинг численности большого баклана, проведённый должностными лицами на подведомственной территории Братского МРО на Братском, Усть-Илимском и Богучанском водохранилищах. Братск, 2023. 15 с.

Пенькова О.Г., Новикова А.П. Изучение рыб водоёмов бассейна озера Байкал. Иркутск, 2013. 92 с.

Подковыров В.А., Тупицын И.И., Пыжьянов С.В., Скрябин Н.Г. Структура населения околородных птиц озера Хубсугул // Россия и Монголия в многополярном мире: итоги и перспективы сотрудничества на рубеже тысячелетий: мат. Международной научно-практической конференции 13–16 декабря 2000 г., Иркутск. Иркутск, 2000. С. 49–50.

Попов В.В., Малеев В.Г. Гнездование большого баклана *Phalacrocorax carbo* (L., 1758) на Братском водохранилище // Байкальский зоологический журнал. 2011. № 2 (7). С. 116.

Попов В.В. Заметки по орнитофауне окрестностей города Братска (Иркутская область) // Русский орнитол. журнал. 2018а. Т. 27, № 1617. С. 2560–2565.

Попов В.В. Находка новой колонии большого баклана *Phalacrocorax carbo* и серой цапли *Ardea cinerea* на Братском водохранилище // Русский орнитол. журнал. Экспресс-выпуск. 2018б. Т. 27, № 1650. С. 3765–3766.

Попов В.В. Экспансия большого баклана *Phalacrocorax carbo* (L., 1758) во внутренние водоёмы Иркутской области // Современные проблемы орнитологии Сибири: мат. 5-й Международной орнитологической конференции. Улан-Удэ, 2013. С. 117–120.

Пыжьянов С.В., Тупицын И.И., Сафронов Н.Н. Новое в авифауне Байкальского побережья // Труды Байкало-Ленский гос. зап-ка. 1998. Вып. 1. С. 99–102.

Пыжьянов С.В., Пыжьянова М.С., Ефремова К.О. Большой баклан снова на Байкале // Актуальные вопросы биологии в Байкальском регионе. Иркутск: Изд-во ИГПУ, 2008. С. 30–33.

- Пыжьянов С.В. Большой баклан снова на Байкале // Сибирская орнитология. Улан-Удэ: Изд-во БГУ, 2006. С. 251–252.
- Пыжьянов С.В., Пыжьянова М.С. Влияние большого баклана на других колониальных птиц при вторичном заселении озера Байкал // 1-й Всероссийский орнитологический конгресс: тез. докл. 29 января – 4 февраля 2018 г. Тверь. Тверь, 2018. С. 270.
- Пыжьянов С.В., Мокридина М.С., Тупицын И.И., Алексеенко М.Н. Динамика населения колониальных рыбоядных птиц на западном побережье озера Байкал // 2-й Всероссийский орнитологический конгресс: тез. докл. СПб.; М., 2023. С. 220.
- Пыжьянов С.В., Мокридина М.С., Алексеенко М.Н., Тупицын И.И. Колониальные рыбоядные птицы на западном берегу Байкала: механизмы взаимодействия // Животные в экосистемах Внутренней Азии: фундаментальные и прикладные аспекты. Мат. Всероссийской конференции с международным участием (г. Улан-Удэ, 15–17 февраля 2024 г.). Улан-Удэ: Изд-во БГУ, 2024. С. 256–259.
- Пыжьянов С.В., Мокридина М.С. Оценка успешности гнездования колониальных рыбоядных птиц на западном побережье Байкала // Природа Внутренней Азии. 2021. № 4 (19). С. 72–81.
- Пыжьянов С.В., Пыжьянова М.С., Тупицын И.И. Проблемы охраны большого баклана на Байкале в свете естественной динамики его ареала // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 18, № 2. 2016. С. 182–185.
- Пыжьянов С.В., Мокридина М.С. Реинтродукция баклана на Байкал: причины и последствия // Развитие жизни в процессе абиотических изменений на Земле: мат. 4-й Всероссийской научно-практической конференции. Иркутск, 2023. С. 31–35.
- Пыжьянов С.В., Пыжьянова М.С. Современное состояние большого баклана на Байкале и Хубсугуле (Монголия) // Известия Иркутского государственного университета. Сер. «Биология. Экология». 2010. Т. 2, № 1. С. 60–63.
- Пыжьянова М.С. Влияние реинтродукции большого баклана на население околотовных птиц Байкала // Материалы Всероссийской конференции молодых учёных с международным участием «Биоразнообразие: глобальные и региональные процессы» (г. Улан-Удэ, 23–27 июня 2016 г.). Улан-Удэ, 2016. С. 202–203.
- Пыжьянова М.С., Пыжьянов С.В., Ананин А.А. Большой баклан в Центральной Азии: динамика ареала в XX–XXI столетиях // Экосистемы Центральной Азии в современных условиях социально-экономического развития: мат. Международной конференции. Т. 1. Улан-Батор (Монголия), 8–11 сентября 2015 г. Улан-Батор, 2015. С. 341–344.
- Радде Г. Письма члена Сибирской экспедиции Г. Радде из Иркутска // Вестник Императорского РГО. СПб., 1855. Ч. 15. С. 5–12.
- Рябицев В.К. Птицы Сибири. Т. 2. М.; Екатеринбург: Кабинетный учёный, 2014. С. 32.
- Рябцев В.В. Большой баклан *Phalacrocorax carbo* вновь заселяет Байкал? // Русский орнитол. журнал. Экспресс-выпуск. 2006. № 331. С. 900–902.
- Саловаров В.О., Кузнецова Д.В. Формирование и современное состояние колоний серой цапли на Братском водохранилище // Бюллетень Вост.-Сиб. науч. центра СО РАН. 2006. № 2 (48). С. 145–147.
- Скрябин Н.Г., Сумья Д. Птицы Прихубсугуля // Природные условия и ресурсы Прихубсугуля. Вып. 4. Иркутск; Улан-Батор, 1976. С. 38–46.
- Сумья Д., Скрябин Н.Г. Птицы озера Хубсугул и Прихубсугуля. Иркутск: Изд-во ИГУ, 1989. 200 с.
- Толчин В.А. Серая цапля на Братском водохранилище // Колониальные гнездовья околотовных птиц и их охрана: мат. совещания. М.: Наука, 1975. С. 50–51.
- Тупицын И.И., Подковыров В.А. Большой баклан на озере Хубсугул // Россия и Монголия в многополярном мире: итоги и перспективы сотрудничества на рубеже тысячелетий. Иркутск, 2000. С. 68–69.
- Georgi J.G. Bemerkungen einer Reise im Russischen Reich im Jahre 1772. 2 Bde. St.-Petersburg: Kayserl. Academie der Wissenschaften, 1775.
- <http://kutergina.com/baklany-bratsk/> (дата обращения 10.09.2024).
- <https://zab.ru/news/17872> (дата обращения 6.11.2024).
- Radde G. Reisen in Sueden von Ost-Sibirien in den Jahren 1855-1859. Bd. 2. Die Festlandsornis des sued-oestlichen Sibiriens. St.-Pb., 1863. 392 s.

GREAT CORMORANT *PHALACROCORAX CARBO SINENSIS* (BLUMENBACH, 1798) (PELECANIFORMES, AVES) IN IRKUTSK AREA: REVERSE COLONIZATION AND EXPANSION

© 2025 Pyzhyanov S.V.^{a,1}, Mokridina M.S.^{a,2}, Salovarov V.O.^{b,3}, Alekseenko M.N.^{c,4},
Tupitsyn I.I.^{a,5}, Demidovich A.P.^{b,6}

^a Irkutsk State University, Irkutsk, Karl Marx St., 2

^b A.A. Ezhevsky Irkutsk State Agrarian University, Irkutsk, Timiryazev St., 59

^c Federal State Budgetary Institution «Zapovednoye Pribaikalye», Irkutsk, Baikalskaya St., 291b

e-mail: ¹pyzh@list.ru; ²Rjs-92@mail.ru; ³lesturohota@mail.ru; ⁴mkras75@mail.ru; ⁵itupitsyn@rambler.ru;
⁶aldemid@mail.ru

The article gives a detailed description of the secondary (reverse) settling the western coast of Lake Baikal by Great Cormorant after its long-term absence. It is shown that its appearance and fast increasing in number is stipulated by deterioration of conditions in other parts of the range (long-time dryness in the north-east region of China and Mongolia) and migration of big number of cormorants from these regions. Successful occupation of Baikal helped these birds to move to other water basins of Irkutsk region, first of all to the water reservoirs of the Angara River cascade.

Key words: Great Cormorant, reverse colonization and expansion, western coast of Lake Baikal, reservoirs of the Angara River cascade, feeding of cormorants.

АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВЕГЕТАТИВНЫХ ПОБЕГОВ КЛЁНА ЯСЕНЕЛИСТНОГО (*ACER NEGUNDO*, SAPINDACEAE)

©2025 Цыренова Д.Ю.^{a,1}, Борзенкова Т.Г.^{b,2}

^aФГБОУ ВО «Тихоокеанский государственный университет», Хабаровск, 680035

^bМАУ ДО «Детский эколого-биологический центр», Хабаровск, 680007

e-mail: ¹duma@mail.ru; ²borzenkovatg@gmail.com

Поступила в редакцию 5.12.2024. После доработки 08.10.2025. Принята к публикации 08.11.2025

Представлены результаты анатомического исследования вегетативных побегов североамериканского клёна ясенелистного (*Acer negundo* L.), встречающегося в зелёных насаждениях г. Хабаровск. Обнаружено, что однолетние на зиму остаются покрытыми эпидермой, замещения её перидермой не происходит. Формирование перидермы наблюдается у побегов начиная со второго годов вегетации. Заложение феллогена отмечается в субэпидермальном слое. Перидерма возникает отдельными фрагментами, а не сплошным кольцом по окружности побега. Сделан вывод о том, что у исследуемого вида отсутствует полное вызревание покровных тканей однолетних побегов. Предположительно эта особенность является конституционной и таксоноспецифичной.

Ключевые слова: *Acer negundo*, побеги, микроструктура, покровные ткани.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-4-163-167

Введение

В настоящее время североамериканский клён ясенелистный (*Acer negundo* L.) служит объектом разноплановых научных исследований. Причина кроется в том, что он признан самым распространённым в России чужеродным инвазионным видом [Виноградова и др., 2022]. Массовое высаживание клёна ясенелистного для озеленения населённых пунктов привело к возникновению спонтанных инвазионных популяций этого вида в рудеральных местообитаниях в черте или вблизи поселений. В разных регионах России отмечается внедрение растений в нарушенные полустественные и естественные сообщества, чаще всего пойменных ландшафтов. Речные долины и поймы, в которых клён ясенелистный находит сходные с первичным ареалом экологические условия, являются коридорами инвазии вида в естественные природные сообщества во вторичном ареале [Майоров, Виноградова, 2024].

На Дальнем Востоке России клён ясенелистный встречается во всей территории и причисляется к группе инвазионных видов региона [Чёрная книга..., 2021]. В г. Хабаровск вид широко представлен в городских насаждениях вдоль улиц, в парках и скве-

рах, а также в антропогенных местообитаниях [Коляда, Коляда, 2016; Антонова, 2022; Борзенкова, Цыренова, 2024]. К условиям г. Хабаровск хорошо приспособилась форма *A. negundo* var. *violaceum* (Booth ex Loudon) H. Jaeger, которая даёт меньший прирост и не повреждается морозами по сравнению с типичной формой *A. negundo* var. *pseudocalifornicum* Schwer. [Калита, Калита, 2018].

Из литературных сведений известно, что клён ясенелистный характеризуется гипостоматическими листьями с аномоцитными (редко стефанокитными) устьицами. Устьица у молодых деревьев в полтора раза мельче, чем у взрослых деревьев, но при этом число устьиц выше. Отмечается в незначительной степени половой диморфизм по размерам и числу устьиц [Виноградова, 2022]. Детальное описание древесины выявило, что основная масса её представлена волокнами либриформа; волокнистые трахеиды немногочисленные; сосуды, быть может, равномерно распределены по годичному приросту (расеяннo-сосудистый тип); лубодревесинные лучи одно-двурядные (редко трехрядные), состоящие в основном из лежащих клеток; древесинная паренхима паратрахеального типа (сближенная с сосудами) и апотрахеального

типа (не связанная с сосудами) [Виноградова, 2022]. З.Н. Алескерова, С.А. Степанов [2020] показали, что у клёна ясенелистного верхние ближние к апексу оси характеризуются травянистым пучковым типом стелы, по мере удаления от апекса оси приобретают древесный непучковый тип. Они же отмечают сезонное колебание содержания запасного крахмала в различных тканях однолетнего побега: в зимний период крахмальные зерна большей частью накапливаются на периферийной коровой зоне, а с началом весенней вегетации крахмальные зерна накапливаются больше во внутренних частях стелы и в сердцевине. Однако авторами анатомических исследований не обращалось внимание на особенности покровных тканей побегов.

Целью нашей работы явилось анатомическое исследование покровных тканей побегов *A. negundo* в сезонной динамике на материале с территории г. Хабаровск (Дальний Восток России).

Материал и методика

Материалом для исследований послужили растения изучаемого нами чужеродного североамериканского вида *A. negundo*, также для сравнения брались растения аборигенного амуро-корейского вида *A. mono* Maxim. Оба вида широко используются для озеленения и массово представлены в городских насаждениях. Исследовались 25 образцов с деревьев генеративного возраста, собранные в течение двух вегетационных сезонов после окончания листопада у растений. Побеги фиксировали в смеси спирта, воды и глицерина в равных соотношениях (1:1:1) и выдерживали около одного месяца. Поперечные срезы делали лезвием бритвы от руки в средней части побеговых осей первого, второго и третьего годов нарастания. Гистохимические исследования проводились по традиционной методике [Фурст, 1979]. В работе использовали микроскоп БИОЛАМ-ЛОМО, цифровой микрокомплекс Альтами БИО 8 и программное обеспечение TourView.

Результаты и обсуждение

Исследования показали, что по завершении вегетационного сезона годовые вегета-

тивные побеги у клёна ясенелистного остаются покрытыми первичной эпидермой (рис. 1, *A, B*). Замещение её вторичной тканью перидермой не происходит.

Формирование же перидермы наблюдается у побегов второго или третьего годов вегетации (рис. 1, *D*). При этом перидерма возникает отдельными фрагментами, а не сплошным кольцом по окружности побега. Заложение феллогена наблюдается в субэпидермальном слое. Феллема, или пробка, представлена четырьмя-пятью слоями таблитчатых слабо суберинизированных клеток. Среди них заметно возвышаются над поверхностью стебля крупные чечевички. Феллодерма однослойная. Таким образом, характерной особенностью изучаемого вида является образование перидермы на втором-третьем году вегетации. Перидерма фрагментарная, т.е. отдельными участками на поверхности побегов.

Исследование побегов у аборигенного вида клёна мелколистного *A. mono* показало, что они покрыты сплошной перидермой уже в первый год (рис. 2).

У исследуемого нами *A. negundo* эпидерма осей первого года вегетации значительно кутинизированная. Кутикула состоит из двух слоев (см. рис. 1, *B*). Первый наружный представлен бесцветным структурированным рыхловатым слоем, а второй – зеленоватым аморфным более плотным слоем. Ближе к осени в эпидермальных клетках накапливаются темноокрашенные вещества. В субэпидермальном слое выделяется гиподерма, представленная двумя-тремя рядами клеток, содержащих первичный белок (окраска р-ром Люголя) (см. рис. 1, *B*).

Гистохимическими методами выявлено, что у *A. negundo* в осенний сезон наблюдается присутствие крахмальных зерен почти во всех тканях побега: в кортикальной паренхиме, во флоэме, в клетках лучевой и осевой паренхимы ксилемы и в перимедулярной зоне. Наблюдается отсутствие крахмала в сердцевинной паренхиме. Также незначительное его количество фиксируется в камбии. Обращает внимание, что наибольшее количество крахмала накапливается в перимедулярной зоне (см. рис. 1, *C*).

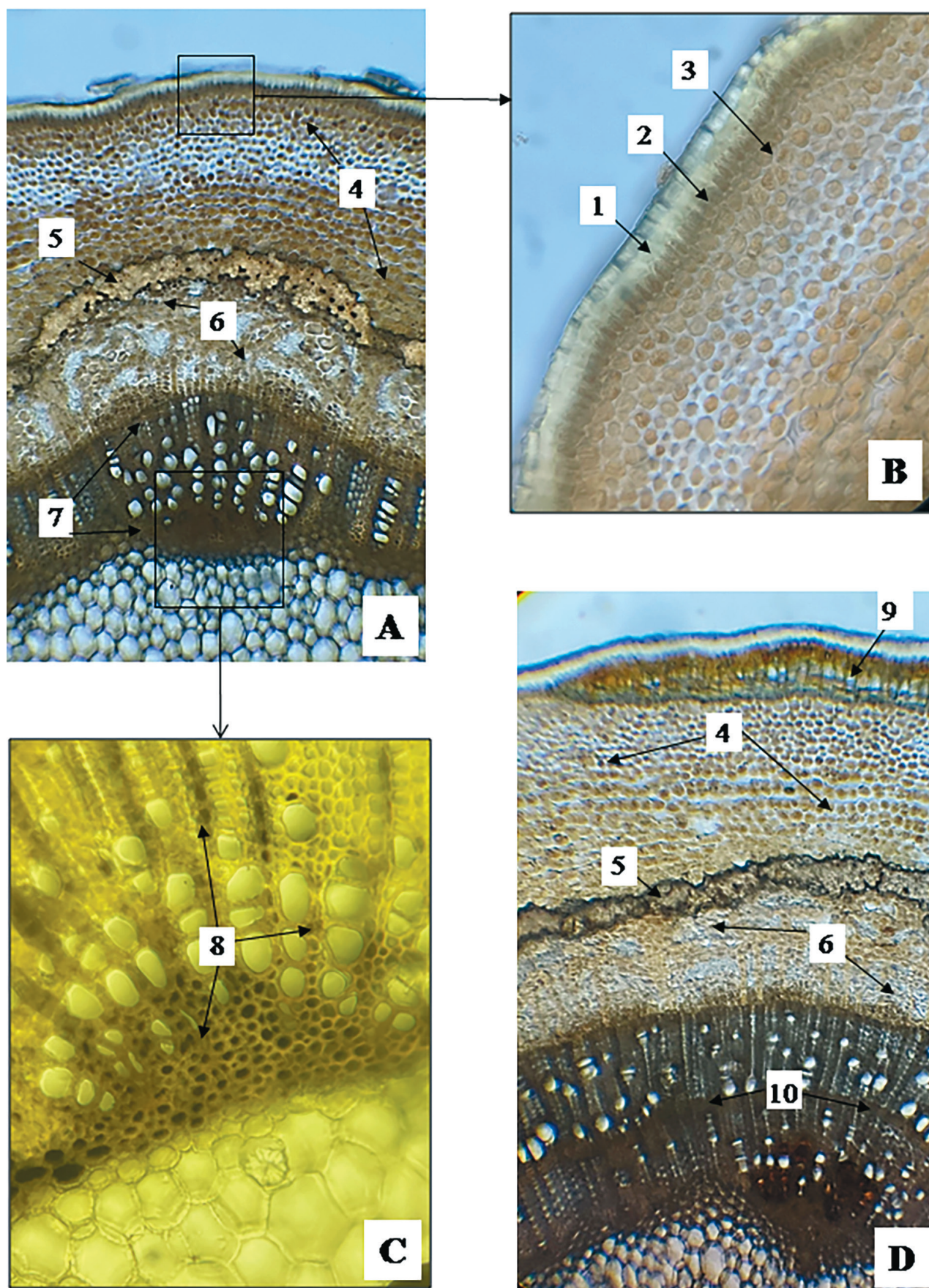


Рис. 1. Микрофотографии поперечного среза побега *Acer negundo*: *A* – ось первого года, $\times 120$; *B* – фрагмент коры, $\times 280$; *C* – фрагмент древесины, $\times 280$; *D* – ось второго года, $\times 120$; 1 – кутикула; 2 – эпидерма; 3 – гиподерма; 4 – первичная кора; 5 – протофлоэмные волокна; 6 – луб; 7 – древесина; 8 – запасной крахмал в древесине; 9 – перидерма; 10 – граница годичного прироста.

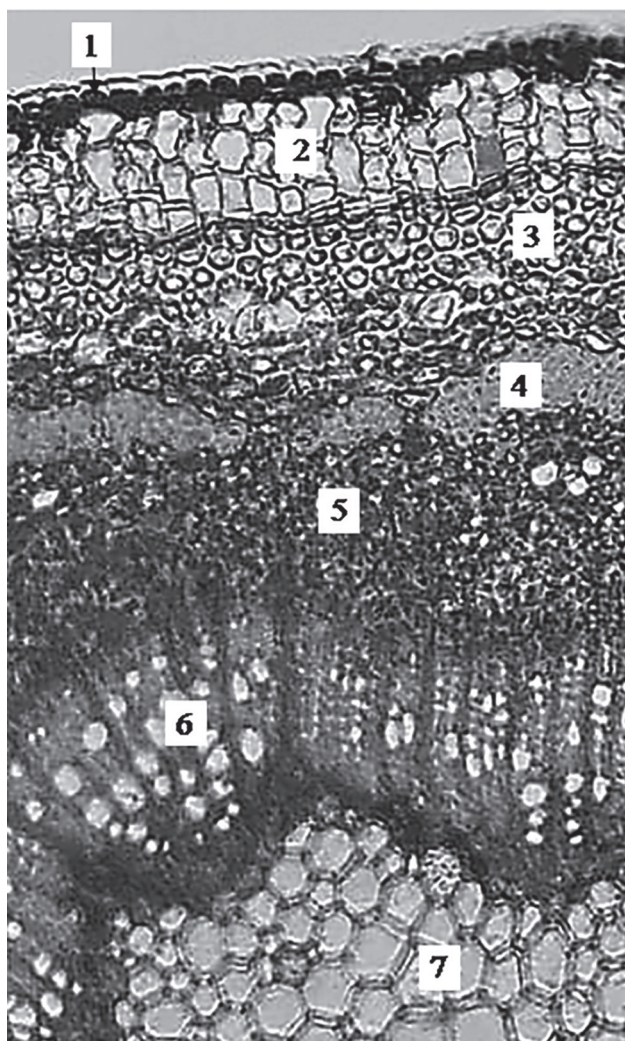


Рис. 2. Микрофотография поперечного среза побега *Acer mono*, $\times 120$: 1 – эпидерма; 2 – перидерма; 3 – первичная кора; 4 – протофлоэмные волокна; 5 – луб; 6 – древесина; 7 – сердцевина.

Закключение

Изучены анатомические особенности побегов чужеродного инвазионного вида клёна ясенелистного на материале из г. Хабаровск (Дальний Восток России) в сравнении с аборигенным видом клёна мелколистного. Выявлено, что у однолетних побегов растений у первого вида полного вызревания покровной ткани – перидермы не происходит, тогда как у второго вида наблюдается противоположное явление. Полученных данных пока недостаточно для их интерпретации в контексте инвазионной природы клёна ясенелистного. Для этого требуются дальнейшие анатомические исследования растений в разных климатических зонах как в первичном, так и во вторичном ареале вида. Предварительно полагаем, что особенности процесса вызре-

вания покровных тканей у представителей клёнов являются конституционными и таксоноспецифичными.

Финансирование работы

Анализ данных и подготовка рукописи выполнены за счёт собственных средств авторов.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Алескерова З.Н., Степанов С.А. Морфолого-анатомические и физиологические особенности развития стебля фитомеров побега *Acer negundo* L. // В сб.: Исследования молодых учёных в биологии и экологии: сборник научных статей по материалам I Международной и XII Региональной научной конференции «Исследования молодых учёных в биологии и экологии», посвящённой 75-летию Победы в Великой Отечественной войне / под ред. В.В. Аникина, В.А. Болдырева, М.Ю. Воронина [и др.]. Саратов: Амирит, 2020. С. 8–10.
- Антонова Л.А. Инвазионные виды-«трансформеры» во флоре бассейна реки Амур // Региональные проблемы. 2022. Т. 25, № 2. С. 10–13. DOI: 10.31433/2618-9593-2022-25-2-10-13
- Борзенкова Т.Г., Цыренова Д.Ю. Чужеродные древесные растения озеленении города Хабаровска // Социально-экологические технологии. 2024. Т. 14, № 1. С. 121–137. DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-1-121-13
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Костина М.В. Клён ясенелистный (*Acer negundo* L.): морфология, биология и оценка инвазивности. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2022. 218 с.
- Калита Г.А., Калита О.Н. Клён ясенелистный (американский) – современное состояние интродукции // в сб.: Материалы научно-практической конференции «Философия современного природопользования в бассейне Амура» (Хабаровск, июнь 2018). Хабаровск: Изд-во ТОГУ, 2018. С. 70–72.
- Коляда Н.А., Коляда А.С. Встречаемость потенциально инвазионного вида клёна негундо (*Acer negundo* L.) на юге Дальнего Востока России // Российский журнал биологических инвазий. 2016. № 4. С. 51–55.
- Майоров С.Р., Виноградова Ю.К. Введение в инвазионную биологию растений. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2024. 165 с.

Фурст Г.Г. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. М.: Наука, 1979. 155 с.
Чёрная книга флоры Дальнего Востока: инвазионные виды растений в экосистемах Дальневосточного

федерального округа / Ю.К. Виноградова, Л.А. Антонова, Г.Ф. Дарман [и др.]; ответственный редактор Ю.Ю. Дгебуадзе. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2021. 510 с.

ANATOMICAL FEATURES OF VEGETATIVE SHOOTS OF THE *ACER NEGUNDO* L. (SAPINDACEAE)

©2025 Tsyrenova D.Yu.^{a,1}, Borzenkova T.G.^{b,2}

^aPacific State University, Khabarovsk, 680035

^bChildren's Ecological and Biological Center, Khabarovsk, 680007

e-mail: ¹duma@mail.ru; ²borzenkovatg@gmail.com

The article presents the results of an anatomical study of vegetative shoots of the North American *Acer negundo* L., found in Khabarovsk. It was found that annuals remain covered with epidermis during the winter and are not replaced by periderm. Formation of periderm is observed in shoots starting from the second years of vegetation. The formation of phellogen is noted in the subepidermal layer. Periderm appears in separate fragments, and not as a continuous ring around the circumference of the shoot. It was concluded that the studied species lacks complete maturation of the integumentary tissues of annual shoots. Presumably, this feature is constitutional and taxon-specific.

Key words: *Acer negundo*, shoots, microstructure, covering tissues.

INVASIONS OF CAVE CAMEL CRICKETS OF THE GENUS *TACHYCINES* ADELUNG, 1902 (ORTHOPTERA: RHAPHIDOPHORIDAE) INTO RUSSIA: A HISTORICAL ASPECT

© 2025 Lapteva S.V.^{1,a}, Sergeev M.G.^{2,b, c*}, Molodtsov V.V.^{3,b}, Storozhenko S.Yu.^{4,a}

^aFederal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022 Russia

^bNovosibirsk State University, Novosibirsk, 630090 Russia

^cInstitute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630091 Russia

e-mail: ¹lapteva.sv24@gmail.com, ²mgs@fen.nsu.ru; ³vv@fen.nsu.ru, ⁴storozhenko@biosoil.ru

Received July 2, 2025 ; revised October 1, 2025; accepted November 17, 2025

The invasion of the species of the genus *Tachycines* into Russia occurred at the end of the 19th century, when *T. asynamorus* was discovered in St. Petersburg. Almost 100 years later, another species of this genus, *T. coreanus*, was found in the Russian Far East. Data on the history of the distribution of these two synanthropic species are presented, as well as information about their behavior, biology and ecology.

Key words: Rhaphidophoridae, Aemodogryllinae, *Tachycines asynamorus*, *Tachycines coreanus*, biological invasion, Primorsky Territory, European part of Russia

DOI: 10.35885/1996-1499-18-4-168-170

Full text of the paper is published in Russian Journal of Biological Invasions. DOI: 10.31857/S207511172104XXXYYY

REFERENCES

- Adelung, N. Beitrag zur Kenntnis der paläarktischen Stenopelmatiden (Orthoptera, Locustodea). Annuaire du Musée Zoology de L'Académie Impériale des Sciences de St.-Petersburg, 1902, Bd. 7, No. 1–2, S. 55–75.
- Albrecht, A. Utbredningen av rätvingar, kackerlackor och tverstjärtar i Östra Fennoskandien (Orthoptera, Blattodea, Dermaptera). Notulae entomologicae, 1979, vol. 59, pp. 53–64.
- Beloselskaya, Z.G., and Silvestrov, A.D. Pests and diseases of flower and greenhouse plants, Moscow and Leningrad: Selkhozgiz, 1953. 208 p. (in Russian)
- Boas, J.E.V. Skadelige insekter i vore haver, København: Chr. J. Catos Bog & Stentrykkeri, 1906. 74 p.
- Boldyrev, V.F. *Tachycines asynamorus* Adel. (Orthoptera, Stenopelmatidae) and *Periplaneta australasiae* Fabr. (Orth., Periplanetidae) in greenhouses of Moscow. Revue Russe d'Entomologie, 1911, vol. 11, no. 4, pp. 437–443. (in Russian)
- Boldyrev, V.F. The method of fertilization and spermatophore of *Tachycines asynamorus* Adel. (Orthoptera, Stenopelmatidae). Revue Russe d'Entomologie, 1912, vol. 12, no. 3, pp. 552–570. (in Russian)
- Chopard, L. Note sur l'introduction en France de *Diastromma unicolor* Br., nec *D. marmorata* (Haan), (Orth. Phasgonuridae). Bulletin du Muséum National D'Histoire Naturelle, 1913, t. 19, pp. 433–436.
- Chopard, L. Sur l'origine de *Tachycines asynamorus* Adelung, Orthoptera Phasgonuridae. Bulletin du Muséum National D'Histoire Naturelle, 1914, t. 20, pp. 234–235.
- Cigliano, M.M., Braun, H., Eades, D.C., and Otte, D. Orthoptera Species File. Taxonomic database of the world's grasshoppers, locusts, katydids, crickets, and related insects. 2025. Available at: <https://orthoptera.speciesfile.org/> (accessed April 3, 2025).
- Epps, M.J., Menninger, H.L., LaSala, N., and Dunn, R.R. Too big to be noticed: cryptic invasion of Asian camel crickets in North American houses. PeerJ, 2014, vol. 2, e523. <https://doi.org/10.7717/peerj.523>
- Feigl, R. Eine Heuschreckenart als Schädling in unseren Warmhauskulturen. Österreichische Garten-Zeitung, 1909, bd. 4, s. 457.
- Gailis, J., Kalniņš, M., and Telnov, D. New records on synanthropic Blattoptera and Orthoptera in Latvia. Latvijas Entomologs, 2003, vol. 40, pp. 34–36.
- GBIF. *Tachycines asynamorus* Adelung, 1902. 2025a. GBIF Occurrence Download (accessed July 23, 2025). <https://doi.org/10.15468/dl.wjyhdv>
- GBIF. *Tachycines coreanus* Yamasaki, 1969. 2025b. GBIF Occurrence Download (accessed July 23, 2025). <https://doi.org/10.15468/dl.cqysfa>
- Ichikawa, A., Kano, Y., Kawai, M., Tominago, O., and Murai, T. Orthoptera of the Japanese Archipelago in color. Hokkaido: Hokkaido University Press, 2006. 687 p. (in Japanese)
- Ingrisch, S., and Köhler, G. Die Heuschrecken Mitteleuropas. Madgeburg: Westarp Wissenschaften, 1998. 460 S.
- Karmazina, I.O., Usmanov, N.V., and Shulaev, N.B. Data on the first finds of the greenhouse camel cricket *Tachycines* (*Diastromma*) *asynamorus* Adelung, 1902 (Orthoptera,

- Rhaphidophoridae) in the Republic of Tatarstan. Transactions of the Kazan Branch of the Russian Entomological Society, 2020, issue 6, pp. 9–13. (in Russian)
- Khlyap, L.A., and Warshavsky, A.A. Synanthropic and agrophilic rodents as invasive alien mammals. Russian Journal of Biological Invasions, 2010, vol. 1, no. 4, pp. 301–312. <https://doi.org/10.1134/S2075111710040089>
- Kim, D.-Y., Kim S., Song, H., and Shin, S. Phylogeny and biogeography of the wingless orthopteran family Rhaphidophoridae. Communication Biology, 2024, vol. 7, no. 2, pp. 1–11. <https://doi.org/10.1038/s42003-024-06068-x>
- Kim, J.-I., and Kim, T.-W. Taxonomic study of Korean Stenopelmatoidea (Orthoptera: Ensifera). Korean Journal of Entomology, 2002, vol. 32, no. 3, pp. 141–151.
- Kim, T.-W. A taxonomic review of the Korean Orthoptera. Theses of the PhD dissertation, Seoul: Sungshin Women's University, 2007, 370 p.
- Kopysov, V.A. On the fauna of Orthoptera of the Kirov region. Scientific notes. Faculty of Natural Geography, Department of Zoology, 1970, issue 31, pp. 28–45. (in Russian)
- Kryshtal, A.F. Order Orthoptera, in Pests of agricultural crops and forest plantations: Vol. 1. Harmful nematodes, mollusks, arthropods. Dolin, V.G., Ed., Kiev: Urozhai, 1987, pp. 133–440. (in Russian)
- Kudryashov, D.V., and Polumordvinov, O.A. Greenhouse camel cricket *Diestrammena (Tachycines) asynamorus* Ad. — a new synanthropic species of the Middle Volga region. Entomological and parasitological studies in the Volga region: collection of scientific papers. Saratov: Publishing House of Saratov University, 2006, no. 5, pp. 123–124. (in Russian)
- Kulesa, A.K., Balzani, P., Soto, I., Kouba, A., Renault, D., Tarkan, A.S., and Haubrock, P.J. The neglect of nonnative orthopterans as potential invaders: A call for awareness. Insect Science, 2024, vol. 31, pp. 994–1000. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.13277>
- Lapteva, S.V. Orthoptera of the Muravyov-Amursky Peninsula and adjacent islands of the Peter the Great Gulf, Primorsky Territory. A.I. Kurentsov's Annual Memorial Meetings. 2024, issue 35, pp. 87–103. (in Russian) <https://doi.org/10.25221/kurentzov.35.6>
- Lapteva, S.V., and Storozhenko, S.Yu. To the knowledge of the genus *Tachycines* (Orthoptera: Rhaphidophoridae: Aemodogryllinae). Caucasian Entomological Bulletin, 2024, vol. 20, no. 2, pp. 229–232. <https://doi.org/10.5281/zenodo.14197613>
- Lee, D.-Y., Jeong, I., Kim, S., Choi, J.W., Won, M.H., Kim, D., Kim, D., Kim Y.-K., Jeon, J., Ryu, J., Bang, W., Chang, J.H., and Choi, K.S. Checklist for the insect fauna of two East Sea Islands (Ulleungdo Is. and Dokdo Is.) in the Republic of Korea. Biodiversity Data Journal, 2024, vol. 12, e129360. <https://doi.org/10.3897/BDJ.12.e129360>
- Marshall, J.A. The British Orthoptera since 1800, in The changing flora and fauna of Britain. Huxford, D.L., Ed., London and New York: Academic Press, 1974, pp. 307–322.
- Massa, B., Fontana, P., Buzzetti, F.M., Kleukers, R., and Odé, B. Fauna d'Italia. Vol. XLVIII. Orthoptera. Milano, Calderini, 2012, 563 p.
- Mistshenko, L.L. Orthoptera (Saltatoria), in Insects and Mites – Pests of Agriculture Crops, Kryzhanovsky, O.L., and Danzig, E.M., Eds., Leningrad: Nauka Publ., 1972, vol. 1, pp. 16–115. (in Russian)
- Petrosyan, V., Osipov, F., Feniova, I., Dergunova, N., Warshavsky, A., Khlyap, L., and Dzialowski, A. The TOP-100 most dangerous invasive alien species in Northern Eurasia: invasion trends and species distribution modelling. NeoBiota, 2023, vol. 82, pp. 23–56. <https://doi.org/10.3897/neobiota.82.96282>
- Rehn, J.A.G. The rhaphidophorid *Tachycines asynamora* Adelung. Entomological News, 1944, vol. 55, no. 2, pp. 36–39.
- Shea, K., and Chesson, P. Community ecology theory as a framework for biological invasions. Trends in Ecology & Evolution, 2002, vol. 17, no. 4, pp. 170–176. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02495-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02495-3)
- Simberloff, D., Martin, J.-L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D.A., Aronson, J., Courchamp, F., Galil, B., García-Berthou, E., Pascal, M., Pyšek, P., Sousa, R., Tabacchi, E., and Vilà, M. Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. Trends in Ecology and Evolution, 2013, vol. 28, no. 1, p. 58–66. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.013>
- Skejo, J., Rebrina, F., Szövényi, G., Puskás, G., and Tvrtković, N. The first annotated checklist of Croatian crickets and grasshoppers (Orthoptera: Ensifera, Caelifera). Zootaxa, 2018, vol. 4533, no. 1, pp. 1–95. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4533.1.1>
- Smith, D., Hill, G., Kenward, H., and Allison, E. Development of synanthropic beetle faunas over the last 9000 years in the British Isles. Journal of Archaeological Science, 2020, vol. 115, 105075. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2020.105075>
- Storozhenko, S.Yu. Long-horned Orthoptera (Orthoptera: Ensifera) of the Asian part of Russia. Vladivostok: Dalnauka, 2004, 280 p. (in Russian)
- Storozhenko, S.Yu. *Diestrammena coreana* (Yamasaki, 1969) is newly recorded cave-cricket species (Orthoptera, Rhaphidophoridae) from Russia. Far Eastern Entomologist, 2008, no. 188, p. 8.
- Storozhenko, S.Yu., Kim, T.W., and Jeon, M.J. Monograph of Korean Orthoptera. Korea: Doohyuh Publishing Co., 2015, 377 p.
- Sutton, P.G., Beckmann, B.C., and Nelson, B. The current status of orthopteroid insects in Britain and Ireland. Atropos, 2017, vol. 59, pp. 28–29.
- Vickery, V.R., and Kevan D.K.McE. A monograph of the orthopteroid insects of Canada and adjacent regions. Memoirs of the Lyman Entomological Museum and Research Laboratory, 1983, vol. 13, no. 1, pp. 1–679.
- Won, M.H., Choi, J.W., Bang, W., Lee, D., Moon, M.K., Kim, Y.-K., Kim, D., Kim, D., Suh, S.J., and Choi, K.S. Insect fauna including unrecorded species in Ulleungdo, South Korea. Biodiversity Data Journal, 2023, vol. 11, e100783. <https://doi.org/10.3897/BDJ.11.e100783>
- Yamamoto, A., and Ito, G. An alien cave cricket, *Diestrammena (Tachycines) coreana* (Orthoptera: Rhaphidophoridae) introduced to Otaru City, Hokkaido, Japan. Japanese Journal of Entomology (New Series), 2020, vol. 23, no. 4, pp. 139–142. (in Japanese)

Yamasaki, T. Results of the speleological survey in South Korea 1966. XVII. Cave-dwelling camel crickets from South Korea. Bulletin of the National Science Museum, 1969, vol. 12, pp. 615–621.

Żurawlew, P., Rozwałka, R., and Brodacki, M. Occurrence of the greenhouse camel cricket *Tachycines asynamorus* Adelung, 1902 (Orthoptera: Rhaphidophoridae) in Poland. Fragmenta Faunistica, 2022, vol. 65, no. 1, pp. 95–102. <https://doi.org/10.3161/00159301FF2022.65.1.095>

IMPACTS OF *PROSOPIS JULIFLORA* (FABACEAE) INVASION LEVEL ON NATIVE PLANT DIVERSITY, BIOMASS, AND STRUCTURE IN THE LOWER OMO VALLEY, SOUTH ETHIOPIA

© 2025 Namsi Ardi,* Simon Shibru, Shetie Gatew

Department of Biology, Arba Minch University, Arba Minch, Ethiopia

Namsiardi2023@gmail.com; simonshibru@yahoo.com, shetieg@yahoo.com

*Corresponding author: namsiardi2023@gmail.com, <https://orcid.org/0009-0003-7028-9022>

Received March 26, 2025; revised October 30, 2025; accepted 17.11.2025

The invasion of *Prosopis juliflora* (Swartz) DC increased at alarming rate devastating native plant diversity. This study aims to investigate the impacts of *P. juliflora* on native plant species in the Lower Omo Valley, South Ethiopia: A stratified systematic sampling technique was used to collect vegetation data. The study area was stratified into four strata based on the level of invasion of *P. juliflora*, as High, Medium, Low and Negligible invasions. In each stratum, 10 × 10 m quadrats were laid systematically to collect data on trees and shrubs, whereas 3 × 3 m sub-quadrats were established at the four corners and the center of 10 × 10 m quadrats to collect data on saplings, and seedlings. Within each 3 × 3m sub-plots, 1 × 1 m sub-quadrats were laid to collect data on herbaceous plants. The findings revealed that most plant species were recorded from negligible and low invaded levels (46.66% and 34.78%). The true diversity (effective number of species) and Evenness were higher in negligible and low invaded levels (17.81 and 17.64) and (0.62, in each). The low and negligible invaded levels had the highest aboveground biomass. At highly invaded levels (HIL), all native woody species exhibited markedly reduced diameters at breast height (DBH), forming a J-shaped population structure. Thus, native plant species had poor regeneration status. A notable reduction in native species was observed with increasing *P. juliflora* invasion area. To protect biodiversity, comprehensive ecological and botanical studies are necessary, examining species composition, diversity, and distribution in relation to environmental and edaphic variables.

Keywords: Abundance; invasion levels, native plant diversity; Nyangatom district and *Prosopis juliflora*
DOI: 10.35885/1996-1499-18-4-171-174

Full text of the paper is published in Russian Journal of Biological Invasions. DOI: 10.31857/S207511172104XXXXYY

REFERENCES

- Abbas, A.M., Al-Kahtani, M., Abdelazeem Mousa M., Badry M.O., Hassaneen, A.S., Ezzat-Ahmed, A., Mancilla-Leytón, J.M., Castillo, J.M. Endozoochory by goats of two invasive weeds with contrasted propagule traits, Sustainability, 2020. Vol. 12, no. 13. pp. 5450. <https://doi.org/10.3390/su12135450>
- Abdulahi, M.M., Ute, J.A., Regasa, T. *Prosopis juliflora* L: Distribution, impacts and available control methods in Ethiopia. Trop. Subtrop. Agroecosyst. 2017. Vol. 20, pp. 75-89. <http://dx.doi.org/10.56369/tsaes.2260>
- Abramova, L.M., Rogozhnikova, D. R., Golovanova, Y. M., Mustafina, A. N., and Kryukova A. V. Distribution and Biology of the Invasive Species *Erigeron annuus* (L.) Pers. in the Republic of Bashkortostan, Russian Journal of Biological Invasions, 2024. Vol. 15, no. 4, pp. 469-479. DOI: 10.1134/S2075111724700358
- Ahmed, N., Atzberger, C., Zewdie, W. The potential of modeling *Prosopis juliflora* invasion using Sentinel-2 satellite data and environmental variables in the dryland ecosystem of Ethiopia. Ecological Informatics, 2022, 68:101545. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2021.101545>
- Assefa, A., Tamrat, B., Sebsebe, D., and Tesfaye, A. Ecological study of the Vegetation in the Loka Abaya National Park, Ethiopia. International Journal of Forestry. 2024. Vol. 23. <https://orcid.org/0000-0002-5762-1321>
- Bandara, W.A., Ranasinghe, O., Perera, P., Vlosky, R., Kizha, A.R. Potential to use invasive plants in biomass energy production: A case study *Prosopis juliflora* in coastal wetlands of Sri Lanka. Trees, Forests and People. 2022. Vol. 10. <https://doi.org/10.1016/j.tfp.2022.100330>
- Bashir, O., Bangroo, S.A., Shafai, S.S., Senesi, N., Kader, S., Alamri, S. Geostatistical modeling approach for studying total soil nitrogen and phosphorus under various land uses of North-Western Himalayas. Ecological Informatics. 2024. Vol. 80, pp. 102520. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2024.102520>
- Bekele, N., Kebede, G. Rangeland degradation and restoration in semi-arid areas of southern Ethiopia: The case of Borana rangeland. International Journal of Environmental Sciences; 2014. Vol. 3, pp. 94-103.
- Bezaredie, D., Tadesse, Z., Tadesse, Z. Effects of *prosopis juliflora* on plant diversity on rangeland in Shilabo District, Somali Regional State, Ethiopia. Heliyon. 2023.

- Vol. 9, no. 3. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2023.e14049>
- Birhane, E., Treydte A.C., Eshete A., Solomon N., Haile Mariam M. Can rangelands gain from bush encroachment? Carbon stocks of communal grazing lands invaded by *Prosopis juliflora*. *Journal of Arid Environments*, 2017. Vol. 141, pp. 60-7. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jaridenv.2017.01.003>
- Clement, N.E., Agevi, H., and Obiri, J. Impacts of *Prosopis juliflora* on Abundance and Species Diversity of Forage Species in Turkana County, Kenya *CJAST*. 2020. Vol. 39, no. 33, pp. 112-125. DOI: 10.9734/CJAST/2020/v39i3331026 <http://www.sdiarticle4.com/review-history/62474>
- Dakhil, M.A., El-Keblawy, A., El-Sheikh, M.A., Halmy, M.W., A. Ksiksi T., Hassan, W.A. Global Invasion Risk Assessment of *Prosopis juliflora* at Biome Level: Does Soil Matter? *Biology*, 2021. Vol. 10, pp. 203. <https://doi.org/10.3390/biology10030203>
- Degefu, M.A., Assen, M., Few, R., Tebboth, M. Performance of Management Interventions to the Impacts of *Prosopis juliflora* in Arid and Semiarid Regions of the Middle Awash Valley, Ethiopia *Glob J Agric Innov Res Dev*. 2022. Vol. 9, pp. 35-53. DOI: <https://doi.org/10.15377/2409-9813.2022.09.4>
- Demissew, S. Overview of the flora of Ethiopia and Eritrea: The long road to a completion. *Ethiopian Journal of Biological Sciences*. 2014, 13(supp)), 1-27.
- Deng, L., Shang guan, Z.P. Species Composition, Richness and Aboveground Biomass of Natural Grassland in Hilly-Gully Regions of the Loess Plateau, *Chin Journal of Integrative Agriculture*. 2014. Vol. 13, no. 11, pp. 2527-2536. DOI: 10.1016/S2095-3119 (13) 60590-0
- Endris, A., Seid, A., Asefa, A. Structure and regeneration status of woody plants in the Hallideghie wildlife reserve, North East Ethiopia. *International Journal of Biodiversity and Conservation*, 2017. Vol. 9, pp. 200-211. DOI: <https://doi.org/10.5897/IJBC2017.1085>
- Eschen, R., Ketema, B., Yohana, J., Staline, K., Fernadis, M., John, R., Mbwambo, B., Megersa, M.M., Francis, M., Linus, M.M., Winnie, N., Moses. N., Arne, W., and Urs, S. (2023). Experimental *prosopis* management practices and grassland restoration in three Eastern African countries. 2023. Vol. 4, pp. 21. <https://doi.org/10.1186/s43170-023-00163-5>
- Eshete, A., Treydte, A.C., Haile Mariam, M., Solomon, N., Dejene, T., Yilma, Z., Birhane, E. Variations in soil properties and native woody plant species abundance under *Prosopis juliflora* invasion in Afar grazing lands, Ethiopia, *Ecological Processes*. 2020. Vol. 9, no. 36, pp. 1-2. <https://doi.org/10.1186/s13717-020-00240-x>
- Friis, I. The Flora of Ethiopia and Eritrea project concluded with a fourth Flora of Ethiopia and Eritrea-symposium held in Uppsala, Sweden. *Webbia* 2009, 64(2), 267-270.
- Friis, I., Demissew, S., Breugel, P.V. Atlas of the potential vegetation of Ethiopia. 2010. Vol. 58, pp. 1-315. <http://www.royalacademy.dk>
- GBIF (Global Biodiversity Information Facility), 2023. <https://www.gbif.org/> Accessed August 23, 2023.
- Gebeyehu, A.K., Snelder, D., Sonneveld, B. Land use-land cover dynamics, and local perceptions of change drivers among Nyangatom agro-pastoralists, Southwest Ethiopia. *Land Use Policy*. 2023, Aug 1. Vol. 131, 106745. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2023.106745>.
- Hedberg, I. and Edwards, S. Flora of Ethiopia and Eritrea. Pittosporaceae to Araliaceae. 1989. Vol. 3. The National Herbarium, Addis Ababa, and Department of Systematic Botany, Uppsala.
- Hedberg, I. Flora of Ethiopia and Eritrea. In *The Biodiversity of African Plants: Proceedings XIVth AETFAT Congress 22–27 August 1994*, Wageningen, The Netherlands 1996 (pp. 802-804). Springer Netherlands. <https://powo.science.kew.org/> Accessed August 24, 2023.
- Howari, F.M., Sharma, M., Nazzal, Y., El-Keblawy, A., Mir, S., Xavier, C.M., Salem, I.B., Al-Taani A.A., Alaydaros, F. Changes in the Invasion Rate of *Prosopis juliflora* and Its Impact on Depletion of Groundwater in the Northern Part of the United Arab Emirates. *Plants* 2022. Vol. 11, pp. 682. <https://doi.org/10.3390/plants11050682>
- Hussain, M., Ross, T., Shackleton, A., El-Keblawy, María Del Mar Trigo Pérez and Luís, G. Invasive Mesquite (*Prosopis juliflora*), an Allergy and Health Challenge, 2020. Vol. 9, pp. 141. <https://orcid.org/0000-0002-9710-3801>
- Ilukor, J., Rettberg, S., Treydte, A., Birner, R. To eradicate or not to eradicate? Recommendations on *Prosopis juliflora* management in Afar, Ethiopia, from an interdisciplinary perspective *Pastoralism*. 2016. Vol. 6, pp. 1-8. <https://doi.org/10.1186/s13570-016-00611>
- Jahn, R., Blume, H.P., Asio, V.B., Spaargaren, O., Schad, P. Guidelines for soil description. FAO: 2006. <http://www.fao.org/docrep/019/a0541e/a0541e.pdf>
- Jost, L. Entropy and diversity. *Oikos*, 2006. Vol. 113, no. 2, pp. 363-375. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x>
- Kamiri, H.W., Choge, S.K., and Becker, M. Management Strategies of *Prosopis juliflora* in Eastern Africa: What Works Where? *Diversity*, 2024. Vol. 16, pp. 251. <https://doi.org/10.3390/d1604025>
- Kebede, A.T., Coppock, D.L. (2015). Livestock-mediated dispersal of *Prosopis juliflora* imperils grasslands and the endangered Grevy's zebra in Northeastern Ethiopia. *Rangeland Ecology and Management*. 2015. Vol. 68, no. 5, pp. 402-407. DOI <https://dx.doi.org/10.1016/j.rama.2015.07.002>
- Kishoin, V., Tumwesigye, W., Turyasingura, B., Wilber. Chavula, P., Gweyi-onyango J.P., Kader, S., Spalevic V., Skataric, G., Jaufer L. The negative and positive impacts of *Prosopis juliflora* on the Kenyan and Ethiopian Ecosystems: a review. *Notulae Scientia Biologicae*. 2024. Vol. 16, pp. 11832. <https://doi.org/10.55779/nsb16111832>
- Kovalev O.V., Panasenkov N.N., Shek K.V. Findings and new locations of alien vascular plant species in the south of Primorsky Krai. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2024, vol. 15, no. 2, pp. 240–245. <https://doi.org/10.1134/S2075111724700528>
- Kuma, M., Zewde, A., Alefu, C., Dalga, Y., and Samuel. Floristic and Diversity of Invasive Alien Plant Spe-

- cies in Humbo District, South Ethiopia international Journal of Ecology. 2021. Vol. 2021. <https://doi.org/10.1155/2021/6999846>
- Kumar, S., & Mathur. Impact of invasion by *Prosopis juliflora* on plant communities in arid grazing lands. Tropical Ecology. 2014. 55(1), 33-46. <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/full/10.5555/20153107236#>
- Lande, R. Statistics and Partitioning of Species Diversity, and Similarity among Multiple Communities. 1996. Vol. 76, no. 1. <https://doi.org/10.2307/354574396>
- Linders, T.E., Schaffner, U., Eschen, R., Abebe, A., Choge, S.K., Nigatu, L., Mbaabu, P.R. Direct and indirect effects of invasive species: Biodiversity loss is a major mechanism by which an invasive tree affects ecosystem functioning. Journal of Ecology. 2019. Vol. 107, no. 6, pp. 2660-72. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13268>
- Mark O. Hill (1973). Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. Ecology 54(2): 427-432.
- Mehari, Z.H. The invasion of *Prosopis juliflora* and Afar pastoral livelihoods in the Middle Awash area of Ethiopia. Ecological Processes. 2015. Vol. 4, pp. 1-13. DOI <https://doi.org/10.1186/s13717-015-0039-8>
- Mohamed, E.H., & Mbataru, P. Socio-economic contribution of *Prosopis juliflora* on the livelihoods of local communities in Garissa County, Kenya Journal of International Business, Innovation and Strategic Management. 2021, 5(2), 1-17, ISSN (Online): 2617-1805.
- Mucheye, G., & Yemata, G. Species composition, structure and regeneration status of woody plant species in a dry Afromontane forest. Northwestern Ethiopia. Cogent Food & Agriculture. 2020. 6(1), 1823607.
- Mukherjee, A., Dilip, A.V., Nagaraj, H.K. Invasive *Prosopis juliflora* replacing the Native Floral Community over three decades: a case study of a World Heritage Site, Keoladeo National Park, India. Biodiversity Conservation (2017). 26:2839–2856. DOI 10.1007/s10531-017-1392-y
- Muturi, G.M. Ecological impacts of *Prosopis juliflora* in Riverine forests of Kenya [internal PhD, WU, Wageningen University]. 2012. <https://doi.org/10.18174/218921>
- Novikov, A. (2023). An annotated nomenclatural checklist of endemic vascular plants distributed in the Ukrainian Carpathians. Biodiversity Data Journal. 2023. 11, e103921. <https://doi.org/10.3897/BDJ.11.e103921>
- Nyangatom district agricultural rural developments office NDARDO, 2023.
- Pandey, C.B., Singh, A.K., Saha, D., Mathur, B.K., Tewari, J.C., Kumar, M., Goyal, R.K., Mathur, M., Gaur, M.K. *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. 2019. Vol. 33, no. 4, pp. 427-48. <https://doi.org/10.1080/15324982.2018.1564402>
- Pasiecznik, N.M., Felker, P., Harris, P.J., Harsh, L., Cruz, G., Tewari, J.C., Cadoret, K., Maldonado, L.J. The *Prosopis juliflora*-*Prosopis pallida* complex: a monograph. Coventry, UK: HDRA; 2001. Vol. 1127, no. 02, pp. 00559-5. <https://doi.org/10.1016/S0378>
- Plants of the World Online (POWO) (2023). *Ferula* L. <https://powo.science.kew.org/taxon/30105171-2#publications>
- Plants of the World Online (POWO) (2025). *Cymbopogon commutatus* (Steud.) Stapf. Royal Botanic Gardens, Kew. Retrieved August 11, 2025, from <https://powo.science.kew.org/taxon/urn:lsid:ipni.org:names:964918-1>
- POWO (Plants of the World Online), Plants of the World Online, Royal Botanic Gardens, Kew, 2023.
- Rai, P.K., Singh, G. Invasive alien plant species: Their impact on environment, ecosystem services and human health. Ecological indicators. 2020. Vol. 111, 106020. <https://doi.org/10.1016/j>
- Ravhuhali, K.E., Mudau, H.S., Moyo, B., Hawu, O., Msiza, N.H. *Prosopis* species – an invasive species and a potential source of browse for livestock in semi-arid areas of South Africa. Sustainability. 2021. Vol. 13, no. 13, pp. 7369. <https://doi.org/10.3390/su13137369>
- Sadeq, M.A., Abido, M.S., Salih, A.A., Alkhuzai, J.A. The effects of mesquite (*Prosopis juliflora*) on soils and plant communities in the deserted rangelands of Bahrain. International Journal of Forestry Research. 2020:1-8. <https://doi.org/10.1155/2020/8810765>
- Salunkhe, O., Khare, P.K., Gwalwanshi, D.R., Uniyal, S. Biomass Estimation from Herb, Shrub and Litter component of Tropical Dry Deciduous Forest of Madhya Pradesh State of India. The Journal of Ecology. 2014. Photon. Vol. 109, pp. 358-362.
- Silva, A. (1986). Utilization of flour from *Prosopis juliflora* pods as a substitute for wheat flour in rations for egg-laying hens; The Current State of Knowledge on *prosopis juliflora*; International Conference on *Prosopis* – Recife, Brazil, pp. 25-29. August. <https://www.org/3/AD317E/AD317E00.htm#>
- Simpson E.H. Measurement of diversity // Nature. 1949. Vol. 163. P. 688. DOI: 10.1038/163688a0.
- Singh, S., Malik, Z.A., Sharma, C.M. Tree species richness, diversity, and regeneration status in different oak (*Quercus spp.*) dominated forests of Garhwal Himalaya, India. Journal of Asia-Pacific Biodiversity. 2016. Vol. 9, issue 3, pp. 293-300. <https://doi.org/10.1016/j.japb.2016.06.002>
- Siraj, M., Balemlay, S. Population structure and regeneration status of woody species in Kenech forest, southwest Ethiopia. International Journal of Forestry Research, 2021, no. 1, pp. 6640285. <https://doi.org/10.1155/2021/6640285>
- Sørensen, T. (1948). A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. Biologiske Skrifter, 5, 1-34.
- Tadesse, A., Degefu, T., Desalegn, Y., and Solomon, T. Determining the status of food insecurity of households in *Prosopis juliflora* (Swartz dc.) invaded and non-invaded areas in afar region. 2024. Vol. 26, no. 1, ISSN: pp. 1520-5509.
- Taylor, V., Padalia, K., Karki, H. Impact of biotic disturbance on population structure and regeneration status of tree species in a central Him-alayan mixed-oak forest, India. Taiwan Journal of Forest Science. 2018, Vol. 13, no. 1, pp. 11. DOI: 10.12944/CWE.13.1.11
- Tesfaye, A., Mekonnen, E., Girma, M., Birhanu, T., & Shiferaw, W. Participatory Environmental Assessment in Nyangatom District of South Omo Zone, South Ethiopia. International Journal of Research – Granthaalayah. 2015. Vol. 3, no. 8, pp. 111-124.

- Thakur, B., Chetry, A., Sarania, B., & Devi, A. The Impact of Small-Scale Disturbances on Composition and Distribution Pattern of Non-Native Plant Species and Their Risk Assessment along the Forest's Road Side and Interior. *Russian Journal of Biological Invasions* (2024), 15(4), 693-709. DOI: 10.1134/S2075111724700553
- Thomas, J., El-Sheikh, M., Alfarhan, A., Alatar, S.M., Basahi, M., Al-Obaid, S., Rajakrishnan, R. Impact of alien invasive species on habitats and species richness in Saudi Arabia. *J. Arid Environ.* 2016. Vol. 127, pp. 53-65. <https://dx.doi.org/10.1016/j.jaridenv.2015.10.009>
- Wakie, T.T., Evangelista, P.H., Jarnevich, C.S., Laituri, M. Mapping current and potential distribution of non-native *Prosopis juliflora* in the Afar region of Ethiopia. *PLoS ONE*. 2014, 9 (11): e112854. DOI: 10.1371/journal.pone.0112854
- Wakie, T.T., Hoag, D., Evangelista, P.H., Luizza, M., & Laituri, M. Is control through utilization a cost effective *Prosopis juliflora* management strategy? *Journal of Environmental Management*. 2016. Vol. 168, pp. 74-86. (DOI: <http://www.elsevier.com/open-access/userlicense/1.0/>)
- Wakshum, S. Effects of invasion level of *Prosopis juliflora* on native species diversity and regeneration in Afar region, Northeast Ethiopia. *bioRxiv*. 2021. Mar 9:2021-03. DOI: <https://doi.org/10.1101/2021.03.09.434549>
- Wakshum, S., & Degefa, H. The influence of *Prosopis juliflora* on plant species diversity and community types of vegetation in Afar rangelands, Northeast Ethiopia. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with All Aspects of Plant Biology*. 2025, 1-9. <https://doi.org/10.1080/11263504.2025.2496474>
- Wakshum, S., Sebsebe, D., Tamrat, B. Effects of *Prosopis juliflora* Invasion on Native Species Diversity and Woody Species Regenerations in Rangelands of Afar National Regional State, Northeast Ethiopia. *Journal of Resources and Ecology*. 2023. Vol. 14, no. 1, pp. 35-45.
- Whittaker, R.H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21(2/3), 213-251.
- Witt, A., Beale, T., & Van Wilgen, B.W. An assessment of the distribution and potential ecological impacts of invasive alien plant species in eastern Africa. *Transactions of the Royal Society of South Africa*. 2018. Vol. 73, no. 3, pp. 217-236. <https://doi.org/10.1080/0035919X.2018.1529003>
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., & Elphick, C.S. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology & Evolution*. 2010. Vol. 1, pp. 3-14. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2009.00001.X>

GENETIC DIVERSITY OF THE BROWN BULLHEAD *AMEIURUS NEBULOSUS* (LESUEUR, 1819) (ICTALURIDAE, ACTINOPTERYGII) IN AN INVASIVE RANGE

© 2025 Okhremenko Y.I. (<https://orcid.org/0000-0001-5278-7026>)^{1*},
Gajduchenko H.S.¹ (<https://orcid.org/0000-0001-5648-6028>),
Zhukov M.Y.² (<https://orcid.org/0000-0002-1492-2570>)

¹Scientific and Practical Centre of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources,
27 Akademicheskaya St, 220072 Minsk, Belarus

²Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Universitetskaya emb., 1, St. Petersburg, 199034 Russia
e-mail: *okhremenko.yulia@yandex.by

Received September 17, 2025; revised November 5, 2025; accepted November 17, 2025

The study shows a wide spread of *A. nebulosus* in Belarus, which also extends its range further to the east into the water bodies of Belarus and Karelian Isthmus, Russia. Analysis of genetic diversity by the *COX* gene showed that all samples from this study belong to the one haplotype. Low genetic diversity in the invasive range confirms a single import of individuals of brown bullhead to Belarus.

Key words: Europe, Belarus, Russia, invasive species, invasive range, spread, bullheads, genetic diversity, *COX*.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-4-175-177

Full text of the paper is published in Russian Journal of Biological Invasions. DOI: 10.31857/S207511172104XXXXYY

REFERENCES

- Balon, E. Ryby *Slovenska. Obzor*. Bratislava, 1967.
- Bogutskaya, N.G., Naseka, A.M. Catalogue of agnathans and fishes of fresh and brackish waters of Russia with comments on nomenclature and taxonomy, Moscow: KMK Scientific Press Lt., 2004.
- Copp, G.H., Tarkan, A.S., Masson, G., Godard, M.J., Košco, J., Kováč, V., Novomeská, A., Miranda, R., Cucherousset, J., Pedicillo, G., Blackwell, B.G. A review of growth and life-history traits of native and non-native European populations of black bullhead *Ameiurus melas*. *Rev Fish Biol Fisheries*, 2016, 26, pp. 441–469. <https://doi.org/10.1007/s11160-016-9436-z>
- Copp, G.H., Bianco, P.G., Bogutskaya, N.G., Eros, T., Falka, I., Ferreira, M.T., Fox, M.G., Freyhof, J., Gozlan, R.E., Grabowska, J., Kováč, V., Moreno-Amich, R., Naseka, A.M., Peñáz, M., Povž, M., Przybylski, M., Robillard, M., Russell, I.C., Stakenas, S., Šumer, S., Vila-Gispert, A., Wiesner, C. To be, or not to be, a non-native freshwater fish? *Journal of Applied Ichthyology*, 2005, 21, 242–262. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2005.00690.x>
- Crivelli, A.J. Are fish introductions a threat to endemic freshwater fishes in the northern Mediterranean region? *Biol. Conservation*, 1995, 72, 311–319.
- Drummond, A.J., Rambaut, A. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary*, 2007, 7, 214.
- Dyldin, Y.V., Hanel, L., Fricke, R., Orlov, A.M., Romanov, V.I., Plesnik, J., Interesova, E.A., Vorobiev, D.S., Kochetkova, M.O. Fish diversity in freshwater and brackish water ecosystems of Russia and adjacent waters, *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*, 2020, 45, 47–116. <https://doi.org/10.5134/251251>
- Edgar, R.C. MUSCLE: Multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research*, 2004, 32(5), 1792–1797. <https://doi.org/10.1093/nar/gkh340>
- Freyhof, J., Kottelat, M. Handbook of European freshwater fishes. Cornol: Publ., Kottelat, XIII, 2007
- Gandolfi, G., Zerunian, S., Torricelli, P. and Marconato, A. (eds.) I pesci delle acque interne italiane. Ministero dell’Ambiente e Unione Zoologica Italiana. Istituto Poligrafico e Zecca dello Stato, Roma, 1991.
- Harka, A., Pintér, K. Systematic status of Hungarian bullhead pout: *Ictalurus nebulosus pannonicus* ssp. *Tiscia*, 1990, 25, 65–73.
- Ivanova, N.V., Zemlak, T.S., Hanner, R.H., Hebert, P.D.N. Universal primer cocktails for fish DNA barcoding. *Molecular Ecology Notes*, 2007, 7(4), 544–548. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01748.x>
- Ivlev, V.S., Protasov, A.A. Amerikanskiy som v ozeroakh Volynskoy oblasti [American catfish in the lakes of Volyn region]. *Priroda*, 1948, 8, 67–68.
- Kalinowska, K., Ulikowski, D., Traczk, P., Rechulicz, J. Changes in native fish communities in response to the presence of alien brown bullhead (*Ameiurus nebulosus*) in four lakes (Poland). *Biological Invasions*, 2003, 25, 2891–2900. <https://doi.org/10.1007/s10530-023-03079-3>
- Keith, P., Allardi, J. The introduced freshwater fish of France: status, impacts and management. *Stocking and*

- introductions of fish / ed. I. G. Cowx. Oxford, 1998, 153–166.
- Košćo, J., Baláz, P., Ivanec, O., Kovalcuk, A., Manko, P., Terek, J. Príspevok k poznaniu rýb tokov Zakarpatskej oblasti Ukrajiny. Acta Facultatis Studiorum Humanitatis et Naturae Universitatis Presoviensis (Prirodne védy), 2004, 40, 138–152.
- Košćo, J., Košuthová, L., Košuth, P., Pekárik, L. Non-native fish species in Slovak waters: Origins and present status. Biologia, 2010, 65(6), 1057–1063. <https://doi.org/10.2478/s11756-010-0114-7>
- Kumar, S., Stecher, G., Li, M., Nnyaz, C., Tamura, K. MEGA X: Molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. Molecular Biology and Evolution, 2018, 35(6), 1547–1549. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>
- Leigh, J.W., Bryant, D. PopART: Full-feature software for haplotype network construction, Methods Ecological Evolution, 2015, 6, 1110–1116. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12410>
- Lodge, D.M., Taylor, C.A., Holdich, D.M., Skurdal, J. Non-indigenous crayfishes threaten North American freshwater biodiversity: Lessons from Europe. Fisheries, 2000, 25(8), 7–20. [https://doi.org/10.1577/1548-8446\(2000\)025<0007:NCTNAF>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8446(2000)025<0007:NCTNAF>2.0.CO;2)
- Mack, R.N., Simberloff, D., Lonsdale, W.M., Evans, H., Clout, M., Bazzaz, F.A. Biotic invasions: Causes, epidemiology, global consequences, and control. Ecol. Appl., 2000, 10, 689–710. <https://doi.org/10.2307/2641039>
- Makushok, M.E. Dwarf catfish, its economic importance and biological characteristics. – Minsk: Publishing house of the Academy of Sciences of the BSSR, 1951.
- Mastitsky, S.E., Karatayev, A.Y., Burlakova, L.E., Adamovich, B.V. Non-native fishes of Belarus: Diversity, distribution, and risk classification using the fish invasiveness screening kit (FISK). Aquatic Invasions, 2010, 5, 103–114. <https://doi.org/10.3391/ai.2010.5.1.12>
- Mieczan, T., Płaska, W., Adamczuk, M., Toporowska, M., Bartkowska, A. Effects of the Invasive Fish Species *Ameiurus nebulosus* on Microbial Communities in Peat Pools. Water, 2022, 14(5), 815. <https://doi.org/10.3390/w14050815>
- Movchan, Y.V., Talabishka, E.M., Velikopolskiy, I.J. Fishes of the genus *Ameiurus* (Ictaluridae, Siluriformes) in the Transcarpathian water bodies. Vestnik Zoologii, 2014, 48(2), 149–156. <https://doi.org/10.2478/vzoo-2014-0015>
- Nowak, M., Košćo, J., Popek, W., Epler, P. First record of the black bullhead *Ameiurus melas* (Teleostei: Ictaluridae) in Poland. Journal of Fish Biology, 2010, 76: 1529–1532. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02601.x>
- Okhremenko, Y.I., Gajduchenko, H.S. Modern distribution of the alien species of the brown bullhead *Ameiurus nebulosus* (Lesueur, 1819) in Europe. Zoological research in Kazakhstan in the 21st century: results, problems and prospects. Collection of articles from the international scientific conference dedicated to the 90th anniversary of the Institute of Zoology of the Republic of Kazakhstan, 2023a, Almaty, 329–333.
- Okhremenko, Y.I., Gajduchenko, H.S. Genetic diversity of the brown bullhead *Ameiurus nebulosus* (Lesueur, 1819) based on the variability of the mitochondrial COI gene. Molecular and Applied Genetics: collection of scientific papers / Institute of Genetics and Cytology of the NAS of Belarus: A.V. Kilchevsky (ed.-in-chief) [and others], 2023b, Minsk: Institute of Genetics and Cytology of the NAS of Belarus, 35, 53–63.
- Okhremenko, Y., Gajduchenko, H. First record of the brown bullhead *Ameiurus nebulosus* (Lesueur, 1819) in the Neman River basin in Belarus. Bioinvasion Records, 2024a, 13(1), 209–214. <https://doi.org/10.3391/bir.2024.13.1.18>
- Okhremenko, Y.I., Gajduchenko, E.S. Brown Bullhead *Ameiurus nebulosus* (Siluriformes: Ictaluridae) – A New Species in the Neman River Basin. Russ J Biol Invasions, 2024b, 15, 203–211. <https://doi.org/10.1134/S2075111724700085>
- Popov, I., Kotova, A. Brown bullhead *Ameiurus nebulosus* – new fish species for Russia, Biol. Commun., 2020, 65(3), 238–243. <https://doi.org/10.21638/spbu03.2020.303>
- Rabitsch, W., Milasowszky, N., Nehring, S., Wiesner, C., Wolter, C., Essl, F. The times are changing: Temporal shifts in patterns of fish invasions in central European fresh waters. Journal of Fish Biology, 2013, 82(1), 17–33. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03457.x>
- Rambaut, A. FigTree v.1.4.4., 2018, <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree> (accessed: May 2025).
- Reshetnikov, Y.S. Atlas of Russian freshwater fishes (Vol. 2). Nauka, 2003.
- Rizevskiy, V.K., Plyuta, M.V., Leshchenko, A.V. New fish species in the fauna of Belarus. Reports of the National Academy of Sciences of Belarus, 2009, 53(3), 95–97.
- Rozas, J., Ferrer-Mata, A., Sánchez-DelBarrio, J.C., Guirao-Rico, S., Librado, P., Ramos-Onsins, S.E., Sánchez-Gracia, A. DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large data sets. Molecular biology and evolution, 2017, 34 (12), 3299–3302. <https://doi.org/10.1093/molbev/msx248>
- Rutkayová, J., Biskup, R., Harant, R., Slechta, V., Košćo, J. *Ameiurus melas* (black bullhead): Morphological characteristics of new introduced species and its comparison with *Ameiurus nebulosus* (brown bullhead). Reviews in Fish Biology and Fisheries, 2013, 23(1), 51–68. <https://doi.org/10.1007/s11160-012-9274-6>
- Scott, W.B., Grossman, E.I., Freshwater fisher of Canada. Channel catfish, *Ictalurus punctatus* (Rafinesque). Bull. of the Fisheries Research Board of Canada, 1973, 184, 604–610.
- Semenchenko, V.P., Pugachevsky, A.V. The problem of alien species in the fauna and flora of Belarus. Science and Innovation, 2006, 44, (10), 15–20.
- Semenchenko, V., Grabowska, J., Grabowski, M., Rizevsky, V., Pluta, M. Non-native fish in Belarusian and polish areas of the European central invasion corridor. Oceanological and Hydrobiological Studies, 2011, 40(1), 57–67. <https://doi.org/10.2478/s13545-011-0007-6>
- Vinogradov, V.K., Voropaev, N.A., Danchenko, A.I. Migrants from America, *Ictalurus* catfish. Fish farming and fishing, 1974, 5, 10–11.
- Wilhelm, S.A. Berettyóés Ér folyók fekete törpeharcsa (*Ictalurus melas*, Rafinesque, 1820) állományának bio-

- metriai vizsgálata. Múzeumi Füzetek Kolozsvár, 1999, 7, 131–134.
- Yurtseva, A.O., Zhukov, M.Y. Morphological Characteristics of the Nonindigenous Brown Bullhead *Ameiurus nebulosus* (Le Sueur, 1819) in Lakes of the Karelian Isthmus (Northwestern Europe). Contemporary Problems Ecology, 2024, 17, 201–207. <https://doi.org/10.1134/S1995425524020148>
- Zhukov, P.I. Fishes of Belarus. Minsk: Science and Technology, 1965.