A.N. SEVERTSOV INSTITUTE
OF ECOLOGY AND EVOLUTION
RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES

RUSSIAN SCIENCE
FOUNDATION

THE MOST DANGEROUS INVASIVE SPECIES OF RUSSIA (TOP-100)

Editors:
Yu.Yu. Dgebuadze, V.G. Petrosyan, L.A. Khlyap

The book is devoted to biological invasions of alien species. It is the first presentation of the list and summarized information on the 100 worst invasive species (TOP-100) in Russia which can pose the greatest danger to ecosystems and human health. It includes species descriptions of various taxa: bacteria, chromists, fungi, vascular plants; alveolates; ctenophores; nematodes; molluscs; arthropods (crustaceans and insects); chordates (ascidias; ray-finned fishes, amphibians, reptiles, birds, mammals). The species fact sheets contain original maps of native (historical) and invasive ranges, information on invasive corridors, pathways and dispersal vectors, habitat, their biological attributes, impact on native species, ecosystems and humans. Furthermore, management approaches for the control of their populations are suggested.
The book can be an essential tool for experts in the field of biodiversity, biological invasions of alien species, state institutions and public organizations responsible for biodiversity conservation, ecosystem structure and their functioning as well as for the human health.

The book publication was supported by Russian Science Foundation
(Grant No 16-14-10323)

MOSCOW 2018

Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100)

ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ РОССИИ

Институт проблем
экологии и эволюции им. А.Н. Северцова
Российской академии наук

Российский научный фонд

САМЫЕ ОПАСНЫЕ ИНВАЗИОННЫЕ ВИДЫ РОССИИ (ТОП-100)

МОСКВА 2018

ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ РОССИИ

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова
Российской академии наук

САМЫЕ ОПАСНЫЕ ИНВАЗИОННЫЕ ВИДЫ РОССИИ (ТОП–100)

Товарищество научных изданий КМК

Москва ❖ 2018

Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ред. Дгебуадзе Ю.Ю., Петросян В.Г., Хляп Л.А. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2018. 688 с.

Монография посвящена проблеме биологических инвазий чужеродных видов. Впервые для России составлен перечень и обобщена информация о 100 инвазионных видах, которые могут представлять наибольшую опасность для экосистем и здоровья населения России. Книга включает информацию об инвазионных видах разнообразных групп организмов: бактерий, хромистов, грибов, сосудистых растений, альвеолят, гребневиков, нематод, моллюсков, членистоногих (ракообразных и насекомых), хордовых (асцидий, лучепёрых рыб, амфибий, рептилий, птиц, млекопитающих). Для каждого вида приведена оригинальная карта нативной (исторической) и инвазионной частей ареала, коридоры и векторы инвазий, местообитание, особенности биологии, основные воздействия на аборигенные виды, экосистемы и человека, методы контроля.

Книга представляет интерес для специалистов в области биоразнообразия, биологических инвазий чужеродных видов, государственных структур и общественных организаций, ответственных за сохранение биоразнообразия, структуры и функций экосистем и здоровья населения.

Рецензенты:
д.б.н. А.В. Крылов
(Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН)
д.б.н. Ю.С. Решетников
(Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН)
д.б.н. Е.И. Курченко
(Московский педагогический государственный университет)

Книга подготовлена и издана при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда № 16-14-10323

ISBN 978-5-907099-53-1

© ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, 2018.
© Дгебуадзе Ю.Ю., Петросян В.Г., Хляп Л.А., 2018.
© Товарищество научных изданий КМК, издание, 2018.

A.N. SEVERTSOV INSTITUTE OF ECOLOGY AND EVOLUTION
RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES

THE MOST DANGEROUS INVASIVE SPECIES OF RUSSIA (TOP–100)

KMK Scientific Press
Moscow 2018

The most dangerous invasive species of Russia (TOP-100) / Eds. Yu.Yu. Dgebuadze, V.G. Petrosyan, L.A. Khlyap. M.: KMK Scientific Press, 2018, 688 p.

The book is devoted to biological invasions of alien species. It is the first presentation of the list and summarized information on the 100 worst invasive species (TOP-100) in Russia which can pose the greatest danger to ecosystems and human health. It includes species descriptions of various taxa: bacteria, chromists, fungi, vascular plants; alveolates; ctenophores; nematodes; molluscs; arthropods (crustaceans and insects); chordates (ascidias; ray-finned fishes, amphibians, reptiles, birds, mammals). The species fact sheets contain original maps of native (historical) and invasive ranges, information on invasive corridors, pathways and dispersal vectors, habitat, their biological attributes, impact on native species, ecosystems and humans. Furthermore, management approaches for the control of their populations are suggested.

The book can be an essential tool for experts in the field of biodiversity, biological invasions of alien species, state institutions and public organizations responsible for biodiversity conservation, ecosystem structure and their functioning as well as for the human health.

ISBN 978-5-907099-53-1

АВТОРЫ

Петросян В.Г.[1], Дгебуадзе Ю.Ю.[1, 8], Хляп Л.А.[1], Рожнов В.В.[1], Осипов Ф.А.[1], Кривошеина М.Г.[1], Фенёва И.Ю.[1], Решетников А.Н.[1], Башинский И.В.[1], Омельченко А.В.[1], Неймарк Л.А.[1], Озерова Н.А[2], Морозова О.В.[3], Бобров В.В.[1], Березина Н.А.[4], Варшавский Ал.А.[1], Виноградова Ю.К.[5], Вехов Д.А.[6], Воронин В.И.[7], Гололобова М.А.[8], Губанова А.Д.[9], Гусев А.А.[10, 11], Гусева Д.О.[11], Дгебуадзе П.Ю.[1], Дергунова Н.Н.[1], Загородняя Ю.А.[9], Залота А.К.[2], Звягинцев А.Ю.[13], Зиброва М.Г.[1], Зиновьева С.В.[1], Карабанов Д.П.[14], Корнева Л.Г.[14], Косьян А.Р.[1], Кузнецов Д.Н.[1], Куранова В.Н.[15], Мищенко А.Л.[1], Морозова Т.И.[7, 16], Орлова М.И.[4], Осколков В.А.[7], Ревков Н.К.[9], Скарлато С.О.[17], Солдатов А.А.[9], Сотская М.Н.[18], Телеш И.В.[4], Финенко Г.А.[9], Черпаков В.В.[19], Шиганова Т.А.[12]

[1]Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва; [2] Институт истории естествознания и техники имени С.И. Вавилова РАН, Москва; [3]Институт географии РАН, Москва; [4]Зоологический институт РАН, С-Петербург; [5]Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина, Москва; [6]Азовский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства, Ростов-на-Дону; [7]Сибирский институт физиологии и биохимии растений Сибирского отделения РАН, Иркутск; [8]Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва; [9]Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН, Севастополь; [10]Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Калининград; [11] Калининградский Государственный Технический Университет, Калининград, [12]Институт океанологии имени П.П. Ширшова РАН, Москва; [13]Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского Дальневосточного отделения РАН, Владивосток; [14]Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, Ярославская область; [15]Национальный исследовательский Томский государственный университет, Томск; [16]Иркутская межобластная ветеринарная лаборатория, Иркутск; [17]Институт цитологии РАН, С.-Петербург; [18]Московский государственный психолого-педагогический университет, Москва; [19]Академия маркетинга и социально-информационных технологий, Краснодар.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие (Дгебуадзе Ю.Ю.) 10

Введение (Петросян В.Г., Осипов Ф.А., Хляп Л.А., Дгебуадзе Ю.Ю.) 14

Бактерии

1. *Cylindrospermopsis raciborskii* – Цилиндроспермопсис Рациборского (Корнева Л.Г., Фенёва И.Ю.) 19
2. *Pectobacterium carotovorum* – Пектобактериум каротоворум (Черпаков В.В., Морозова Т.И., Воронин В.И., Осколков В.А.) 27

Хромисты

3. *Aphanomyces astaci* – Возбудитель афаномикоза (Хляп Л.А., Осипов Ф.А., Омельченко А.В., Петросян В.Г.) 34
4. *Odontella chinensis* – Одонтелла китайская (Гололобова М.А., Фёнева И.Ю.) 41
5. *Pseudo-nitzschia calliantha* – Псевдонитшия каллианта (Гололобова М.А., Фенёва И.Ю.) 47

Грибы

6. *Batrachochytrium dendrobatidis* – Лягушачий грибок-убийца (Решетников А.Н., Зиброва М.Г.) 53
7. *Melampsoridium hiratsukanum* (Хляп Л.А., Дергунова Н.Н., Петросян В.Г.) 60
8. *Ophiostoma novo-ulmi* – Вязовая офиостома (Хляп Л.А., Омельченко А.В., Дергунова Н.Н., Петросян В.Г.) 65

Сосудистые растения

9. *Acer negundo* – Клен ясенелистный (Морозова О.В., Виноградова Ю.К.) 72
10. *Amaranthus retroflexus* – Щирица запрокинутая (Морозова О.В.) 79
11. *Ambrosia artemisiifolia* – Амброзия полыннолистная (Морозова О.В.) 83
12. *Ambrosia psilostachya* – Амброзия голометельчатая (Морозова О.В.) 90
13. *Ambrosia trifida* – Амброзия трехраздельная (Морозова О.В.) 95
14. *Amelanchier spicata* – Ирга колосистая (Морозова О.В., Виноградова Ю.К.) 100
15. *Bidens frondosa* – Череда олиственная (Морозова О.В., Виноградова Ю.К.) 106
16. *Cyclachaena xanthifolia* – Циклахена дурнишниколистная (Морозова О.В.) . 111
17. *Echinocystis lobata* – Эхиноцистис лопастной (Морозова О.В., Виноградова Ю.К.) 117
18. *Elodea canadensis* – Элодея канадская (Морозова О.В.) 122
19. *Epilobium adenocaulon* – Кипрей железистостебельный (Морозова О.В., Виноградова Ю.К.) 128
20. *Erigeron annuus* – Мелколепестник однолетний (Морозова О.В.) 133
21. *Erigeron canadensis* – Мелколепестник канадский (Морозова О.В., Виноградова Ю.К.) 137
22. *Fraxinus pennsylvanica* – Ясень пенсильванский (Морозова О.В.) 142
23. *Galinsoga parviflora* – Галинзога мелкоцветковая (Морозова О.В., Виноградова Ю.К.) 146
24. *Galinsoga quadriradiata* – Галинзога четырехлучевая (Морозова О.В., Виноградова Ю.К.) 151
25. *Heracleum sosnowskyi* – Борщевик Сосновского (Озерова Н.А., Кривошеина М.Г.) 156

26. *Hordeum jubatum* – Ячмень гривастый (Морозова О.В.) 162
27. *Impatiens glandulifera* – Недотрога железконосная (Морозова О.В., Виноградова Ю.К.) 167
28. *Impatiens parviflora* – Недотрога мелкоцветковая (Морозова О.В., Виноградова Ю.К.) 173
29. *Lupinus polyphyllus* – Люпин многолистный (Морозова О.В., Виноградова Ю.К.) 178
30. *Oenothera biennis* – Ослинник двулетний (Морозова О.В., Виноградова Ю.К.) 184
31. *Parthenocissus vitacea* – Девичий виноград виноградный (Морозова О.В.) .. 190
32. *Reynoutria* × *bogemica* – Рейнутрия богемская (Морозова О.В.) 194
33. *Rosa rugosa* – Шиповник морщинистый (Морозова О.В., Виноградова Ю.К.) 201
34. *Solidago canadensis* – Золотарник канадский (Морозова О.В., Виноградова Ю.К.) 207
35. *Solidago gigantea* – Золотарник гигантский (Морозова О.В., Виноградова Ю.К.) 212
36. *Symphyotrichum* × *salignum* – Американская астра ивовая (Морозова О.В.) 218
37. *Xanthoxalis stricta* – Желтокислица прямостоячая (Морозова О.В.) 223

Альвеоляты

38. *Prorocentrum minimum* – Жгутиконосцы-динофлагелляты (Скарлато С.О., Телеш И.В.) 227

Гребневики

39. *Mnemiopsis leidyi* – Гребневик мнемиопсис (Шиганова Т.А., Финенко Г.А., Фенёва И.Ю.) 234

Нематоды

40. *Ashworthius sidemi* – Возбудитель ашвортиоза (Кузнецов Д.Н., Петросян В.Г.) 244
41. *Globodera rostochiensis* – Золотистая картофельная нематода (Зиновьева С.В., Петросян В.Г.) 251

Моллюски

42. *Anadara kagoshimensis* – Анадара кагошименсис (Солдатов А.А., Ревков Н.К., Петросян В.Г.) 260
43. *Arcuatula senhousia* – Азиатская мидия (Орлова М.И., Фенёва И.Ю.) 267
44. *Corbicula fluminea* – Восточная корбикула (Орлова М.И., Фенёва И.Ю.) 275
45. *Dreissena bugensis* – Бугская дрейссена (Орлова М.И., Фенёва И.Ю.) 287
46. *Dreissena polymorpha* – Речная дрейссена (Орлова М.И., Фенёва И.Ю.) 299
47. *Lithoglyphus naticoides* – Гравийная улитка (Гусева Д.О., Гусев А.А., Фенёва И.Ю.) 312
48. *Magallana gigas* – Тихоокеанская устрица (Фенёва И.Ю., Дгебуадзе П.Ю., Косьян А.Р.) 322
49. *Mytilopsis leucophaeata* – Ложная мидия (Орлова М.И., Фенёва И.Ю.) 327
50. *Potamopyrgus antipodarum* – Новозеландская улитка (Орлова М.И., Фенёва И.Ю.) 333
51. *Rangia cuneata* – Атлантическая рангия (Гусев А.А., Фенёва И.Ю.) 343
52. *Rapana venosa* – Венозная рапана (Фенёва И.Ю., Косьян А.Р.) 352
53. *Teredo navalis* – Шашень (Фенёва И.Ю., Дгебуадзе П.Ю.) 358

Ракообразные

54. *Acartia tonsa* (Губанова А.Д., Петросян В.Г.) 363
55. *Amphibalanus improvisus* – Морской желудь (Орлова М.И., Фенёва И.Ю.) ... 369
56. *Cercopagis pengoi* – Церкопагис Пенго (Телеш И.В.) 379
57. *Dikerogammarus villosus* – Креветка-убийца (Березина Н.А., Фенёва И.Ю.) 385
58. *Eriocheir sinensis* – Китайский мохнаторукий краб (Березина Н.А., Фенёва И.Ю.) 392
59. *Gammarus tigrinus* – Тигровый гаммарус (Березина Н.А., Петросян В.Г.) 399
60. *Monocorophium archerusicum* (Гусев А.А., Гусева Д.О., Петросян В.Г.) 406
61. *Oithona davisae* (Губанова А.Д., Загородняя Ю.А., Фенёва И.Ю.) 414
62. *Paralithodes camtschaticus* – Камчатский краб (Залота А.К., Фенёва И.Ю.) . 420
63. *Platorchestia platensis* – Пляжная блоха (Гусев А.А., Фенёва И.Ю., Гусева Д.О.) 427
64. *Pontogammarus robustoides* – Понтогаммарус выносливый (Березина Н.А., Фенёва И.Ю.) 435
65. *Rhithropanopeus harrisii* – Краб Харриса (Залота А.К., Фенёва И.Ю.) 441

Насекомые

66. *Aedes albopictus* – Азиатский тигровый комар (Кривошеина М.Г., Озерова Н.А.) 448
67. *Agrilus planipennis* – Ясеневая изумрудная узкотелая златка (Кривошеина М.Г.) 453
68. *Aproceros leucopoda* – Ильмовый пилильщик-зигзаг (Кривошеина М.Г., Озерова Н.А.) 458
69. *Cameraria ohridella* – Каштановая минирующая моль (Кривошеина М.Г.) .. 463
70. *Corythucha ciliata* – Клоп-кружевница платановый (Кривошеина М.Г.) 468
71. *Cydalima perspectalis* – Самшитовая огневка (Кривошеина М.Г., Хляп Л.А.) 472
72. *Diabrotica virgifera* – Западный кукурузный корневой жук (Кривошеина М.Г.) 478
73. *Diaspidiotus perniciosus* – Калифорнийская щитовка (Кривошеина М.Г.) 482
74. *Harmonia axyridis* – Гармония изменчивая (Кривошеина М.Г.) 487
75. *Hyphantria cunea* – Американская белая бабочка (Озерова Н.А., Кривошеина М.Г.) 493
76. *Leptinotarsa decemlineata* – Колорадский жук (Кривошеина М. Г.) 498
77. *Phthorimaea operculella* – Картофельная моль (Кривошеина М.Г.) 503
78. *Phyllonorycter issikii* – Липовая моль-пестрянка (Кривошеина М.Г., Озерова Н.А.) 508
79. *Polygraphus proximus* – Уссурийский полиграф (Кривошеина М.Г.) 513
80. *Viteus vitifoliae* – Виноградная филлоксера (Кривошеина М.Г.) 518

Асцидии

81. *Molgula manhattensis* (Звягинцев А.Ю., Фенёва И.Ю.) 522

Лучепёрые рыбы

82. *Carassius auratus* complex – Серебряный карась (Вехов Д.А., Решетников А.Н., Дгебуадзе Ю.Ю.) 528
83. *Gambusia holbrooki* – Гамбузия хольбрукская (Решетников А.Н., Зиброва М.Г., Дгебуадзе Ю.Ю.) 538
84. *Lepomis gibbosus* – Солнечный окунь (Решетников А.Н., Зиброва М.Г., Дгебуадзе Ю.Ю.) 546

85. *Perccottus glenii* – Ротан (Решетников А.Н., Зиброва М.Г., Дгебуадзе Ю.Ю.) 553
86. *Pseudorasbora parva* – Амурский чебачок (Решетников А.Н., Карабанов Д.П., Зиброва М.Г., Дгебуадзе Ю.Ю.) 563

Амфибии
87. *Pelophylax ridibundus* – Озерная лягушка (Башинский И.В., Осипов Ф.А., Куранова В.Н.) 573

Рептилии
88. *Trachemys scripta,* подвид *T. s. elegans* – Красноухая черепаха (Решетников А.Н., Башинский И.В., Неймарк Л.А., Бобров В.В.) 580

Птицы
89. *Branta canadensis* – Канадская казарка (Мищенко А.Л.) 587
90. *Phasianus colchicus* – Фазан (Мищенко А.Л.) 591

Млекопитающие
91. *Apodemus agrarius* – Полевая мышь (Хляп Л.А.) 595
92. *Canis familiaris* – Домашняя собака бродячая (Хляп Л.А., Сотская М.Н.) 604
93. *Castor canadensis* – Канадский бобр (Хляп Л.А., Осипов Ф.А., Дергунова Н.Н., Петросян В.Г.) 611
94. *Mus musculus* – Домовая мышь (Хляп Л.А., Петросян В.Г.) 619
95. *Neovison vison* – Американская норка (Хляп Л.А., Рожнов В.В.) 628
96. *Nyctereutes procyonoides* – Енотовидная собака (Хляп Л.А.) 634
97. *Ondatra zibethicus* – Ондатра (Хляп Л.А.) 641
98. *Procyon lotor* – Енот-полоскун (Хляп Л.А.) 648
99. *Rattus norvegicus* – Серая крыса (Хляп Л.А.) 656
100. *Rattus rattus* – Черная крыса (Хляп Л.А) 665

Заключение (Петросян В.Г., Осипов Ф.А., Хляп Л.А., Дгебуадзе Ю.Ю.) 672

Благодарности 678

Подписи к фотографиям 679

Список авторов 685

ПРЕДИСЛОВИЕ
редактора серии «ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ РОССИИ”

В настоящее время практически все страны мира столкнулись с биологическими инвазиями чужеродных видов. Проблема проникновения видов живых организмов за пределы их исторических ареалов имеет исключительно важное социально-экономическое и природоохранное значение и для Российской Федерации. Для нашей страны, принимая во внимание ее обширную территорию, охватывающую несколько природных зон, наличие выхода к морям трех океанов, инвазии многих групп организмов достигают больших масштабов. Несмотря на то, что большая часть России находится в зоне умеренного и холодного климата, а исследования показывают, что виды-вселенцы с наибольшей интенсивностью проникают именно в южные регионы, инвазионный процесс у нас нарастает, и этому способствует целый ряд обстоятельств. К таким обстоятельствам относятся: отсутствие надлежащего контроля перемещений живых организмов (особенно в пределах страны); миграция населения; интенсивные грузоперевозки; преднамеренная интродукция организмов за пределы их нативных ареалов; слабо развитое соответствующее законодательство.

Анализ периодических изданий АН СССР и РАН, проведенный в конце 1990-х годов, показал, что на территории РФ обнаружено более 500 видов чужеродных животных. Безусловно, реальное число вселенцев уже тогда было гораздо больше, если принять во внимание общее снижение интенсивности полевых исследований биоразнообразия, которое наметилось в последней декаде XX столетия. К настоящему времени в европейской части России встречаются вселенцы: 1150 видов растений (причем все они ранее обитали за границами региона, а не расширяли свой ареал в его пределах); 192 вида растительноядных насекомых (абсолютное большинство из которых – вредители сельского, лесного и паркового хозяйств); 59 видов рыб; 62 вида млекопитающих.

Следует отметить, что несмотря на важность и актуальность проблемы инвазий, российскими биологами проблема чужеродных видов в современном ее понимании стала интенсивно обсуждаться и разрабатываться сравнительно недавно, в 1990-х годах. Хотя, в несколько иных аспектах инвазионные процессы исследуются в нашей стране уже более ста лет. Первоначально, научные работы велись в направлении поиска полезных для человека живых организмов, которых можно было бы привезти из отдаленных регионов и натурализовать в новых местах. При этом изучались как виды, которые могли бы повысить продуктивность аборигенных экосистем и увеличить ассортимент ресурсов, используемых человеком, так

и виды, способные помочь людям бороться с вредителями сельского хозяйства. Не обсуждая целесообразность подобных мероприятий, можно с уверенностью сказать, что полученные научные результаты много дали для понимания хода инвазионного процесса, в особенности для оценки возможностей вселенцев адаптироваться к абиотическим факторам среды. Кроме того, в ходе этих исследований подробно описаны фазы и определены сроки натурализации чужеродных видов после их преднамеренной интродукции. Следующим этапом исследований был анализ результатов многолетних работ по интродукции и создание сводок по ряду видов-вселенцев. Были опубликованы монографии по колорадскому жуку, дрейссене, ондатре, пеляди, овцебыку и ряду других видов-вселенцев СССР и России. В некоторых работах были предприняты попытки оценки воздействия видов-вселенцев на экосистемы-реципиенты.

Конец XX – начало XXI веков ознаменовались интенсификацией инвазионного процесса в России. Усилились и научные исследования в этой области. Возросло число публикаций по обнаружению чужеродных видов в пределах РФ, особенностям их образа жизни, воздействию на аборигенные виды и экосистемы. Сделаны шаги по инвентаризации чужеродных видов России с представлением результатов в доступной для исследователей и представителей регулирующих организаций форме. Созданы базы данных по основным группам организмов и регионам (европейской части России, бассейнов Балтийского и Дальневосточных морей, Волги). Из общедоступных интернет-ресурсов по проблеме чужеродных видов следует отметить создание проблемно-ориентированного портала «Чужеродные виды на территории России» (сайт Института проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова РАН http://www.sevin.ru).

Большую роль в развитии исследований по биологическим инвазиям чужеродных видов сыграли всероссийские и международные конференции, организованные в последние годы. Одним из таких мероприятий является симпозиум «Чужеродные виды в Голарктике» – единственное международное мероприятие, посвященное чужеродным видам, регулярно проводимое в России и охватывающее исследования по этой актуальной проблеме на значительной части Земного шара. Первый симпозиум был организован в 2001 г., пятый – в 2017 г. (Петросян и др., 2018).

С 2008 г. издается электронный «Российский журнал биологических инвазий» (в открытом доступе на сайте: http://www.sevin.ru/invasjour/), с 2010 г. выходящий и на английском языке и распространяемый издательством Springer.

По инициативе секции «Инвазий чужеродных видов» Комиссии Российской академии наук по сохранению биоразнообразия, созданной в 2002 г., с 2007 г. начата публикация монографических изданий серии «Чужеродные виды

России». Книги серии посвящены отдельным видам-вселенцам или целым группам чужеродных организмов, натурализовавшимся в России. Вышедшие 8 книг серии посвящены наиболее важным для нашей страны чужеродным видам млекопитающих, растительноядных насекомых и растений.

Настоящее издание занимает особое место в данной серии книг, т.к. обозначает определенный этап в исследованиях инвазионного процесса в России. Обобщение информации о самых опасных инвазионных видах какой-либо страны или территории помимо чисто научного значения имеет и существенную практическую составляющую, т.к. позволяет оценить сложившуюся ситуацию с самыми опасными вселенцами, определить риски дальнейших их инвазий, выбрать приоритеты и разработать меры контроля нежелательных процессов в аборигенных экосистемах. Создание подобных сводок в прикладном плане оправдало себя на примере США, страны сильно пострадавшей от инвазий чужеродных видов. Еще в 1993 г. в Соединенных Штатах был опубликован документ «Вредные неместные виды в Соединенных Штатах» (Harmful Non-Indigenous Species in the United States), который дал толчок широкомасштабным исследованиям и организации контроля чужеродных видов в стране (Hulme et al., 2009).

Аналогичный документ для 32-х агрессивных чужеродных видов был опубликован в Республике Беларусь (Варавко и др., 2008), где также стали развиваться исследования чужеродных видов и их контроль со стороны государства.

Одним из результатов многолетней работы по Программе Европейской Комиссии DAISIE (Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe – Предоставление инвентаризации чужеродных инвазионных видов Европы) было издание аналогичной сводки (DAISIE Handbook …, 2009). Эта книга, несмотря на свои недостатки, в основном связанные с неточностями и отсутствием данных по европейской части России, также стимулировала исследования и конкретные меры контроля инвазионного процесса на континенте.

Мы надеемся, что книга «Самые опасные инвазионные виды России (ТОП -100)» так же, как и другие издания серии, станет не только серьезным вкладом в развитие направления биологии «Биологические инвазии чужеродных видов», но и послужит основой для развития специальных государственных структур и мер по предотвращению и контролю инвазий на территорию России.

Руководитель Секции биологических инвазий
Комиссии Отделения биологических наук РАН
по сохранению биологического разнообразия,
академик РАН Ю.Ю. Дгебуадзе

Литература

Варавко В.Н., Семенченко В.П., Скуратович А.Н., Дубовик. Агрессивные чужеродные виды диких животных и дикорастущих растений на территории Республики Беларусь. 2008. Минск. Министерство природных ресурсов и охраны окружающей среды Республики Беларусь. 39 С.

Петросян В.Г., Хляп Л.А., Решетников А.Н., Кривошеина М.Г., Морозова О.В., Дергунова Н.Н., Осипов Ф.А., Дгебуадзе Ю.Ю. Чужеродные виды в Голарктике //Российский Журнал Биологических Инвазий № 3, 2018. с. 99-109.

DAISIE Handbook of alien species in Europe/ Springer. Dordrecht. 2009. 399 p.

Hulme P.E., Nentwig W., Pyšek P., Vilà M. The editors an End has a Start. In:DAISIE Handbook of alien species in Europe. Springer. Dordrecht. 2009. xiii-xvii.

Введение

Проблема интенсификации биологических инвазий чужеродных видов (ЧВ) в последние годы входит в число острейших мировых проблем. Это связано с глобальными изменениями (климатическими и антропогенными) на Земле, а также с возрастающей экономической интеграцией всей планеты. Расширение и интенсификация коммуникаций между разными странами ведет к преднамеренному и случайному вселению организмов в регионы, находящиеся за пределами их нативного (исторического) ареала, где зачастую они попадают в условия, благоприятные для их натурализации. Появление чужеродных видов нередко ведет к вытеснению местных видов, изменению трофических, топических и других взаимодействий, и в конечном счете – деградации целых экосистем. Следует отметить, что известны случаи, когда ЧВ, натурализовавшись, не наносят ущерба аборигенной экосистеме и даже выполняют в ней важные функции. Чужеродные виды, оказывающие отрицательное воздействие на другие виды, экосистемы или человека принято называть инвазионными видами (ИВ).

Учитывая масштабы и все возрастающую скорость биологических инвазий, очевидно, что решить сразу все вопросы, связанные с контролем распространения ЧВ, в том числе на территории России, невозможно. В связи с этим особое значение приобретает определение приоритетных видов-мишеней (прежде всего ИВ), оценка рисков их вселения, первоочередные задачи воздействия на инвазионный процесс и меры его регулирования. Такой подход дает возможность сэкономить средства, а также избежать ликвидации ЧВ, вредоносность которых не доказана.

При определении видов-мишеней среди ИВ авторы, прежде всего, исходили из важнейших форм воздействия инвазионных видов, выделив 4 такие формы (Ф):

(Ф1) ИВ могут существенно изменить структуру и функции аборигенных экосистем, включая местообитания аборигенных видов (особенно в случаях, когда ИВ являются «ключевыми видами» – видами-эдификаторами);

(Ф2) ИВ могут стать конкурентами аборигенных видов и способствовать их вытеснению;

(Ф3) ИВ могут стать хищниками по отношению к аборигенным видам и также способствовать их вытеснению;

(Ф4) ИВ могут быть возбудителями, резервуарами и переносчиками заболеваний (включая паразитарные) аборигенных видов и человека.

Важность учета этих форм воздействий Ф1-Ф4 при решении первоочередных задач по сохранению биоразнообразия на глобальном, континентальном, региональном и национальном уровнях отмечена в стратегичес-

ких документах, разработанных международным научным сообществом в «Aichi Biodiversity Target 9» (С1) и «EU Biodiversity Strategy 2020 Target 5» (С2). В частности, в этих документах сказано: "К 2020 году инвазионные виды и пути их проникновения в естественные сообщества должны быть идентифицированы и подвергнуты ранжированию по степени приоритетности. Наиболее угрожающие (вредные, агрессивные) виды должны жестко контролироваться или уничтожаться, а меры по контролю путей распространения таких видов для предотвращения их интродукции и натурализации должны быть разработаны и приняты".

С учетом указанных форм воздействия Ф1-Ф4, стратегических задач по сохранению биоразнообразия С1-С2, а также ущерба, который могут нанести инвазионные виды здоровью человека и экономике, мы разработали комплексный подход для составления списка приоритетных видов-мишеней. Основные этапы (Э) выполненных работ включали:

(Э1) составление общего списка реальных и потенциальных видов-вселенцев на территорию РФ;

(Э2) оценку воздействия натурализовавшихся вселенцев на аборигенные виды, экосистемы и человека;

(Э3) установление среди вселенцев ключевых видов, сильных конкурентов аборигенных видов и оценка их возможностей иного воздействия на аборигенные виды (хищничество, паразитизм, перенос заболеваний, аллелопатия и др.);

(Э4) оценку потенциальных экономических последствий вселений (особенно для искусственных экосистем – урбоценозов, агроценозов, водоемов аквакультуры) и их влияния на здоровье человека.

На основе анализа собственных и литературных данных, а также, материалов глобальных (Global invasive species database – http://www.iucngisd.org/gisd/), континентальных (Invasive Species Compendium – http://www.cabi.org/isc/), региональных (Atlas of Exotic Species in the Mediterranean Sea International – http://www.ciesm.org/online/atlas; Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe – http://www.europe-aliens.org/; European Network on Invasive Alien Species (NOBANIS) – http://www.nobanis.org; http://www.alarmproject.net) и отечественных ("Чужеродные виды на территории России" – http://www.sevin.ru/invasive/; http://www.sevin.ru/Top100worst) баз данных и проведенных специальных исследований была создана локальная версия базы данных «ЧВ России», включающей 1344 вида. База данных (БД) «ЧВ России», созданная многими авторами монографии, передана и зарегистрирована в международной БД GRIIS (Global register of introduced and invasive species), а также опубликована на портале GBIF (Global Biodiversity Information Facility – www.gbif.org; https://www.gbif.org/dataset/089ede6e-6496-

4638-915e-f28f016c2f89). Эта работа одобрена международной группой экспертов, которая была создана по инициативе GBIF (http://www.gbif.org/newsroom/news/invasive-alien-species-task-group-launched, 6 июня 2016 г., Дания) с целью оценки пригодности данных и улучшения функциональных возможностей GBIF для сбора и хранения информации по чужеродным видам на глобальном, континентальном, региональном и национальном уровнях.

В дальнейшем применение фильтров, включающих формы взаимодействия Ф1-Ф4, стратегические задачи С1-С2 и выполнение этапов работ Э1-Э4, позволило выделить 100 наиболее опасных для биоразнообразия экосистем России видов, которые могут являться приоритетными мишенями для контроля. Они включают организмы разнообразных групп: бактерии – 2 вида, хромисты – 3 вида, грибы – 3 вида, сосудистые растения – 29 видов; альвеоляты – 1 вид; гребневики – 1 вид; нематоды – 2 вида; моллюски – 12 видов; членистоногие (ракообразные – 12 видов и насекомые – 15 видов); хордовые (асцидии – 1 вид; лучепёрые рыбы – 5 видов; амфибии – 1 вид, рептилии – 1 вид, птицы – 2 вида, млекопитающие – 10 видов). Для каждого из видов-мишеней собрана и обобщена вся имеющаяся информация по их распространению, особенностям образа жизни, предпочитаемым местообитаниям, адаптациям к абиотическим и биотическим факторам среды, основным инвазионным коридорам и векторам инвазии, воздействию на аборигенные виды и экосистемы, влиянию на здоровье и хозяйственную деятельность человека.

Для каждого вида создана оригинальная карта ареала, которая отражает современное распространение и, по-возможности, процесс инвазии (динамику ареала) в России и на сопредельных территориях, охватывая для некоторых видов всю Евразию, а при необходимости и другие континенты. Карты созданы в среде лицензионной версии ArcGIS Desktop Pro 10.4.1, предоставленной бесплатно компанией ESRI (США) по линии Conservation Grant (Esri Sales Order number 3128913; Esri Delivery number – 81833751, Sold-To/End-user customer number – 535452). Для создания прототипа некоторых карт также использовалась свободно распространяемая программа Quantum GIS, из-за ограничения количества лицензий (3) ArcGIS Desktop Pro 10.4.1. Для создания карт использованы свободно распространяемые электронные гео-данные. Для карт масштаба 1:10 000 000 и мельче использовались данные «LargeScale 1:10m» с WEB-портала NaturalEarth (http://www.naturalearthdata. com). Содержание карт основывалось на материалах авторов, литературных данных, информации из открытой международной базы данных по биоразнообразию GBIF (https://www.gbif.org/), а также Центра по сельскому хозяйству и биологическому разнообразию

CABI (https://www.cabi.org/). В зависимости от наличия информации карты были построены с использованием редактируемых векторных слоев, отображающих точечные, линейные объекты и полигоны. Эти векторные объекты в дальнейшем сохранялись в shape (ArcGIS) формате. Точечные объекты использовались для отображения данных с конкретными географическими координатами о «находке» (месте встречи вида). Координаты взяты с электронных карт (для абсолютного большинства литературных или гербарных материалов) или получены с помощью GPS. Линейные объекты использовались, как правило, для указания размещения видов по крупным рекам, вдоль магистральных транспортных путей, а также в прибрежной полосе морей, выделяя русло реки или его отрезка, береговую линию моря или транспортную магистраль. Полигонами выделяли административные области, районы или их части, в которых были зарегистрированы инвазионные виды, или области сплошного распространения вида, взятые из разнообразных источников, в том числе и баз данных, накопленных в ИПЭЭ РАН. Если в качестве источника информации о распространении вида служила бумажная карта или электронная растровая, не имеющая координат, то георегистрацию (привязку) проводили с помощью инструмента ArcGisMap «Georeferencing» и данных карт основ, как опорных. Затем, уже с «привязанной» карты вручную обрисовывали области распространения вида, или места его встреч. Итоговые карты, включающие все объекты, создавались с использованием равнопромежуточной конической или конической равноугольной проекции Ламберта, которые оптимальны для отображения карт средних широт и регионов, вытянутых с восток на запад.

С помощью этих инструментов отображены сведения об ареале вида в регионе: как правило, с дифференциацией на его нативную (историческую) и инвазионную части. С помощью геоинформационной системы и базы фактографических данных могут быть решены задачи автоматизации накопления сведений по распространению инвазионных видов и мониторинга их вселений на всем пространстве России.

При формировании списка видов, представляющих наибольшую опасность для биоразнообразия экосистем России (ТОП-100), анализировали статусы инвазионности и форм воздействия ИВ. Прежде всего, в список включали ключевые виды (виды-«трансформеры» по терминологии, принятой у ботаников), которые по форме воздействия на другие виды и экосистемы соответствуют Ф1. Другой критерий: вид, включенный в список ТОП-100 должен иметь одну из форм воздействия Ф1 – Ф4, или одновременно нескольких форм. Дополнительный критерий – вид выявлен как инвазионный в максимальном количестве регионов.

В монографии виды сгруппированы согласно современным представлениям о макросистематике живых организмов, но группы имеют разный таксономический ранг: от царства (бактерии, хромисты, грибы) до класса (лучеперые рыбы, амфибии и др.). Внутри групп виды даны по алфавиту. Для видов, которые не имеют общепринятого русского названия, приведено только латинское название.

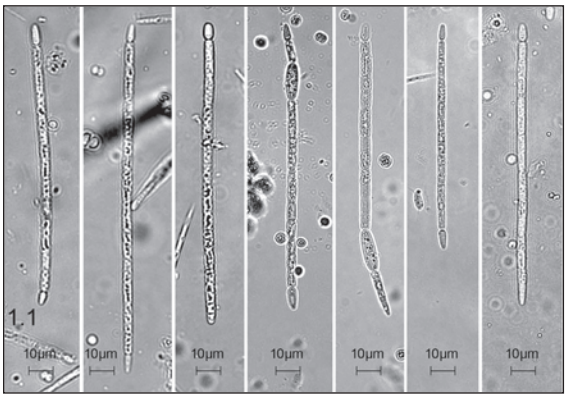
Степень участия авторов в подготовке монографии различна. Общее редактирование и составление монографии выполнено Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросяном и Хляп Л.А. В очерках для описания инвазионного процесса использовалась терминология, принятая в Российском журнале биологических инвазий. Большинство очерков написано исполнителями проекта РНФ № 16-14-10323 или с их участием. Кроме того, дополнительно были привлечены российские специалисты (от Калининграда до Владивостока), изучавшие тот или иной вид. Доля участия каждого автора отражена в оглавлении. Карты, приведенные в монографии, оригинальны. Они реализованы в среде ArcGIS Desktop Pro 10.4.1. сотрудниками ИПЭЭ РАН Варшавским Ан.А., Петросяном В.Г., Хляп Л.А. и Варшавским Ал.А. в рамках выполнения проекта РНФ № 16-14-10323. Карты растений (кроме борщевика Сосновского) созданы по материалам О.В. Морозовой (Институт географии РАН). В очерках о растениях даны акронимы гербариев: MW – гербарий МГУ им. Д.П. Сырейщикова, LE – гербарий БИНа (Гербарий Ботанического института РАН). Авторы будут признательные всем за советы и критические замечания по книге.

БАКТЕРИИ

1. *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszynska) Seenayya et Subba Raju, 1972

Цилиндроспермопсис Рациборского

Систематическое положение. Царство – Бактерии, Bacteria. Отдел – Цианобактерии, Cyanobacteria. Класс – Цианофицеивые, Cyanophyceae. Порядок – Ностоковые, Nostocales. Семейство – Ностоковые, Nostocaceae. Вид – Цилиндроспермопсис Рациборского, *Cylindrospermopsis raciborskii*.



Основные синонимы. *Anabaena raciborskii* Woloszynska, 1913; *Aphanizomenon kaufmannii* Schmidle in Brunnthaler, 1914; *Cylindrospermum doryphorum* Bruhl et Biswas,1922; *Anabaenopsis raciborskii* (Woloszynska) Elenkin, 1923; *Cylindrospermum kaufmannii* (Schmidle) Huber-Pestalozzi, 1938.

Нативный ареал. Существуют различные гипотезы о происхождении и маршрута́х распространения *C. raciborskii*. По одной – родиной считаются (Padisak, 1997) тропические африканские озера с последующим распространением вида в другие экваториальные регионы: Индонезию и Центральную Америку. В другой – центр распространения расположен в Австралии, откуда началось расселение вида в тропические, субтропические и умеренные регионы (Antunes et al., 2015).

Современный ареал. Цианобактерия *C. raciborskii* известна как пантропический вид, имея широкое распространение в тропическом (включая субтропики) поясе всех материков. Найдена в Австралии и в Новой Зеландии, в Юго-Восточной и Южной Азии (Индонезии, Филиппинах, Таилан-

Рис. 1.2. Инвазионная часть ареала цилиндроспермопсиса Рациборского (*Cylindrospermopsis raciborskii*) в Евразии. 1 – места находок вида (см. текст), 2 – распространение на Амударье, 3 – северный коридор инвазии; 4 – широкое распространение, 5 – страны присутствия. Стрелками указано направление распространения по Европе.

де, Индии), в Африке (Египте, Сенегале, Алжире), Южной Америке (Бразилии, Чили, Уругвае).

Как инвазионный вид встречается в Северной Америке (США, Канаде) и в Европе (до 53–54° с.ш.). В Азии вид обнаруживали в Израиле, в водоемах Узбекистана, Казахстана, Туркмении (до 50° с.ш.), в Японии (Sinha et al., 2012; Korneva, 2014). В России отмечен в Копорской и Лужской губах Финского залива (Ленинградская область), в водохранилищах Волги и её притоков (Вологодская область) до Верхней Волги, 57,06°–57,12° с.ш.). Известен на юге европейской части России (Padisák, 2003).

Пути и способы инвазии. Цианобактерия *C. raciborskii* в начале прошлого столетия была обнаружена на о. Ява (Индонезия) и описана как *Anabaena raciborskii* (Woloszynska, 1912). В 1950–1990-е гг. найдена в 10 регионах умеренного пояса по всему миру. В эти регионы вошли европейские страны: Словакия, Испания, Венгрия, Греции и Германия, североамериканские Штаты: Канзас, Техас и Миннесота и Куба, а также австралийские штаты нового Юга: Уэльс и Квинсленд. В последние два десятилетия (1990–2010-е гг.) *C. raciborskii* встречается в Израиле, а также по всей Европе, включая Болгарию, Нидерланды, Францию, Португалию, Австрию, Сербию, Польшу и Италию. В Северной Америке «цветение» воды, вызванное *C. raciborskii* обнаружено в штатах Флорида, Мичиган, Индиана, а также в Канаде и Мексике. Учитывая присутствие *C. raciborskii* в географических зонах с различными климатическими условиями, а также её межконтинентальное расселение, можно признать этот вид космополитом (Antunes et al., 2015).

В 1960–1970-е годы вид встречался в устьях рек Дуная, Волги, в Таганрогском заливе Азовского моря, в нижнем Дону и его водохранилищах, а также в Северном Каспии. Отмечен также в Украине, в том числе в водоеме-охладителе Запорожской АЭС и в Одесской области (Korneva, 2014). В 1960-е годы вид был отмечен в Шекснинском водохранилище (Вологодская область), в 1970-е годы – по всей Волге, а также в эвтрофных озерах и прудах Беларуси. В последние десятилетия *C. raciborskii* обнаружен в приазовских лиманах, в Ленинградской области. В 2010 г. в Центральной России зарегистрирован первый случай массового развития *Cylindrospermopsis raciborskii* в гипертрофном оз. Неро, где проводится длительный экологический мониторинг (Бабаназарова и др., 2014).

Современную масштабную экспансию *C. raciborskii* в северные широты объясняют различными механизмами. Этому могут способствовать перелетные птицы, импортирование тропических рыб, транспорт, балластные воды, а также сбор и перевозка научных образцов. Другая гипотеза связана с природными вирусами, которые могут вызывать лизис клеток *C. raciborskii*.

Образование более коротких трихомов, которые формируются в результате лизиса клеток, может привести к увеличению скорости распространения вида (Antunes et al., 2015). Активному расселению *C. raciborskii* способствует его высокая адаптивная способность к экспансии и широкая экологическая валентность (Padisák, 1997). Синергетический эффект современного увеличения трофии вод за счет роста концентрации биогенных и органических веществ и глобального потепления будут способствовать дальнейшей экспансии этого вида в воды умеренного пояса (Sukenik et al., 2012).

Наиболее дискутируемые гипотезы продвижения в северные широты на фоне глобального потепления: селекция с формированием экоморф (Chonudomkul et al., 2004) и широкая физиологическая толерантность вида в целом (Briand et al., 2004). Массовое образование акинет в подавляющем большинстве популяций умеренной зоны рассматривается как адаптационный механизм переживания зимнего периода (Padisák, 1997, 2003).

Местообитание. Обитает в толще воды пресноводных и слабо солоноватоводных водоемов – озер, прудов, водохранилищ, на рисовых полях, реже в реках, эстуариях, опресненных морских заливах. Наиболее высокого развития достигает в стратифицированных тропических озерах и в летние месяцы в полимиктических мелководных высокотрофных озерах умеренных широт (Padisák, 1997). Вид отличается высокой физиологической и экологической пластичностью, вызывает «цветение» воды. Интенсивное развитие *C. raciborskii* сопряжено с низкими скоростью течения, уровнем воды и соотношением азота и фосфора, а также с устойчивой стратификацией, дефицитом кислорода, высокими температурами, pH, мутностью, концентрацией сульфатов и величиной падающей солнечной радиацией. Оптимальное развитие вида происходит при температуре 25–30 °C, иногда при 15–35 °C, выдерживает соленость до 4 г/л NaCl. Акинеты *C. raciborskii* могут сохраняться в донных осадках при широком диапазоне температур и высоком содержании реактивного фосфора. В умеренных широтах их прорастание происходит обычно при температуре 22–24 °C (Korneva, 2014). Несмотря на предпочтение высоких температур, *C. raciborskii* толерантен и к низким температурам (Briand et al., 2004; Bonilla et al., 2012). Эврифотен, устойчив к условиям высокой перемешиваемости водных масс (Padisák, 1997; Briand et al., 2004).

Особенности биологии. *C. raciborskii* – это нитчатая цианобактерия, имеющая способность фиксировать азот путем трансформации атмосферного азота (N_2) в аммонийный (NH_4^+) (Saker, Neilan, 2001). При недостатке соединений азота в среде вдоль трихомы из вегетативных клеток и акинет появляются гетероцисты. Имеет высокое сродство к фосфору и может его запасать больше других видов цианобактерий (Istvánovics et al., 2000).

Способен к вертикальной миграции за счет регулирования количества газовых вакуолей, устойчив к выеданию зоопланктоном (Padisák, 1997).Гетероцисты не способны обычно к делению и росту. В них разрушается фотосистема II, соответственно не идет фотосинтез и не образуется внутренний кислород. От внешнего молекулярного кислорода гетероцисты защищены двумя толстыми дополнительными оболочками. Внутренняя состоит из гидроксилированных гликолипидов, наружная – из полисахаридов. Дифференцировка клетки трихома в сторону образования гетероцисты контролируется геном NtcA ДНК-связывающим белком, при этом повышается экспрессия гена hetR. Его действие модулируют продукты генов hetF и patA. Этот процесс может ингибироваться наличием аммония в среде. Для гетероцист отмечена высокая оксидазная активность, нейтрализующая прошедший кислород. Гетероцисты связаны с соседними клетками в трихоме с помощью плазмодесм, по которым идет транспорт связанного азота из гетероцисты, а органических соединений в неё. В гетероцисте молекулярный азот с помощью нитрогеназы переводится в аммоний, затем при участии глутамин-синтетазы (ГС) аммоний с глутаматом превращаются в глутамин. Поскольку глутамат-синтетаза (ГОГАТ) в основном представлена в вегетативных клетках, образованный глутамин передается туда из гетероцист, где он посредством ГОГАТ превращается в глутамат. Глутамат поступает из вегетативной клетки в гетероцисту и цикл замыкается. Из глутамата и глутамина образуются остальные аминокислоты в вегетативных клетках. Связанный азот запасается в цианофициновых гранулах. *C. raciborskii* фиксирует углерод в вегетативных клетках путем фотосинтеза, который переходит в форму углеводов (глюкоза/сахароза). При неблагоприятных условиях из вегетативных клеток образуются акинеты. Акинеты (от греч. Akinetos – неподвижный) – покоящиеся клетки цианобактерий с утолщённой оболочкой, большим количеством запасных питательных веществ и пигментов. Они служат для переживания неблагоприятных условий (устойчивы к пониженным температурам и высушиванию) (The Algae World, 2015; Lee, 2008).

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. *C. raciborskii* опасен тем, что продуцирует чрезвычайно токсичные циклические пептиды (цилиндроспермопсин и его производные). Цилиндроспермопсин – мощный ингибитор синтеза белка, угнетает функцию печени (гепатотоксичен), почек и других органов позвоночных животных, что может приводить к летальному исходу. Для человека он опасен даже при контакте с кожей или употреблении отравленной пресноводной рыбы. Особую опасность он представляет при попадании в воду, использующуюся в питьевых целях. Первое описание проблем со здоровьем людей, проявившихся в виде

гепатита, вызванного массовым развитием *C. raciborskii*, сделано в Австралии (Bourke et al., 1983). Другой пуриновый алкалоид, сакситоксин, продуцируемый *C. raciborskii,* относится к нейротоксинам, блокирует проведение нервных импульсов и вызывает паралич мышц (Bernard et al., 2003).

Цианобактерия содержит мало полиненасыщенных жирных кислот, что приводит к сокращению передачи вещества и энергии по трофическим цепям и к угнетению развития организмов вышестоящих трофических уровней, снижает разнообразие водных экосистем. Вид относится к высоко вредным и токсичным инвазионным видам (Antuneset al., 2015).

Контроль. Для борьбы с «цветением» воды, вызванным *C. raciborskii,* и его последствиями необходим тщательный экологический контроль за состоянием водоемов (экологический мониторинг). Существуют два подхода к контролю *C. raciborskii*:

1. профилактические меры – воздействие на водосборный бассейн с целью снижения внешней биогенной нагрузки;

2. оздоровительные (восстановительные) меры – снижение уже возникшего цианобактериального «цветения». Перспективной методологией борьбы с массовым развитием цианобактерий стали комплексные экотехнологии на основе сочетания биологических, физико-химических и биохимических методов.

Пока еще не обнаружены организмы, которые могли бы привести к деградации цилиндроспермопсина. Хотя известно, что неидентифицированные бактерии разлагали сакситоксин, продуцируемый *C. raciborskii* (Donovan et al., 2008, Ho et al., 2012).

Развитие *C. raciborskii* часто ассоциируется со стратификацией водной толщи. Поэтому из физических методов борьбы с «цветением» воды этим видом можно использовать системы искусственной дестратификации для увеличения вертикального перемешивания толщи воды, аэрацию и уменьшение нагрузки биогенных веществ, прежде всего фосфора.

Сакситоксины могут абсорбироваться активированными атомами углерода (Westrick, 2010), но еще мало данных, чтобы убедиться в эффективности данного метода против цилиндроспермопсина. Сакситоксин можно инактивировать обработкой хлором, а цилиндроспермопсин ещё и озоном, и гидроксилом (Westrick, 2010). Использование альгицидов на основе меди ингибирует деградацию цилиндропермопсина (Smith et al., 2008).

Авторы: Корнева Л.Г., Фенёва И.Ю.

Литература

Бабаназарова О.В., Сиделев С.И., Фастнер Дж. Экспансия *Cylindrospermopsis raciborskii* (Nostocales, Cyanoprokaryota) в северные широты: вспышка развития в мелководном высокоэвтрофном оз. Неро (Россия) // Альгология. 2014. Т. 24. № 4. С. 526–537.

Antunes J.T., Pedro N. Leao P.N., Vasconcelos V.M. *Cylindrospermopsis raciborskii*: review of the distribution, phylogeography, and ecophysiology of a global invasive species // Frontiers in Microbiology. 2015. V. 6. P. 473–486.

Bernard C., Harvey M., Briand J.F., Bire R., Krys S., Fontaine J.J. Toxicological comparison of diverse *Cylindrospermopsis raciborskii* strains: evidence of liver damage caused by French *C. raciborskii* strain // Environmental Toxicology. 2003. V. 18. № 3. P. 176–186.

Bonilla S., Aubriot L., Soares M.C., González-Piana M., Fabre A., Huszar V.L, Lürling M., Antoniades D., Padisák J., Kruk C. What drives the distribution of the bloomforming cyanobacteria *Planktothrix agardhii* and *Cylindrispermopsis raiborskii*? // FEMS Microbiology Ecology. 2012. V. 79. P. 594–607.

Bourke A.T.C, Hawes R.B, Neilson A., Stallman N.D. An outbreak of the hepatoenteritis (the Palm island mystery disease) possibly caused by algal intoxication // Toxicon. 1983. V. 21. Suppl. 3. P. 45–48.

Briand J.-F., Leboulanger C., Humbert J.-F., Bernard C., Dufour P. *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanobacteria) invasion at mid-latitudes: selection, wide physiological tolerance, or global warming? // Journal Phycology. 2004. V. 40. № 2. P. 231–238.

Chonudomkul D., Yongmanitchai W., Theeragool G., Kawachi M., Kasai F., Kaya K., Watanabe M.M. Morphology, genetic diversity, temperature tolerance and toxicity of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Nostocales, Cyanobacteria) strains from Thailand and Japan // FEMS Microbiology Ecology. 2004. V. 48. P. 345–355.

Donovan C.J., Ku J.C., Quilliam M.A., Gill T.A. Bacterial degradation of paralytic shellfish toxins // Toxicon. 2008. V. 52. P. 91–100.

Ho L., Sawade E., Newcombe G. Biological treatment options for cyanobacteria metabolite removal – A review // Water Research. 2012. V. 46.P. 1536–1548.

Istvánovics V., Shafik H.M., Presing M., Juhos S. Growth and phosphate uptake kinetics of the cyanobacterium, *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanophyceae) in throughflow cultures // Freshwater Biology. 2000. V. 43. № 2. P. 257–275.

Karadžić V., Simić G.; Natić D., Ržaničanin A., Ćirić M., Gačić Z. Changes in the phytoplankton community and dominance of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Wolosz.) Subba Raju in a temperate lowland river (Ponjavica, Serbia) // Hydrobiologia. 2013. V. 711, № 1. P. 43–60.

Korneva L.G. Invasions of Alien Species of Planktonic Microalgae into the Fresh Waters of Holarctic (Review) // Russian Journal of Biological Invasions. 2014. V. 5. № 2. P. 65–81.

Lee R.E. Phycology // The Edinburgh Building, Cambridge: Cambridge University Press, 2008. 547 p.

Padisák J. *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszynska) Seenayya et Subba Raju, an expanding, highly adaptive cyanobacterium: worldwide distribution and review of its ecology // Archiv für Hydrobiology. 1997. Supplement Band Monographische Beitrage. V. 107. № 4. P. 563–593.

Padisák J. Estimation of minimum sedimentary inoculum (akinete) pool of *Cylindrospermopsis raciborskii*: a morphology and life-cycle based method // Hydrobiologia. 2003. V. 502. P. 389–394.

Saker M.L., Neilan B.A. Varied diazotrophies, morphologies, and toxicities of genetically similar isolates of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Nostocales, Cyanophyceae) from

Northern Australia // Applied and Environmental Microbiology. 2001. V. 67. № 4. P. 1839–1845.
Sinha R., Pearson L. A., Davis T. W., Burford M. A., Orr P. T., Neilan B. A. Increased incidence of *Cylindrospermopsis raciborskii* in temperate zones. Is climate change responsible? // Water Research. 2012. V. 46. P. 1408–1419.
Smith M.J., Shaw G.R., Eaglesham G.K., Ho L., Brookes J.D. Elucidating the factors influencing the biodegradation of cylindrospermopsin in drinking water sources. // Environmental Toxicology. 2008. V. 23. № 3. P. 413–421.
Sukenik A., Hadas O., Kaplan A., Quesada A. Invasion of Nostocales (cyanobacteria) to subtropical and temperate freshwater lakes–Physiological, regional and global driving forces // Frontiers in Microbiology. 2012. V. 3. P. 86 – 95.
The Algae World (Eds. D. Sahoo, J. Seckbach) // Dordrecht: Springer Science+Business Media, 2015. 598 p.
Westrick J.A., Szlang D.C., Southwell B.J., Sinclair J. A review of cyanobacteria and cyanotoxins removal/ inactivation in drinking water treatment // Analytical and Bioanalytical Chemistry. 2010. V. 397. № 5. P. 11705–1714.
Woloszynska J. Das Phytoplankton einiger Javanian Seen mit Berücksichtigung des Sawa-Planktons // Bull. Int. Acad. Sci. Cracoviae. 1912. Ser B 6. P. 649–709.

2. *Pectobacterium carotovorum* (Jones, 1901) Waldee, 1945

Пектобактериум каротоворум / Wetwood

Систематическое положение. Царство – Бактерии, Bacteria. Тип – Протеобактерии, Proteobacteria. Класс – Гаммапротеобактерии, Gammaproteobacteria. Порядок – Enterobacteriales. Семейство – Энтеробактерии, Enterobacteriaceae. Вид – Пектобактериум каротоворум, *Pectobacterium carotovorum*.

Основные синонимы. *Erwinia carotovora* (Jones, 1901) Holland, 1923; *Erwinia multivora* Scz.- Parf.,1963, бактериальная водянка древесных растений (БВ), бактериальный мокрый рак; мокрый сосудистый бактериоз; Wetwood (мокрая древесина); Slime flux (слизевый поток); Alcoholic flux (спиртовой поток).

Нативный ареал. Неизвестен. Вначале на хвойных и лиственных породах была описана патология, связанная с мокрой древесиной и трещинами стволов. Первое упоминание мокрой древесины и трещин относится к 1923 г. В 1934 г. в Европе описывается патология «wetwood» безотносительно к бактериозу (Lagerberg, 1934; Ward, 1980). В 1945 г. Картер установил бактериальную природу «wetwood» на вязах в Англии (Carter, 1945). В 1938 г. А.Л. Щербин-Парфененко на Кубани описал мокрое патологическое ядро бактериальной природы на ильмовых и впервые привёл фотографию БВ (Щербин-Парфененко, 1938). В 1963 г. он описал новый бактериоз на многих видах хвойных и лиственных пород и дал ему название – «бактериальная водянка» (БВ) в связи со специфичностью патологическо-

Рис. 2.2. Распространение бактериальной водянки древесных растений в Евразии.

го процесса, симптоматики и его возбудителя (*Erwinia multivora*) (Шербин-Парфененко, 1963). В 1945 г. Уолди выделил мацерирующие бактерии, обладающие выраженной пектолитической активностью, из рода *Erwinia* в род *Pectobacterium,* что стало видо- и родоспецифичным признаком этих патогенов.

Современный ареал. В настоящее время патоген распространён в умеренных и тропических зонах по всему миру. Современное распространение БВ в Северной Евразии: Великобоитания и от Восточной Европы до Японии. Охватывает Литву, Белоруссию, Украину, европейскую часть России, Кавказ и южнее до Ирана, Южный Урал, юг Западной Сибири, в т.ч. Алтай, юг Средней Сибири, Приморский край, Казахстан, Кыргызстан.

Пути и способы инвазии. В 60–70-х гг. прошлого века БВ фиксируется на многих хвойных и лиственных породах в США и Европе, СССР, в 1995 г. – в Японии на пихте сахалинской, дубе монгольском (Sano, 1995). В 2017 г. БВ выявлена на ильмовых в Иране (Alizadeh, 2017). Как возбудитель мягких гнилей сельскохозяйственных растений, патоген *Bacillus carotovorus* (*Erwinia carotovora*) известен с 1901 г. и до 1936 г. был выявлен в США, Европе, Дальнем Востоке, Восточной Африке в т. ч. Маскаренских островах. Основным фактором распространения выступает хозяйственная деятельность человека (Черпаков, 2017а). Непонимание и незнание особенностей бактериальных патологий приводит к тому, что в лесном хозяйстве тиражируется зараженный посевной и посадочный материал. Все виды рубок главного пользования, рубок ухода, ухода за лесными культурами и лесополосами, в особенности обрезка, заготовка семян, черенков, отбор плюсовых деревьев, способствуют распространению и клонированию заражённого материала. Все виды подсочки леса, около деревьев кедра при заготовке шишек, маркировка троп и др. создают ворота инфекции для БВ. В связи с поражением корневых систем, посадка на пень, мульчирование почвы опилками, хранение заражённой древесины на верхних и нижних складах, порубочные остатки и пни формируют резервуары инфекции.

В естественном состоянии бактерии распространяются воздушно-капельным путём с атмосферной влагой, почвенными водами, животными переносчиками и человеком. В растения бактерии попадают через механические повреждения, естественные отверстия – чечевички, устьица, гидатоды, при опылении, передаются через семена в онтогенезе. Распространению и внедрению патогена способствуют высокая влажность и температуры 27–30°С. Бактерия – возбудитель БВ, вовлечена в глобальные биосферные циклы круговорота веществ в органическом мире. Климатические изменения, связанные с потеплением климата, способствуют про-

движению патогена в более высокие широты вместе с растениями-хозяевами.

Важным фактором биологической вредоносности патогена является способность передавать инфекцию потомству в онтогенезе через семена.

Местообитание. Все части и органы растущих древесных растений: корни, кора, камбий, древесина работающих годичных колец в т.ч. сосудистая и паренхиматозная часть, мертвая древесина заболонной и ядровой части ядровых, спелодревесных и заболонных пород, ветви, побеги в т.ч. неодревеснев шие, почки, цветы, завязи, плоды, шишки, орехи, желуди, семена, листья, пыльца. Почва, поверхностные и почвенные воды, атмосферная капельно-жидкая влага, снег атмосферно-воздушный и выпавший. Растительные остатки: пни, остатки корней срубленных деревьев, порубочные остатки на лесосеках, круглые сортименты деловой древесины, брус, доска, обапол, опилки в особенности из древесины мокрого патологического ядра БВ. Многолетние и однолетние растения поражаемых сельхозкультур, их плоды, семена и остатки растений.

Особенности биологии. Возбудитель – бактерия космополит, полифаг, сапрофит, факультативный паразит, аэроб, факультативный анаэроб, что позволяет виду присутствовать повсеместно в разных средах и географических районах. Концентрация активного инфекционного начала связана с кругом поражаемых растений-хозяев, а соответственно с их географическим распространением. Наиболее показательным индикаторным древесным растением являются представители рода *Ulmus,* которые практически везде резервируют возбудителя.

Бактериальная водянка – системный, сосудисто-паренхиматозный бактериоз, поражает все органы, ткани и части растения. Возбудитель БВ – неспороносная, грамотрицательная энтеробактерия в своём развитии имеющая несколько характерных видо- и родоспецифичных биохимических свойств по которым резко отличается от других близких видов. Биохимическая специфичность опосредованно проявляется в характерной для БВ симптоматике и вредоносности. Бактерия активно сбраживает большинство углеводных сред с образованием кислоты и газа, вырабатывает арсенал протеолитических, пектолитических и целлюлолитических ферментов, обусловливающих важнейшие факторы патогенности – высокую агрессивность и полифагию. Пектолитические ферменты возбудителя – пектиназа, протопектиназа, пектатлиаза, пектин-метилэстераза разрушают срединную пластинку, целлюлолитические – амилаза, целлюлаза, зиланаза, полигалактураназа разрушают клеточную стенку, вследствие чего происходит обводнение тканей. В органах и тканях древесных растений образуется водослой и промасленность из содержимого клеток, водных раство-

ров сосудистой системы и слизи из склеивающих веществ срединной пластинки (Черпаков, 2015). В стволе формируется мокрое патологическое ядро округлой, лопастной или звездчатой формы (как у ядровых, так и у заболонных и спелодревесных пород) с проникновением в ветви, корни и выходом (по сердцевинным лучам) в трещины и раны.

Под давлением вырабатываемых газов в стволах деревьев происходит разрыв древесных волокон в радиальном направлении с образованием вертикальных трещин ствола и ран с истечением жидкости с запахом масляно-кислого брожения. В сбраживании выделяющейся жидкости принимают участие также многочисленные эндофитные и эпифитные сапрофитные бактерии (более полутора десятков видов), ассоциированные в зоне патологического ядра и пораженных тканей (Черпаков, 2015). «Текут» также сучки, развилки стволов и веток, развиваются мокрые гнили корневых систем. Механический разрыв происходит даже в самых вязких и плотных тканях древесины таких видов древесных пород как дуб, вяз, ясень, каштан и др. В пораженных тканях, развивается мягкая гниль «каротоворного» типа со слизью, некротизацией и мацерацией. В древесине происходит распад и размочаливание древесных волокон. Это касается также корней, семян, плодов, шишек, завязей, самосева и сеянцев, хвойных и лиственных пород. Внешние симптомы на деревьях – вдавленные (запавшие) некротические мокрые раны и трещины с разрывом стволов и ветвей, с потёками жидкости и слизи (у хвойных – засмолённые). У пораженных растений происходит усыхание крон с увяданием и побурением хвои и листьев. БВ проявляется в острой и хронической форме и заканчивается усыханием и гибелью древесного растения. У видов древесных растений отмечаются индивидуальные особенности в патогенезе и симптоматике.

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Возбудитель БВ – уникальный суперполифаг, поражающий десятки видов деревьев и кустарников хвойных и лиственных пород, а также травянистые однолетние и многолетние сельскохозяйственные растения, проявляющий также зоопатогенные свойства. Установленными хозяевами возбудителя БВ в России являются виды следующих родов: хвойных пород – *Abies, Pinus, Picea, Larix, Taxus, Juniperus;* лиственных пород – *Ulmus, Fagus, Quercus, Castanea, Fraxinus, Phellodendron, Acer, Tilia, Carpinus, Populus, Betula, Juglans, Albizia, Euonymus, Corylus Malus, Pyrus, Prunus, Cydonia, Crataegus, Vitis.*

А.Л. Щербин-Парфененко (1963) выделял возбудителя БВ древесных растений также из травянистых растений – женьшеня, чемерицы и злаков. В сельскохозяйственной фитопатологии возбудитель и его формы является главным патогеном мягких «каротоворных» гнилей (bacterial soft rot) бо-

лее 64 видов и многочисленных сортов овощных, плодовых и других сельскохозяйственных культур – морковь, салат, лук, перец, табак, томат, огурец, дыня, картофель, люпин, редис, репа, кактус, ананас, кукуруза, фасоль и другие. Сельскохозяйственный аспект деятельности и вредоносности возбудителя БВ – отдельная тема, имеющая свои специфические особенности.

В лесном хозяйстве России БВ признаётся как бактериоз № 1 по своей вредоносности и вовлеченности во все производственные процессы лесоэксплуатации и лесовосстановления, на всех стадиях онтогенеза древесных растений (Черпаков, 2017б). Массовые усыхания и распад древостоев в результате воздействия БВ происходит на всей территории России в лесной, и лесостепной зонах, в первичных и вторичных, пройденных рубками лесах, в лесных культурах, лесополосах лесопитомниках, городских лесах, парках и скверах, в заповедных лесных экосистемах.

Возбудитель БВ в своём развитии связан с десятками видов стволовых насекомых (*Scolytidae, Cerambycidae, Buprestidae, Siricidae* и др.), а также клещей и нематод как векторов БВ, выживает в их желудочно-кишечном тракте, продукты жизнедеятельности возбудителя обладают зоопатогенными свойствами. Развитие БВ активизируется в процессе рефолиации после инвазий непарного шелкопряда, листоверток и других первичных насекомых. Возбудитель ассоциирован в сопряжённые бактериально-грибные популяции во всех патологических процессах связанных с развитием гнилей древесины, корней, загниванием семян, плодов, шишек, орехов, желудей и др. со многими дереворазрушающим грибами в т. ч. корневой губкой (*Heterobasidion annosum*), ксилемными грибами сосудисто-паренхиматозных патологий из родов *Ophiostoma, Phytophthora, Fusarium, Cryphonectria* и др.

Контроль. Пораженность БВ древесных растений на территории России учитывается в системе лесопатологического мониторинга осуществляемого региональными учреждениями ФБУ «Рослесозащита» и во многом зависит от компетентности лесопатологов. В системе лесного хозяйства, лесокультурного дела, деятельности лесопитомников, лесного семеноводства и лесной селекции отсутствуют разработанные ГОСТы по проверке посевного, посадочного, прививочного материала на бактериальную зараженность. Это касается также методов выделения плюсовых деревьев, отбора устойчивых форм и их клонирования.

Авторы: Черпаков В.В., Морозова Т.И., Воронин В.И., Осколков В.А.

Литература

Черпаков В.В. Особенности вредоносности бактериозов древесных растений в связи со специализацией возбудителей// Проблемы лесной фитопатологии и микологии: материалы 9-й Международной конференции. 19–24 октября 2015 г. Минск – Москва – Петрозаводск. Минск: БГТУ. 2015. С. 242–245.

Черпаков В.В. Исследование патогенных свойств бактерий «мокрой древесины // Актуальные проблемы лесного комплекса. Брянск: БГИТА, В.41. 2015. С. 158–163.

Черпаков В.В. Лесохозяйственная деятельность как фактор развития эпифитотий бактериозов древесных растений // Эпидемии болезней растений: мониторинг, прогноз, контроль. Матер.междунар. конф. Большие Вяземы, Московской области. 13–17 ноября, 2017а. С. 159–164.

Черпаков В.В. Этиология бактериальной водянки древесных растений // Изв. Санкт–Петербургской лесотех. акад. 2017б. В.220. С. 125–139.

Щербин-Парфененко А.Л. Бактериальные заболевания лесных пород. М.: Гослесбумиздат. 1963. 148 с.

Щербин-Парфененко А.Л. Голландская болезнь и меры борьбы с нею // В защиту леса. № 5. 1938. С. 41–46.

Alizadeh M., Moharrami M., Rasuoli A.A. Geographic information system (GIS) as a tool in the epidemiological assessment of wetwood disease on elm trees in Tabriz, Iran // Cercetrri Agronomice on Moldova. 2017. V. L. № 2 (170). P. 91–100.

Carter J.C. Wetwood of elms. Bull Illinois Nat Hist Surv. 1945. V. 23: P. 401–448.

Lagerberg T. Barrtgradens Vattved. [Wetwood in conifers] Sven // Skogsvards Foreningens Tidskr. 1934. V. 33. № 3. P. 177–264.

Sano Y., Fujikawa S., Fukazawa K. Detection and features of wetwood in *Quercus mongolica* var. *grosseserrata*// Trees. 1995. V. 9, Is. 5. P. 261–268.

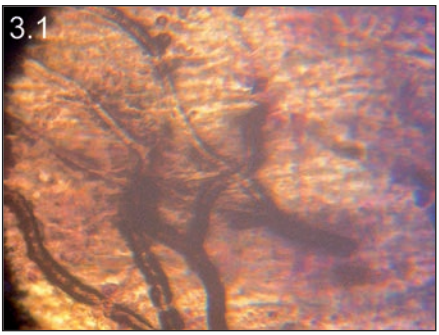
Ward J.C., Pong W .Y. Wetwood in Trees: A Timber Resource Problem. Report PNW – 112. United States Department of Agriculture Forest Service Pacific Northwest Forest and Range Experiment Station General Technical. August 1980. 57 p.

ХРОМИСТЫ

3. *Aphanomyces astaci* (Schikora 1906)

Возбудитель афаномикоза / Crayfish plague

Систематическое положение. Царство – Хромисты, Chromista; Тип – Oomycota; Класс – Oomycetes; Отряд – Saprolegniales; Семейство – Leptolegniaceae; Вид – *Aphanomyces astaci.*



Синонимы. Возбудитель чумы раков, Krebspest.

Нативный ареал. Считается Северная Америка (США, Канада).

Современный ареал. Инвазионная часть ареала преимущественно в Европе, где первично появился в Италии. Сейчас встречается от Ирландии до нижнего течения р.Урал и от юга Скандинавии до севера Греции и центральной Турции. В России от западных границ до Прикаспия, включая весь бассейн Волги (см. карту).

Пути и способы инвазии. Относящийся к оомицетам (водная плесень) *Aphanomyces astaci* вызывает у европейских речных раков (*Astacus astacus и др.*) чумоподобное заболевание с массовой гибелью через несколько недель после заражения. Такие вспышки впервые отмечены в Италии в 1859 г., а позднее во Франции (1874 г.), Германии (1877 г.) Австрии (1879 г.), Чехии (1883), Польше (1885), Латвии (1886), Эстонии (1894), Финляндии (1900), Швеции (1907), Литве (1920); Норвегии (1971), Великобритании (1981) и Ирландии (1986) (Smith, Söderhäll, 1986; Eder, 2004; Kozubikova et al., 2006; Souty-Grosset et al., 2006). В течение длительного периода шли дискуссии об этиологии заболевания раков, которые продолжались и после того, как Ф. Шикор (Shikora) в 1903 г. предположил истинную причину, а в 1906 описал оомицет *Aphanomyces astaci* (Догель, 1989). В России и прилежащих территориях афаномикоз впервые зарегистрирован в 1891–1892 гг. для Вислы, Волги, Луги и бассейна Онежского озера, в 1892–1893 гг. – для Волги под Симбирском (ныне Ульяновск), в 1893 г. для Днепра, в 1894 г. для Двины и Владимирской губернии, в 1895 г. для Сувалкской губернии (на границе современной Литвы, Польши и Белоруссии) и для рек Оки и Москвы, в 1896 г. для рек Шексна и Эмбах (ныне Эммайыги,

Рис. 3.2. Инвазионная часть ареала *Aphanomyces astaci* (по Alderman, 2006), 1 – регионы обнаружения.

Эстония), в 1897 г. для Черниговской, Тверской и Новгородской губерний и для р. Воо (впадает в Финский залив, современная Эстония), в 1898 г. для Полтавской, Харьковской и Псковской губерний, в 1899–1900 гг. для р. Аа и для других рек Прибалтийских губерний. Т.е. в 1892 г. чума раков проникла в бассейн Волги, с 1896 г. стала проявлять себя в Прибалтике, а к 1898 г. болезнь охватила всю Европейскую Россию (Догель, 1989). После волны чумы раков 1900-х гг. в водоемы Московского края (реки Клязьма, Пахра и др.) стали выпускать здоровых раков, и их население начало восстанавливаться. Но с 1920-х гг. наблюдается новая волна чумы. В 1920–1921 гг. раки пропадают в Царицинских прудах, в 1924 г. в р. Паже, в 1925 г. пустеет р. Истра, в 1923–1927 гг. исчезают раки в р. Клязьме (Догель, 1989). Позже чумоподобные заболевания раков отмечали в Эстонии (1952 – 1956 гг.), Латвии и Литве (1963–1967 гг.). В Ленинградской области с 1968 по 1971 гг. от афаномикоза погибли раки на всем протяжении реки Долгой (Грапмане и др., 1968; Цукерзис, 1989; Лаврентьева и др., 1994).

Наиболее вероятная причина первой волны инвазии *A. astaci* в Европу – случайная интродукция из Северной Америки при импорте североамериканских речных раков *Orconectes limosus, Pacifastacus leniusculus* и *Procambarus clarkii,* которые поражаются афаномикозом, но не гибнут (хронические носители) (Unestam 1969; Soderhall, Cerenius, 1999; Evans, Edgerton, 2002). В дальнейшем распространение по Европе могло быть связано и с перевозкой зараженных европейских раков или утилизацией их трупов. С меньшей вероятностью, возбудителя могут завозить при использовании зараженных орудий лова (рачницы, верши и т. д.). Околоводные животные, такие как норка, выдра, цапли и другие птицы, способные к полету водные насекомые (плавунцы, водяные клопы) также имеют возможность разносить возбудителя из одного водоема в другой (Догель, 1989; Evans, Edgerton, 2002). Распространение болезни после 1960-х годов в значительной степени связано с ввозом североамериканских раков с целью аквакультуры (Alderman, 1996).

При распространении возбудителя внутри одного водоема, он может передаваться при непосредственном контакте здоровых раков с больными, особенно погибшими или погибающими от чумы. Раки охотно едят падаль, и при поедании умерших раков в кишечник здорового рака могут попадать не только споры, но и гифы мицелия *Aphanomyces*. Кроме того, в жаберную полость и к ротовому отверстию животного вместе с постоянно направляющимся туда потоком воды в изобилии приносятся бродяжки (подвижные клетки) и зооспоры паразита, которые и могут служить источником заражения. Очаг, особенно в замкнутых водоемах, усиливается за счет накопления на дне покоящихся стадий (спор) *Aphanomyces*, которые могут

инфицировать ползающих по дну раков. Текучая вода довольно быстро освобождается от возбудителя рачьей чумы, и уже в 15–20 км ниже места массовой гибели раков заражения не происходит. Вверх по течению возбудитель может заноситься (на 10 км за 7 недель или 30 км за 3 года) странствующими по руслу реки зараженными раками, а возможно и с экскретами рыб, съевших мертвых раков (Догель, 1989).

Кроме Европы, раки, чувствительные к *A. astaci,* обнаружены в Австралии, Новой Гвинее и в Японии, но рачья чума этих регионов пока не достигла.

Местообитание. Облигатный паразит пресноводных раков. Вместе с раками обитает в водоемах с твердым и малоилистым грунтом и пресной чистой водой.

Особенности биологии. Относящийся к оомицетам (водная плесень) *A. astaci* вызывает у европейских речных раков чумоподобное заболевание (афаномикоз – чума раков) с гибелью через несколько недель после заражения. Для заболевания характерны вспышки – массовая гибель европейского речного рака. Обычно в водоеме умирают все раки, но есть наблюдения, что часть мелких особей (4–5 см длиной) оставалась незатронутой болезнью (Догель, 1989). Чумой заболевают все виды европейских речных раков, в том числе широкопалый и узкопалый (*Astacus astacus, A. leptodactylus*), но раки Северной Америки устойчивы к возбудителю.

Aphanomyces astaci – эндопаразит, который пронизывает тонкую, гибкую хитиновую кутикулу на нижней стороне брюшка (в особенности вокруг заднепроходного отверстия) и суставные перепонки между члениками конечностей. Он поражает самый глубокий слой хитина, непосредственно прилегающий к наружному эпителию (гиподерме), и может проникать глубже, в подкожную соединительную ткань, а изредка даже в мускулатуру. Ряд исследователей относят возбудителя к группе дермонейротропных паразитов, которые преимущественно или исключительно поселяются в тканях, происходящих из эктодермы. Чаще всего бывают поражены основные суставы последней пары конечностей и окружность заднепроходного отверстия. На начальных стадиях заболевания может вызвать ненормальность в движении раков: раки двигаются, как на ходулях, нередко наблюдается судорожное передергивание или поджимание конечностей и хвостового плавника. Раки начинают появляться днем, открыто ползают или лежат на дне водоема. Пораженные возбудителем места хитина становятся желтоватыми, а в конце болезни здесь быстро вырастают наружу тонкие белые нити мицелия, образующие скопления в виде хлопьев ваты, и начинается формирование зооспор. Обладает подвижными бродяжками и покрытыми плотной оболочкой стадиями покоя (зооспорами). Через 8–

24 часов покоя зооспоры превращаются в подвижные споры бродяжки, которые способны к прорастанию, как в воде, так и в крови рака. В воде прорастание очень кратковременно и дает начало лишь маленькому зачатку гифы. В крови рака прорастает 100% бродяжек и образуются типичные мицелии до нескольких миллиметров длиной. После пересаживания в воду мицелии через несколько дней продуцировали как зооспоры, так и бродяжки (Догель, 1989).

В природе *A. astaci* располагает большими возможностями распространения. Заражение происходит через подвижные зооспоры, которые могут существовать в воде около 5 дней и, попав на тело хозяина, пройдя стадию цисты, проникают в него. Способность формировать большое количество последовательных поколений зооспор рассматривается как важная адаптация к паразитизму у *A. astaci*.

Влияние вида на другие виды, экосистемы и человека. Афаномикоз имеет чрезвычайно быстрое течение – за одну неделю уничтожается все население раков на больших участках реки (Александрова, Тарасов, 2014; Догель, 1989). Инвазия возбудителя чумы раков привела к катастрофическому снижению численности, а местами и полному исчезновению аборигенных видов раков: *Astacus astacus*, *Astacus leptodactylus*, *Astacus pachypus*, *Austropotamobius torrentium*, *Austropotamobius pallipes* (Alderman, 2006) Нанесен ущерб как природным, так и фермерским популяциям. Кроме непосредственного отрицательного влияния на местные виды, падение их численности повлекло последствия разнообразного характера: а) экологические – раки играют ключевую роль в пищевых сетях пресноводных экосистем. Например, их удаление ведет к разрастанию макрофитов, дисбалансу и сокращению биоразнообразия; б) социально-экономические – сокращение в Европе ассортимента продуктов питания, уменьшения рынка торговли раками, снижению доходов людей, участвующих в ловле и торговле раками, возникновение необходимости восстановить популяции раков аборигенных видов и расходы на соответствующие программы.

Контроль. Единственный надежный способ предотвращения дальнейшего распространения *A. astaci* – это строгий запрет на импорт живых североамериканских раков. Если возбудитель чумы раков уже занесен, необходима изоляция зараженного водоема, запрещение ловли, продажи и пересадки раков. Рекомендуется дезинфекция снастей при переброске их из одного водоема в другой, даже если не замечена рачья чума. По материалам Управления рыбного хозяйства Швеции для дезинфекции эффективны: кипячение не меньше 5 минут; обработка в 4% растворе формалиновом не менее 20 мин.; обработка 70% раствором этанола не меньше 20 мин.; замораживание при температуре ниже –10 °С как минимум в тече-

ние суток. Положительные результаты дает хранение зимой снастей и других предметов для ловли в неотапливаемом помещении; тщательное просушивание в финской бане при температуре 60–80 °С: крупных предметов – минимум в течение 5 час., мелких – не меньше одного часа; просушивание на солнце или протягивание (например, лески) через сложенный кусок сухой материи (Аулио, 1984). Разработан комплекс мероприятий по охране природного генофонда раководства России, включающий обязательное проведение 2–3-месячных биопроб водоемов перед вселением здоровых раков, строгое соблюдение санитарно-гигиенических правил содержания водоема и своевременное сокращение плотности раков (Александрова, 2013; Александрова, Тарасов, 2014). Для разработки стратегии управления и контроля инвазионным процессом, в т.ч. в России важен мониторинг распространения возбудителя рачьей чумы, включающий картирование очагов.

Автор: Хляп Л.А., Осипов Ф.А., Омельченко А.В., Петросян В.Г.

Литература

Александрова Е.Н., Тарасов К.Л. Анализ некоторых особенностей биологии мицелиальных грибов в связи с профилактикой микозов речных раков // Успехи медицинской микологии. 2014. Т. 13. С. 358–361.

Александрова Е.Н. Об афаномикозе в связи с работами по восстановлению популяций российских речных раков подсемейства Astacinae // Успехи медицинской микологии. 2013. Т. 11. С. 388–391.

Аулио О. Книга рыболова-любителя. М.: Радуга, 1984. 288 с.

Грапмане Л.К., Кайре Л.Д. Инфекционные заболевания раков *Astacus astacus* в озерах и реках Латвийской ССР // Лимнология. Материалы 14-й конф. по изучению внутр. водоемов Прибалтики. Ин-т биологии АН Латв. ССР. Т.3. Ч. 2. Рига, 1968. С. 24–26.

Догель В.А. Чума раков (исторический обзор) // Сб. научн. тр. Гос. НИИ озерного и речного рыбного хозяйства Росрыбхоза. 1989. В. 300. С. 124–136.

Лаврентьева Г.М., Воронин В.Н. Диагностика и профилактика инфекционных заболеваний раков в условиях Северо-Запада России. Методич. указ. СПб.: ГосНИОРХ, 1994. 10 с.

Цукерзис Я.М. Речные раки. Вильнюс: Мокслас, 1989. 143 с.

Alderman D.J. Geographical spread of bacterial and fungal diseases of crustaceans // Revue Scientifique et Technique – Office International des Йpizooties. 1996. V. 15. № 2. P. 603–632.

Alderman D. Aphanomyces astaci (электронный ресурс) // DAISIE. Date Last Modified: December, 18th, 2006. http://www.europe-aliens.org/pdf/Aphanomyces_astaci.pdf (Downloaded 13/07/2018).

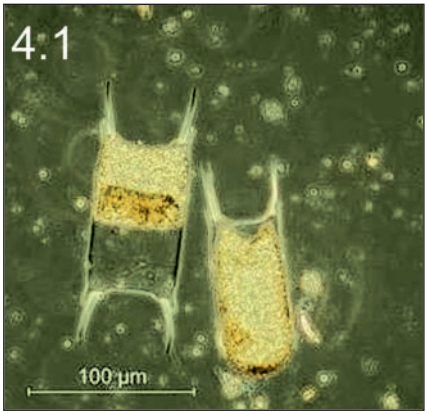
Flusskrebse E.E. Aliens. Neobiota in Osterreich. Bohlau Verlag, Wien. Wallner R. (Ed.), 2004. P. 148–156.

Evans L.H., Edgerton B.F. Pathogens, Parasites and Commensals. Oxfrord: Blackwell Science, 2002. P. 377–438.
Kozubikova E., Petrusek A., Duris Z., Martin M.P., Dieguez-Uribeondo J., Oidtmann B. The old menace is back: recent crayfish plague outbreaks in the Czech Republic // Aquaculture. 2008. V. 274. P. 208–217.
Soderhall K., Cerenius L. The crayfish plague fungus: Historiy and recent advances // Freshwater Crayfish. 1999. V. 12. P. 11–35.
Souty-Grosset C., Holdich D.M., Noel P.Y., Reynolds J.D., Haffner P. Atlas of crayfish in Europe. Museum national Histoire naturelle. Paris. 2006. V. 64. Ch. 4. P. 134–139.
Smith V., Sцderhдll K. Crayfish pathology: an overview // Freshwater Crayfish. 1986. V. 6. P. 199–211.
Unestam T. Resistance to the crayfish plague in some American, Japanese, and European crayfishes // Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm. 1969. V. 49. P. 202–209.

4. *Odontella chinensis* (Greville) Grunow, 1884 (=*Odontella sinensis*)

Одонтелла китайская / Chinese diatom

Систематическое положение: Царство – Хромисты, Chromista. Отдел – Бацилляриофита (диатомовые водоросли), Bacillariophyta. Класс – Медиофициевые, Mediophyceae. Порядок – Эуподисковые, Eupodiscales. Семейство – Эуподисковые, Eupodiscaceae. Род – Одонтелла, *Odontella*. Вид – Одонтелла китайская, *Odontella chinensis* (= *sinensis*).



Синонимы. *Biddulphia chinensis* Greville 1866, *Trieres chinensis* (Greville) M.P. Ashworth, E.C. Theriot in Ashworth et al., 2013.

Нативный ареал. Морская диатомовая водоросль, впервые описанная как *Biddulphia chinensis* с побережья Гонконга (Южно-Китайское море) (Greville, 1866). Впоследствии вид обнаружен в Сиамском заливе, Желтом и Восточно-Китайском морях.

Современный ареал. Кроме морских вод, указанных в нативном ареале, обнаружен у берегов Индии, в Персидском заливе и в Красном море. Как *Biddulphia chinensis* вид отмечен для Европы: Великобритания (Hendey, 1954, 1974) и Нидерланды (Veen et al., 2015); для Азии: Бангладеш (Ahmed et al., 2009), Ирак (Maulood et al., 2013), Китай (Gao et al., 2008), Корея (Jeong et al., 2017) и Тайвань (Shao, 2003–2014) (цит. по: Guiry, Guiry, 2018).

Как *Odontella chinensis* вид отмечен для Европы: Балтийское море (Hällfors, 2004), Черное море (Ясакова, 2010), Великобритания (Hartley, 1986; Sims, 1996), Германия (Гельголанд) (Hoppenrath, 2004), Нидерланды (Gittenberger et al., 2010; Veen et al., 2015) и Франция (Guilloux et al., 2013); для островов Атлантического океана: Канарские острова (Gil-Rodríguez et al., 2003); для Северной Америки: Виржиния (Makinen, Moisan, 2012), Канада (Mather et al., 2010) и Мексика (López-Fuerte, Siqueiros-Beltrones, 2016); для Южной Америки: Аргентина (Garibotti et al., 2011), Бразилия

Рис. 4.2. Распространение *Odontella chinensis* в Евразии. 1 – нативный ареал; 2 – места находок по GBIF.org: https://doi.org/10.15468/dl.xpu7g3/28 October 2018; 3 – известная область обитания (см. текст); 4 – обнаружение вида в России (по: Ясакова, 2010).

(Eskinazi-Leça et al., 2010) и Колумбия (Lozano-Duque et al., 2011); для Азии: Корея (Lee et al., 1995); для Австралии (McCarthy, 2013) и Новой Зеландии (Harper et al., 2012) (цит. по: Guiry, Guiry, 2018).

Как *Trieres chinensis* вид отмечен для Европы: Франция (Anon., 2018); для островов Атлантического океана: Канарские острова (Afonso-Carrillo, 2014); для Южной Америки: Аргентина (Lavigne et al., 2015) (цит. по: Guiry, Guiry, 2018).

На территории России вид обнаружен в балластных водах танкера, пришедшего в октябре 2009 г. в порт в северо-восточную часть Чёрного моря из Северного моря (Ясакова, 2010).

Пути и способы инвазии. Впервые как вселенец вид был обнаружен в датских водах в 1903 г. (Ostenfeld, 1908, 1909). Далее попал в Северное море, Британский канал (1909) и Ирландское море (1909). Распространение происходит с морскими течениями и балластными водами. Обнаружение *O. chinensis* в балластных водах некоторых танкеров, заходивших под погрузку в порт Новороссийск, и других новых видов планктонных водорослей в районах интенсивного сброса балласта дает возможность предположить, что одним из путей вселения чужеродных видов фитопланктона в Чёрное море является коммерческое судоходство (Ясакова, 2010).

Местообитание. Прибрежный планктон, реже открытые части морей и океанов; может развиваться как эпифит на макрофитах. Оптимальная температура от 2 до 12 °С, соленость от 27 до 35‰, однако может развиваться и при температурах 1–27 °С и солености 2–35‰.

Особенности биологии. Клетки *O. chinensis* одиночные или собраны в прямые или зигзагообразные колонии; клетки содержат множество хлоропластов. Размножение вегетативное и половое. Вегетативное размножение происходит путем деления клетки, при этом дочерним клеткам достается только одна половина панциря, а вторую (меньшую) половину клетка достраивает заново. Таким образом, в результате вегетативного размножения происходит уменьшение размеров клеток одонтелл. Восстановление их размеров происходит за счет полового воспроизведения. При половом размножении в одних клетках развиваются мужские гаметы (сперматозоиды), в других – женские гаметы (яйцеклетки). После слияния мужских и женских гамет образуется зигота, которая формирует ауксоспору. Ауксоспора – это стадия жизненного цикла диатомовых водорослей, представляющая собой растущую зиготу. Далее из ауксоспор развиваются сначала инициальные клетки, а затем – вегетативные клетки. Ауксоспоры выполняют функцию восстановления размера клеток, постоянно уменьшающегося в ходе вегетативного размножения.

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Вид способен быстро размножаться и достигать высокой плотности (вызывать "цветение" воды), подавляя развитие остальных видов фитопланктона.

Контроль. Механические, химические и биологические методы борьбы не разработаны. Мониторинг распространения *O. chinensis* уже начался в нескольких европейских странах и созданы предварительные картосхемы распространения этого вида. По-видимому, сокращение сброса, обработку балластных вод и очистку корпусов судов можно считать профилактическими мерами против трансконтинентального распространения вида. В целом можно отметить, что на сегодняшний день, вид изучен не достаточно и требуются дальнейшие исследования.

Авторы: Гололобова М.А., Фенёва И.Ю.

Литература

Ясакова О.Н. Новые виды в составе фитопланктона Северо-Восточной части Чёрного моря // Российский журнал биологических инвазий. 2010. Т. 3. № 4. С. 90–97.

Afonso-Carrillo J. Lista actualizada de las algas marinas de las islas Canarias. Las Palmas: Elaborada para la Sociedad Española de Ficología (SEF), 2014. 64 p.

Ahmed Z.U., Khondker M., Begum Z.N.T. et al. Algae: Charophyta – Rhodophyta (Achnanthaceae – Vaucheriaceae) // Encyclopedia of flora and fauna of Bangladesh / Ed. Z.U. Achmed. Dhaka: Asiatic Society of Bangladesh, 2009. V. 4. 544 p.

Anon. Muséum national d'Histoire naturelle (Электронный документ) // National Inventory of Natural Heritage. 2003–2018. // (https://inpn.mnhn.fr). Проверено 11.10.2018.

Ashworth M.P., Nakov T., Theriot, E.C. Revisiting Ross and Sims (1971); toward a molecular phylogeny of the Biddulphiaceae and Eupodiscaceae (Bacillariophyceae) // Journal of Phycology. 2013. V. 49. № 6. P. 1207–1222.

Eskinazi-Leça E., Gonçalves da Silva Cunha M.G., Santiago M.F. et al. Bacillariophyceae // Catálogo de plantas e fungos do Brasil. Vol. 1. / Eds R.C. Forzza et al. Rio de Janeiro: Andrea Jakobsson Estúdio: Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2010. P. 262–309.

Gao Y., Chen C., Sun L. et al. Diatomeae (Bacillariophyta), Chrysophyta, Cryptophyta, Xanthophyta, Prymnesiophyta (Haptophyta) // Checklist of biota of Chinese seas / Ed. R. Liu. Beijing: Science Press, Academia Sinica, 2008. 1267 p.

Garibotti I.A., Ferrario M.E., Almandoz G.O. et al. Seasonal diatom cycle in Anegada Bay, El Rincón estuarine system, Argentina // Diatom Research. 2011. V. 26. № 2. P: 227–241.

Gil-Rodríguez M.C., Haroun R., Ojeda Rodríguez A. et al. Proctoctista // Lista de especies marinas de Canarias (algas, hongos, plantas y animales) / Eds L. Moro, J.L. Martín, M.J. Garrido, I. Izquierdo. Las Palmas: Consejería de Política Territorial y Medio Ambiente del Gobierno de Canarias, 2003. P. 5–30.

Gittenberger A., Rensing M., Stegenga H. et al. Native and non-native species of hard substrata in the Dutch Wadden Sea // Nederlandse faunistische Mededelingen. 2010. № 33. P. 21–75.

Greville R.K. Descriptions of new and rare diatoms. Series XX // Transactions of the Microscopical Society of London, New Series. 1866. V. 14. P. 77–86.

Guilloux L., Rigaut-Jalabert F., Jouenne F. et al. An annotated checklist of marine phytoplankton taxa at the SOMLIT-Astan time series off Roscoff (Western Channel, France): data collected from 2000 to 2010 // Cahiers de Biologie Marine. 2013. V. 54. 247–256.

Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase (Электронный документ) // World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway // (http://www.algaebase.org). Проверено 05.10.2018.

Hällfors G. Checklist of Baltic Sea phytoplankton species (including some heterotrophic protistan groups) // Baltic Sea Environment Proceedings. 2004. № 95. 208 p.

Harper M.A., Cassie Cooper V., Chang F.H. et al. Phylum Ochrophyta: brown and golden-brown algae, diatoms, silicioflagellates, and kin // New Zealand inventory of biodiversity. V. 3. Kingdoms Bacteria, Protozoa, Chromista, Plantae, Fungi / Eds D.P. Gordon. Christchurch: Canterbury University Press, 2012. P. 114–163.

Hartley B. [In collaboration with Ross R., Williams D.M.] A check-list of the freshwater, brackish and marine diatoms of the British Isles and adjoining coastal waters // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 1986. V. 66. № 3. P. 531–610.

Hendey N.I. A preliminary check-list of British marine diatoms // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 1954. V. 33. P. 537–560.

Hendey N.I. A revised check-list of the British marine diatoms // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 1974. V. 54. P. 277–300.

Hoppenrath M. A revised checklist of planktonic diatoms and dinoflagellates from Helgoland (North Sea, German Bight) // Helgoland Marine Research. 2004. V. 58. № 4. P. 243–251.

Jeong H.J., Lim A.S., Lee K. et al. Ichthyotoxic *Cochlodinium polykrikoides* red tides offshore in the South Sea, Korea in 2014: I. Temporal variations in three-dimensional distributions of red-tide organisms and environmental factors // Algae. An International Journal of Algal Research. 2017. V. 32. № 2. P. 101–130.

Lavigne A.S., Sunesen I., Sar E.A. Morphological, taxonomic and nomenclatural analysis of species of *Odontella*, *Trieres* and *Zygoceros* (Triceratiaceae, Bacillariophyta) from Anegada Bay (Province of Buenos Aires, Argentina) // Diatom Research. 2015. V. 30. № 4. P. 307–331.

Lee K., Choi J.K., Lee J.H. Taxonomic studies on diatoms in Korea. II. Check-list // Korean Journal of Phycology. 1995. V. 10 (Suppl.). P. 13–89.

López-Fuerte F.O., Siqueiros-Beltrones D.A. A checklist of marine benthic diatoms (Bacillariophyta) from Mexico // Phytotaxa. 2016. V. 282. № 3. P. 201–258.

Lozano-Duque Y., Vidal L.A., Navas S. G.R. Listado de Diatomeas (Bacillariophyta) registradas para el Mar Caribe Colombiano // Boletin de Investigaciones Marinas y Costeras. 2011. V. 39. № 1. P. 83–116.

Makinen C.P., Moisan T.A.H. Phytoplankton assemblage patterns in the southern Mid-Atlantic Bight // Botanica Marina. 2012. V. 55. № 5. P. 445–457.

Mather L., MacIntosh K., Kaczmarska I. et al. A checklist of diatom species reported (and presumed native) from Canadian coastal waters // Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences. 2010. V. 2881. P. 1–78.

Maulood B.K., Hassan F.M., Al-Lami A.A. et al. Checklist of algal flora in Iraq. Baghdad: Ministry of Environment, 2013. 97 p.

McCarthy P.M. Census of Australian Marine Diatoms (Электронный документ) // Australian Biological Resources Study, Canberra. 2013 // (http://www.anbg.gov.au/abrs/Marine_Diatoms/index.html). Проверено 10.10.2018.

Ostenfeld C.H. Immigration of a plankton diatom into a quite new area within recent years: *Biddulphia sinensis* in the North Sea waters // Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie. 1909. V. 2. P. 362–374.

Ostenfeld C.H. On the immigration of *Biddulphia sinensis* Grev. and its occurrence in the North Sea during 1903-1907 // Meddelelser fra Kommissionen for Havundersøgelser, Ser. Plankton. 1908. V. 1. № 6. P. 1–25.

Shao K.T. Catalogue of Life in Taiwan (Электронный документ) // Web electronic publication. 2003-2014 // (http://taibnet.sinica.edu.tw). Проверено 08.10.2018.

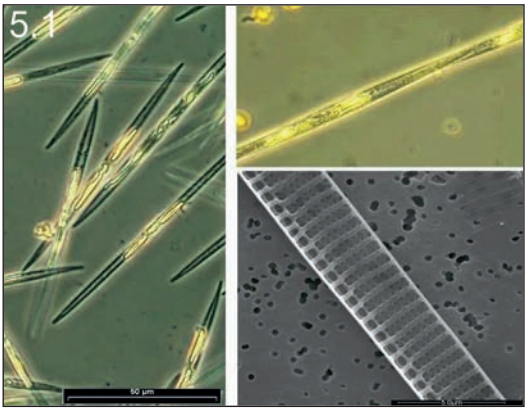
Sims P.A. (ed.) An atlas of British diatoms arranged by B. Hartley based on illustrations by H.G. Barber and J.R. Carter. Bristol: Biopress Ltd., 1996. 601 p.

Veen A., Hof C.H.J., Kouwets F.A.C. et al. Taxa Watermanagement the Netherlands (TWN). Laboratory for Hydrobiological Analysis (Электронный документ) // Rijkswaterstaat. Checklist dataset. 2015 // (http://ipt.nlbif.nl/ipt/resource?r=checklist-twn). Проверено 08.10.2018.

5. *Pseudo-nitzschia calliantha* Lundholm, Moestrup & Hasle, 2003

Псевдонитшия каллианта / Pseudo-nitzschia calliantha

Систематическое положение: Царство – Хромисты, Chromista**.** Отдел – Бацилляриофита (диатомовые водоросли), Bacillariophyta**.** Класс – Бацилляриофициевые, Bacillariophyceae. Порядок – Бацилляриевые, Bacillariales. Семейство – Бацилляриевые, Bacillariaceae. Вид – Псевдонитшия каллианта, *Pseudo-nitzschia calliantha*.



Синонимы. Нет.

Нативный ареал. Морская диатомовая водоросль; типовое место обитания – побережье Дании (Эйб, Исефьорд, остров Зиланд) (Lundholm et al., 2003). Регион происхождения не установлен.

Современный ареал. *P. calliantha* имеет широкий ареал и является, по-видимому, космополитом (Lundholm et al., 2003). Вид отмечен для Арктики: о-в Хершел, Канада (Lundholm et al., 2003); для Европы: Черное море (Рябушко и др., 2008; Lundholm et al., 2003; Besiktepe et al., 2008), Великобритания (Lundholm et al., 2003), Греция (Moschandreou, Nikolaidis, 2010), Дания (Lundholm et al., 2003, 2012), Испания (Lundholm et al., 2003), Италия (Lundholm et al., 2003; Caroppo et al., 2005), Норвегия (Lundholm et al., 2003), Португалия (Churro et al., 2009), Румыния (Lundholm et al., 2003), Словения (Lundholm et al., 2003), Турция (Bargu et al., 2002; Tas et al., 2016), Франция (Quiroga, 2006; Anon, 2017), Хорватия (Lundholm et al., 2003; Buric et al., 2008); для островов Атлантического океана: Бермудские острова (Lundholm et al., 2003); для Северной Америки: Мэриленд (Lundholm et

Рис. 5.2. Инвазионная часть ареала псевдонитшии каллианты (*Pseudo-nitzschia calliantha*) в Евразии. Места находок по: 1 – GBIF (25 October 2018) Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.xowuhn; 2 – литературным данным (см. текст).

al., 2012), Новая Шотландия (Lundholm et al., 2003), Нью-Брансуик (Lundholm et al., 2012), остров Принца Эдуарда (Lundholm et al., 2003), Северная Каролина (Lundholm et al., 2012), Флорида (Lundholm et al., 2003); для Южной Америки: Бразилия (Eskinazi-Leça et al., 2010), Чили (Lundholm et al., 2003; Alvarez et al., 2009); для Африки: Тунис (Sahraoui et al., 2011; Lundholm et al., 2012); для Азии: Россия, Дальний Восток (Orlova et al., 2008; Stonik et al., 2011); для Юго-Восточной Азии: Вьетнам (Lundholm et al., 2003; Hasle, Lundholm, 2005; Lundholm et al., 2006), Малайзия (Teng et al., 2013); для Австралии (McCarthy, 2013), Тасмании и Новой Зеландии (Lundholm et al., 2003; Ajani et al., 2013; Guiry, Guiry, 2018).

В России вид *P. calliantha* обнаружен в составе фитопланктона Чёрного моря (в прибрежных водах Крыма, в районе г. Севастополь) (Рябушко и др., 2008; Besiktepe et al., 2008). Кроме того, этот вид широко распространен вдоль юго-восточного побережья России: *P. calliantha* отмечена в заливе Петра Великого (северо-западная часть Японского моря) (Orlova et al., 2008) и Охотском море (Stonik et al., 2011).

Пути и способы инвазии. Распространение с морскими течениями, балластными водами и аквакультурой (Lelong et al., 2012).

Местообитание. Морской планктон; развивается в побережьях морей, лагун, заливов, а также обнаружен в открытых частях морей и океанов.

Особенности биологии. *P. calliantha* – колониальная диатомовая водоросль; колонии имеют вид длинных цепочек, состоящих из прочно соединенных клеток; отдельные клетки имеют линейную форму. Каждая клетка содержит по два хлоропласта. Размножение вегетативное и половое. Вегетативное размножение происходит путем деления клетки, при этом дочерним клеткам достается только одна половина панциря, а вторую (меньшую) половину клетка достраивает заново. Таким образом, в результате вегетативного размножения происходит уменьшение размеров клеток псевдонитшии. При половом размножении в каждой клетке (гаметангии) развивается по две неподвижные гаметы. После слияния гамет образуется зигота, которая формирует ауксоспору, представляющую собой растущую зиготу. Далее из ауксоспор развиваются сначала инициальные клетки, а затем – вегетативные. Ауксоспоры выполняют функцию восстановления размера клеток, постоянно уменьшающегося в ходе вегетативного размножения.

Влияние вида на другие виды, экосистемы и человека. Диатомовые водоросли рода *Pseudo-nitzschia* широко распространены и нередко доминируют в прибрежных морских водах всех биогеографических зон Мирового океана. Многие виды этого рода продуцируют нейротоксин – домоевую кислоту (ДК), растворимую в воде. Токсин передается по пищевым

цепям и вызывает отравления людей, а также гибель животных. ДК вызывает амнезическое отравление у человека, морских млекопитающих и птиц (Lelong et al., 2012). В связи с увеличением потребления морепродуктов и развитием аквакультуры проблемы, связанные с токсичностью диатомовых водорослей, становятся актуальными в России (Вершинин, Орлова, 2008). Начиная с 1992 г., в прибрежных водах Японского моря, а также у берегов острова Сахалин, где находятся хозяйства марикультуры и рекреационные зоны, регулярно отмечают случаи "цветения" воды, вызываемые *Pseudo-nitzschia*. Однако при изучении штаммов видов *P. calliantha*, выделенных из залива Петра Великого в культуре, ДК в них не была обнаружена (Orlova et al., 2008).

Контроль. Один из важных аспектов управления и контроля сводиться к созданию картосхем пространственного размещения псевдонитшии и разработки специальной программы мониторинга. Сокращение сброса балластных вод и очистку корпусов судов можно считать профилактическими мерами против этой диатомовой водоросли. Для предотвращения отравлений токсином, выделяемым видами *Pseudo-nitzscia*, используются мониторинговые программы, в том числе, контроль над уровнем ДК в аквакультуре с использованием разных методов (Trainer et al., 2012). Механические, химические и биологические методы борьбы не разработаны. Поскольку вид распространяется с водными течениями, сдерживание или зонирование этого вида практически невозможно.

Авторы: Гололобова М.А., Фенёва И.Ю.

Литература

Вершинин А.О., Орлова Т.Ю. Токсичные и вредные водоросли в прибрежных водах России // Океанология. 2008. Т. 48. № 4. С. 568–582.

Рябушко Л. И., Бесиктепе С., Едигер Д. и др. Токсичная диатомовая водоросль *Pseudo-nitzschia calliantha* Lundholm, Moestrup et Hasle из Чёрного моря: Морфология, таксономия, экология // Морський екологічний журнал. 2008. Т. 7. № 3. С. 51–60.

Ajani P., Murray S., Hallegraeff G. et al. The diatom genus *Pseudo-nitzschia* (Bacillariophyceae) in New South Wales, Australia: morphotaxonomy, molecular phylogeny, toxicity, and distribution // Journal of Phycology. 2013. V. 49. № 4. P. 765–785.

Alvarez G., Uribe E., Quijano-Scjeggia S. et al. Domoic acid production by *Pseudo-nitzschia australis* and *Pseudo-nitzschia calliantha* isolated from North Chile // Harmful Algae. 2009. V. 8. № 6. P. 938–945.

Anon. Muséum national d'Histoire naturelle (Электронный документ) // National Inventory of Natural Heritage. 2017 // (https://inpn.mnhn.fr). Проверено 11.10.2018.

Bargu S., Koray T., Lundholm N. First report of *Pseudo-nitzschia calliantha* Lundholm, Moestrup and Hasle 2003, a new potentially toxic species from Turkish coasts // European Union Journal of Fisheries & Aquatic Sciences. 2001. V. 19. P. 479–483.

Besiktepe S., Ryabushko L., Ediger D. et al. Domoic acid production by *Pseudo-nitzschia calliantha* Lundholm, Moestrup et Hasle (Bacillariophyta) isolated from the Black Sea // Harmful Algae. 2008. V. 7. № 4. P. 438–442.

Buric Z., Vilicic D., Mihalic K.C. et al. *Pseudo-nitzschia* blooms in the Zrmanja River estuary (Eastern Adriatic Sea) // Diatom Research. 2008. V. 23. № 1. P. 51–63.

Caroppo C., Congestri R., Bracchini L. et al. On the presence of *Pseudo-nitzschia calliantha* Lundholm, Moestrup et Hasle and *Pseudo-nitzschia delicatissima* (Cleve) Heiden in the Southern Adriatic Sea (Mediterranean Sea, Italy) // Journal of Plankton Research. 2005. V. 27. № 8. P. 763–774.

Churro C.I., Carreira Cátia C., Rodrigues F.J. et al. Diversity and abundance of potentially toxic *Pseudo-nitzschia* Peragallo in Aveiro coastal lagoon, Portugal and description of a new variety, *P. pungens* var. *aveirensis* var. nov. // Diatom Research. 2009. V. 24. № 1. P. 35–62.

Eskinazi-Leça E., Gonçalves da Silva Cunha M.G., Santiago M.F. et al. Bacillariophyceae // Catálogo de plantas e fungos do Brasil / Eds R.C. Forzza et al. Rio de Janeiro: Andrea Jakobsson Estúdio: Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2010. V. 1. P. 262–309.

Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase (Электронный документ) // World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. 2018 // (http://www.algaebase.org). Проверено 05.10.2018.

Hasle G.R., Lundholm N. *Pseudo-nitzschia seriata* f. *obtusa* (Bacillariophyceae) raised in tank based on morphological, phylogenetic and distributional data // Phycologia. 2005. V. 44. № 6. P. 608–619.

Lelong A., Hégaret H., Soudant P. et al. *Pseudo-nitzschia* (Bacillariophyceae) species, domoic acid and amnesic shellfish poisoning: revisiting previous paradigms // Phycologia. 2012. V. 51. № 2. P. 168–216.

Lundholm N., Bates S.S., Baugh K.A. et al. Cryptic and pseudo-cryptic diversity in diatoms – with descriptions of *Pseudo-nitzschia hasleana* sp. nov. and *P. fryxelliana* sp. nov. // Journal of Phycology. 2012. V. 48. № 2. P. 436–454.

Lundholm N., Moestrup Ø., Hasle G.R. et al. A study of the *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima*/*cuspidata* complex (Bacillariophyceae): What is *P. pseudodelicatissima*? // Journal of Phycology. 2003. V. 39. № 4. P. 797–813.

Lundholm N., Moestrup Ø., Kotaki Y. et al. Inter- and intraspecific variation of the *Pseudo-nitzschia delicatissima*-complex (Bacillariophyceae) illustrated by rRNA probes, morphological data and phylogenetic analyses // Journal of Phycology. 2006. V. 42. № 2. P. 464–481.

McCarthy P.M. Census of Australian Marine Diatoms (Электронный документ) // Australian Biological Resources Study, Canberra. 2013 // (http://www.anbg.gov.au/abrs/Marine_Diatoms/index.html). Проверено 10.10.2018.

Moschandreou K.K., Nikolaidis G. The genus *Pseudo-nitzschia* (Bacillariophyceae) in Greek coastal waters // Botanica Marina. 2010. V. 53. № 2. P. 159–172.

Orlova T.Y., Stonnik I.V., Aizdaicher N.A. et al. Toxicity, morphology and distribution of *Pseudo-nitzschia calliantha*, *P. multistriata* and *P. multiseries* (Bacillariophyta) from the northwestern Sea of Japan // Botanic Marina. 2008. V. 51. № 4. P. 297–306.

Quiroga I. *Pseudo-nitzschia* blooms in the Bay of Banyuls-sur-Mer, northwestern Mediterranean Sea // Diatom Research. 2006. V. 21. № 1. P. 91–104.

Sahraoui I., Bates S.S., Bouchouicha D. et al. Toxicity of *Pseudo-nitzschia* populations from Bizerte Lagoon, Tunisia, southwest Mediterranean, and first report of domoic acid production by *P. brasiliana* // Diatom Research. 2011. V. 26. № 3. P. 293–303.

Stonik I.V., Orlova T.Y., Lundholm N. Diversity of *Pseudo-nitzschia* H. Peragallo from the western North Pacific // Diatom Research. 2011. V. 26. № 1. P. 121–134.

Tas S., Dursun F., Aksu A. et al. Presence of the diatom genus *Pseudo-nitzschia* and particulate domoic acid in the Golden Horn Estuary (Sea of Marmara, Turkey) // Diatom Research. 2016. V. 31. № 4. P. 339–349.

Teng S.T., Leaw C.P., Lim H.C. et al. The genus *Pseudo-nitzschia* (Bacillariophyceae) in Malaysia, including new records and a key to species inferred from morphology-based phylogeny // Botanica Marina. 2013. V. 56. № 4. P. 375–398.

Trainer V.L., Bates S.S., Lundholm N. et al. *Pseudo-nitzschia* physiological ecology, phylogeny, toxicity, monitoring and impacts on ecosystem health // Harmful Algae. 2012. V. 14. P. 271–300.

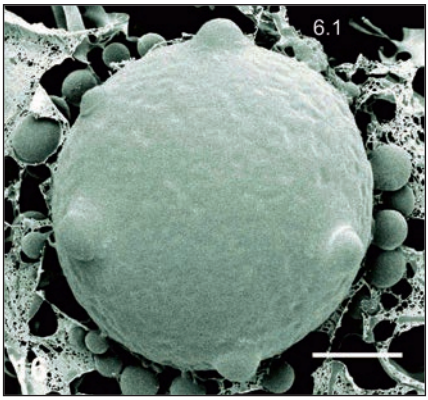
ГРИБЫ

6. *Batrachochytrium dendrobatidis* Longcore, Pessier et Nichols, 1999

Лягушачий грибок-убийца / Amphibian chytrid fungus

Систематическое положение. Царство – Грибы, Mycota; Отдел – Хитридиомицеты, Chytridiomycota; Класс – Хитридиомицеты, Chytridiomycetes; Порядок – Ризофидиевые, Rhizophydiales; Семейство – не отнесен ни к одному из семейств; Вид – Лягушачий грибок-убийца, *Batrachochytrium dendrobatidis.*

Основные синонимы. Chytrid frog fungus.



Нативный ареал. Не установлен. Предположительно Восточная Азия (O'Hanlon et al., 2018).

Современный ареал. К настоящему времени распространен на всех континентах за исключением Антарктиды. Проник практически во все страны Северной и Южной Америк (за исключением Гайаны, Гвианы, Парагвая и Суринама). В Африке обнаружен, главным образом, в южной части континента (Габон, Кения, Конго, Свазиленд, Уганда, ЮАР), в Азии – во Вьетнаме, Лаосе, Индии, Индонезии (на о. Ява), Китае, Филиппинах, Шри Ланке, Южной Корее, Японии, а также в Австралии, Малайзии (на полуострове Малайзия), Новой Зеландии. В Европе впервые выявлен в Испании, теперь известен во многих странах: Австрия, Великобритания, Бельгия, Венгрия, Германия, Нидерланды, Греция, Дания, Испания, Италия, Польша, Португалия, Румыния, Словакия, Словения, Финляндия, Франция, Хорватия, Чехия, Швейцария и Эстония (Swei et al., 2011; Olson et al., 2013; Balaz et al., 2014 и др.).

В 2000-х гг. предпринимались попытки обнаружения *B. dendrobatidis* на территории России. Диагностике были подвергнуты несколько видов амфибий (*Bufo gargarizans, Rana amurensis*, *R. dybowskii, R. temporaria* и *Salamandrella schrenkii*), однако все пробы оказались отрицательными

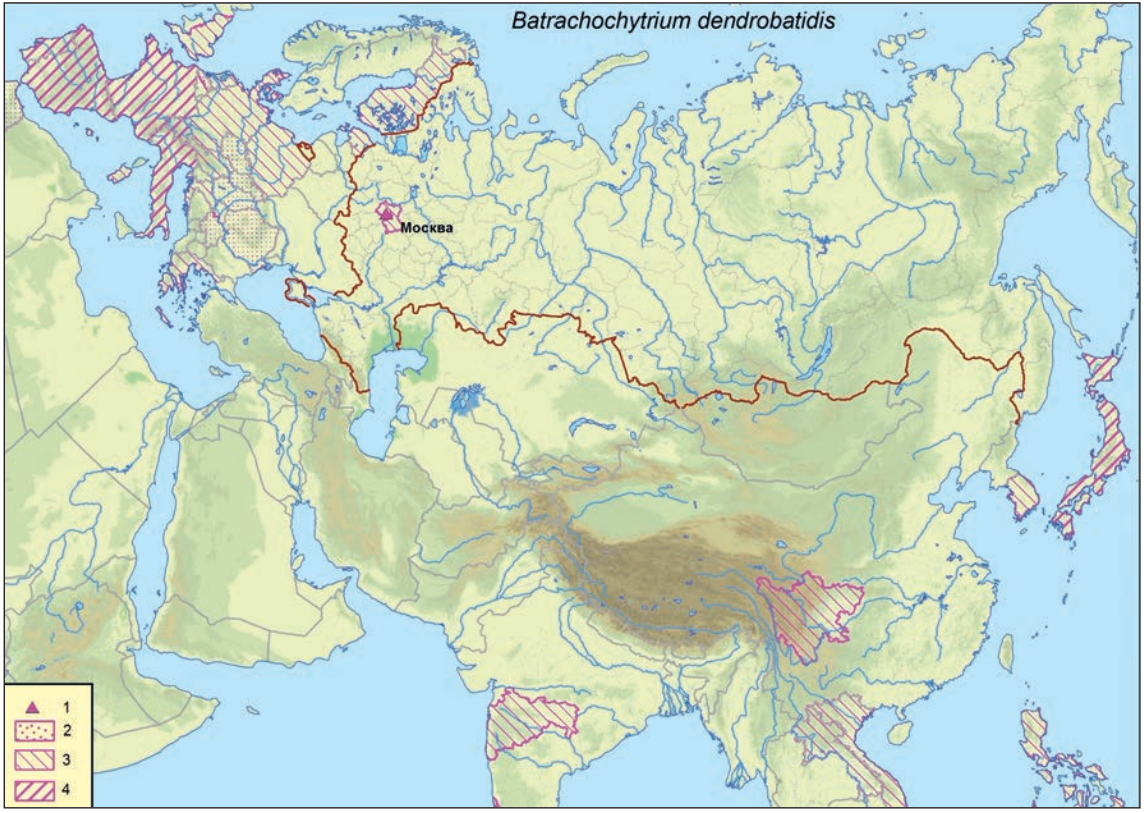


Рис. 6.2. Современное распространение *Batrachochytrium dendrobatidis* в Евразии. 1 – место обнаружения в России. Страны (в Китае и Индии – провинции, в России – области), где распространен: 2 – локально; 3 – присутствует; 4 – широко.

(Ouellet et al. 2005; Civis et al. 2013). На Среднем Урале на основании внешнего осмотра головастиков *R. arvalis* было выдвинуто предположение, что повреждения их ротового аппарата могли возникнуть вследствие хитридиомикоза (Трубецкая, 2009). Первая подтвержденная при помощи молекулярных методов находка лягушачьего грибка-убийцы *B. dendrobatidis* в России была сделана в Московской области при изучении причин массовой гибели головастиков и матаморфизирующих особей серой жабы *Bufo bufo* (Reshetnikov et al., 2014).

Пути и способы инвазии. *Batrachochytrium dendrobatidis* был открыт в 1999 г. и стал рассматриваться в качестве опасного патогена амфибий (Berger et al., 1999; Longcore et al., 1999). Наиболее ранняя находка сделана на музейных экземплярах шпорцевых лягушек *Xenopus* spp., собранных в Африке в 1938 г. Шпорцевые лягушки переносят хитридиомикоз бессимптомно, то есть могут быть носителями этого заболевания. Начиная с 1934 г. эти лягушки в больших количествах экспортировались по всему миру для научных исследований в области иммунологии и позже – эмбриологии и молекулярной биологии, а также для целей аквариумистики, что предположительно привело к распространению грибка-убийцы. Однако, по последним данным наибольшее генетическое разнообразие данного грибка отмечено в Восточной Азии, и этот географический регион предложено считать очагом распространения данного патогенна по всему миру (O'Hanlon et al., 2018). Первый подтвержденный случай хитридиомикоза амфибий в Северной Америке установлен для зеленых лягушек *Lithobates clamitans*, отловленных в 1961 г. в Квебеке (Канада) (Weldon et al. 2004). В Европе впервые (1997) найден в Испании у жабы-повитухи *Alytes obstetricans* (Bosch et al., 2001), в последующие годы область обнаружения расширялась на восток.

В водоемах может сохраняться более месяца в отсутствие хозяев (Johnson, Speare, 2005). Предполагается, что зооспоры могут переноситься из водоема в водоем с водой, частицами субстрата или любыми предметами, особенно влажными, такими как рыболовные снасти, а также на перьях околоводных птиц (Johnson, Speare, 2005). Исследователи отмечают стремительное продвижение «волны» заболевания. Так, скорость распространения возбудителя хитридиомикоза в Коста-Рике в Центральной Америке была оценена в 30 км/год, в Австралии – в 100 км/год (Lips et al., 2006; Pounds et al., 2006).

Векторами распространения могут быть торговля амфибиями (De Paula et al., 2012) и расселение чужеродных видов земноводных, наиболее успешные из которых (африканская гладкая шпорцевая лягушка *Xenopus laevis*, американская лягушка-бык *Lithobates catesbeianus* и жаба-ага *Bufo*

marinus) переносят хитридиомикоз бессимптомно и могут быть носителями этой опасной инфекции (Lawrence, 2008). В России нельзя исключить распространение грибка-убийцы вместе с инвазионным видом земноводных – озерной лягушкой *Pelophylax ridibundus* (Fisher, Garner, 2007). Однако достоверных данных о происхождении и масштабах распространения этого грибка в России не имеется.

Местообитание. Стоячие и проточные пресные водоемы. В некоторых зараженных водоемах может присутствовать круглогодично, при этом плотность зооспор в конкретном водоеме может колебаться в течение года от 100 до 3 000 000 зооспор на литр воды (Chestnut et al., 2014).

Особенности биологии. Грибок поражает кожные покровы личиночных и взрослых амфибий, питаясь кератином. Сидячая стадия в коже хозяина представлена зооспорангиями. *B. dendrobatidis* диплоидный и размножается бесполым способом. Спорангии продуцируют свободно плавающие зооспоры (Johnson and Spreare, 2003), которые способны к хемотаксису и могут двигаться по направлению к потенциальному хозяину (Moss et al., 2008). Зооспоры оседают на том же хозяине или на новом, если таковой доступен, прикрепляются к кожным покровам хозяина и трансформируются в зооспорангии с ризоидами. Приблизительно через 4 дня зооспорангии продуцируют до 300 зооспор и цикл размножения повторяется (Lawrence, 2008).

Оптимальная кислотность среды для грибка-убийцы pH 6–7. При pH<6 он плохо растет в лабораторных условиях, но способен выживать в тканях хозяина. В культуре этот грибок растет при 4–25 °C, но наиболее быстрый рост наблюдается при 17–25 °C. По-видимому, при этих температурах грибок может проявлять наибольшую патогенность. При температурах более 28 °C и ниже 10 °C рост прекращается или замедляется. При температуре свыше 29 °C погибает через неделю (Longcore et al., 1999; Piotrowski et al. 2004).

Зооспоры сохраняют жизнеспособность в озерной воде до 7 недель и несколько дольше в мокром речном песке. Однако не переносят полного обсыхания и в сухой среде все 100% спор гибнут уже через 3 часа. Поэтому маловероятно длительное обитание данного грибка в эфемерных водоемах (Johnson and Speare 2003; 2005).

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Заболевание хитридиомикоз, вызываемое лягушачьим грибком-убийцей *B. dendrobatidis*, обладает высокой контагиозностью и низкой специфичностью: поражает более 500 видов земноводных из отрядов Anura и Caudata (Olson et al., 2013). Грибок развивается в кожных покровах хозяина, питаясь кератином. При этом нарушается электролитический транспорт через эпидер-

мис земноводного, концентрации натрия и калия в клеточной плазме снижаются, гибель животного наступает через несколько дней после заражения (Voyles et al., 2009). Поскольку размножение грибка связано с водоемами, заболеванию чаще подвержены водные виды земноводных по сравнению с наземными видами или теми, у которых личиночный период сравнительно короток (Pearl et al., 2007). Некоторые виды амфибий и даже рептилий могут быть переносчиками инфекции (Kilburn et al., 2011; Miaud et al., 2016). Однако свободноплавающие зооспоры этого грибка уничтожаются зоопланктонными организмами (*Daphnia* spp.), что может снижать процент зараженных головастиков земноводных (Loyau et al., 2015). *B. dendrobatidis* опосредованно влияет на наземные экосистемы, поскольку большинство земноводных, подверженных хитридиомикозу, являются компонентами как водных, так и наземных экосистем.

Грибок-убийца рассматривается в качестве причины вымирания ряда популяций амфибий, а также нескольких эндемичных видов земноводных. В США с распространением этого грибка связывают существенное сокращение популяций жаб и одного вида лягушек: *Bufo baxtery, B. boreas, B. canorus, Rana mucosa* (Pearl et al., 2007). Возможно, послужил причиной вымирания оранжевой жабы *Bufo periglenes* в Коста Рике, двух видов так называемых заботливых (вынашивают молодь внутри желудка) лягушек *Rheobatrachus* spp. в Австралии (Daszak et al., 1999). В России ряд земноводных находятся в угрожаемом положении (Кузьмин, 1999), поэтому распространение этого патогена в нашей стране крайне нежелательно.

Контроль. Амфибии, продаваемые в зоомагазинах, а также чужеродные виды амфибий могут быть инфицированы грибком-убийцей, поэтому, при поступлении этих животных в любительские коллекции или в научные виварии, они должны находиться под особым наблюдением в течение карантинного периода. При подозрении на присутствие инфекции у лабораторных амфибий показано применение ванночек с фунгицидными препаратами (De Paula et al., 2012; Miaud et al., 2016).

При организации профилактических мероприятий необходимо иметь в виду, что распространение зооспор данного грибка может происходить посредством переноса от водоема к водоему воды, частиц влажного субстрата или водных растений, а также на поверхности непросушенных рыболовных снастей (Johnson and Speare 2003; 2005). Перед применением в новом водоеме, рыболовные снасти необходимо просушивать: выдерживать совершенно сухими >4 часов. Желательно при температуре свыше 30 °C, что часто достижимо под прямыми солнечными лучами.

Авторы: Решетников А.Н., Зиброва М.Г.

Литература

Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР. М: КМК, 1999. 298 с.

Трубецкая Е.А. Инфекционное поражение кератиновых структур ротового аппарата личинок *Rana arvalis* Nills. на Среднем Урале // В сб.: Животный мир горных территорий. Мат. междунар. конференции, г. Нальчик, 2009 / Отв. ред. В.В. Рожнов, Ф.А Темботова, В.И. Ланцов, К.Г. Михайлов. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. С. 489–494.

Balaz V., Voros J., Civis P., Vojar J., Hettyey A., Sos E., Dankovics R., Jehle R., Christiansen D.G., Clare F., Fisher M.C., Garner T.W., Bielby J. Assessing risk and guidance on monitoring of *Batrachochytrium dendrobatidis* in Europe through identification of taxonomic selectivity of infection // Conservation Biology. 2014. V. 28. № 1. P. 213–223.

Berger L., Speare R., Hyatt A. Chytrid fungi and amphibian declines: Overview, implications and future directions // In: Declines and Disappearances of Australian Frogs / Ed. A. Campbell. Canberra: Environment Australia, 1999. P 23–33.

Berger L., Hyatt A.D., Speare R., Longcore J.E. Life cycle stages of the amphibian cytrid *Batrachochytrium dendrobatidis* // Diseases of Aquatic Organisms. 2005. № 68. P. 51–63.

Bosch J., Martínez-Solano I. Chytrid fungus infection related to unusual mortalities of *Salamandra salamandra* and *Bufo bufo* in the Pecalara Natural Park, Spain // Oryx. 2006. V. 40. № 1. P. 84–89.

Bosch J., Martínez-Solano I., García-París M. Evidence of a chytrid fungus infection involved in the decline of the common midwife toad (*Alytes obstetricans*) in protected areas of central Spain // Biological Conservation. 2001. № 97. P. 331–337.

Chestnut T., Anderson C., Popa R., Blaustein A., Voytek M., Olson D., Kirshtein J. Heterogeneous occupancy and density estimates of the pathogenic fungus *Batrachochytrium dendrobatidis* in waters of North America // PLoS ONE. 2014. V. 9. № 9. P. e106790.

Civis P., Vojar J., Balaz V., Kohutka A., Ulbrichova I., Dvorak V. Sampling for *Batrachochytrium dendrobatidis* in Russia // Herpetological Journal. 2013. № 23. P. 55–58.

Daszak P., Berger L., Cunningham A.A., Hyatt A.D., Green D.E., Speare R. Emerging infectious diseases and amphibian population declines // Emerging Infectious Diseases. 1999. № 5. P. 735–748.

De Paula C.D., Pacifico-Assis E.C., Catao-Dias J.L. *Batrachochytrium dendrobatidis* in amphibians confiscated from illegal wildlife trade and used in an ex situ breeding program in Brazil // Diseases of Aquatic Organisms. 2012. № 98. P. 171–175.

Fisher M.C., Garner T.W.J. The relationship between the emergence of *Batrachochytrium dendrobatidis*, the international trade in amphibians and introduced amphibian species // Fungal Biology Review. 2007. № 21. P. 2–9.

Johnson M., Speare R. Survival of *Batrachochytrium dendrobatidis* in water: quarantine and control implications // Emerging Infectious Diseases. 2003. V. 9. № 8. P. 922–925.

Johnson M.L., Speare R. Possible modes of dissemination of the amphibian chytrid *Batrachochytrium dendrobatidis* in the Environment // Diseases of Aquatic Organisms. 2005. № 65. P. 181–186.

Kilburn V., Ibanez R., Green D.M. Reptiles as potential vectors and hosts of the amphibian pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis* in Panama // Diseases of Aquatic Organisms. 2011. № 97. P. 127–134.

Lawrence D. *Batrachochytrium dendrobatidis*: Chytrid disease // FISH497, Aquatic Invasion Ecology, 2008. Final Report. 87 p.

Longcore J.E., Pessier A.P., Nichols D.K. *Batrachochytrium dendrobatidis* gen. et sp. nov., a chytrid pathogenic to amphibians // Mycologia. 1999. V. 91. № 2. P. 219–227.

Lips K.R., Brem F., Brenes R., Reeve J.D., Alford R.A., Voyles J., Carey C., Livo L., Pessier A.P., Collins J.P. Emerging infectious disease and the loss of biodiversity in a Neotropical amphibian community // Proceedings of the National Academy of Science of USA. 2006. № 102. P. 3165–3170.

Loyau A., Schmeller D., Blooi M., Martel An, Garner T., Fisher M., Azemar F., Clare F., Leclerc C., Jäger L., et al. Zooplankton predators protect amphibians against *Bd* in Pyrenean mountain lakes // Amphibian Conservation Research Symposium. 2015. Abstracts. P. 25–26.

Miaud C., Dejean T., Savard K., Millery-Vigues A., Valentini A., Gaudin N.C., Garner T.W. Invasive North American bullfrogs transmit lethal fungus *Batrachochytrium dendrobatidis* infections to native amphibian host species // Biological Invasions. 2016. V. 18. № 8. P. 2299–2308.

O'Hanlon et al., 2018. Recent Asian origin of chytrid fungi // Science. V. 360. P. 621–627.

Olson D.H. et al. Mapping the Global Emergence of *Batrachochytrium dendrobatidis*, the Amphibian Chytrid Fungus // PLoS ONE 2013.V. 8. № 2. P. e56802.

Ouellet M., Mikaelian I., Pauli B.D., Rodrigue J., Green D.M. Historical evidence of widespread chytrid infection in North American amphibian populations // Conservation Biology. 2005. № 19. P. 1431–1440.

Pearl C.A., Bull E.L., Green D.E., Bowerman J., Adams M.J., Hyatt A., Wente W.H. Occurrence of the amphibian pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis* in the Pacific Northwest // Journal of Herpetology. 2007. № 41. P. 145–149.

Piotrowski J.S., Annis S.L., Longcore J. E. Physiology of *Batrachochytrium dendrobatidis*, a chytrid pathogen of amphibians // Mycologia. 2004. № 96. P. 9–15.

Pounds A.J., Bustamante M.R., Coloma L.A., Consuegra J.A., Fogden M.P.L., Foster P.N., la Marca E., Masters K.L., Merino-Viteri A., Puschendorf R., Ron S.R., Sanchez-Azofeifa G.A., Still C.J., Young B.E. Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming // Nature. 2006. № 439. P. 161–167.

Reshetnikov A.N., Chestnut T., Bruner J., Charles K., Nebergall E., Olson D. Detection of the emerging amphibian pathogens *Batrachochytrium dendrobatidis* and ranavirus in Russia // Diseases of Aquatic Organisms. 2014. V. 110. № 3. P. 235–240.

Swei A., Rowley J.J.L., Rödder D., Diesmos M.L.L., Diesmos A.C., Briggs C.J., Brown R., Cao T.T., Cheng T.L., Chong R.A., Han B., Hero J.M., Hoang H.D., Kusrini M.D., Le D.T.T., McGuire J.A., Meegaskumbura M., Min M.S., Mulcahy D.G., Neang T., Phimmachak S., Rao D.Q., Reeder N.M., Schoville S.D., Sivongxay N., Srei N., Stцck M., Stuart B.L., Torres L.S., Tran D.T.A., Tunstall T. S., Vieites D., Vredenburg V.T. Is chytridiomycosis an emerging infectious disease in Asia? PLoS ONE. 2011. V. 6. P. 1–9.

Voyles J., Berger L., Young S., Speare R., Webb R., Warner J., Rudd D., Campbell R., Skerratt L.F. Electrolyte depletion and osmotic imbalance in amphibians with chytridiomycosis // Diseases of Aquatic Organisms. 2007. № 77. P. 113–118.

Weldon C., du Preez L.H., Hyatt A.D., Muller R., Speare R. Origin of the amphibian chytrid fungus // Emerging Infectious Diseases. 2004. V. 10. № 12. P. 2100–2105.

7. *Melampsoridium hiratsukanum* S. Ito ex Hiratsuka f, 1927

Русского названия нет / Alder rust

Систематическое положение. Царство – Грибы, Fungi; Отдел – Базидиомикота, Basidiomycota; Класс – Пукциниомицеты, Pucciniomycetes; Порядок – Pucciniales; Семейство – Pucciniastraceae; Вид – *Melampsoridium hiratsukanum*.

Основные синонимы. Нет.

Нативный ареал. Восточная Азия. Описан в Японии, видовое название по г. Хирацука на о. Хонсю. Известен в Китае и Непале (Lane et al., 2013). В России – Дальний Восток.

Современный ареал. Из Восточной Азии проник в Европу. Известен из Австрии, Англии, Венгрии, Германии, Дании, Италии, Польши, Латвии, Литвы, Новегии, Словакии, Турции, Финляндии, Франции, Чехии, Швейцарии, Эстонии (Hantula, Scholler, 2013; Lane et al., 2013). Найден на западе Украины – 48°29′ N; 24°16′ E (Tykhonenko, 2011). В России, как инвазионный вид, обнаружен в Санкт-Петербурге в 1998–1999 гг. (Колемасова, Ковалевская, 2000) и в Сочи (Пастухова, 2012). Найден в Канаде (Lane et al., 2013).

Пути и способы инвазии. Считается, что ржавчинный паразитический гриб *Melampsoridium hiratsukanum* натурализовался в Европе примерно в 1994 г. (Kreisel, Scholler, 1994). Вскоре обнаружен (по: Hantula, Scholler, 2013) в Прибалтике (Эстонии, Латвии, Литве) в 1996 г. (Poldmaa 1997), в Германии и Финляндии– в 1997 г. (Kurkela et al., 1999), в Польше – 1999 (Wolczanska, 1999, Piatek et al., 2001 и др.), Англии – 2000 г. (Lane et al., 2013). Венгрии и Новегии – в 2001 (Szabo, 2002; Gjaerum et al., 2004), в Швейцарии – 2002 (Meier et al., 2003), Австрии – 2003 (Riegler-Hager et al., 2003), Дании – 2004. Немногим позже – в Словакии (Mulenko et al., 2006). На западе Украины найден в 2010 г. (Tykhonenko, 2011). В России вне нативной части ареала этот паразитический гриб обнаружен в парке Ленина на юго-западе Санкт-Петербурга в 1998–1999 г. Ранее в этом регионе не отмечали. Вектор инвазии неизвестен. Возможно, это была случайная ин-

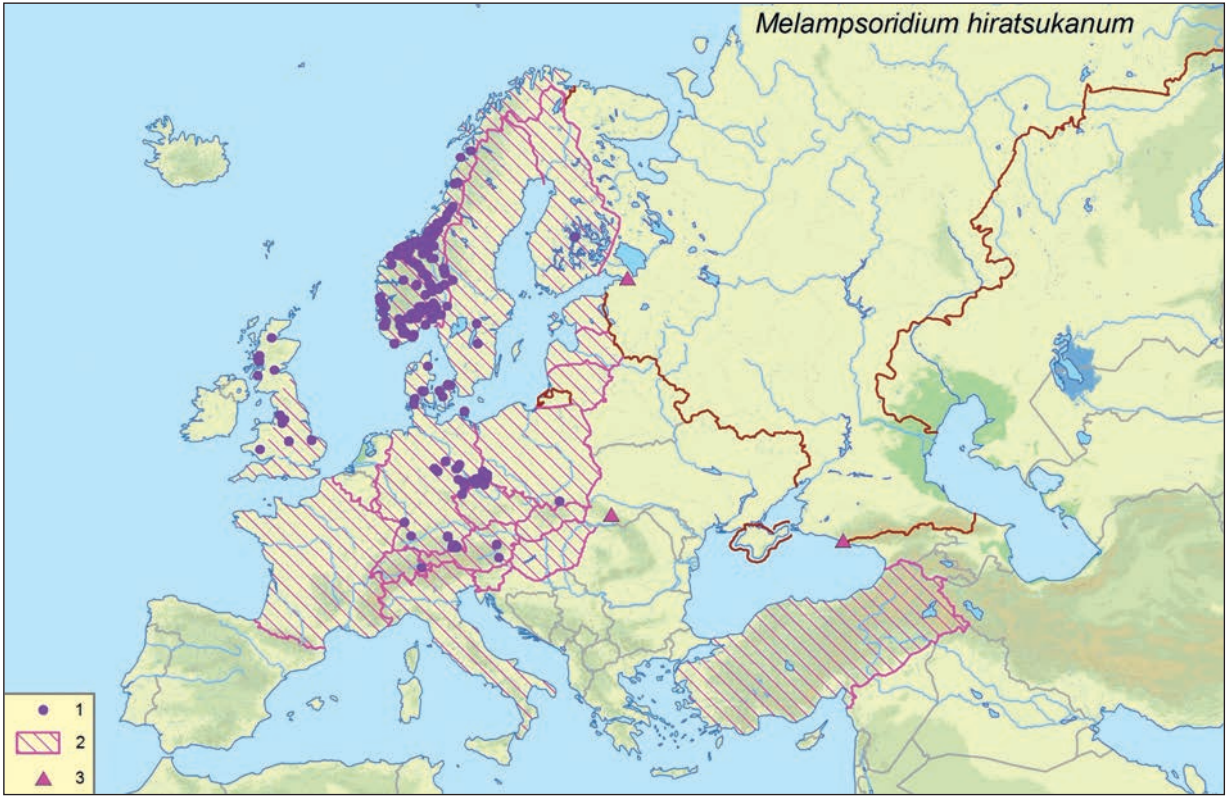


Рис. 7.2. Инвазионная часть ареала *Melampsoridium hiratsukanum* в Европе. 1 – места обнаружения по GBIF.org (17thJuly 2018) GBIF Occurrence Download; 2 – государства, в которых вид зарегистрирован (без указания мест находок); 3 – места первых находок в Украине и на западе России.

тродукция, например, через Балтийское море на судах вместе с зараженными саженцами деревьев: ольхи (*Alnus spp*.) или лиственницы даурской. Есть предположение, что мог быть занесен с Дальнего Востока при интродукции оттуда даурской лиственницы (Колемасова, Ковалевская, 2000). Проведенное фитосанитарное обследование древесных пород г. Сочи в период 2010–2012 гг. также показало присутствие этого вида в городских насаждениях (Пастухова, 2012). Наиболее вероятные инвазии на очень большие расстояния – завоз с зараженными растениями, на прилежащие площади и соседние государства с последующим распространением спор грибка ветром (Lane et al., 2013).

Местообитание. *M. hiratsukanum* паразитирует, поражая листья, на различных видах ольхи (*Alnus spp*.), преимущественно черной (*A. glutinosa*) или серой (*A. incana*). Влажные условия и близость к лиственницам *Larix spp*., особенно *L. dahurica*, *L. sibirica* увеличивает частоту заражения серой ольхи.

Особенности биологии. Вредитель описывается как гетеросексуальная ржавчина, у которой два разных плодовых тела (урединиоспоры, телиоспоры) на листьях основного хозяина (ольха) и еще два других плодовые тела (спермации, эцидии) на альтернативном хозяине (лиственница) (Lane et al., 2013). На активной фазе поражения, листья ольхи покрываются хорошо видимыми глазом пятнами и полосками, похожими на ржавчину, меняют цвет на серовато-зеленый или золотой, а края скручиваются внутрь. Поражение деревьев приводит к значительному преждевременному опаданию листвы. Однако активная фаза поражения обычно приходится на конец лета – начало осени, и отрицательные эффекты от паразитирования *M. hiratsukanum* выражены меньше, чем при нападении других видов *Melampsoridium*. Иногда наблюдают смешанные заболевания, вызванные *M. hiratsukanum* и *M. betulinum* (Lane et al., 2013).

Влияние вида на другие виды, экосистемы и человека. *M. hiratsukanum* является агрессивным патогеном для черной и серой ольхи. Для других деревьев влияние его незначительное. Он может стать серьезной проблемой в питомниках ольхи, где при возникновении вспышек заболевания вызывает осложнения для производства ольховых саженцев. В природе может повлиять на другие организмы (насекомые), зависимые от ольшаников. Потенциально может быть опасен для ольхи в городских условиях (Колемасова, Ковалевская, 2000). *M. hiratsukanum* может конкурировать с нативными европейскими видами *Melampsoridium spp*., которые также паразитируют на ольхе. В Венгрии (Szabo, 2002) и Австрии (Riegler-Hager et al., 2003) повреждение серой ольхи грибком негативно влияло на внешний вид и функционирование всей экосистемы в целом.

Контроль. Следует избегать распространения *M. hiratsukanum* в новые регионы, соблюдая правила проверки зараженности ввозимых растений. Однако для регионов, где ржавчинный гриб *M. hiratsukanum* уже натурализовался, распространение его спор ветром делает нецелесообразным принимать дорогостоящие меры по контролю саженцев на зараженность ржавчинным грибом, тем более, что на промежуточных хозяевах его трудно обнаружить.

В небольших районах заражения можно использовать типичные приемы борьбы с ржавчинными грибами: Пространственная изоляция посадок ольхи от лиственниц (промежуточных хозяев ржавчины). Глубокая перепашка земли для уничтожения зимующих уредо- и телейтоспор. Удаление пораженных листьев, веток и целых деревьев. Опрыскивание фунгицидами сразу после распускания листьев с двукратным повторением через 15 суток. Опрыскивание препаратами: топаз, бордоская смесь, купроксат, строби и др. Обработку повторяют 2–3 раза через 10 дней. На практике в России и Европе в основном ограничиваются механическим удалением растений или использованием фунгицидов.

Авторы: Хляп Л.А., Дергунова Н.Н., Петросян В.Г.

Литература

Колемасова Н.Н., Ковалевская Н.В. Грибные болезни листьев деревьев и кустарников в садах и парках Санкт-Петербурга // Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник. 2000. № 6. С. 119–124.

Пастухова И.С. Болезни древесных пород г. Сочи // Субтропическое и декоративное садоводство. 2012. Т. 46. № 1. С. 222–232.

Gjaerum H.B., Lye K.A., Solheim H. First record of *Melampsoridium hiratsukanum* on alder in Norway // Plant Pathology. 2004. V. 53. P: 530.

Hantula J., Scholler M. NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet – *Melampsoridium hiratsukanum* // 2013. Online Database of the European Network on Invasive Alien Species – NOBANIS www.nobanis.org (Date of access 7/7/2018).

Kreisel H., Scholler M. Chronology of phytoparasitic fungi introduced to Germany and adjacent countries // Bot. Acta. 1994. V. 107. P: 387–392.

Poldmaa K. Explosion of *Melampsoridium sp.* on *Alnus incana* // Folia Cryptog. Estonica. 1997. V. 31. P: 48–50.

Kurkela T., Hanso M., Hantula J. Differentiating characteristics between *Melampsoridium* rusts infecting birch and alder leaves // Mycologia. 1999. V. 91. P. 987–992.

Lane C., Matthews Berry Sh., Anderson H. Rapid Pest Risk Analysis for *Melampsoridium hiratsukanum* (электронный ресурс) // 2013. Vers. 3. The food & Environment Research Agency. Fera Science. London https://secure.fera.defra.gov.uk/phiw/riskRegister/downloadExternalPra.cfm?id=3884 (Downloaded 8.07.2018)

Meier F., Engesser R, Forste B., Odermatt O. Forstschutz-Uberblick. // Eidgenossische Forschungsanstalt WSL. Birmersdorf. Switzerland. 2003. 24 pp. (Web version- http://e-collection.library.ethz.ch/view/eth:4543).

Mulenko W., Bacigalova K., Kozlowska M. Parasitic microfungi of the Tatra Mountains. 4. *Melampsoridium hiratsukanum* (Urediniomycetes) // Polish Botanical Studies. V. 22. 2006. P. 399–405.

Piatek M., Ronikier M., Miskiewicz A. New records and new host for *Melampsoridium hiratsukanum*. (Fungi, Uredinales) in Poland // Fragm. Flor. Geobot. Polonica. 2001. V. 8. P. 245–249.

Poldmaa K. Explosion of Melampsoridium sp. on *Alnus incana* // Folia Cryptog. Estonica. 1997. V. 31. P. 48–50.

Rigler-Hager H., Scheuer C., Zwetko P. Der Erlen-Rost Melampsoridium hiratsukanum in Цsterreich // Wulfenia. 2003. V. 10. P. 135–143.

Szabo I. First report of *Melampsoridium hiratsukanum* on common alder in Hungary // Plant. Pathol. 2002. V. 51: P. 804.

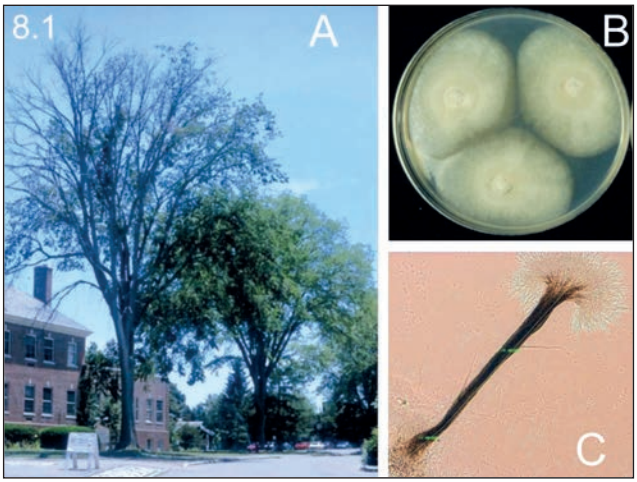
Tykhonenko Yu.Ya. First record of the rust fungus *Melampsoridium hiratsukanum* S. Ito in Ukraine // Ukr. Botan. Journ. 2011. V. 68. № 1. P. 129–132.

Wolczanska A. *Melampsoridium hiratsukanum* (Uredinales), a new species for Poland // Acta Mcol. 1999. V. 34. № 2. P.345– 347.

8. *Ophiostoma novo-ulmi* (Brasier, 1991)

Офиостома вязовая / Dutch elm disease

Систематическое положение. Царство – Грибы, Fungi; Тип – Ascomycota; Класс – Sordariomycetes; Отряд – Ophiostomatales; Семейство – Ophiostomataceae; Вид – Офиостома вязовая, *Ophiostoma novo-ulmi.*



Синонимы. Цератоцистис вязовый, возбудитель голландской болезни вязов (ГБВ), Cause of Dutch Elm Disease (DED), *Ceratocystis ulmi* sensu auct., *Ceratostomella ulmi* sensu auct., *Graphium ulmi* sensu auct., *Ophiostoma ulmi* sensu auct., *Pesotum ulmi* sensu auct.

Нативный ареал. Родиной считают Юго-Восточную Азию.

Современный ареал. Из нативной части ареала занесена в Голландию, откуда распространилась по всей Западной и местами Восточной Европе достигла Юго-Западной Азии (Армения, Азербайджан, Грузия, Иран, Казахстан, Турция, Узбекистан), широко распространилась в 13 штатах Америки и ограниченно – в двух, проникла на юг Канады. В 1989 г. достигла южного полушария, распространившись в Новой Зеландии (Gadgil et al., 2000; CABI, 2018). В России известна из Москвы и С.-Петербурга, Ленинградской, Вологодской, Московской, Воронежской, Самарской, Саратовской, Ростовской и Астраханской областей, Ставропольского и Краснодарского краев, Республики Калмыкии. Есть находки в Красноярске (Кондаков, 2002; Калько, 2008; Крюкова и др., 2013 и др.).

Рис. 8.2. Инвазионная часть ареала *Ophiostoma novo-ulmi* в Европе (по: Desprez-Loustau, 2006) и Северной Азии. 1 – страны (в России области, края, республики) обнаружения вида; 2 – находка в Сибири.

Пути и способы интродукции. В Европе болезнь вязов впервые зарегистрирована в 1917–1919 гг. в Нидерландах, в результате чего страна потеряла до 70% вязовых насаждений. Предполагают, что грибок мог быть завезён с корзинами из вязовых прутьев, в которых перевозили вещи китайские рабочие во время Первой мировой войны. В 1922 г. голландская болезнь вязов (ГБВ) появилась в Бельгии и Франции, в 1924 г. – в Германии, в 1927 г. – в Австрии и Румынии, в 1930 г. – в Италии и Югославии, в 1931–1935 годах – в Чехословакии. В 1930–1933 гг. с грузами брёвен была занесена в США через порты Атлантики и Мексиканского залива. В 1936 г. ГБВ достигла западных регионов СССР и юго-западной Азии, а к 1940 г. эпифитотия в Европе практически прекратилась, но продолжалась в Америке, распространившись по восточным и центральным штатам. В 1940 г. была обнаружена на востоке Канады, где урон насаждениям вяза американского достигал 15% в год. Примерно с 1940-х гг. в лесах Европы (Украина, Румыния) началась вторая волна ГБВ, которую связывают с «возвращением» грибка из Америки. Исследования показали, что грибок, как на американском, так и европейском континенте существенно эволюционировал. Неизвестно, какая форма офиостомы была завезена первично, возможно это были варианты малопатогенной *Ophiostoma ulmi*. Однако высоко патогенная форма, вызывающая обширные эпифитотии, отличалась от *Ophiostoma ulmi* и была описана в 1991 г. как самостоятельный вид – *Ophiostoma novo-ulmi*. Позже доказано существование его двух подвидов (евразийского и североамериканского), различающиеся по морфологии, экологии и генетике (Brasier, 1991, 1995, 2001). Болезнь быстро распространилась в некоторых Европейских странах. Особенно в 1970–1980-е гг. пострадала Великобритания, где вяз считается одним из национальных символов. Продолжает распространяться в северной части Европы. Потепление климата также может способствовать его расширению в северном направлении. Во многих регионах насаждения вяза были полностью уничтожены. Страны, где растут преимущественно мелколистные вязы, например Австрия, пострадали незначительно.

В России очаги второй волны ГБВ зарегистрированы в 1967 г. в районе Волгограда, а в 1968–1970 гг. в Волгоградской, Саратовской и Астраханской областях было поражено или погибло 60–96% вязов Массовое поражение вязов этим грибком в Москве и Московской обл. отмечено в конце 1990-х гг. В наши дни поражает естественных вязовниках на Воробьевых горах (Шарапа, Исмаилов, 2006). В 1995 г. обнаружен на вязах г. Пушкин (в составе г. Санкт-Петербурга). На 2015 г. в Санкт-Петербурге зарегистрировано около 700 очагов голландской болезни, и старовозрастные вязы в исторических парках Санкт-Петербурга массово погибают (Власов и др.,

2016). К XXI в. ГБВ оказалась широко распространённой в центральных, южных и некоторых северо-западных регионах европейской части России. Есть регистрации в Сибири (Кондаков, 2002).

В распространении болезни огромную роль играют жуки-короеды: заболонник большой ильмовый (*Scolytus scolytus*), заболонник струйчатый (*Scolytus multistriatus*), реже заболонник пигмей (*Scolytus pygmaeus*) (в Европе), американский ильмовый короед (*Hylurgopinus rufipes*) (в Америке). Могут участвовать в распространении и листогрызущие насекомые – ильмовый листоед (*Xanthogaleruca luteola*) и другие. Гриб образует бесполые спороношения – чёрные коремии типа графиум (Graphium) – под корой больных деревьев, где селятся и прогрызают ходы короеды; он развивается и на рубочных остатках (Федорова и др., 2010). Как конидии, так и аскоспоры покрыты слизью и легко прилипают к телу жука, а время спороношения (весна) совпадает со временем лёта жуков. Споры могут также распространяться вместе с заражённой древесиной, а подсыхая, разноситься ветром. Заражение в этом случае легче происходит при попадании спор на свежие повреждения деревьев. Разнос ветром или дождем актуален для заражения соседних деревьев, особенно в густых или линейных посадках. Гриб может распространяться со всеми частями инфицированного вяза, кроме семян, но самое опасное – бревна и ветви с корой.

Местообитание. Вязовая офиостома поражает только деревья из рода Вяз (*Ulmus*)**.** Обитает в ксилеме и коре, особенно в её толстых частях. Может распространяться в естественных вязовых лесах, лесных культурах, защитных лесополосах и городских посадках. В чистых вязовых насаждениях риск эпифитотии выше, чем в смешанных.

Особенности биологии. В жизненном цикле офиостомы различают паразитную и сапрофитную фазы. Первая включает колонизацию деревьев, преодоление их устойчивости и рост внутри тканей пораженного вяза; вторая – споруляцию гриба внутри коры и под ней в ходах короедов. Образ жизни офиостомы тесно связан и адаптирован к жизни короедов. Гриб попадает в молодых жуков еще до их окукливания, переносится на веточки здоровых вязов вместе с разлетающимися молодыми жуками, и внедряется в ткань вязов в процессе питания жуков флоэмой и ксилемой дерева. Оптимальные условия для гриба в ходах короедов при температуре 22 °С. Затем гриб распространяется по всему дереву и вызывает сосудистое увядание. На вязе скручиваются листья, начиная с кроны, сохнет кора, появляются подтёки камеди. Это первые признак голландской болезни. Постепенно сосуды древесины темнеют, и на завершающей стадии болезни дерево близко к гибели, а гриб прорастают в кору, под которой короеды скапливаются для размножения. Здесь развивается сапрофитная фаза гриба, а с понижением

температуры начинается паразитная фаза, и новое поколение гриба внедряется в куколки жуков (Webber, 2000). В Санкт-Петербурге гибель вязов наступает, как правило, через 2–3 года после проявления первых симптомов поражения офиостомой. Анализ распространения здесь ГБВ за 7 лет показывает, что болезнь чаще развивается в хронической форме, но присутствуют отдельные очаги с острым течением заболевания (Власов и др., 2016).

Чаще суть грибного патогенеза сводят к закупорке сосудов гифами, камедью и их тиллозисом, что перекрывает поступление водных растворов в крону. Гриб также выделяет в ткани дерева токсин увядания – цератоульмин. Однако в последние годы появляется все больше доказательств, что этиология ГБВ имеет смешанное бактериально-грибное происхождение. Синергетический эффект может усиливать вредоносность каждого патогенна (Черпаков, 2017)

Влияние вида на другие виды, экосистемы и человека. Голландская болезнь вяза относится к категории наиболее опасных сосудистых болезней деревьев (Крюкова и др., 2013). Как правило, приводит к гибели отдельных деревьев и их насаждений и имеет характер эпифитотий (Шарапа, Исмаилов, 2006). Считается, что гибель вязовых лесов С. Америки, Европы и России вызвана поражением деревьев патогенными офиостомами: только в Великобритании погибло около 28 млн. вязов, в Северной Америке – сотни миллионов вязов. Гибель вязовников имеет прямые последствия и на все другие компоненты этих экосистем. Ослабляется защитная роль лесополос, включающих вязы. В городах искажается внешний вид улиц, и нарушаются комплексы исторических парков.

Контроль. Считается, что распространению ГБВ могут препятствовать посадки вязов, устойчивых к офиостоме. Подобраны некоторые породы, преимущественно азиатского происхождения, и выведены гибридные формы. Однако нет доказательств, что офиостома не может выживать на таких деревьях. Профилактической мерой служит также хороший уход за насаждениями вяза, т.к. ослабленные деревья в большей степени подвержены заболеванию.

Успех борьбы с ГБВ зависит от своевременного выявления очагов и отдельных зараженных деревьев. Обнаруженные недавно заселённые (поражение 1/3 кроны) и больные деревья вырубают, а порубочные остатки уничтожают, пни подвергаются антисептической обработке. Уборка пораженных деревьев в течение 20 суток после обнаружения заболевания позволяет ограничить распространение ГБВ до 3% в год (Федорова, 2010). Изъятие зараженных деревьев рекомендуется проводить с весны до зимнего периода. Зимой вырубают сухостой в затухающих очагах голландской болезни. Это позволяет уничтожить значительную часть популяции

заболонников, зимующих под корой и вылетающих в начале вегетации. Также исключается разлет споровой инфекции и привлечение переносчиков на срубленные деревья (Власов и др., 2016). Удаление инфицированных деревьев успешно применялось и в Новой Зеландии (Gadgil et al., 2000).

Для уменьшения скорости распространения вязовой офиостомы и создания преград в цикле её развития обязательно предпринимают комплекс мер по борьбе с ильмовыми заболонниками. Сюда относится как улучшение состояния вязовых насаждений, так и изъятие жуков-короедов с помощью феромонных ловушек, а в городах еще и распыление инсектицидов.

Для защиты в парках отдельных, особо ценных деревьев делают инъекции системного фунгицида в нижнюю часть ствола. Доказана высокая эффективность для борьбы с возбудителем ГБВ биопрепаратов Алирин-Б и Гамаир, содержащих бактерии *Bacillus subtilis*, которые рекомендуется вводить в концентрации 107 КОЭ/мл с помощью гидробура в корневую систему взрослых деревьев вяза до начала лета ильмовых заболонников (Федорова, 2010; Федорова и др., 2010).

Авторы: Хляп Л.А., Омельченко А.В., Дергунова Н.Н., Петросян В.Г.

Литература

Власов В., Мощеникова Н., Карпов А. Очаги голландской болезни вязов (графиоз) в Петербурге (Grafioz Locus)(электронный ресурс) // “Графиоз Мониторинг” – Голландская болезнь вязов в Петербурге. 2016. http://grafioz2.myopencity.org/site/pages/home (проверено 11.07.2018)

Кондаков С.Ю. Санитарное состояние вяза // Защита и карантин растений. 2002. № 5. С. 46.

Крюкова Е.А., Колмукиди С.В., Кузнецова Т.В. Сосудистые патологии – угроза вязу в лесоразведении Поволжья // Вестник Росс. академии сельскохоз. наук. 2013. № 1. С. 52–54.

Калько Г.В. Голландская болезнь вязов в Санкт-Петербурге // Микология и фитопатология. 2008. Т. 42. № 6. С. 564–572.

Фёдорова С.М. Эпифитотия голландской болезни вязов в насаждениях исторических парков Санкт-Петербурга // Проблемы озеленения крупных городов. М., 2010. С. 72–77.

Фёдорова С.М., Хютти А.В., Афанасенко О.С. Мониторинг голландской болезни вязов в садово-парковых ценозах Ленинградской области и морфологические особенности возбудителя *Ophiostoma novoulmi* Brasier. // Иммунопатология. Аллергология. Инфектология. 2010. № 1. С. 135.

Черпаков В.В. Об этиологии голландской болезни вязов // Актуальные проблемы лесного комплекса / Е.А. Памфилова. Сб. научн. тр. В. 49. Брянск: БГИТУ, 2017. С. 135–142.

Шарапа Т.В., Исмаилов Б.И. Голландская болезнь в естественных вязовниках природного заказника «Воробьевы горы» // Лесной вестник. 2006. № 2. С. 128–132.

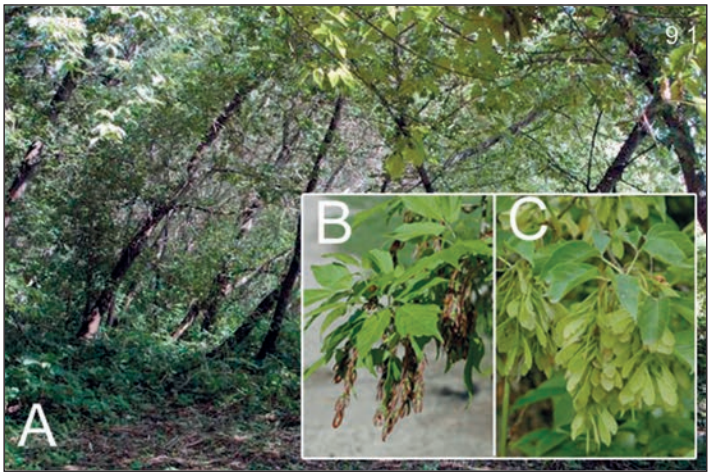
Brasier C.M. Ophiostoma novo-ulmi sp. nov., causative agent of current Dutch elm disease pandemics // Mycopathologia. 1991. V. 115. P. 151–161.
Brasier C.M., Mehrotra M.D. *Ophiostoma himal-ulmi* sp. nov., a new species of Dutch elm disease fungus endemic to the Himalayas // Myc. Res. 1995. V. 99. № 2. P. 105–115.
Brasier C.M., Kirk S.A. Designation of the EAN and NAN races of *Ophiostoma novo-ulmi* as subspecies // Myc. Res. 2001. V. 105. № 5. P. 547–554.
CABI (Centre for Agriculture and Biosciences International) (электронный ресурс) // 2018. Invasive Species Compendium. Wallingford, UK: CAB International. www.cabi.org/isc (Downloaded 12/07/2018).
Desprez-Loustau M.-L. *Ophiostoma novoulmi* (электронный ресурс) // Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe. Date Last Modified: November 5th, 2006. http: //www.europe-aliens.org/pdf/Ophiostoma_novo-ulmi.pdf. (Downloaded 11/07/2018)
Gadgil P.D., Bulman L.S., Dick M.A., Bain J. Dutch elm disease in New Zealand // Dunn CP, ed. The elms – Breeding, Conservation and Disease management. Boston, USA: Kluwer Academic Publishers, 2000. P. 189–200.
Webber J.F. Insect vector behaviour and the evolution of Dutch elm disease // Dunn CP, ed. The elms – Breeding, Conservation and Disease management. Boston, USA: Kluwer Academic Publishers, 2000. P. 47–60.

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ

9. *Acer negundo* L., 1753

Клён ясенелистный / Box elder

Систематическое положение. Царство – Растения, Plantae. Отдел – Сосудистые, Tracheophyta. Класс – Двудольные, Magnoliopsida. Порядок –



Сапиндоцветные, Sapindales. Семейство – Клёновые, Aceraceae. Вид – Клён ясенелистный, *Acer negundo.*

Основные синонимы. Клён американский; boxelder maple; ashleaf maple; ash-leaved maple; inland box-elder; inland Manitoba maple; *Negundo aceroides* Moench.; *N. negundo* (L.) Karsten; *Rulac fraxinifolia* Adanson; *R. negundo* (L.) Hitchc.

Нативный ареал. Произрастает в Северной Америке от Скалистых гор до Атлантического побережья и от Канады до шт. Флорида в США (Виноградова и др., 2009).

Современный ареал. Вторичный ареал клёна ясенелистного включает Европу, некоторые регионы Азии (Китай, Казахстан, Турцию), Австралию и Новую Зеландию, север Канады. В Европе встречается в 38 странах, натурализовался в 26 (Lambdon et al., 2008), в частности в Австрии, Великобритании, Литве, Польше, Германии, Чехии, Словакии, Белоруссии, Украине и др.

На территории России распространен от Калининграда до Дальнего Востока. В Европейской России отмечен от Архангельска (64.53° с.ш.) до пред-

Рис. 9.2. Распространение и инвазионный статус клёна ясенелистного (*Acer negundo)* на территории России. Инвазионный статус вида: 1 — отдельные находки, вид не натурализовался в регионе; 2 — натурализовавшийся; 3 — инвазионный статус не ясен; 4 — инвазионный, расселяется по нарушенным антропогенным местообитаниям; 5 — инвазионный, расселяется по полуестественным и естественным местообитаниям.

горий Северного Кавказа (в частности в Республике Адыгея), но область натурализации соответствует более южным областям: от Петрозаводска (юг Республики Карелии) и южнее, в Петрозаводске иногда плодоносит, но самосев дает редко. В большинстве областей Европейской России (в 39) является инвазионным видом. В некоторых областях Средней России и Предуралья вытесняет естественную растительность в поймах рек (например, р. Ворона, Тамбовская область; р. Белая, г. Салават, Башкирия) (Емельянов, Фролова, 2011; Голованов и др., 2014). На Среднем Урале встречается повсюду. В Сибири распространен в южной части ее территории (Чёрная книга ..., 2016). На Дальнем Востоке отмечен в Амурской области, Еврейской автономной области, Приморском и Хабаровском краях, единично найден на полуострове Камчатка и на Сахалине (Недолужко, 1997; Коляда, 2011; Антонова, 2012; Девятова и др., 2016).

Пути и способы инвазии. Векторы проникновения связаны с высаживанием клёна в качестве декоративного растения, широким его использованием в городском озеленении и в лесополосах.

Клён ясенелистный завезен в Европу вместе с многочисленными североамериканскими растениями в XVII в. С 1688 г. вид культивировался в Великобритании, но дичание отмечено с 1913 г. (Online atlas …, электронный документ), в Чехии известен с 1835, дичание – в 1875 г. (Pyšek et al., 2012), в Германии – с 1735 г., а первая находка была в 1919 г. (Kowarik, 1992).

В Россию этот вид попал в конце XVIII в. Известен как культивируемое растение с 1781 г. в Москве (выращивался в холодной оранжерее в саду Демидова); взрослые экземпляры росли в 1796 г. в Императорском ботаническом саду Санкт-Петербурга, но зимостойкость их была низкой (Виноградова и др., 2009). Семена и сеянцы *Acer negundo* ввозились в Россию неоднократно и из различных географических мест. Первые опыты по выращиванию клёна в открытом грунте из семян не были успешными: сеянцы гибли от мороза, побеги взрослых деревьев при сильных холодах в значительной мере обмерзали. Это было связано с тем, что испытывались образцы из южных частей естественного ареала. В конце XIX в. была выявлена форма (из семенного материала, собранного в Канаде), устойчивая к морозам; морфологически она отличается более быстрым ростом и сизыми от микроскопических волосков и специфического налета побегами (*A. n. pseudocalifornicum* Schwer), после чего клён ясенелистный стали широко внедрять в посадки с различными целями (Виноградова и др., 2009).

В конце XIX в. (1893–1898 гг.) клён ясенелистный стали активно выращивать в лесничествах южных областей Европейской России, а также использовать в лесополосах: клён высаживался Особой экспедицией лесно-

го департамента Министерства земледелия и государственного имущества по испытанию и учету различных способов и приемов лесного и водного хозяйства в степях России, работы которой проводились под руководством В.В. Докучаева, в составе лесозащитных полос на территории Хреновского участка (стационар «Каменная степь», Воронежская обл.) (Вавин и др., 2016). В 70-х годах XX в. использовался в качестве сопутствующей породы в лесопосадках степной зоны, что послужило предпосылкой для быстрого расширения вторичного ареала (Абрамова и др., в печ.).

До середины XX в. случаи ухода клёна из культуры в России отмечались изредка: 1913 г. – в Пензенской обл., 1920 г. – в Тамбовской, 1951 г. – в Воронежской, 1956 г. – в Московской, с 70-х годов дичание стало массовым (Виноградова и др., 2009).

В Сибирь клён ясенелистный интродуцирован в начале XX в. (Чёрная книга…, 2016). Высокая скорость роста и толерантность к широкому диапазону климатических условий позволили использовать этот вид в лесозащитных насаждениях. Эти работы проводились, в основном, в степных районах Алтайского края, в Новосибирской, Омской и Кемеровской областях. Клён ясенелистный применялся также для озеленения городов, находящихся в степной зоне. Так, в парках Оренбурга он был высажен в 1933–38 гг. (Стецук и др., 2011), в то же время (1933 г.) впервые завезен в Алтайский край. В настоящее время клён ясенелистный превратился в этих регионах в агрессивный инвазионный вид. Эта проблема признана на уровне Управления лесами, и клён переведен в разряд пород, нежелательных в лесных экосистемах, и с которыми рекомендовано проведение борьбы.

В 1940-е гг. клён ясенелистный был высажен для озеленения г. Уссурийска (Коляда, 2011). В наши дни растет и плодоносит во всех городах Сибири и на Дальнем Востоке, отмечен в Якутске, за полярным кругом.

Местообитание. В Северной Америке клён ясенелистный растет преимущественно в зоне прерий и широколиственных лесов по берегам рек и озер. Чувствителен к подтоплению, поэтому по берегам рек растет в основном на надпойменных террасах. Клён ясенелистный входит в состав многих фитоценозов: болота, пойменные леса, мезотрофные лиственные леса, хвойные леса с соснами и елью, дубовые редколесья, различные типы прерий и полей; может обитать как на переувлажненных, так и на засушливых и бедных почвах. Благодаря высокой толерантности к дефициту почвенной влаги и нехватке питательных веществ этот вид легко захватывает антропогенные местообитания (Виноградова и др., 2009).

Во вторичном ареале клён ясенелистный растет в огромном диапазоне местообитаний. Он широко распространён в городах и поселках, где вытесняет из озеленения местные виды. Клён ясенелистный успешно рассе-

ляется на свалках и вдоль автомобильных и железных дорог, колонизирует заброшенные парки и поля, промзону вокруг городов и поселков, заходит в антропогенно нарушенные леса зеленой зоны городов, проник в пойменные леса ряда рек Восточно-Европейской равнины, в лесостепной зоне возобновляется на остепненных склонах, внедряется в степные и луговые сообщества.

Особенности биологии. Быстрорастущее и неприхотливое дерево, что и определило его популярность в озеленении. Двудомный вид, цветет ранней весной до распускания листьев, пыльца разносится, главным образом, ветром. Плодоносить начинает с 5 лет, а под пологом леса – с 15 и позже. Максимальный возраст дерева 100 лет, но обычно живут до 75 лет. Основной способ расселения вида семенами. Большая часть плодов сохраняется на дереве всю зиму, выдерживая низкие температуры, а массовое опадение плодов начинается с конца зимы и продолжается до начала лета, так что плоды распространяются и по насту, и талыми водами, и ветром. Скорость распространения ветром составляет 0.6–1.0 м в год, при участии автотранспорта до 100 м в год. В пойменных лесах Европейской России семена быстро распространяются текущими реками (Виноградова и др., 2009). Семенная продуктивность большая – свыше 100–500 тыс. крылаток на одно дерево, самосев может достигать 130–180 тыс. шт./га, что в пойменных лесах почти в 20–30 раз превышает число проростков аборигенных древесных видов (Абрамова и др., в печ.). Обладает аллелопатическими свойствами. Имеет широкую экологическую амплитуду, благодаря чему может расти в разнообразных местообитаниях от засушливых до пойменных.

Влияние вида на другие виды, экосистемы и человека. Уже в 1910 г. при обследовании посадок, высаженных в 1893 г. в Каменной степи Особой экспедицией лесного департамента Министерства земледелия и государственных имуществ, было замечено, что клён ясенелистный настолько разрастался, что угнетал дуб, который должен был стать господствующей породой в лесных полосах (Вавин и др., 2016).

В сообществах присутствие клёна ускоряет процесс минерализации подстилки (Mędrzycki, 2007). Клён ясенелистный препятствует возобновлению аборигенных, а также некоторых декоративных видов растений (деревьев, кустарников и трав) в городских лесных насаждениях (Костина и др., 2015). В естественных насаждениях мешает возобновлению главных лесообразующих пород, вытесняет виды природной флоры в результате затенения и высокой конкурентной способности, например, *Ulmus laevis* Pall., *Quercus robur* L. в коренных лесах по р. Урал, а на других территориях вытесняет рябину, малину, клён платанолистный и другие древесные и кустарниковые виды (подлесок и подрост) из среднего и нижнего ярусов леса.

Обладает аллелопатическими свойствами, образуя мертвопокровные насаждения при инвазии (Еременко, 2014). В пойменных лесах может вытеснять аборигенные древесные виды, например, иву белую (*Salix alba* L.); способен вторгаться в антропогенно нарушенные пойменные дубравы, вытесняя подрост дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) (Виноградова и др., 2009). В пойменных лесах Оренбургской области подрост клёна по численности превышает подрост аборигенных древесных видов, в результате происходит изреживание аборигенного леса с последующим образованием чистых насаждений *A. negundo* (Абрамова и др., в печ.). В Волго-Ахтубинской пойме *A. negundo* участвует в сообществах гидросерии, представляющих собой начальные или пионерные стадии сукцессии (Костина и др., 2015).

Пыльца клёна может вызывать аллергию (Виноградова, Куклина, 2012; Чёрная книга …, 2016). Обильный самосев и корневая поросль портят газоны и разрушают асфальт, затрудняют или делают невозможным обслуживание различных инженерных коммуникаций, коллекторов, ветви быстро достигают воздушных электрических проводов.

Древесина малоценная: ломкая, мягкая и хрупкая, поэтому деревья подвержены снеголому. Сухие дрова могут использоваться для топки, из древесных остатков после измельчения можно изготавливать топливные гранулы (пеллеты) или мульчу.

Контроль. Вид внесен в Чёрные книги флоры Средней России (Виноградова и др., 2009) и Сибири (Чёрная книга …, 2016). Эффективной превентивной мерой борьбы может быть запрет на высаживание вида, однако до сих пор клён ясенелистный входит в каталоги садоводческих центров и питомников, а также используется в озеленении. Уничтожение можно проводить механическим путем, а также обработкой гербицидами, например, раундапом.

Авторы: Морозова О.В., Виноградова Ю.К.

Литература

Абрамова Л.М., Агишев В.С., Хазиахметов Р.М. Внедрение клена ясенелистного (*Acer negundo* L., Aceraceae) в пойменные леса северо-запада Оренбургской области // Российский журнал биологических инвазий (в печ.).

Антонова Л.А. Инвазионный компонент флоры Хабаровского края // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 4. С. 2–9.

Вавин В.С., Тунякин В.Д., Ахтямов А.Г. О лесных полосах «Особой экспедиции…» Василия Васильевича Докучаева (1892–1898 гг.) и проблемы содержания защитных насаждений на пашне // Научное наследие В.В. Докучаева: традиции и развитие идей) (к 170-летию со дня рождения). М.: РГО. 2016. С. 43–48.

Виноградова Ю.К., Куклина А.Г. Ресурсный потенциал инвазионных видов растений. Возможности использования чужеродных видов. М.: ГЕОС, 2012. 186 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. 502 с.
Голованов Я.М., Широких П.С., Абрамова Л.М. Растительность города Салавата (Республика Башкортостан). VI. Естественная лесная растительность // Растительность России. 2014. № 25. С. 3–12.
Девятова Е.А., Чернягина О.А., Абрамова Л.М. Конспект адвентивной флоры г. Петропавловска-Камчатского // Вестник СВФУ. 2016. Т. 54. № 4. С. 5–16.
Емельянов А.В., Фролова С.В. Клен ясенелистный (*Acer negundo* L.) в прибрежных фитоценозах р. Ворона // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 2. С. 40–43.
Еременко Ю.А. Аллелопатическая активность инвазионных древесных видов // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 2. С. 33–39.
Коляда Н.А. Адвентивные виды в древесной урбанофлоре г. Уссурийска (Приморский край) // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. 2011. № 4. С. 78–83.
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. № 4. С. 72–80.
Недолужко В.А. Кленовые – Aceraceae // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 2. Отв. ред. С.С. Харкевич. Л.: Наука, 1997. С. 181–191.
Стецук Н.П., Шонина С.М., Кухлевская Ю.Ф. Древесные интродуценты в озеленении г. Оренбурга // Вестник ИрГСХА. 2011. Т. 2. № 44. С. 153–158.
Чёрная Книга флоры Сибири / науч. ред. Ю.К. Виноградова, отв. ред. А.Н. Куприянов / Рос. акад. наук, Сиб. Отд.; ФИЦ Угля и углехимии [и др.]. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2016. 440 с.
Kowarik I. Einführung und Ausbreitung nichteinheimischer Gehölzarten in Berlin und Brandenburg und ihre Folgen für Flora und Vegetation. Ein Modell fur die Freitsetzun gentechnisch veranderter Organismen // Verhandlung des Botanischen Vereins von Berlin und Brandenburg. 1992. V 3. P. 1–188.
Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarošík V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grapow L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vilà M., Zikos A., Roy D., Hulme P.E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // Preslia. 2008. V. 80. P. 101–149.
Mędrzycki P. NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet – *Acer negundo*. Online Database of the North European and Baltic Network on Invasive Alien Species – NOBANIS, 2007. www.nobanis.org.
Online atlas of the British and Irish flora. *Acer negundo* (Электронный документ). Режим доступа: https://www.brc.ac.uk/plantatlas/plant/acer-negundo (проверено 3.05.2018).
Pyšek P., Danihelka J., Sádlo J., Chrtek J.Jr., Chytrý M., Jarošík V., Kaplan Z., Krahulec F., Moravcová L., Pergl J., Štajerová K., Tichý L. Catalogue of alien plants of the Czech Republic (2nd edition): checklist update, taxonomic diversity and invasion patterns // Preslia. 2012. V. 84. P. 155–255.

10. *Amaranthus retroflexus* L., 1753

Ширица запрокинутая / Redroot pigweed

Систематическое положение. Царство – Растения, Plantae. Отдел – Сосудистые, Tracheophyta. Класс – Двудольные, Magnoliopsida. Порядок – Гвоздичноцветные, Caryophyllales. Семейство – Амарантовые, Amaranthaceae. Вид – Ширица запрокинутая, *Amaranthus retroflexus*.

Основные синонимы. Амарант запрокинутый; american pigweed, carelessweed, common amaranth, redroot amaranth, rough pigweed, wild-beet amaranth; *Amaranthus bulgaricus* Kov.; *A. bullatus* Besser ex Spreng.; *A. chlorostachys* Willk.; *A. curvifolius* Spreng.; *A. delilei* Richt. & Loret, *A. johnstonii* Kov.; *A. recurvatus* Desf.; *A. retroflexus* var. *rubricaulis* Thell.; *A. retroflexus* var. *salicifolius* I.M. Johnst.; *A. rigidus* Schult. ex Steud.; *A. spicatus* Lam.; *A. strictus* Ten.; *Galliaria retroflexa* (L.) Nieuwl.; *G. scabra* Bubani.

10.1

Нативный ареал. Северная Америка: центральная и восточная части США, юго-восток Канады и северо-восток Мексики (Weaver, McWilliams, 1980).

Современный ареал. Широко расселилась и натурализовалась в умеренных районах обоих полушарий. Вторичный ареал включает Северную, Центральную и Южную Америки, Европу, Азию (умеренные районы), северную Африку, Австралию, Новую Зеландию. В Европе известна из 44 стран, натурализовалась в 30 странах (Lambdon et al., 2008). В России встречается в европейской части, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке. В Европейской России отмечена в 52 областях, в 39 натурализовалась (Морозова и др., 2013).

Пути и способы инвазии. С середины XVIII в. известна из ботанических садов некоторых европейских стран: в Швеции с 1750 г. (Виноградова и др., 2009), в Великобритании с 1759 г., (первая находка сделана в 1853 г.)

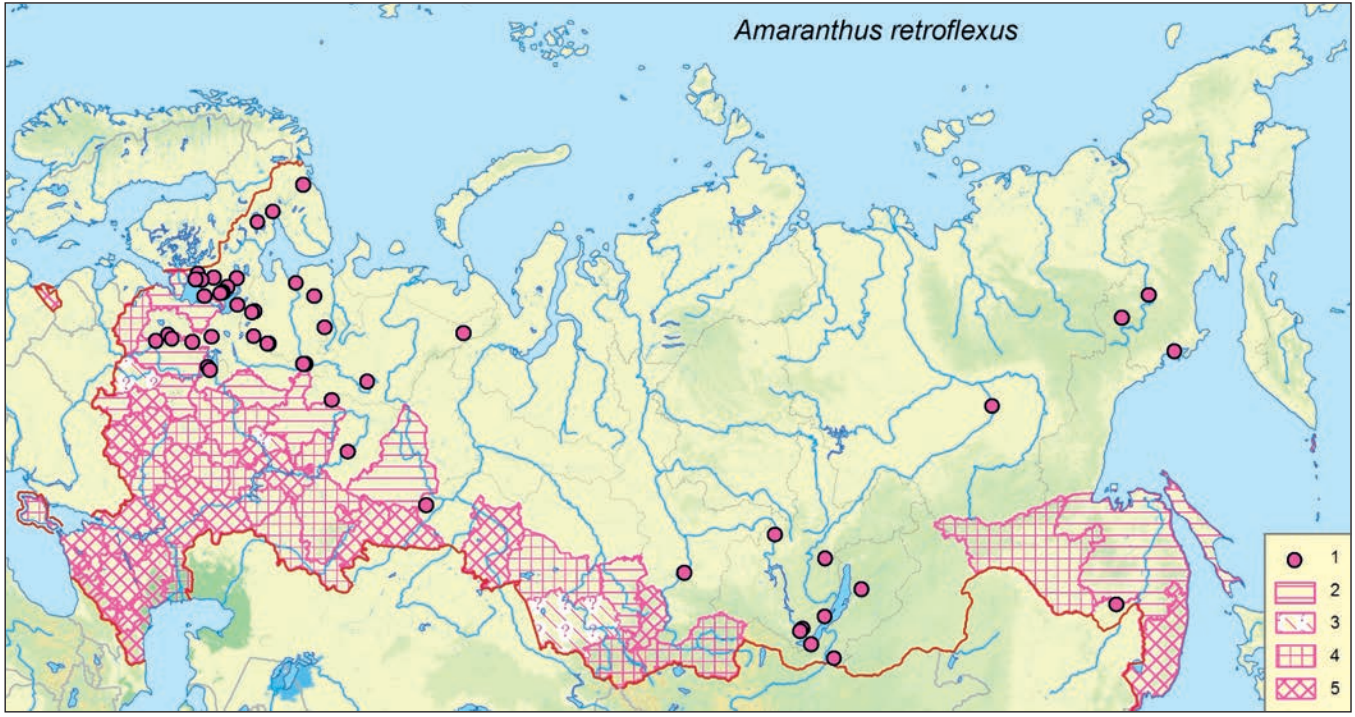


Рис. 10.2. Распространение и инвазионный статус ширицы запрокинутой (*Amaranthus retroflexus*) на территории России. Инвазионный статус вида: 1 – единичные находки, вид не натурализовался в регионе; 2 — натурализовавшийся; 3 — инвазионный статус вида не ясен; 4 — инвазионный, расселяется по нарушенным антропогенным местообитаниям; 5 — инвазионный, расселяется по полуестественным и естественным местообитаниям.

(Online atlas …, электронный документ). В дальнейшем инвазия, вероятно, происходила с семенами зерновых культур. В Германии отмечена в 1815 г. (Kühn, Klotz, 2002). В Восточной Европе первые находки сделаны на юге нынешней территории Украины (1807 г.) (Серегин, 2017), в России – в 1818 г. и 1823 г. отмечена в Астраханской губернии (Виноградова и др., 2009), в 1824–26 гг. была обнаружена в Москве (Серегин, 2017).

Заносится с семенами зерновых культур и кормовых трав. Активно расселяется по железным дорогам.

Местообитание. Встречается у жилья, на полях, огородах, пустырях, плантациях различных культур, нарушенных лугах и степных склонах, у дорог, в прибрежных местообитаниях. В естественном ареале занимает аналогичные местообитания, является пионером рудеральных и прибрежных экотопов. Предпочитает богатые почвы с широким диапазоном pH (4.2–9.1), но менее обильна на кислых почвах (Feltner, 1970).

Особенности биологии. Однолетнее растение, может достигать в высоту 160 см. Имеет хорошо развитую корневую систему, достигающую глубины в 100 см, что позволяет растению хорошо переносить поверхностное иссушение почвы (Никитин, 1983). Растение с С4 типом фотосинтеза, имеет высокую скорость фотосинтеза, что способствует быстрому увеличению листовой массы. Обладает высокой семенной продуктивностью: одно растение может продуцировать более 30 тыс. семян (34 600 на плодородных почвах и 13 860 на неплодородных, в среднем около 5 600 на 1 особь) (Weaver, McWilliams, 1980).

Влияние вида на другие виды, экосистемы и человека. Злостный сорняк пропашных и зерновых культур, снижает их урожайность, засоряет огороды и сады. На нарушенных местообитаниях может конкурировать с аборигенными видами. Аккумулирует нитраты в стеблях в количестве опасном для крупного рогатого скота и свиней (Costea et al., 2004). Может быть использована как корм для овец, семена пригодны для корма птиц.

Контроль. Вид внесен в Чёрную книгу флоры Средней России (Виноградова и др., 2009). Один из способов борьбы – проведение агротехнических мероприятий, например, использование паров, чередования пропашных культур с зерновыми и кормовыми, проведение глубокой вспашки, включение в севооборот многолетних трав, что способствует уничтожению ширицы на плантациях. Всходы можно контролировать почвенными гербицидами, вызывающими ингибирование фотосинтеза. В США используют гербициды из класса хлортриазинов, но в Европе их применение запрещено.

Автор: Морозова О.В.

Литература

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2009. 502 с.

Морозова О.В., Борисов М.М., Стародубцева Е.А., Алексеев Ю.Е., Флейс М.Э. Чужеродные виды растений Европейской России. Электронный ресурс. М.: ИГ РАН, 2013. Режим доступа: http://geocnt.geonet.ru/googlemap (проверено 11.12.2017).

Никитин В.В. Сорные растения СССР. Л.: Наука, 1983. 452 с.

Серегин А.П. (ред.). Депозитарий живых систем "Ноев Ковчег" (направление "Растения"). Электронный ресурс. М.: МГУ, 2017. Режим доступа: https://plant.depo.msu.ru/open/public/scan.jpg?pcode=MW0332253, https://plant.depo.msu.ru/open/public/scan.jpg?pcode=MW0332158 (проверено: 04.07.2018).

Costea M., Weaver S., Tardif F.J. The biology of Canadian weeds. 130. *Amaranthus retroflexus* L., *A. powellii* S. Watson and *A. hybridus* L. // Can. J. Plant Sci. 2004. V. 84. P. 631–668.

Feltner K.C. The ten worst weeds of field crops. 5. Pigweed // Crops and Soils. 1970. V. 23. P. 13–14.

Kühn I., Klotz S. *Amaranthus retroflexus*. (Электронный документ) // BIOLFLOR - Eine Datenbank mit biologisch-цkologischen Merkmalen zur Flora von Deutschland. 2002. Режим доступа: http://www2.ufz.de/biolflor/taxonomie/taxonomie.jsp?action=filter&ID_Familie=36&ID_Gattung=36&ID_Taxonomie=185 (проверено 11.12.2017).

Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarošík V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grapow L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., KokkorisY., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vilà M., Zikos A., Roy D., Hulme P. E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // Preslia. 2008. V. 80. P. 101–149.

Online atlas of the British and Irish flora. *Amaranthus retroflexus* (Электронный документ). Режим доступа: https://www.brc.ac.uk/plantatlas/plant/amaranthus-retroflexus (проверено: 9.12.2017).

Weaver S.E., McWilliams E.L. The biology of Canadian weeds. 44. *Amaranthus retroflexus* L., *A. powellii* S. Wats. and *A. hybridus* L. // Canadian Journal of Plant Science. 1980. V. 60. P. 1215–1234.

11. *Ambrosia artemisiifolia* L., 1753

Амброзия полыннолистная / Common ragweed

Систематическое положение. Царство – Растения, Plantae; Отдел – Сосудистые, Tracheophyta; Класс – Двудольные, Magnoliopsida; Порядок – Астроцветные, Asterales; Семейство – Астровые, Asteraceae; Вид – Амброзия полыннолистная, *Ambrosia artemisiifolia*.

11.1

Основные синонимы. American wormwood; annual bur-sage; annual ragweed; bitterweed; blackweed; carrot weed; hay fever weed; hayweed; hogweed; horseweed; low ragweed; mayweed; ragweed; Roman bitterweed; Roman wormwood; short ragweed; small ragweed; Stalin weed; stammerwort; stickweed; tassel weed; wild tansy; *Ambrosia artemisiifolia* Bess.; *A. artemisiifolia* subsp. *artemisiifolia; A. artemisiifolia* var. *artemisiifolia*; *A. artemisiifolia* L. subsp. *diversifolia* Piper; *A. artemisiifolia* L. var. *diversifolia* Piper; *A. artemisiifolia* var. *elatior* Descourt.; *A. artemisiifolia* L. var. *jamaicensis* Griseb.; *A. artemisiifolia* var. *octocornis* Kuntze; *A. artemisiifolia* var. *paniculata* Michx.; *A. artemisiifolia* var. *quadricornis* Kuntze; *A. artemisiifolia* var. *trinitensis* Griseb.; *A. chilensis* Hook. & Arn.; *A. elata* Salisb.; *A. elatior* L.; *A. glandulosa* Scheele; *A. monophylla* Rydb.; *A. paniculata* Michx.; *A. peruviana* Cabrera; *Iva monophylla* Walter.

Нативный ареал. Северная Америка (США – восток и юго-восток, южные районы Канады).

Современный ареал. Вторичный ареал охватывает Европу (36 стран), Азию, Северную и Южную Америки, Австралию и Новую Зеландию, Африку. Однако инвазионный статус вида различается в зависимости от климатических условий региона: амброзия полыннолистная предпочитает теплые и относительно влажные условия, ее массовое распространение

Рис.11.2. Распространение и инвазионный статус амброзии полыннолистной *(Ambrosia artemisiifolia)* на территории России. Инвазионный статус вида: 1 – единичные находки, вид не натурализовался; 2 – натурализовавшийся; 3 – инвазионный вид, расселяется только по нарушенным антропогенным местообитаниям; 4 — инвазионный вид, расселяется по естественным и полуестественным местообитаниям.

ограничено 50–53° северной широты. В Европе амброзия полыннолистная натурализовалась в 17 странах, основные очаги находятся в долине Роны (юго-восток Франции), на севере Италии и в южных районах Центральной и Восточной Европы (Lambdon et al., 2008; Essl et al., 2015).

На территории России наиболее часто встречается в ее европейской части (отмечена в 49 областях, в 24 натурализовалась) (Морозова и др., 2013). Область натурализации лежит в южной половине Европейской России. Локальные очаги находятся на юге Западной Сибири, в Алтайском крае и на Дальнем Востоке; отдельные находки зафиксированы в Иркутской, Кемеровской, Новосибирской, Омской, Томской областях. Основные области распространения в Европейской России – Северный Кавказ, Центральное Черноземье, Южное Предуралье (особенно Оренбургская область), где вид натурализовался (Москаленко, 2001; Абрамова, 2012; Абрамова и др., 2017). По железным дорогам проникает вплоть до северных областей: в 1987 г. найдена в Коми (Лавренко, Кустышева, 1990), в 1991 г. в Карелии (Кравченко, 1997), в 1993 г. в Мурманской области (Нотов, Соколов, 1994), но в северных регионах не натурализуется. На Дальнем Востоке основная область распространения – юг Приморского края, отмечена также в окрестностях Хабаровска, в Амурской области, Еврейской автономной области, на юге Сахалина (Аистова, 2010; Есипенко, Гожко, 2015).

Пути и способы инвазии. В конце XVIII–начале XIX вв. выращивалась в ботанических садах Европы: в Великобритании – с 1759 г. (Online atlas …, электронный документ), во Франции в Париже – 1775 г., в Монпелье – 1824 г., однако ее появление вне мест культивирования связывают со случайной интродукцией с семенами сельскохозяйственных культур (Chauvel et al., 2006). Первые находки в Европе зафиксированы в начале второй половины XIX в.: в Германии и Франции в 1863 г. (Chauvel, Cadet, 2011), куда она была завезена из Америки с семенами клевера, в Швеции – 1866 г. (Есипенко, Гожко, 2015). В Азии первая находка сделана в Китае в 1935 г. (Chen et al., 2007), к настоящему времени амброзия широко расселилась в странах Восточной Азии, а также в Индии, Турции, Казахстане, на Кавказе (Есипенко, 2018).

Первая находка амброзии полыннолистной в России – в 1918 г., вблизи г. Ставрополя (Виноградова и др., 2009); в 1929 г. найдена в г. Выборге (в Ленинградской области), куда попала с зерном из Северной Америки (Доронина, 2007), и в Республике Северная Осетия (Димитриев и др., 1994). К 1960-м гг. амброзия распространилась в областях Северного Кавказа и Предкавказья, в Волгоградской и Ростовской областях, Республике Калмыкия (Виноградова и др., 2009). В регионах Средней России появилась в середине – второй половины XX в.: в Брянской обл. найдена в 1972 г.,

Воронежской – 1967, Владимирской – 1975, Ивановской – 1985, Калужской – 1979, Московской – 1974, Республике Мордовии – 1982, Рязанской – 1992, Тверской – 1969, Тульской – 1979 (Виноградова и др., 2009); первоначальное проникновение в эти регионы, возможно, связан с распространением вдоль железнодорожных магистралей из южных областей Европейской России. В Сибири (в Иркутской области) впервые отмечена в 1992 г., на Дальнем Востоке (в Приморском крае) – в 1959 г. (Аистова, 2010).

Широкое распространение в Европе связывают с многократным проникновением семян амброзии непосредственно из Северной Америки (Gladieux et al., 2011). Амброзия полыннолистная интродуцируется с семенным материалом сельскохозяйственных культур, особенно позднеспелых (подсолнечника, люцерны, сои и др. бобовых, кукурузы и т. д.), уборка которых совпадает с созреванием сорняка (август-сентябрь), а также с засоренными отходами, сеном, при перегоне скота, перемещении почвы и передвижении сельскохозяйственных машин. Семена могут распространяться с потоками воды. Во Франции расселение амброзии связывают с передвижением американской армии во время мировых войн, особенно, Первой мировой войны (Chauvel, Cadet, 2011). В ряде стран первоначальное распространение отмечено вдоль железных и автомобильных дорог (Essl et al., 2015). Во многие страны Европы интродуцируется также с семенной смесью (подсолнечником и др.) для птиц (Chauvel et al., 2004; Brandes, Nitzsche, 2006).

Местообитание. В первичном ареале – типичный вид первых стадий сукцессии (Ковалев, 2004). Во вторичном ареале обильно произрастает на нарушенных местообитаниях, преимущественно в степных и лесостепных районах: вдоль железнодорожных путей, на обочинах шоссейных и грунтовых дорог, на пустырях, в населенных пунктах, изредка на нарушенных местообитаниях берегов рек и прудов и нарушенных лугах. Не выдерживает конкуренции с многолетними травами. Обладает высокой экологической пластичностью, может произрастать на всех типах почв, но предпочитает земли с повышенным содержанием глины, гравия или песка (Есипенко, 2018).

Особенности биологии. Однолетнее растение, с предпочтением короткодневного фотопериода: интенсивный рост наблюдается при уменьшении длины дня до 14 ч и повышении дневных температур до 20 °С. Длина светового дня влияет на соотношение полов в цветках, при длительных дневных условиях преобладают мужские цветы, тогда как женские цветки развиваются предпочтительно при сокращении дины дня (Essl et al., 2015). При благоприятных условиях растение может достигать в высоту 1.6 м. Обладает большой репродуктивной способностью: крупные растения мо-

гут продуцировать до 60 тыс. семян, в результате чего в почве образуются большие их запасы (Есипенко, 2018). Семена распространяются птицами, человеком и транспортными средствами, благодаря плавучести легко переносятся талыми и дождевыми водами (Bassett, Crompton, 1975). Жизнеспособность семян может сохраняться до 7 лет (Есипенко, 2018). Все растение амброзии содержит вторичные метаболиты с антибиотическими свойствами, такие как сесквитерпеновые лактоны, которые оказывают ингибирующее действие на рост различных видов растений и благодаря которым во вторичном ареале у амброзии отсутствуют естественные враги (Ковалев, 2004; Essl et al., 2015).

Влияние вида на другие виды, экосистемы и человека. Амброзия полыннолистная засоряет полевые культуры, особенно пропашные и зерновые, а также огороды, сады, виноградники, луга, пастбища, полезащитные лесные полосы. Развивая мощную надземную массу и корневую систему, она подавляет культурные растения. Наиболее часто страдают от амброзии яровые хлеба и пропашные культуры, особенно подсолнечники. При недостаточном уходе за посевами этих культур амброзия перерастает их и сильно заглушает, что приводит к резкому снижению, а то и полной гибели урожая. Не поедается скотом из-за содержания в ее листьях горьких эфирных масел, что снижает кормовые качества сена и пастбищ, засоренных амброзией (Никитин, 1983; Москаленко, 2001). Замедляет сукцессии на нарушенных местообитаниях (Ковалев, 2004). Благодаря наличию воздушных камер у пыльцевых зерен, имеет хорошую летучесть пыльцы. Является сильным аллергеном и главной причиной сенной лихорадки (Аистова, 2010; Follak et al., 2013).

Контроль. Вид внесен в Чёрные книги флоры Средней России (Виноградова и др., 2009) и Сибири (Чёрная книга…, 2016). Входит в Перечень карантинных видов РФ, является потенциально инвазионным видом по классификации ЕОКЗР.

Применяются агротехнические, химические и биологические методы борьбы. Из агротехнических мероприятий рекомендовано правильное чередование культур в севообороте, обработка почвы, предотвращение повторного заражения почвы и урожая культур. Использование чистых паров снижает засоренность на 70–80%. Также считается, что в посевах кормовых трав необходимо внесение удобрений и использование оптимальных сроков посевов, поскольку хорошо развитые травы подавляют амброзию (Москаленко, 2001).

Химические методы борьбы включают избирательное использование гербицидов, биологические – участие естественных врагов амброзии. Наиболее эффективным считается биологический контроль с помощью амб-

розиевого листоеда *Zygogramma suturalis*. На территории б. СССР последний интродуцирован в 1978 г. и смог подавлять амброзию по краям полей. Однако имел низкую плотность популяций и не оказал существенного влияния на численность амброзии на засоренных полях (Виноградова и др., 2009).

Авторы: Морозова О.В.

Литература

Абрамова Л.М. Экспансия чужеродных видов растений на Южном Урале (Республика Башкортостан): анализ причин и экологических угроз // Экология. 2012. № 5. С. 324–330.

Абрамова Л.М, Голованов Я.М., Хазиахметов Р.М. Инвазивные растения Оренбургской области // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. Биологические науки. 2017. Т. 63. № 1. С. 184–186.

Аистова Е.В. Инвазионные растения – источник поллиноза на российском Дальнем Востоке // Turczaninowia. 2010. Т. 13. № 4. С. 45–48.

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2009. 502 с.

Димитриев А.В., Абрамов Н.В., Мининзон И.Л., Папченков В.Г., Пузырев А.Н., Раков Н.С., Силаева Т.Б. О распространении *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae) в Волжско-Камском регионе // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 1. С. 79–83.

Доронина А.Ю. Сосудистые растения Карельского перешейка (Ленинградская область). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. 574 с.

Есипенко Л.П. Биологическое обоснование приемов и средств снижения вредоносности и ограничения распространения амброзии полыннолистной (*Ambrosia artemisiifolia* L., Ambrosieae, Asteraceae). Дисс. ... докт. биологических наук. Краснодар, 2018. 316 с.

Есипенко Л.П., Гожко А.А. Амброзия полыннолистная на территории российского Дальнего Востока // Биосфера. 2015. Т. 7. № 4. С. 415–420.

Ковалев О.В. Новая концепция формирования биосферных инвазий: экспансия «ювенильных» таксонов // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. С. 53–68.

Кравченко А.В. Новые и редкие виды сосудистых растений для флоры Карелии // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 4. С. 124–127.

Лавренко А.Н., Кустышева А.А. Новые и редкие для Коми АССР виды адвентивных растений // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 2. С. 267–270.

Морозова О.В., Борисов М.М., Стародубцева Е.А., Алексеев Ю.Е., Флейс М.Э. Чужеродные виды растений Европейской России. Электронный ресурс. М.: ИГ РАН, 2013. Режим доступа: http://geocnt.geonet.ru/googlemap (проверено 11.12.2017).

Москаленко Г.П. Карантинные сорные растения России. 2001. 278 с.

Никитин В.В. Сорные растения СССР. Л.: Наука. 1983. 452 с.

Нотов А.А., Соколов Д.Д. Новые и редкие виды флоры Мурманской области и Карелии // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 11. С. 92–95.

Чёрная книга флоры Сибири / отв. ред. А.Н. Куприянов / Рос. акад. наук, Сиб. отделение; ФИЦ Угля и углехимии [и др.]. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2016. 440 с.

Basset I.J., Crompton C.W. The Biology of Canadian weeds. 11 – *Ambrosia artemisiifolia* L. and *Ambrosia psilostachya* DC. // Canadian Journal of Plant Science. 1975. V. 55. P. 463–476.

Bazzaz F.A. Succession on abandoned fields in the Shawnee hills, southern Illinois // Ecology. 1968. V. 49. P. 924–936.

Brandes D., Nitzsche J. Biology, introduction, dispersal, and distribution of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) with special regard to Germany // Nachrichtenbl. Deut. Pflanzenschutzd. 2006. B. 58. H. 11. S. 286–291.

Chauvel B., Cadet É. Introduction et dispersion d'une espèce envahissante: le cas de l'ambroisie à feuilles d'armoise (*Ambrosia artemisiifolia* L.) en France // Acta Bot. Gallica. 2011. V. 158. № 3. P. 309–327.

Chauvel B., Dessaint F., Cardinal-Legrand C., Bretagnolle F. The historical spread of *Ambrosia artemisiifolia* L. in France from herbarium records // Journal of Biogeography. 2006. V. 33. P. 665–673.

Chen H., Chen L., Albright T.P. Developing Habitat-suitability Maps of Invasive Ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) in China Using GIS and Statistical Methods // GIS for Health and the Environment. Springer, Berlin, 2007. P. 105–121.

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. V. 103. P. 1069–1098.

Follak S., Dullinger S., Kleinbauer I., Moser D., Essl F. Invasion dynamics of three allergenic invasive *Asteraceae* (*Ambrosia trifida*, *Artemisia annua*, *Iva xanthiifolia*) in central and eastern Europe // Preslia. 2013. V. 85. P. 41–61.

Gladieux P., Giraud T., Kiss L., Genton B.J., Jonot O., Shykoff J.A. Distinct invasion sources of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) in Eastern and Western Europe // Biological invasions. 2011. V. 13. P. 933–944.

Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarošík V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grapow L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vilà M., Zikos A., Roy D., Hulme P. E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // Preslia. 2008. V. 80. P. 101–149.

Online atlas of the British and Irish flora. *Ambrosia artemisiifolia.* (Электронный документ). Режим доступа: https://www.brc.ac.uk/plantatlas/plant/ambrosia-artemisiifolia (проверено: 14.08.2018).

12. *Ambrosia psilostachya* DC., 1836

Амброзия голометельчатая / Perennial ragweed

Систематическое положение. Царство – Растения, Plantae. Отдел – Сосудистые, Tracheophyta. Класс – Двудольные, Magnoliopsida. Порядок – Астроцветные, Asterales. Семейство – Астровые, Asteraceae. Вид – Амброзия голометельчатая, *Ambrosia psilostachya.*

Основные синонимы. Амброзия многолетняя; cuman ragweed; western ragweed; *Ambrosia artemisiifolia* var. *trinitensis* Griseb.; *A. californica* Rydb.; *A. californica* subsp. *californica*; *A. coronopifolia* Torr. & A.Gray; *A. hispida* Torr.; *A. lindheimeriana* Scheele; *A. peruviana* DC.; *A. psilostachya* var. *californica* (Rydb.) S.F. Blake; *A. psilostachya* var. *coronopifolia* (Torr. & A.Gray) Farw.; *A. psilostachya* var. *lindheimeriana* (Scheele) Blank.; *A. psilostachya* var. *psilostachya*; *A. rugelii* Rydb.

Нативный ареал. Северная Америка: западная часть США, южная Канада (особенно часто на юге Саскачевана, в южной части Манитобы) (Bassett, Crompton, 1975).

Современный ареал. Вторичный ареал включает Северную и Южную Америки, Европу, Азию (Индию, Казахстан, Японию, Тайвань), Африку (Южную Африку, Маврикий), Австралию. В Европе встречается в 20 странах, в 10 натурализовалась (Lambdon et al., 2008).

На территории России отмечена в ее европейской части (в 16 областях, в 13 натурализовалась) (Морозова и др., 2013). Наибольшие по площади очаги выявлены в Башкортостане и Чувашии; в Республике Башкортостан занимает площадь свыше 10 тыс. га (Абрамова, 2012). В Краснодарский край занесена в 1945 г., но к 1990 г. очаги произрастания амброзии голометельчатой были здесь полностью ликвидированы (в 1990 г. карантин по ним был снят). В 1974 г. найдена в Московской области, это самая северная находка на территории России.

Рис. 12.2. Распространение и инвазионный статус амброзии голометельчатой (*Ambrosia psilostachya*) на территории России. Инвазионный статус вида: 1 — единичные находки, вид не натурализовался в регионе; 2 — натурализовавшийся; 3 — инвазионный, расселяется по естественным и полуестественным местообитаниям.

Пути и способы инвазии. В Великобритании найдена в 1902 г. (Online atlas …, электронный документ), в Бельгии – в 1917 г. (Verloove, 2006). На территории России впервые обнаружена в 1934 г. в Республике Башкортостан (Мулдашев и др., 2014), вероятнее всего, интродукция произошла с семенным материалом.

Вид распространяется с семенным и продовольственным материалом, почвой, засоренными отходами, кормами скота, на шерсти животных, при передвижении сельскохозяйственных машин, с транспортом. Естественным путем семянки легко переносятся с водными потоками.

Местообитание. Характерный вид первых сукцессионных стадий при зарастании заброшенных полей на месте прерий (Bassett, Crompton, 1975). Во вторичном ареале встречается на обочинах автомобильных и железных дорог, заброшенных полях, лугах, пастбищах, в населенных пунктах (Москаленко, 2001). Обладает широкой экологической амплитудой: растет как в засушливых сообществах степного класса *Festuco–Brometea*, так и во влажных местообитаниях береговых и придорожных сообществ *Bidentetea tripartitae* и *Plantaginetea majoris,* а также на лугах *Molinio–Arrhenatheretea*. На территории Европейской России вид имеет два экологических оптимума: натурализуется в местообитаниях с достаточным увлажнением, но с нарушенным покровом (на пастбищах в поймах рек), и на сухих уплотненных субстратах по обочинам дорог и деревенским улицам (Абрамова, 2012).

Особенности биологии. Многолетнее травянистое корнеотпрысковое растение. Размножается в основном корневой порослью и отрезками корней; семенное размножение имеет подчиненное значение. Семян образуется обычно мало. Однако с карантинной точки зрения семенное размножение играет большую роль, так как с семенами сорняк завозится в новые хозяйства, районы и области.

Семена прорастают при температуре почвы 13–15 °С, примерно в первой половине мая. В посевах пропашных и на парах отдельные всходы появляются летом, особенно после осадков. У растений, взошедших в мае, в конце первой декады июля уже начинают образовываться горизонтальные корни, которые являются основным источником засорения полей. По всей длине корней и очень близко друг к другу закладываются почки возобновления, в итоге образуется много побегов, и, как следствие, зарослевая популяция. Корни устойчивы к низким температурам (Москаленко, 2001). Может достигать в высоту 1 м, но во вторичном ареале часто высота небольшая, например, в Башкортостане до 50 см. Однако при небольшой высоте и биомассе образует множество побегов на 1 кв. м (от 180 до 620), за счет чего может доминировать в сообществах (Абрамова, 2012).

Влияние вида на другие виды, экосистемы и человека. Амброзия голометельчатая является одним из трудноискоренимых сорняков и включена в перечни карантинных сорняков во многих странах. Вселяется в посевы зерновых и пропашных культур, многолетних трав, встречается на лугах и пастбищах. Образует плотные куртины, вытесняя культурные растения; успешно конкурирует с многолетними травами (Москаленко, 2001). Корни амброзии голометельчатой способны выделять вещества, ингибирующие рост других видов растений (Абрамова, 2012). Снижает продуктивность пастбищ. Пыльца является аллергеном.

Контроль. Входит в Перечень карантинных видов РФ. Меры борьбы включают механический, химический и биологический контроль. В качестве механического способа борьбы рекомендовано регулярное скашивание, которое следует проводить в фазу бутонизации. Химический контроль подразумевает применение гербицидов группы 2,4-Д, хотя данный реагент влияет в основном на надземную массу (Москаленко, 2001). В качестве биологических мер борьбы использовались несколько видов насекомых: 1) листоед *Zygogramma suturalis*, однако как и в случае с *A. artemisiifolia*, успех от его интродукции весьма относительный; 2) *Zygogramma disrupta* – интродуцирован на территории бывшего СССР из Техаса в 1981 г., 3) *Tarachidia candefacta* – интродуцирована из Калифорнии в 1967 г. и ныне обитает в Краснодарском крае.

Автор: Морозова О.В.

Литература

Абрамова Л.М. Экспансия чужеродных видов растений на Южном Урале (Республика Башкортостан): анализ причин и экологических угроз // Экология. 2012. № 5. С. 324–330.

Морозова О.В., Борисов М.М., Стародубцева Е.А., Алексеев Ю.Е., Флейс М.Э. Чужеродные виды растений Европейской России. Электронный ресурс. М.: ИГ РАН, 2013. Режим доступа: http://geocnt.geonet.ru/googlemap (проверено 11.12.2017).

Москаленко Г.П. Карантинные сорные растения России. 2001. 278 с.

Мулдашев А.А., Хусаинова С.А., Хусаинов А.Ф. Новые находки адвентивных растений в Республике Башкортостан // Известия Самарского научного центра РАН. 2014. Т. 16. № 1. С. 69–73.

Bassett I.J., Crompton C.W. The biology of Canadian weeds. 11. *Ambrosia artemisiifolia* L. and *A. psilostachya* DC. // Canadian Journal of Plant Science. 1975. V. 55. P. 463–476.

Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarošík V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grapow L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vilà M., Zikos A., Roy D., Hulme P.E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // Preslia. 2008. V. 80. P. 101–149.

Online atlas of the British and Irish flora. *Ambrosia psilostachya.* (Электронный документ). Режим доступа: https://www.brc.ac.uk/plantatlas/plant/ambrosia-psilostachya (Проверено 9.12.2017).
Plantarium. *Ambrosia psilostachya* DC. Электронный ресурс. Режим доступа: http://www.plantarium.ru/page/image/id/471019.html (проверено: 12.09.2018).
Verloove F. Catalogue of neophytes in Belgium (1800-2005) // Scripta Botanica Belgica. 2006. V. 39. 89 p.

13. *Ambrosia trifida* L., 1753

Амброзия трехраздельная / Giant ragweed

Систематическое положение. Царство – Растения, Plantae. Отдел – Сосудистые, Tracheophyta. Класс – Двудольные, Magnoliopsida. Порядок – Астроцветные, Asterales. Семейство – Астровые, Asteraceae. Вид – Амброзия трехраздельная, *Ambrosia trifida.*

Основные синонимы. Bitterweed; blood ragweed; buffalo weed; crown-weed; great ragweed; horse-cane; horse-weed; kinghead; tall ragweed; Texan great ragweed; *Ambrosia aptera* DC.; *A. integrifolia* Muhl. ex Willd.; *A. trifida* var. *aptera* (DC.) Kuntze; *A. trifida* var. *heterophylla* Kuntze; *A. trifida* var. *integrifolia* (Muhl. ex Willd.) Torr. & A. Gray; *A. trifida* f. *integrifolia* (Muhl. ex Willd.) Fernald; *A. trifida* var. *polyploidea* J. Rousseau; *A. trifida* var. *texana* Scheele; *A. trifida* subsp. *trifida*; *A. trifida* var. *trifida*; *A. trifida* f. *trifida*.

Нативный ареал. Северная Америка: восток США, южная часть Канады.

Современный ареал. Вторичный ареал включает Северную и Южную Америки, Европу, Азию (Китай, Корею, Израиль). В Европе найдена в 21 стране, натурализовалась в 8 странах (Lambdon et al., 2008). Наибольшее распространение отмечено в северной части Центральной Европы (Германии, Швейцарии, Чехии) (Follak et al., 2013).

В России встречается на территории Европейской России, где найдена в 30 областях (в 16 из них натурализовалась) (Морозова и др., 2013), и на Дальнем Востоке (Нечаева, 1984). Области наибольшего распространения находятся в Центральном Черноземье, Северном Кавказе и в Предуралье. В Республике Башкортостан найдено более 70 локальных очагов (в сумме более 15 тыс. га), в Оренбургской области – около 90 локальных очагов (Абрамова, 2012; Пикалова, 2015). Самая северная натурализовавшаяся

Рис. 13.2. Распространение и инвазионный статус амброзии трехраздельной (*Ambrosia trifida*) на территории России. Инвазионный статус вида: 1 — отдельные находки, вид не натурализовался в регионе; 2 — натурализовавшийся; 3 — инвазионный статус вида не ясен; 4 — инвазионный, расселяется по полуестественным и естественным местообитаниям.

популяция зафиксирована во Владимирской области в Гусь-Хрустальном районе (Серегин, 2012). По железным дорогам проникает севернее, вплоть до Карелии, где найдена в 1999 г. (Кравченко, 2007), но не плодоносит и не натурализуется.

Пути и способы инвазии. Первые находки в Европе сделаны во второй половине XIX в.: в Германии в 1877 г. и 1899 (Follak et al., 2013), в Великобритании в 1897 г. (Online atlas ..., электронный документ).

В России впервые найдена в 1924 г. в Ленинградской области в г. Выборге (Доронина, 2007), в 1934 г. обнаружена в Оренбургской области (Мулдашев и др., 2017); в обоих случаях эта амброзия была интродуцирована с зерном. Расселение в областях степной и лесостепной зон произошло во второй половине-конце XX в.: в 1968 г. найдена в Башкортостане, куда попала, по-видимому, из Оренбургской области (Мулдашев и др., 2017), в 1970-х гг. отмечена в Воронежской области (Григорьевская и др., 2004), в 1971 г. – в Волгоградской области (Серегин, 2017). В этот же период (1969 г.) амброзия трехраздельная найдена на Дальнем Востоке (в Амурской обл.) и в Сибири (в Иркутской обл., очаг ликвидирован) (Москаленко, 2001).

Распространение семян происходит с импортом зерна, семян подсолнечника, а также с засоренной семенами соломой и сеном. Распространяется вдоль железных и автомобильных дорог, с потоками воды (семена имеют воздушные мешки и обладают большой плавучестью) (Абрамова, 2012), сельскохозяйственной техникой (Москаленко, 2001).

Местообитание. В первичном ареале встречается в пойменных местообитаниях, в нарушенных сообществах с увлажненными почвами по берегам рек, на окраинах полей (Bassett, Crompton, 1982). Во вторичном ареале в основном рудеральное растение (Follak et al., 2013), обильно произрастает на нарушенных местообитаниях вдоль дорог, на мусорных местах вблизи жилья, пустырях, стройплощадках, в окрестностях ферм, населенных пунктах, по краям полей; изредка встречается в посевах пропашных и зерновых культур. Предпочитает влажные и плодородные почвы, натурализуется в поймах рек лесостепной и степной зон (Абрамова, 2012; Пикалова и др., 2013).

Особенности биологии. Однолетнее растение, предпочитает короткодневный фотопериод. Цикл развития более сжатый, чем у амброзии полынолистной (Москаленко, 2001). Имеет относительно высокую скорость фотосинтеза (Bassett, Crompton, 1982), быстро становится доминирующим видом, развивает значительную по площади листовую поверхность, затеняя и угнетая сопутствующие виды (Abul-Fatih et al., 1979). Достигает наибольшего роста во второй половине июля-начале августа: в среднем 1.5 (до 4) м. Обладает относительно невысокой семенной продуктивностью,

каждое растение может производить в среднем до 750 семян (Есина, 2009). Содержит вторичные метаболиты с антибиотическими свойствами, такие как сесквитерпеновые лактоны, которые оказывают ингибирующее действие на рост различных видов растений (Kong et al., 2007).

Влияние вида на другие виды, экосистемы и человека. *A. trifida* засоряет яровые, зерновые, пропашные культуры, кормовые травы, огороды и сады. Грубые стебли амброзии трехраздельной при значительной густоте стояния затрудняют проведение уборочных работ. Пыльца является сильным аллергеном и одной из причин сенной лихорадки (Пикалова, 2015).

Контроль. Входит в перечень карантинных видов РФ, включена ЕОКЗР в список потенциальных инвазионных видов растений. В качестве химического способа борьбы применяют раундап, который наиболее эффективен против молодых невысоких растений. Поражается ржавчинным грибом *Puccinia xanthii* forma specialis *ambrosia-trifidae*, который можно использовать для биологического контроля амброзии трехраздельной (CABI, 2018).

Автор: Морозова О.В.

Литература

Абрамова Л.М. Экспансия чужеродных видов растений на Южном Урале (Республика Башкортостан): анализ причин и экологических угроз // Экология. 2012. № 5. С. 324–330.

Доронина А.Ю. Сосудистые растения Карельского перешейка (Ленинградская область). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. 574 с.

Есина А.Г. *Ambrosia trifida* L. в Предуралье Республики Башкортостан: распространение, эколого-фитоценотьическая и популяционная характеристика. Автореф. дисс. … канд. биол. наук. Уфа, 2009. 17 с.

Кравченко А.В. Конспект флоры Карелии. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 643 с.

Нечаева Т.И. Адвентивная флора Приморского края // Комаровские чтения. 1984. Вып. 31. С. 46–88.

Морозова О.В., Борисов М.М., Стародубцева Е.А., Алексеев Ю.Е., Флейс М.Э. Чужеродные виды растений Европейской России. Электронный документ. М.: ИГ РАН, 2013. Режим доступа: http://geocnt.geonet.ru/googlemap (Проверено 11.12.2017).

Москаленко Г.П. Карантинные сорные растения России. 2001. 278 с.

Мулдашев А. А., Абрамова Л. М., Голованов Я. М. Конспект адвентивных видов растений Республики Башкортостан. Уфа: Башк. энцикл., 2017. 168 с.

Пикалова Е.В. Биология и распространение основных очагов *Ambrosia trifida* L. в Оренбургской области // Вестник ОГУ. 2015. Т. 10. № 185. С. 55–58.

Пикалова Е.В., Стецук Н.П., Нурмиева С.В., Абрамова Л.М. К биологии инвазивного вида *Ambrosia trifida* L. в Предуралье // Вестник ОГУ. 2013. Т. 10. № 159. С. 214–216.

Серегин А.П. Флора Владимирской области: Конспект и атлас. Тула: Гриф и К, 2012. 620 с.

Серегин А.П. (ред.). Депозитарий живых систем “Ноев Ковчег” (направление “Растения”). Электронный ресурс. М.: МГУ, 2017. Режим доступа: https://plant.depo.msu.ru/open/public/scan.jpg?pcode=MW0538773 (проверено: 06.07.2018).

Abul-Fatih H.A, Bazzaz F.A., Hunt R. The biology of Ambrosia trifida L. III. Growth and biomass allocation // New Phytologist. 1979. V. 83. P. 829–838.

Bassett I.J., Crompton C.W. The biology of Canadian weeds. 55. *Ambrosia trifida* L. // Canadian Journal of Plant Science. 1982. V. 62. P. 1003–1010.

CABI. *Ambrosia trifida* [original text by Iamonico D.] // Invasive Species Compendium. Wallingford, UK: CAB International, 2018. www.cabi.org/isc.

Follak S., Dullinger S., Kleinbauer I., Dietmar M., Essl F. Invasion dynamics of three allergenic invasive *Asteraceae* (*Ambrosia trifida*, *Artemisia annua*, *Iva xanthiifolia*) in central and eastern Europe // Preslia. 2013. V. 85. P. 41–61.

Kong C.-H., Wang P., Xu X.-H. Allelopathic interference of *Ambrosia trifida* with wheat (*Triticum aestivum*) // Agriculture, Ecosystems and Environment. 2007. V. 119. P. 416–420.

Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarošík V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grapow L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vilà M., Zikos A., Roy D., Hulme P.E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // Preslia. 2008. V. 80. P. 101–149.

Online atlas of the British and Irish flora. *Ambrosia trifida.* (Электронный документ). Режим доступа: https://www.brc.ac.uk/plantatlas/plant/ambrosia-trifida (проверено 9.12.2017).

Plantarium. *Ambrosia trifida* L. Электронный ресурс. Режим доступа: http://www.plantarium.ru/page/image/id/102168.html (проверено: 12.09.2018).

14. *Amelanchier spicata* (Lam.) K. Koch, 1869

Ирга колосистая / Dwarf serviceberry

Систематическое положение. Царство – Растения, Plantae. Отдел – Сосудистые, Tracheophyta. Класс – Двудольные, Magnoliopsida. Порядок – Розоцветные, Rosales. Семейство – Розовые, Rosaceae. Вид – Ирга колосистая, *Amelanchier spicata.*

Основные синонимы. Low juneberry; thicket shadbush; low serviceberry; pigeon berry; *Amelanchier mucronata* E.L. Nielsen; *Amelancus spicata* (Decne.) Vollm.; *Crataegus spicata* Lam.; *Pyrus ovalis* Willd.

Нативный ареал. Ирга колосистая – гибридогенный вид, относительно области его происхождения существуют две гипотезы. По одной из них *A. spicata* возникла в Европе предположительно в XVIII в. Исходный материал с территории французских колоний в районе североамериканских Великих озер был завезен во Францию, длительное время культивировался там в ботанических садах и в результате гибридизации и полиплоидизации дал тот вид, который сейчас в Европе и России называется *A. spicata*. Родительскими видами ирги колосистой с высокой долей вероятности являются генетически очень близкие *A. alnifolia* (Nutt.) Nutt. ex M. Roem. и *A. humilis* Wiegand (Куклина и др., 2018). Согласно второй гипотезе, не исключено североамериканское происхождение вида; вид считается широко распространенным на востоке США и Канады (Kartesz, 2015), а область его происхождения расположена в районе североамериканских Великих озер на территории французских колоний XVII–XVIII вв. (Куклина и др., 2018).

Рис. 14.2. Распространение и инвазионный статус ирги колосистой (*Amelanchier spicata*) на территории России. Инвазионный статус вида: 1 — отдельные находки, вид не натурализовался в регионе; 2 — натурализовавшийся; 3 — инвазионный статус не ясен; 4 — инвазионный, расселяется по нарушенным антропогенным местообитаниям; 5 — инвазионный, расселяется по полуестественным и естественным местообитания.

Современный ареал. В настоящее время ирга колосистая натурализовалась в Европе (Австрии, Германии, Бельгии, Чехии, Нидерландах, Дании, Швеции, Норвегии, на юге Финляндии, в странах Балтии, на Украине и в Беларуси, отмечена в Болгарии), встречается в Азии.

В России ирга колосистая распространена во многих областях европейской части, в частности, в Ленинградской, Псковской, Тверской, Ярославской, Владимирской, Костромской, Пермской, Смоленской, Воронежской, Тульской, Орловской, Брянской и, вероятно, в других областях. На севере ее ареал доходит до Архангельской области и Карелии. Однако в Архангельской области вид является случайным, в Карелии ирга встречается по опушкам и в лесных сообществах вблизи поселений, но места встреч севернее г. Петрозаводска единичны. В областях Верхневолжского региона она отмечена в разных типах леса, широко распространилась в бассейне р. Западная Двина, местами образует монозаросли. В областях Черноземья (например, в Воронежской области) ирга активно внедряется в сосняки, формируя в подлеске монодоминантные заросли. Ирга колосистая распространена на Урале, в Западной и Восточной Сибири, встречается на Дальнем Востоке (Виноградова и др., 2009; Ван, 2011; Третьякова, 2011; Чёрная книга …, 2016).

Пути и способы инвазии. В 1783 г. Ж.-Б. Ламарк описал иргу как *Crataegus spicata* Lam. по культивируемым в Королевском ботаническом саду в Париже образцам, указав, что вид широко распространен в Канаде (Кулина и др., 2017). В Дании, Норвегии, Финляндии *A. spicata* известна с 1800-х годов, в Польше – с 1820 г. (Виноградова и др., 2009).

В конце XIX в. из Центральной Европы ирга колосистая завезена в Россию, где ее сначала содержали в ботанических садах и питомниках в Санкт-Петербурге (1874 г.), Москве (1885 г., Петровское-Разумовское, MW, Серегин, 2018), в южных областях (1875–88 гг., окрестности Таганрога, MW, Серегин, 2018), а с 1910 г. стали культивировать как ягодное растение. Точное время появления ирги в одичавшем виде не ясно. В 1905 г. ирга отмечена в Петергофе (Виноградова и др., 2009, LE), с 1907 г. – в Московской области (Майоров и др., 2012), с 1914 г. – в Тверской (Нотов, 2009, LE). В 1939 г. И.Ф. Овчинников начал разведение ирги колосистой в промышленных масштабах в г. Кудымкар Пермской области, откуда в период 1949–1962 гг. было разослано около 232 тыс. саженцев в Северный Казахстан и в 114 областей России, включая среднюю полосу, Урал и Приморский край (Виноградова и др., 2009; Куклина, 2011). В Сибири выращивалась с конца XIX – начала XX вв. (Чёрная книга …, 2016).

Культивируется как декоративное и ягодное растение. Дальнейшему расселению ирги колосистой во многом способствуют птицы. Плоды распространяются птицами (минимум 9 видами), мелкими млекопитающими

и медведями. Среди птиц основными распространителями являются дрозды (*Turdus pilaris* L., *T. philomelos* Brehm., *T. merula* L.), которые усваивают мякоть сочных плодов, не повреждая семян (Панасенко, Шумик, 2008; Сахвон, Янчуревич, 2016). В Дании высаживают в полезащитных полосах.

Местообитание. В одном из возможных регионов происхождения (на западе Северной Америки) занимает каменистые речные берега и склоны, сухие сосновые леса на песках или известняковых выходах (Kabuce, Priede, 2010). Во вторичном ареале часто образует подлесок в травяных сосновых лесах недалеко от жилья, встречается также в сосняках с кленом на меловых почвах (в Белгородской, Владимирской областях) и сухих ольшаниках (в Смоленской, Воронежской областях). Реже попадается по обочинам и насыпям автомобильных и железных дорог, как сорное – в населённых пунктах (Виноградова и др., 2009).

Особенности биологии. Кустарник или невысокое (до 8 м) многоствольное дерево. Размножение семенное и вегетативное с помощью корневых отпрысков. Сроки созревания плодов зависят от климатических условий региона: от июня в южных областях до августа в средней полосе Европейской России (Виноградова и др., 2009). Продуктивность 10-летней особи ирги колосистой составляет около 7700 плодов, которые содержат до 26 тыс. семян (Куклина, 2011).

Влияние вида на другие виды, экосистемы и человека. Формирует одновидовые довольно плотные сообщества, образуя подлесок чаще всего в сосновых лесах и вытесняя представителей аборигенной флоры. В сухих сосняках с иргой подлесок часто монодоминантный, как, например, в сосновых лесах Усманского бора (Воронежский биосферный заповедник, Воронежская область) (Стародубцева и др., 2014). В Брянской и Ярославской областях (г. Мышкин, «Мышкин бор») образовался особый тип леса – мертвопокровный сосняк ирговый (Куклина, 2011). По-видимому, близкий по облику лес формируется в настоящее время на территории музея-усадьбы А.С. Пушкина «Михайловское» в Псковской области, где ирга колосистая образовала густой подлесок в травяном сосняке с пятнами черники и брусники, на отдельных участках практически полностью вытеснив аборигенную флору в нижних ярусах (Озерова, не опубл.). Внедрение ирги колосистой, таким образом, снижает биоразнообразие аборигенных экосистем и вызывает трансформацию естественных ландшафтов, имеющих важное природное и историко-культурное значение.

Контроль. Вид внесен в Чёрные книги флоры Средней России (Виноградова и др., 2009) и Сибири (Чёрная книга …, 2016). Включена ЕОКЗР в список инвазионных видов. В Латвии практикуется обрезка растений ме-

ханическим способом (Kabuce, Priede, 2010). В России до недавнего времени необходимости в разработке мер борьбы не возникало, однако в последнее время отмечены изменения в сообществах природоохранных территорий, связанные с внедрением ирги (Стародубцева и др., 2014). Стали актуальны мониторинг за состоянием нативных и измененных сообществ, а также внесение изменений, обеспечивающих работы по изъятию наиболее опасных чужеродных видов на охраняемых территориях, в природоохранное законодательство и положение о заповедниках.

Авторы: Морозова О.В., Виноградова Ю.К.

Литература

Ван Г.В. Новые материалы по флоре заказника Удыль (Хабаровский край) // Бюллетень Ботанического сада-института ДВО РАН. 2011. В. 8. С. 4–13.

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2009. 502 с.

Куклина А.Г. Натурализация североамериканских видов ирги (*Amelanchier* Medik.) во вторичном ареале // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2011. № 1. С. 52–59.

Куклина А.Г., Кузнецова О.И., Шанцер И.А. Молекулярно-генетическое исследование инвазионных видов ирги (Amelanchier Medik.) во вторичном ареале // Российский журнал биологических инвазий. 2018. № 1. С. 51–61.

Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В. Адвентивная флора Москвы и Московской области. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 412 с.

Нотов А.А. Адвентивный компонент флоры Тверской области: динамика состава и структуры. Тверь: Тверской гос. ун-т, 2009. 473 с.

Озерова Н.А. (не опубл.). Личные наблюдения по итогам полевых исследований Комплексной экспедиции по изучению исторических водных путей, проводившихся в период с 29.06.2016 по 04.07.2016 г. на территории Псковской области.

Панасенко Н.Н., Шумик А.Н. *Amelanchier spicata* в лесных сообществах Брянской области // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Материалы III Всероссийской научной конференции. Йошкар-Ола; Пущино: Мар. гос. ун-т, 2008. С. 186–187.

Сахвон В.В., Янчуревич О.В. Значение ирги колосистой *Amelanchier spicata* для птиц в летний период года // Русский орнитологический журнал. 2016. Т. 25. Экспресс-выпуск 1292. С. 1964–1966.

Серегин А. П. (ред.) Образец MW0269910 и MW0385268 из коллекции “Гербарий МГУ” // Депозитарий живых систем “Ноев Ковчег” (направление “Растения”). Электронный ресурс. М.: МГУ, 2018. Режим доступа: https://plant.depo.msu.ru/open/public/scan.jpg?pcode=MW0269910, https://plant.depo.msu.ru/open/public/scan.jpg?pcode=MW0385268 (проверено 06.07.2018).

Стародубцева Е.А., Морозова О.В., Григорьевская А.Я. Материалы к «Черной книге Воронежской области» // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 2. С. 133–149.

Третьякова А.С. Инвазионный потенциал адвентивных видов Среднего Урала // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 3. С. 62–69.

Чёрная книга флоры Сибири / науч. ред. Ю.К. Виноградова, отв. ред. А.Н. Куприянов; СО РАН; ФИЦ угля и углехимии СО РАН. Новосибирск: Академическое издательство «Гео», 2016. 440 с.

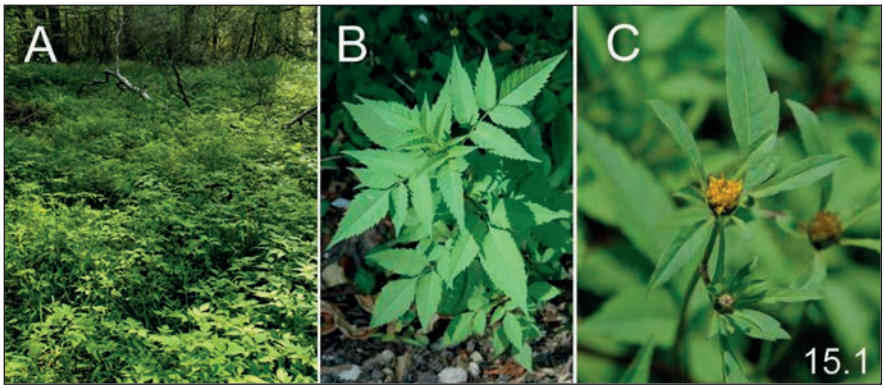
Kabuce N., Priede N. NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet – *Amelanchier spicata* // Online Database of the European Network on Invasive Alien Species – NOBANIS. Электронный ресурс. 2010. Режим доступа: www.nobanis.org (проверено: 06.07.2019).

Kartesz J.T. The Biota of North America Program (BONAP). 2015. *North American Plant Atlas.* (http://bonap.net/napa). Chapel Hill, N.C. [maps generated from Kartesz, J.T. 2015. Floristic Synthesis of North America, Version 1.0. Biota of North America Program (BONAP)].

15. *Bidens frondosa* L., 1753

Череда олиственная / Beggarticks

Систематическое положение. Царство – Растения, Plantae. Отдел – Сосудистые, Tracheophyta. Класс – Двудольные, Magnoliopsida. Порядок – Астроцветные, Asterales. Семейство – Астровые, Asteraceae. Вид – Череда олиственная, *Bidens frondosa.*



Основные синонимы. Череда ветвистая, многолистная, облиственная; bur marigold; devil's beggarticks; devil's bootjack; devil's pitchfork; pitchfork weed; spanish needles; sticktights; tickseed sunflower; *Bidens melanocarpa* Wiegand.

Естественный ареал. Северная Америка: юго-восток Аляски, юг Канады и северные и центральные штаты США от 55° до 30° с.ш. и от Атлантического до Тихоокеанского побережья (Виноградова и др., 2009).

Современный ареал. Из Северной Америки череда распространилась почти во все страны Европы: найдена в 34 странах, в 24 натурализовалась (Lambdon et al., 2008). Отмечена также в северной Африке (Марокко), Азии (Корее, Китае, Турции, Японии), Новой Зеландии (Webb et al., 1988; Coskuncelebi et al., 2007; Han et al., 2009; Flora of China, электронный документ).

На территории России распространена в европейской части и на Дальнем Востоке. В настоящее время имеется несколько относительно изолированных центров инвазии (Виноградова и др., 2009): 1) в Калининградской области, 2) в областях средней полосы и юга Европейской России и 3) в Приморском крае.

Рис. 15.2. Распространение и инвазионный статус череды олиственной (*Bidens frondosa*) на территории России. Инвазионный статус вида: 1 — отдельные находки, вид не натурализовался в регионе; 2 — инвазионный статус не ясен; 3 — инвазионный, расселяется по нарушенным антропогенным местообитаниям; 4 — инвазионный, расселяется по полуестественным и естественным местообитаниям.

Пути и способы инвазии. Череда олиственная появилась в Европе во второй половине XVIII в. В 1762 г. *B. frondosa* была обнаружена в ботаническом саду Монпелье в южной Франции, в Польше – в 1777 г. Зарегистрирована в Португалии в 1877 г., в Германии – в 1891 г. В Великобритании культивировалась с 1710 г., первая находка «в природе» сделана в 1918 г. (Online atlas …, электронный документ). После 1914 г. началось массовое распространение вида в странах Европы: Германии, Нидерландах, Великобритании, Франции, Бельгии, Италии и Чехии.

В России растение культивировали с первой половины XIX в. в ботанических садах Санкт-Петербурга (1825 г.) и Москвы (1826 г.) (Виноградова и др., 2009), а также в частных коллекциях. Вид упомянут в 1812 г. в Каталоге растений, которые выращивались в саду имения Горенки А.К. Разумовского (Fischer, 1812). Однако дичание вида началось спустя почти 150 лет, и начало расселения связано с интродукцией из Европы. В европейскую часть России *B. frondosa* проникла из Литвы и Белоруссии в 1960-х–70-х гг. (Виноградова, 2009); в 1965 г. найдена в Кировской области (Глазкова, 2005), в 1973 г. обнаружена в Нижнем Поволжье – в Саратовской и Волгоградской областях (Лисицына, Артеменко, 1990), в 1975 г. – в Москве (Макаров, Игнатов, 1983). В 1987 г. *B. frondosa* была обнаружена в Абхазии (Игнатов, 1988). На территорию Дальнего Востока проникла в 50-е гг. XX в. непосредственно из Северной Америки (Баркалов, 1992).

История расширения ареала в Европейской России: Калининградская область – 1972, Саратовская область – 1973, Московская область – 1975, Рязанская область – 1977, Самарская область – 1978, Брянская область – 1979, Воронежская область – 1985, Калужская, Липецкая области – 1987, Орловская, Курская, Тульская области – 1988, Чувашия, Татарстан – 1989, Нижегородская область и Мордовия – 1990, Ульяновская, Ярославская, Костромская, Ивановская области – 1991, Астраханская область – 1993, Тверская область – 1995, Белгородская, Тамбовская область – 1996, Пензенская область – 1998, Смоленская область – 1999.

Первоначально инвазия была связана с культивированием в ботанических садах, дальнейшее расселение обусловлено свойствами самого вида. Череда олиственная легко распространяется и быстро расселяется, особенно вдоль рек. Пути расселения разнообразны: гигрохория (с помощью воды), эпизоохория (на покровах животных), антропохория (с помощью человека). Последние способы распространения возможны в связи с тем, что семена череды снабжены зубцами, легко цепляющимися за шерсть животных и одежду людей. Распространяется также железнодорожным транспортом (Виноградова и др., 2009).

Местообитание. В естественном ареале череда олиственная растет в поймах и по берегам водоемов, вдоль железных дорог, на рудеральных местах, в полях. Во вторичном ареале занимает аналогичные местообитания (Виноградова и др., 2009).

Особенности биологии. Однолетнее растение, размножается семенами. Хорошо растет на любых субстратах: песке, глине, торфе, на бедных и богатых почвах (Виноградова и др., 2009). Инвазионные свойства вида обусловлены широтой экологической ниши и высокими показателями, характеризующими репродуктивную способность: семенной продуктивности, жизнеспособности семян, процента всхожести семян в разных условиях прорастания, интенсивного роста и большой биомассы взрослых растений. Обладает большой генетической пластичностью, во вторичном ареале у *B. frondosa* выявлены некоторые морфологические особенности по сравнению с представителями из нативного ареала, а также различия в феноритмотипах, обусловленные приспособляемостью к феноритмотипам областей натурализации (Галкина, 2014).

Влияние вида на другие виды, экосистемы и человека. В поймах и по берегам водоемов формирует обширные высокие заросли, вытесняя многие аборигенные растения, в том числе аборигенные виды череды. Образует гибриды с аборигенными *B. tripartita* и *B. cernua*.

В Северной Америке корни и листья череды олиственной используют при аритмии, простудных заболеваниях. Растение обладает спазмолитическим, потогонным, ранозаживляющим, мочегонным действиями. В России *B. frondosa* пока официально не вошла в ассортимент трав, применяемых для лечения, но в аптеках ее, тем не менее, продают под названием «трава череды», путая с *B. tripartita* (Виноградова и др., 2009).

Контроль. В 2012 г. включена в список «наблюдаемых видов» (observation list) ЕОКЗР. В качестве мер борьбы предложены химический способ (применение гербицидов) и биологический контроль. В Южной Корее, где *B. frondosa* является инвазивным сорняком рисовых полей, ручьев, на растении обнаружены девять видов личинок различных насекомых. Наиболее вероятным кандидатом для биологического контроля считаются гусеницы совки *Hadjina chinensis* (CABI, 2014). В России разработанные меры борьбы отсутствуют, вид внесен в Черную книгу флоры Средней России (Виноградова и др., 2009).

Авторы: Морозова О.В., Виноградова Ю.К.

Литература

Баркалов В.Ю. Род Череда – *Bidens* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока / ред. С.С. Харкевич. СПб., 1992. Т. 6. С. 30–36.

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2009. 502 с.

Галкина М.А. Биоморфологические особенности инвазионных видов рода *Bidens* L. в европейской части России. Дисс. канд. биол. наук. М., 2014. 138 с.

Глазкова Е.А. *Bidens frondosa* (Asteraceae) – новый адвентивный вид флоры северо-запада России и история его расселения в Восточной Европе // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 10. С. 1525–1540.

Игнатов М.С. Дополнение к адвентивной флоре Абхазии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93. В. 3. С. 113–115.

Лисицына Л.И., Артеменко В.И. *Bidens frondosa* L. (Compositae) – новый вид флоры Нижнего Поволжья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95. В. 4. С. 110–111.

Макаров В.В., Игнатов М.С. К адвентивной флоре Москвы // Бюллетень Гл. Ботан. сада. 1983. В. 127. С. 38–42.

CABI. *Bidens frondosa* [original text by Popay I.] // Invasive Species Compendium. Wallingford, UK: CAB International, 2014. Режим доступа: www.cabi.org/isc (проверено 0.6.07. 2018).

Coskunelebi K., Terzioglu S., Vladimirov V. A new alien species for the flora of Turkey: *Bidens frondosa* L. (Asteraceae) // Turkish Journal of Botany. 2007. V. 31. № 5. P. 477–479.

Fischer F. Catalogue du jardin des plantes à Gorenki. Moscou: L'impremerie de N.S. Vsevolojsky, 1812. 76 p.

Flora of China. Электронный докаумент. Режим доступа: http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=2&taxon_id=200023534 (проверено 4.5.2018).

Han Y.G., Cho Y., Kim Y., Lim H., Kwon O., Nam S.-H. Insect herbivores associated with the introduced weed *Bidens frondosa* L. (Asteraceae) in Korea, and their potential role as augmentative biological control agents // Entomological Research. 2009. V. 39. № 6. P. 394–400.

Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarošík V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grapow L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vilà M., Zikos A., Roy D., Hulme P.E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // Preslia. 2008. V. 80. P. 101–149.

Online Atlas of the British and Irish flora. *Bidens frondosa*. (Электронный документ). Режим доступа: https://www.brc.ac.uk/plantatlas/plant/bidens-frondosa (проверено 4.5.2018).

Webb C.J., Sykes W.R., Garnock-Jones P.J. Flora of New Zealand, Volume IV: Naturalised pteridophytes, gymnosperms, dicotyledons. Christchurch, New Zealand: Botany Division, DSIR, 1988. 1365 p.

16. *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen., 1836

Циклахена дурнишколистная / Marsh-elder

Систематическое положение. Царство – Растения, Plantae. Отдел – Сосудистые, Tracheophyta. Класс – Двудольные, Magnoliopsida. Порядок – Астроцветные, Asterales. Семейство – Астровые, Asteraceae. Вид – Циклахена дурнишниколистная, *Cyclachaena xanthiifolia.*

Основные синонимы. Бузинник дурнишниколистный; ива дурнишниколистная; burweed; burweed marsh elder; burweed marshelder; carelessweed; Coarse Sumpweed false ragweed; giant marshelder; giant sumpweed; rag sumpweed; *Cyclachaena pedicellata* Rydb.; *Euphrosyne xanthiifolia* (Fresen.) A.Gray; *Iva paniculata* Nutt.; *I. pedicellata* (Rydb.) Cory; *I. xanthiifolia* Nutt.; *I. xanthiifolia* var. *pedicellata* (Rydb.) Kittell; *I. xanthiifolia* var. *xanthiifolia.*

Нативный ареал. Северная Америка: США – североамериканские прерии; восточнее Миссисипи является видом-вселенцем (Strother, 2006).

Современный ареал. Вторичный ареал включает Северную (Канаду, западные штаты США) и Южную Америки, Европу, Азию (Казахстан, Японию), Новую Зеландию. В Европе распространена в 24 странах, натурализовалась в 10 (Lambdon et al., 2008). Наибольшее распространение отмечено в континентальных низменностях с теплым климатом: на востоке Центральной Европы и в Восточной Европе (на востоке Германии, юге и востоке Словакии, в Чехии, севере Сербии, юго-востоке Венгрии, в Украине). В регионах Северной и Западной Европы встречается в больших городах и в долинах крупных рек (Рейна, Эльбы) (Follak et al., 2013).

На Украине основные области распространения находятся в Винницкой, Кировоградской и Одесской областях, а также в Донецком бассейне

Рис. 16.2. Распространение и инвазионный статус циклахены дурнишниколистной (*Cyclachaena xanthiifolia*) на территории России. Инвазионный статус вида: 1 — отдельные находки, вид не натурализовался в регионе; 2 — натурализовавшийся; 3 — инвазионный, расселяется по нарушенным антропогенным местообитаниям; 4 — инвазионный, расселяется по полуестественным и естественным местообитаниям.

(Święs, Soroka 1998). На территории России отмечена в Европейской России (в 46 областях) (Морозова и др., 2013), на юге Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке (в Приморском, Хабаровском краях, Амурской области). В Европейской России натурализовалась в 29 областях, наиболее широко распространена в Центральном Черноземье, Предуралье, на Северном Кавказе, в этих регионах является ивазионным видом. В Республике Башкортостан найдено более 60 очагов инвазии (в сумме около 15 тыс. га), значительное распространение имеет в Оренбургской области (Абрамова, 2012). Распространяется по железным дорогам в северные регионы, вплоть до Мурманской области, где найдена в 1999 г. (Костина, 2001), но не натурализуется. Натурализовалась на Алтае и в регионах Дальнего Востока. На Дальнем Востоке имеет локальные очаги: в Амурской области – в Константиновском и Благовещенском районах (Аистова, 2011), в Хабаровском крае – в окрестностях Хабаровска и в Хабаровском районе (Антонова, 2012), в Приморском крае – на юге (Сосудистые…, 1992).

Пути и способы инвазии. Проникновение вида в Европу связано с двумя векторами: саморасселением из ботанических садов (самые первые находки) и случайной интродукцией с импортом зерна и подсолнечника. Первые находки в Европе – во второй половине XIX в.: в Германии в 1858 г. вблизи ботанического сада в Потсдаме (Follak et al., 2015). В остальных странах *Cyclachaena* появилась позднее, в основном в первой половине XX в.: в Швейцарии в 1902 г., в Великобритании в 1905 г., в Бельгии в 1908 г., в Словакии в 1934 г., что вероятно, связано с завозом зерна и подсолнечника из Северной Америки.

В середине XIX в. ее выращивали в Киевском ботаническом саду, и впервые она найдена одичавшей в Киеве в 1842 г. Позже (1863 г.) циклахена обнаружена вдоль железных дорог на юге Украины. На территории России первые находки известны в 1926 г. в Воронежской области (Григорьевская и др., 2004) и в 1931 г. в Приморском крае (Аистова и др., 2011). В Сибири впервые зарегистрирована в 1993 г. в Алтайском крае, куда попала из Казахстана с различными грузами (Чёрная книга…, 2016).

Распространение семян происходит с импортом зерна, семенной смесью для птиц, корма для скота. Вид быстро распространяется вдоль железных и автомобильных дорог; из мест произрастания с текучими водами, с помощью антропо- и зоохории (на копытах сельскохозяйственных животных) (Виноградова и др., 2009; Абрамова, 2012; Follak et al., 2013).

Местообитание. В первичном ареале встречается на нарушенных землях, заброшенных полях, в поймах рек, вдоль ручьев (Strother, 2006). Во вторичном ареале заселяет самые разные синантропные экотопы, предпочитая нарушенные местообитания с богатыми почвами, особенно после стро-

ительства, а также вдоль дорог. Встречается в населенных пунктах, вдоль канав, на огородах, изредка в посевах. Нередко образует мощные группировки на унавоженном субстрате вокруг ферм. Изредка встречается на полях пропашных культур, куда попадает с навозом, вывозимым с ферм (Абрамова, 2012). Отмечена натурализацция в поймах рек на нарушенных в результате выпаса местообитаниях (Абрамова, 2015).

Особенности биологии. Успешной натурализациии и инвазии *Cyclachaena xanthiifolia* способствуют значительная скорость роста, интенсивный фотосинтез и высокая репродуктивная способность. На Южном Урале (в Башкортостане) дительность вегетации у циклахены составляет 162 дня, за сезон растение вырастает до 110–180 см. Максимальное число семян на 1 растение – около 30 тыс., а в среднем – около 7 500 тыс. (Абрамова, Нурмиева, 2013); в Болгарии количество семян на 1 растение может достигать 50 тыс. (Milanova, 2001). Семена обладают небольшим весом (55.6 мг с одного растения для 100 семян) (Абрамова, Нурмиева, 2013), что облегчает их перенос с грязью на колесах автомобилей, человеком и животными и обеспечивает быстрое распространение вида.

Влияние вида на другие виды, экосистемы и человека. Злостный сорняк в посевах подсолнечника, кукурузы, сахарной свеклы. Не поедается животными (ядовита), при этом сильно истощает почву. Обладает аллелопатическими свойствами, все части растения содержат ядовитые для других растений вещества-ингибиторы. После отмирания циклахены на этом участке некоторое время даже не растут другие растения. Является резерватом карантинного вида фомопсиса подсолнечника (*Diaporthe helianthi* Munt.-Cvet. et al.) (Мишина, Терехина, 2003). Пыльца – сильный аллерген и одна из причин сенной лихорадки.

Контроль. В популяциях небольшого размера эффективно удаление растений до фазы цветения; для предотвращения появления семенной продукции применяют скашивание. В ряде стран (США, Сербии, Венгрии, Словении) проводились исследования по уничтожению циклахены в различных культурах с примененим гербицидов (CABI, 20015).

Вид внесен в Чёрные книги флоры Средней России (Виноградова и др., 2009) и Сибири (Чёрная книга …, 2016). В Российской Федерации циклахена до 1947 г. входила в Перечень карантинных объектов, но позже была изъята как типичное железнодорожное растение, что было сделано преждевременно. В настоящее время в связи со значительным распространением на территории России и угрозой для сельскохозяйственных культур необходимо ввести циклахену в карантинный Перечень.

Автор: Морозова О.В.

Литература

Абрамова Л.М. Экспансия чужеродных видов растений на Южном Урале (Республика Башкортостан): анализ причин и экологических угроз // Экология. 2012. № 5. С. 324–330.

Абрамова Л.М. Классификация сообществ с инвазионными видами на Южном Урале. II. Сообщества с участием видов из родов *Cyclachaena* Fresen. и *Xanthium* L. // Растительность России. 2015. № 27. С. 24–39.

Абрамова Л.М., Нурмиева С.В. К биологии инвазивного вида *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen в Республике Башкортостан // Вестник ОГУ. 2013. № 5. С. 131–134.

Аистова Е.В., Рогатных Д.Ю., Безбородов В.Г. Распространение североамериканского сорняка *Cyclachaena xanthiifolia* (Asteraceae) в Амурской области // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2011. № 2. С. 114–117.

Антонова Л. А. Инвазионный компонент флоры Хабаровского края // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 4. С. 2–9.

Виноградова Ю. К., Майоров С. Р., Хорун Л. В. Чёрная книга флоры Средней России: (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2009. 502 с.

Григорьевская А.Я., Стародубцева Е.А., Хлызова Н.Ю., Агафонов В.А. Адвентивная флора Воронежской области: Исторический, биогеографический, экологический аспекты. Воронеж: Издательство Воронеж. гос. ун-та, 2004. 320 с.

Костина В.А. Дополнения к флоре Мурманской области // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 10. С. 101–105.

Мишина И. А., Терехина Т. А. О поведении некоторых адвентивных растений в Алтайском крае // Материалы науч. конф. «Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ». М.: Изд-во Ботан. сада МГУ; Тула: Гриф и Ко, 2003. С. 70–71.

Морозова О.В., Борисов М.М., Стародубцева Е.А., Алексеев Ю.Е., Флейс М.Э. Чужеродные виды растений Европейской России. Электронный документ. М.: ИГ РАН, 2013. Режим доступа: http://geocnt.geonet.ru/googlemap (проверено 11.12.2017).

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Том 6 / Отв. ред. С.С. Харкевич. СПб.: Наука, 1992. 428 с.

Чёрная Книга флоры Сибири / науч. ред. Ю.К. Виноградова, отв. ред. А.Н. Куприянов; СО РАН; ФИЦ угля и углехимии СО РАН [и др.]. Новосибирск: Академическое издательство «Гео», 2016. 440 с.

CABI. *Iva xanthiifolia* [original text by Follak S.] // Invasive Species Compendium. Wallingford, UK: CAB International, 2015. Режим доступа: www.cabi.org/isc (проверено 0.6.07. 2018).

Follak S., Dullinger S., Kleinbauer I., Dietmar M., Essl F. Invasion dynamics of three allergenic invasive *Asteraceae* (*Ambrosia trifida*, *Artemisia annua*, *Iva xanthiifolia*) in central and eastern Europe // Preslia. 2013. V. 85. P. 41–61.

Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarošík V., Pergl J.,Winter M., Anastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grapow L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., KokkorisY., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J.,Vilà M., Zikos A., Roy D. & Hulme P. E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // Preslia. 2008. V. 80. P. 101–149.

Milanova S. Some morphological and bioecological characteristics of *Iva xanthiifolia* Nutt. // Bulgarian Journal of Agricultural Science. 2001. Vol. 7. P. 141–146.

Strother J.L. Cyclachaena // Flora of North America Editorial Committee, eds. 1993+. Flora of North America North of Mexico. 20+ vols. New York and Oxford, 2006. Vol. 21. P. 27–28.
Święs F., Soroka M. Expansion of *Iva xanthiifolia* Nutt. in the city of Lvov // Ann. Univ. Mariae Curie-Skiodowska, Sectio C, Biologia. 1998. V. 53. P. 93–110.

17. *Echinocystis lobata* Torr. & A. Gray, 1840

Эхиноцистис лопастной / Willd cucumber

Систематическое положение. Царство – Растения, Plantae. Отдел – Сосудистые, Tracheophyta. Класс – Двудольные, Magnoliopsida. Порядок – Тыквеноцветные, Cucurbitales. Семейство – Тыквенные, Cucurbitaceae. Вид – Эхиноцистис шиповатый, *Echinocystis lobata.*

Основные синонимы. Колючеплодник дольчатый, лопастный; эхиноцистис дольчатый, лопастнолистный, шиповатый; бешеный огурец; ежовый плод; balsam apple; mock apple; prickly cucumber; *Echinocystis echinata* (Muhl. ex Willd) Britton; Sterns & Poggenb.; *E. echinata* Vassilcz.; *Hexameria echinata* (Muhl. ex Willd) Torr. & A.Gray; *Micrampelis echinata* (Muhl. ex Willd.) Raf.; *M. lobata* (Michx.) Greene; *Momordica echinata* Muhl. ex Willd; *Sicyos lobatus* Michx.

Нативный ареал. Северная Америка: в США встречается повсеместно, исключая крайние юго-западные и юго-восточные регионы; в Канаде – в провинциях Саскачеван, Манитоба, Онтарио, Квебек, Нью-Брансуик, Новая Шотландия и Остров Принца Эдуарда. Северная граница в Канаде достигает 49–55° с.ш. (Виноградова и др., 2009).

Современный ареал. Эхиноцистис интродуцирован и натурализовался в Европе – преимущественно в центральной и восточной частях: Польше, Германии, Чехии, Румынии, Венгрии, странах бывшей Югославии (Lambdon et al., 2008) и в Азии – Средней Азии, Японии и, возможно, в Китае. В России распространился и натурализовался в европейской части, в Западной и Восточной Сибири (на юге), на Дальнем Востоке (на юге). В последние 25 лет происходит расширение восточноевропейской и азиатс-

Рис. 17.2. Распространение и инвазионный статус эхиноцистиса шиповатого (*Echinocystis lobata*) на территории России. Инвазионный статус вида: 1 — отдельные находки, вид не натурализовался в регионе; 2 — натурализовавшийся; 3 — инвазионный статус не ясен; 4 — инвазионный, расселяется по нарушенным антропогенным местообитаниям; 5 — инвазионный, расселяется по полуестественным и естественным местообитаниям.

кой части вторичного ареала. В Европейской России встречается в 48 областях, натурализовался в 43. В настоящее время большая часть вторичного ареала вида приходится на территорию России, северная граница вторичного ареала на ее территории проходит по линии Санкт-Петербург – Вологда – Пермь – Красноярск – Иркутск – Тында – Комсомольск-на-Амуре. На Северном Кавказе встречается спорадически.

Пути и способы инвазии. Этот североамериканский вид проник в Европу через ботанические сады и коллекционеров экзотики. В Европе впервые появился в Румынии в 1904 г., и до 1940-х гг. были отмечены лишь точечные местонахождения в Чехии, Венгрии и Германии (Виноградова и др., 2009). Вторично непреднамеренно интродуцирован в Европу с американскими войсками во время Второй мировой войны, с 1946 г. стал постепенно расширять ареал и появился в странах бывшей Югославии (Словении, Сербии, Хорватии, Боснии и Герцеговине).

В России впервые отмечен на Дальнем Востоке, куда он попал в 1920-е гг. непосредственно из Северной Америки. С середины XX в. (1946 г.) найден в западных районах бывшего СССР (в Карпатах). В Европейской России отмечен с 1963 г. (в Московской обл.). На территории Сибири появление вида фиксируется с 1960–1970-х гг. (Виноградова и др., 2009; Чёрная книга…, 2016).

В 1950–60-е гг. был популярным декоративным растением в западных регионах СССР, а позже и в других регионах Европейской России. Взрывное и массовое расселение его на Восточно-Европейской равнине произошло в 1970–80-е гг., когда ареал активно расширялся, охватывая Белоруссию, Молдавию, Прибалтику, а также территорию Средней России (Виноградова и др., 2009). В конце XX в. впервые отмечен на Северном Кавказе (Акатова и др., 2009).

В Среднюю Азию попал, по-видимому, случайно с переселенцами. В Сибири пути проникновения этого вида связаны с развитием туризма, огородничества и садоводства. Занимает иногда довольно большие пространства вне зависимости от степени удаленности от населенных пунктов, обладая высокой способностью к семенному размножению.

Семена эхиноцистиса попадают в природные экосистемы преимущественно с приусадебных участков. По некоторым данным, расселению этого растения способствуют врановые (серые вороны и галки), которые охотно поедают семена эхиноцистиса, растаскивают их и припрятывают (Ластухин, 2013). Дальнейшее расселение растения осуществляется самосевом.

Местообитание. Эхиноцистис поселяется в местах с богатой и влажной почвой: растет на огородах, свалках и сорных местах, где довольно быстро осваивается и ежегодно дает самосев. Конечной фазой натурали-

зации вида является внедрение в приречные кустарниковые фитоценозы, сходные с условиями в естественном ареале; встречается также в пойменных лесах, по берегам рек (Акатова и др., 2009; Виноградова и др., 2009; Чёрная книга…, 2016). В горных районах отмечен только в нижнем поясе и не поднимается выше 237 м над ур. м. (берег р. Пшиш, Краснодарский край) (Акатова и др., 2009).

Особенности биологии. Однолетнее растение с лазающими стеблями длиной 2–12 м. В качестве опоры эхиноцистис использует заборы, стены зданий, стволы деревьев, ветви кустарников и высокие травы, формируя при этом плотные заросли. На одном растении за сезон образуется до 10–40 плодов, в каждом по 4 семени, всхожесть семян высокая (до 95%). Во вторичном ареале, как и на родине, обладает высокой генетической изменчивостью, что, несомненно, способствует его инвазионному «успеху» (Виноградова и др., 2009).

Влияние вида на другие виды, экосистемы и человека. Образуя густые заросли, затеняет аборигенные виды и вытесняет их. На низких поймах рек эхиноцистис способствует сокращению зарослей рогоза и тростника, что приводит к уменьшению площадей, пригодных для гнездования водоплавающих птиц. Прочность его стеблей достаточно высокая, поэтому эхиноцистис может создавать препятствия для перемещения животных и человека, превращая кустарник и травянистую растительность в непроходимые заросли, что особенно актуально для пойм рек. Вид представляет собой угрозу для естественного биоразнообразия регионов, в которые внедряется.

Контроль. Эхиноцистис внесен в Чёрные книги флоры Средней России (Виноградова и др., 2009) и Сибири (Чёрная книга…, 2016). Эффективным может быть прекращение выращивания с декоративными целями (Виноградова и др., 2009). Специальных мер борьбы не разработано, уничтожение натурализовавшихся популяций в поймах рек мало реально.

Авторы: Морозова О.В., Виноградова Ю.К.

Литература

Акатова Т.В., Акатов В.В., Ескина Т.Г., Загурная Ю.С. О распространении некоторых инвазивных видов травянистых растений на Западном Кавказе // Экологический вестник Северного Кавказа. 2009. Т. 5. № 2. С. 41-50.

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2009. 502 с.

Ластухин А.А. Серые вороны Corvus cornix и галки C. monedula – распространители семян колючеплодника лопастного *Echinocystis lobata* // Русский орнитологический журнал. 2013. Т. 22. Экспресс-выпуск 926. С. 2732-2734.

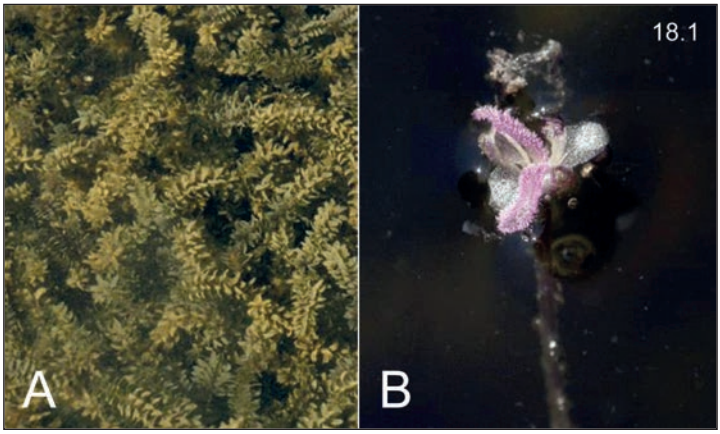
Чёрная Книга флоры Сибири / отв. ред. А.Н. Куприянов / Рос. акад. наук, Сиб. отд-ние; ФИЦ Угля и углехимии [и др.]. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2016. 440 с.

Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarošík V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grapow L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vilà M., Zikos A., Roy D., Hulme P.E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // Preslia. 2008. V. 80. P. 101–149.

18. *Elodea canadensis* Michx. 1803

Элодея канадская / Canadian pondweed

Систематическое положение. Царство – Растения, Plantae. Отдел – Сосудистые, Tracheophyta. Класс – Однодольные, Liliopsida. Порядок – Частухоцветные, Alismatales. Семейство – Водокрасовые, Hydrocharitaceae. Вид – Элодея канадская, *Elodea canadensis.*



Основные синонимы. Анахарис; водяная чума; American Waterweed; American duckweed; broad waterweed; Canadian elodea; canadian waterweed, common elodea; common water weed; ditch weed; ditch moss; elodea; oxygen weed; Pondweed; Vandpest; water thyme; waterweed; *Anacharis alsinastrum* Bab. ex Planch.; *A. canadensis* (Michx.) Planch.; *A. iowensis* (Wylie) Wylie; *A. linearis* (Rydb.) Vict.; *A. occidentalis* (Pursh) Vict.; *A. planchonii* (Casp.) M. Peck; *A. pomeranica* Peterm.; *Apalanthe schweinitzii* Planch; *Elodea brandegeeae* H.St. John; *E. gigantea* J.K. Santos; *E. ioensis* Wylie; *E. latifolia* Casp.; *E. linearis* (Rydb.) H.St. John; *E. oblongifolia* Michx. ex Casp.; *E. planchonii* Casp.; *E. schweinitzii* (Planch.) Casp.; *Hydora canadensis* (Michx.) Besser; *Philotria angustifolia* (Muhl.) Britton ex Rydb.; *P. canadensis* (Michx.) Britton; *P. iowensis* Wylie; *P. linearis* Rydb.; *P. planchonii* (Casp.) Rydb.; *Serpicula canadensis* (Michx.) Eaton; *Udora canadensis* (Michx.) Nutt.

Нативный ареал. Охватывает Северную Америку между 55° и 35° с.ш. и включает Канаду (юг) и США (в основном восточную часть), где элодея обитает в Великих озерах и других пресных водоемах: реках, прудах, озе-

Рис. 18.2. Распространение и инвазионный статус элодеи канадской (*Elodea canadensis*) на территории России. Инвазионный статус вида: 1 — отдельные находки, вид не натурализовался в регионе; 2 — натурализовавшийся; 3 — инвазионный, расселяется по полуестественным и естественным местообитаниям.

рах, старицах, ручьях, каналах, в головных частях заливов водохранилищ и в мочажинах болот.

Современный ареал. *Elodea canadensis* распространилась далеко за пределы Северной Америки и встречается в Европе, Северной и Южной Африке, Азии, Мексике, Центральной и Южной Америке, на Гавайских островах, в юго-восточной Австралии, Новой Зеландии. В Европе в настоящее время стала обычным растением искусственных и природных пресных водоемов: отмечена в 38 странах, в 26 натурализовалась (Lambdon et al., 2008). В Австралии и Ирландии обнаружены только растения с мужскими цветками, а в Новой Зеландии и Европе (включая Европейскую Россию) только женские, которые цветут редко. В России встречается в водоемах Европейской равнины (самые северные точки мест встреч расположены на Онежском полуострове в Архангельской области (Флора…, 1974), на Урале, юге Западной Сибири (самая северная точка – Сургутское водохранилище), в верховьях Енисея и Лены, в оз. Байкал и Забайкалье, в Бурятии (Черная книга…, 2016).

Пути и способы инвазии. Основные векторы: аквакультура, водный транспорт, водоплавающие птицы, домашние животные, рыболовство, перенос по течению. Элодея канадская была впервые найдена в Европе в Великобритании: по одной версии в 1836 г. (в Северной Ирландии, Waringstown), когда из ботанических садов и аквариумов любителей она попала в местные водоемы; по другим данным первые находки были сделаны ранее в 1817 или 1828 гг. (Simpson, 1984). В середине XIX в. элодея канадская стала заполнять речные системы Германии, Франции, Великобритании, Чехии, Норвегии, Швеции и др. стран. В конце XIX в. стала активно заселять водоемы Восточной Европы (Базарова, Пронин, 2010), а вскоре появилась и в Азии.

Первые находки элодеи в России связаны с деятельностью аквариумистов (Н.Ф. Золотницкого, С.В. Логинова и др.) во второй половине – конце XIX века, которые интродуцировали ее в местные водоемы (Игнатов и др., 1990; Черная книга…, 2016). Впервые элодея канадская была обнаружена в бассейне р. Нева в 1880 и 1881 гг. (LE, Доронина, 2007), и за последующие 10 лет она получила широкое распространение по всей Петербургской губернии. В 1885 г. она была найдена в Оке вблизи г. Коломны, а в начале XX в. ее распространение в Московской губернии стало повсеместным (Игнатов и др., 1990). Быстрое расселение элодеи происходило естественным путем, с водным транспортом и рыболовством.

На Урал элодея канадская была завезена из Москвы екатеринбургским аквариумистом в 1892 г., и через 5–6 лет это растение было обнаружено в окрестностях г. Екатеринбурга, в дальнейшем в р. Исеть, и других реках

бассейна р. Тобол. С 1889 г. растение расселилось на обширном участке бассейна р. Обь в границах современных Свердловской, Челябинской, Курганской, Новосибирской и Тюменской областей. В 1982–85 гг. была отмечена на юге Западно-Сибирской равнины и пресноводных озерах Северного Казахстана, куда, вероятно, была занесена вместе с орудиями рыболовства. Распространение элодеи канадской в водоемах Урала и Западной Сибири связано с рыбным промыслом (фрагменты растения заносились в водоемы вместе со снастями), а также переносом на конечностях водоплавающих и околоводных птиц и зверей (Чёрная книга…, 2016). В Восточную Сибирь проникла при интродукции рыб или в результате деятельности аквариумистов в 1960-е гг. Основной очаг расселения в Восточной Сибири – Иркутско-Ангарский, откуда элодея распространилась в бассейне Енисея, в оз. Байкал и его бассейн, отмечена в бассейнах верховьев Лены и Амура (Базарова, Пронин, 2010).

Местообитание. Элодея канадская заселяет реки, пруды, озера, старицы, ручьи, каналы, водохранилища. Предпочитает песчаные или илистые грунты, слабощелочные калийные и гидрокарбонатно-кальциевые воды с pH 7.7–8.8 (Виноградова и др., 2009). На Западно-Сибирской равнине встречается в гидрокарбонатно-натриевых и хлоридно-натриевых водах, имеющих минерализацию 0.3–0.7 г/дм^3, общую жесткость 1.7–5.7 мг-экв/дм^3, кальциевую жесткость 1.0–1.1 мг-экв/дм^3, pH 7.2–8.5, прозрачность в течение вегетационного периода 0.5–3.8 м (Чёрная книга…, 2016). Предпочитает водоемы со стоячей водой или медленным течением, не образует зарослей в водотоках с быстрым течением (Базарова, Пронин, 2010).

Особенности биологии. Многолетнее водное растение, двудомное. Во вторичном ареале в известных местах вселения в основном существуют однополые популяции, семенное размножение отсутствует, и элодея размножается вегетативно (Виноградова и др., 2009). Элодея чувствительна к температурному и гидрохимическому режиму водоемов, оптимальная температура воды – 10–25 °C (Spicer, Catling, 1988), но переносит вмерзание в лед (Базарова, Пронин, 2010). Кальцефил (оптимум 20–86 мг/л) и оксифил (оптимум O_2 6–17 мг/л); не образует заросли в водотоках с быстрым течением, но в протоках с медленным водообменом развивается хорошо (Базарова, Пронин, 2010).

Влияние вида на другие виды, экосистемы и человека. Элодея быстро образует сплошной ковер в прибрежных частях водоемов, практически полностью вытесняя все другие виды и покрывая прежде лишенные растительности участки дна. Это может способствовать изменению видового состава фауны водоемов, что представляет угрозу естественному биоразнообразию (Виноградова и др., 2009).

На мелководьях элодея канадская поднимается практически к поверхности воды, образуя плотные заросли и способствуя более быстрому зарастанию и заболачиванию берегов, заиливанию и лучшему прогреву водоемов в летнее время, что усиливает цветение воды. Зимой из-за того, что значительная часть зеленой массы отмирает и начинает разлагаться, складываются условия, благоприятные для заморов. Плотные заросли элодеи канадской в искусственных каналах и реках уменьшают глубины, скорость течения воды и создают проблемы для судоходства.

Контроль. Вид внесен в Чёрные книги флоры Средней России (Виноградова и др., 2009) и Сибири (Чёрная книга…, 2016). В России специальных мер борьбы не разработано. В странах с засушливым климатом для контроля эффективно использовать осушение водоемов (например, оросительных каналов, зараженных элодеей), их прочистку и фильтрацию воды. Такой способ применяется для очистки от элодеи оросительной системы в Австралии. В ряде стран для борьбы с элодеей применяют гербициды, в частности растворы акролеина и солей эндотала (Виноградова и др., 2009). Биологический контроль может осуществляться травоядными рыбами, например, белым амуром *Ctenopharyngodon idella* (Виноградова и др., 2009; Bowmer et al., 1995). Однако интродукция растительноядных рыб в озера со смешанным набором видов растений может привести к нежелательному росту численности малопоедаемых видов

Автор: Морозова О.В.

Литература

Базарова Б.Б., Пронин Н.М. *Elodea canadensis* Michaux на границе мирового водораздела Ледовитого и Тихого океанов // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 3. С. 2–12.

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2009. 502 с.

Доронина А.Ю. Сосудистые растения Карельского перешейка (Ленинградская область). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. 574 с.

Игнатов М.С., Макаров В.В., Чичев А.В. Конспект флоры адвентивных растений Московской области // Флористические исследования в Московской области. М.: Наука, 1990. С. 5–105.

Флора северо-востока европейской части СССР. Т. I. Семейства Polypodiaceae – Graminae. Л.: Наука, 1974. 275 с.

Чёрная Книга флоры Сибири / науч. ред. Ю.К. Виноградова, отв. ред. А.Н. Куприянов; СО РАН; ФИЦ угля и углехимии СО РАН [и др.]. Новосибирск: Академическое издательство «Гео», 2016. 440 с.

Bowmer K., Jacobs S.W.L., Sainty G.R. Identification, Biology and Management of *Elodea canadensis*, Hydrocharitaceae // J. Aquat. Plant Manag. 1995. V. 33. P. 13–19.

Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarošík V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grapow L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vilà M., Zikos A., Roy D., Hulme P.E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // Preslia. 2008. V. 80. P. 101–149.

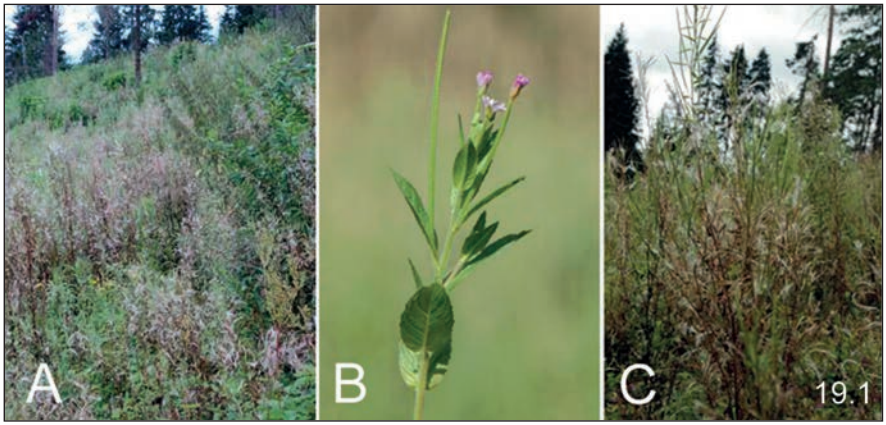
Simpson D.A. A short history of the introduction and spread of Elodea Michx in the British Isles // Watsonia. 1984. V. 15. P. 1–9.

Spicer K.W., Catling P.M. The biology of Canadian weeds. 88. *Elodea canadensis* Michx. // Can. J. Plant Sci. 1988. V. 68. P. 1035–1051.

19. *Epilobium adenocaulon* Hausskn., 1879

Кипрей железистостебельный / Northern willowherb

Систематическое положение. Царство – Растения, Plantae. Отдел – Сосудистые, Tracheophyta. Класс – Двудольные, Magnoliopsida. Порядок – Миртоцветные, Myrtales. Семейство – Кипрейные, Onagraceae. Вид – Кипрей железистостебельный, *Epilobium adenocaulon.*



Основные синонимы. Кипрей реснитчатый; american willowherb; fringed willowherb; glandular willowherb; hairy willowherb; hairy willowweed; *Chamaenerion dominii* Nabelek; *Epilobium aconcaguinum* Phil.; *E. adenocladon* Rydb; *E. affine* Maxim; *E. alaskae* H.Lev; *E. ciliatum* Rafin. p.p.; *E. cunninghamii* Hausskn; *E. fendleri* Hausskn; *E. parishii* Trel; *E. perplexans* (Trel.) Trel. ex A.Nelson; *E. praecox* Suksd; *E. pseudolineare* Hausskn; *E. punctatum* H.Lev; *E. rubescens* Rydb.; *E. santa-cruzense* Dusen; *E. ursinum* C.S.P. Parish ex Trel.; *E. valdiviense* Hausskn.

Нативный ареал. Северная Америка (от Ньюфаундленда и Аляски до Калифорнии и Огайо) (Виноградова и др., 2009). Принадлежит к полиморфному комплексу, который рядом систематиков рассматривается как единый полиморфный вид *E. ciliatum* Rafin., соответственно по этим данным природным считается также в Центральной и Южной Америке, Юго-Восточной Азии (CABI, 2018).

Современный ареал. Распространен в Европе, на островах Тихого океана, в Австралии и Новой Зеландии, в Азии (в азиатской части России,

Рис. 19.2. Распространение и инвазионный статус кипрея железистостебельного (*Epilobium adenocaulon*) на территории России. Инвазионный статус вида: 1 — отдельные находки, вид не натурализовался в регионе; 2 — натурализовавшийся; 3 — инвазионный статус не ясен; 4 — инвазионный, расселяется по нарушенным антропогенным местообитаниям; 5 — инвазионный, расселяется по полуестественным и естественным местообитаниям.

в Корее, Японии, Китае). В Европе отмечен в 29 странах, натурализовался в 21 (Lambdon et al., 2008).

В России встречается в европейской части от Карелии до Астраханской области и Краснодарского края (Виноградова и др., 2009), на юге Сибири (Чёрная книга…, 2016) и Дальнего Востока (Скворцов, 1991). На Дальнем Востоке отмечены три формы полиморфного комплекса, две из которых, по мнению А.К. Скворцова (1991), являются аборигенными. На территории Европейской России распространен в 45 областях, в 43 натурализовался.

Пути и способы инвазии. В Европу вид попал из Северной Америки. Впервые отмечен в Великобритании в 1891 г. (Preston, 1988). В начале XX в. обнаружен в Швеции, Польше, Финляндии. Известен из Болгарии, Словении, Хорватии. В середине XX в. попал на острова Тихого океана, в Австралию и Новую Зеландию, причем в Новую Зеландию из Европы (Великобритании) (Виноградова и др., 2009).

В России впервые выявлен в Псковской губернии в конце XIX в. История расширения ареала в европейской части России: в Тверской области найден в 1903 г., Московской – 1909, Владимирской – 1912, Калужской – 1916, Воронежской – 1920, Тамбовской – 1921, Пензенской – 1922, Ярославской – 1923, Ивановской – 1924, Саратовской – 1924, Тульской – 1924, Смоленской – 1925, Нижегородской – 1926, Рязанской – 1953, Ульяновской – 1957, Пермской – 1959, Республике Татарстан – 1960, Башкортостане – 1961, Мордовии – 1969, Чувашии – 1969, Костромской области – 1970, Брянской – 1973, Липецкой – 1981, Вологодской – 1982, Белгородской – 1989, Орловской – 2001 (Виноградова и др., 2009; Мулдашев и др., 2017; Серегин, 2017). В Сибири впервые найден в 1948 г. в Томской области (Чёрная книга…, 2016).

Семена разносятся ветром, с помощью транспортных средств, человеком на одежде и обуви.

Местообитание. Как в природном, так и во вторичном ареале занимает широкую амплитуду местообитаний, растет как на легких, так и на тяжелых, на известковых и не известковых почвах. Встречается в прибрежных ивняках и ольшаниках, на низинных болотах, на пожарищах в сосновых лесах. Обычно распространен в сообществах открытого типа, на илистых грунтах по берегам водоемов и в лесах. Часто занимает нарушенные антропогенные местообитания: вдоль автомобильных дорог, канав, железных дорог, в садах и огородах, на лесных трелевочных дорогах, где уничтожен травяной и моховой покров. В Европе считается в основном рудеральным растением (Виноградова и др., 2009; CABI, 2018).

Особенности биологии. Травянистый многолетник с зимующими розетками в основании побега или на надземных столонах до 10 мм длиной,

на которых образуются собственные придаточные корни (Жмылев и др., 2017). Инвазионная способность определяется 1) особенностями онтогенеза: длительность жизненного цикла зависит от времени прорастания семян, так, растения, формирующиеся из семян, которые прорастают ранним летом, способны к цветению уже через 5.5 недель (Preston, 1988); 2) значительной фенотипической изменчивостью, благодаря чему этот вид кипрея может расти в различных природных условиях; 3) особенностями репродуктивной системы, а именно формированием большого количества семян и расселением их на значительные расстояния с помощью ветра. Распространяется в основном семенами, семена сохраняют жизнеспособность в течение нескольких лет, могут прорастать при низких температурах, низком уровне освещения и в засушливых условиях (Preston, 1988; Виноградова и др., 2009).

Влияние вида на другие виды, экосистемы и человека. Сорняк контейнерных культур, фруктовых плантаций, садов и огородов. В природных сообществах способствует сокращению естественного биоразнообразия, может вытеснять аборигенные виды. Например, на Карельском перешейке способствовал исчезновению на ключевых болотах местного вида *E. obscurum* Schreb. (Цвелев, 2003). Влияет на ранний рост молодых древесных растений, таких как *Betula pendula* (Willoughby et al., 2006). Превосходит другие виды растений, заселяющих пионерные местообитания (*Tussilago farfara, Chamenerion angustifolium и Epilobium montanum*), по способности произрастать при низких температурах, низком уровне освещения, а также в засушливых условиях. Во многих частях вторичного ареала гибридизирует с другими видами р. *Epilobium*.

Контроль. Вид внесен в Чёрные книги флоры Средней России (Виноградова и др., 2009) и Сибири (Чёрная книга…, 2016). На дачных участках удаляется прополкой. Устойчив к гербицидам, обработка ими, как мера борьбы с видом, рекомендована только для контейнерных культур (CABI, 2018).

Авторы: Морозова О.В., Виноградова Ю.К.

Литература

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2009. 502 с.

Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Морозова О.В. Биоморфологическое разнообразие растений Московской области. Дубна: Гос. университет «Дубна», 2017. 325 с.

Мулдашев А.А., Абрамова Л.М., Голованов Я.М. Конспект адвентивных видов растений Республики Башкортостан. Уфа: Башк. энцикл., 2017. 168 с.

Серегин А.П. (ред.). Коллекция “Гербарий МГУ” // Депозитарий живых систем “Ноев Ковчег” (направление “Растения”): Электронный ресурс. М.: МГУ, 2018. Режим доступа: https://plant.depo.msu.ru/open/public/scan.jpg?pcode=MW0446557 (проверено 24.05.2018).

Скворцов А.К. Сем. 85. Кипрейные – Onagraceae Juss. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 5 / Отв. ред. С.С. Харкевич. СПб.: Наука, 1991. С. 187–205.

Цвелев Н.Н. Натурализация адвентивных и культивируемых видов сосудистых растений в Северо-Завпадной России // Инвазии чужеродных видов в Голарктике. Матер. рос.-ам. симпозиума по инвазийным видам. Борок, 27-31 августа 2001 г. Борок: ИБВВ РАН, ИПЭЭ РАН, 2003. С. 125–132.

Чёрная Книга флоры Сибири / науч. ред. Ю.К. Виноградова, отв. ред. А.Н. Куприянов; СО РАН; ФИЦ угля и углехимии СО РАН [и др.]. Новосибирск: Академическое издательство «Гео», 2016. 440 с.

CABI. *Epilobium ciliatum* [original text by I. Popay // Invasive Species Compendium. Wallingford, UK: CAB International, 2018. Режим доступа: www.cabi.org/isc (проверено 24.05.2018).

Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarošík V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grapow L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vilà M., Zikos A., Roy D., Hulme P.E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // Preslia. 2008. V. 80. P. 101–149.

Preston C.D. The spread of *Epilobium ciliatum* Raf. in the British Isles // Watsonia. 1988. V. 17. P. 279–288.

Willoughby I., Clay D.V., Dixon F.L., Morgan G.W. The effect of competition from different weed species on the growth of *Betula pendula* seedlings // Canadian Journal of Forest Research. 2006. V. 36. № 8. P. 1900-1912.

20. *Erigeron annuus* (L.) Pers., 1807

Мелколепестник однолетний / Annual fleabane

Систематическое положение. Царство – Растения, Plantae. Отдел – Сосудистые, Tracheophyta. Класс – Двудольные, Magnoliopsida. Порядок – Астроцветные, Asterales. Семейство – Астровые, Asteraceae. Вид – Мелколепестник однолетний, *Erigeron annuus.*

Основные синонимы. Daisy fleabane; eastern daisy fleabane; tall fleabane; *Aster annuus* L., *A. stenactis* E.H.L. Krause, *Erigeron annuus* var. *discoideus* (Victorin & J. Rousseau) Cronquist, *E. strigosus* var. *septentrionalis* (Fernald & Wiegand) Fernald, *Doronicum bellidiflorum* Schrank, *Phalacroloma annuum* (L.) Dumort., *Ph. annuum* subsp. *annuum*, *Ph. septentrionale* (Fernald & Wiegand) Tzvelev, *Stenactis annua* (L.) Less., *S. septentrionalis* (Fernald & Wiegand) Holub.

Нативный ареал. Северная Америка: восток США, южная Канада.

Современный ареал. Вторичный ареал включает Европу, Азию (Турцию, Китай, Корею, Японию, Непал, Дальний Восток, Индию), Северную и Центральную Америку, Новую Зеландию (Черная книга…, 2016). В Европе отмечен в 32 странах, в 15 из них натурализовался (Lambdon et al., 2008). Наибольшее распространение характерно для умеренных областей Европы.

В России мелколепестник однолетний распространен в основном на территории европейской части, где встречается в 34 областях, в 27 из них натурализовался (Морозова и др., 2013), на Северном Кавказе и Дальнем

Рис. 20.2. Распространение и инвазионный статус мелколепестника однолетнего (*Erigeron annuus*) на территории России. Инвазионный статус вида: 1 — отдельные находки, вид не натурализовался в регионе; 2 — натурализовавшийся; 3 — инвазионный, расселяется по нарушенным антропогенным местообитаниям; 4 — инвазионный, расселяется по полуестественным и естественным местообитаниям.

Востоке. Области наибольшего распространения лежат в широколиственнолесной и лесостепной областях. На Дальнем Востоке отмечен для Сахалина, Курильских островов и юга Приморского края (Баркалов, 1992). В 2009 г. обнаружен на территории Центрального Сибирского Ботанического сада в Новосибирске (в Западной Сибири) как сорное растение (Лащинский и др., 2010).

Пути и способы инвазии. Выращивался в ботанических садах с XVII в. (впервые упомянут из ботанического сада в Париже в 1636 г.), а затем как декоративное растение с начала XIX в. Первые находки в Европе – в Дании в 1810 г., в Бельгии в 1813 г., в Нидерландах в 1826 г, в Швейцарии в 1828 г. (Frey, 2003). В России отмечен позже, первые находки известны из Московской области: в 1900 г. А.Н. Петунниковым по гербарным сборам К.Л. Гейдена из парка Горенки Балашихинского района (Игнатов и др., 1900), однако первый гербарный сбор был в 1902 г. (MW, Д. Сырейщиков, Бол. Мытищи).

Первоначально выращивался в качестве декоративного растения, дальнейшее расселение обусловлено свойствами самого вида, для которого основной способ распространения анемохория. Н.М. Решетниковой (2016) высказано предположение о наличии у вида зоохорного распространения семян. Может быть занесен с семенами других растений (Лащинский и др., 2010).

Местообитание. В естественном ареале растет в основном на открытых нарушенных местообитаниях, обочинах дорог, полях, лугах, мусорных местах. Во вторичном ареале встречается на сорных местах, залежах, у дорог, на лугах, по сухим склонам и поймам рек, на лесных полянах. Доминирует в сообществах начальных сукцессионных стадий зарастания залежей (Stratton, 1992; Клюев, 2013). Предпочитает легкие почвы (Майоров и др., 2012).

Особенности биологии. Однолетний апомиктический вид. Свойства вида, обеспечивающие его инвазионный «успех»: 1) высокий генетический полиморфизм, несмотря на наличие апомиксиса, что можно объяснить редким перекрестным опылением; 2) высокая семенная продуктивность – одно растение образует от 10 тыс. до 100 тыс. семян (Stratton, 1991; Frey, 2003; Виноградова и др., 2009).

Влияние вида на другие виды, экосистемы и человека. Сорное растение. Обладает аллелопатическими свойствами, может ингибировать прорастание семян некоторых видов.

Контроль. Вид внесен в Чёрную книгу флоры Средней России (Виноградова и др., 2009). Специальных мер борьбы не разработано.

Автор: Морозова О.В..

Литература

Баркалов В.Ю. Триба *Astereae* O. Hoffm. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1992. Т. 6. С. 54–92.

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2009. 502 с.

Игнатов М.С., Макаров В.В., Чичев А.В. Конспект флоры адвентивных растений Московской области // Флористические исследования в Московской области. М.: Наука, 1990. С. 5–105.

Клюев Ю.А. Анализ восстановительной восстановительной сукцессии на залежах Клетнянского Полесья (в пределах Брянской области) // Бюллетень Брянского отделения РБО. 2013. № 2. С. 55–61.

Лащинский Н.Н., Королюк А.Ю., Лащинская Н.В., Королюк Е.А.Находки редких и заносных видов сосудистых растений в Омской, Новосибирской и Тюменской областях и Алтайском крае // Turczaninowia. 2010. Т. 13. № 1. С. 117–123

Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В. Адвентивная флора Москвы и Московской области. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 412 с.

Морозова О.В., Борисов М.М., Стародубцева Е.А., Алексеев Ю.Е., Флейс М.Э. Чужеродные виды растений Европейской России. М.: ИГ РАН, 2013. Электронный документ. Режим доступа: http://geocnt.geonet.ru/googlemap (проверено 11.12.2017).

Решетникова Н.М. Динамика флоры средней полосы Европейской части России за последние 100 лет на примере Калужской области. Дисс. … докт. биол. наук. М. 2016. 599 с.

Чёрная Книга флоры Сибири / науч. ред. Ю.К. Виноградова, отв. ред. А.Н. Куприянов; СО РАН; ФИЦ угля и углехимии СО РАН [и др.]. Новосибирск: Академическое издательство «Гео», 2016. 440 с.

Frey D. Patterns of variation within the *Erigeron annuus* complex in the United States and Europe. A dissertation submitted to the Swiss Federal Institute of Technology Zurich for the degree of doctor of natural science. Diss. ETH № 15405. Geobotanical Institute ETH, Zürich, 2003. 77 p.

Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarošík V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grapow L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vilà M., Zikos A., Roy D., Hulme P.E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // Preslia. 2008. V. 80. P. 101–149.

Stratton D.A. Life history variation within populations of an asexual plant, *Erigeron annuus* (Asteraceae) // American Journal of Botany. 1991. V. 78. № 5. P. 723–728.

Stratton D.A. Life-cycle components of selection in *Erigeron annuus*: I. Phenotypic selection // Evolution. 1992. V. 46. № 1. P. 92–106.

21. *Erigeron canadensis* L., 1753

Мелколепестник канадский / Canadian fleabane

Систематическое положение. Царство – Растения, Plantae. Отдел – Сосудистые, Tracheophyta. Класс – Двудольные, Magnoliopsida. Порядок – Астроцветные, Asterales. Семейство – Астровые, Asteraceae. Вид – Мелколепестник канадский, *Erigeron canadensis.*

Основные синонимы. Кониза канадская; мелколепестничек канадский; coltstail; horseweed; marestail; *Conyza canadensis* (L.) Cronquist; *Erigeron pusillus* Nutt.; *Trimorpha canadensis* (L.) Lindm.

Нативный ареал. Северная Америка. Встречается к югу от 55° с.ш. во всех регионах Канады, ареал занимает также большую часть США, достигая на юге штатов Техас и Орегон (Weaver, 2001).

Современный ареал. Вторичный ареал включает Европу, Азию, субтропическую Африку, Южную и Центральную Америки, Австралию, Новую Зеландию, о-ва Океании. В Европе – один из самых широко распространенных чужеродных видов: встречается в 47 странах, натурализовался в 33 (Lambdon et al., 2008).

На территории России распространен в европейской части, Сибири и на Дальнем Востоке; северная граница ареала лежит на 10° севернее, чем в Америке, и проходит по линии Кировск – Архангельск – юг республики Коми – Тобольск – Красноярск – Иркутск. В Европейской России встречается в 51 области, в 50 натурализовался. В Сибири и на Дальнем Востоке

Рис. 21.2. Распространение и инвазионный статус мелколепестника канадского (*Erigeron canadensis*) на территории России. Инвазионный статус вида: 1 — отдельные находки, вид не натурализовался в регионе; 2 — натурализовавшийся; 3 — инвазионный, расселяется по нарушенным антропогенным местообитаниям; 4 — инвазионный, расселяется по полуестественным и естественным местообитаниям.

в основном распространен в южной половине. Самая северная точка находки мелколепестника в Сибири – г. Маган близ Якутска. Восточная часть ареала включает Приморский край и юг Амурской области, единичные находки отмечены на юге о. Сахалин (Баркалов, 1992; Виноградова и др., 2009; Чёрная книга…, 2016).

Пути и способы инвазии. В середине XVII в. вид интродуцирован в ботанические сады Европы: в 1646 г. отмечен в каталоге ботанического сада в окрестностях Нюрнберга (Германия), в 1655 г. – в каталоге ботанического сада Блуа (Франция). К XVIII в. широко распространился на территории Средней Европы. В Украину был занесен в 1753 г. (Виноградова и др., 2009).

В Россию занесен, вероятно, в начале XVIII в., в 1781 г. упоминается уже как обычный сорняк в Москве (Паллас, 1781). История заселения европейской части России: Московская область – 1786, Тульская – 1793, Саратовская – 1845, Татарстан – 1845, Ульяновская – 1845, Пензенская – 1845, Курская – 1846, Орловская – 1860, Воронежская – 1861, Ярославская – 1866, Костромская – 1866, Липецкая – 1867, Тамбовская – 1869, Смоленская – 1882, Нижегородская – 1883, Калужская – 1887, Владимирская – 1887, Тверская – 1889, Ивановская – 1892, Мордовия – 1895, Рязанская – 1899, Чувашия – 1969, Брянская – 1971, Белгородская – 1995 г. (Виноградова и др., 2009). Занос в Сибирь наиболее вероятен из Казахстана в конце XIX в.: сначала вид обнаружен на Алтае (1888, LE), затем в Енисейской губернии (1895, LE) (ныне Красноярский край) (Чёрная книга…, 2016). В Западной Сибири вид появился позже из Европейской России: в Курганской и Тюменской областях – в конце XIX–начале XX вв., Новосибирской – в 1932 г., Республике Хакасии – 1947 г., Кемеровской области – 1971 г., Омской области – 1978 г. В конце XX в. расселился на восток: в Иркутской области найден в 1984 г., Республике Бурятии – 1990. На Дальнем Востоке (ДВ) мелколепестник канадский найден в 1902 г., а к середине XX в. стал обычным сорняком в южных регионах ДВ (Виноградова и др., 2009; Чёрная книга…, 2016).

Распространяется семенами, которые легко разносятся ветром на большие расстояния. Переносятся водой, вдоль автомобильных трасс и железнодорожных путей.

Местообитание. Как в естественной, так и в инвазионной частях ареала растет на грубых почвах, в ямах гравия, на утесах, скалистых берегах. Предпочитает каменные, песчаные или плодородные суглинистые почвы. Хорошо переносит засуху. Иногда колонизирует затапливаемые равнины. Часто отмечается на выгонах и пастбищах. Встречается в разнообразных сообществах: в садах, виноградниках, старых полях, по обочинам автомобильных и железных дорог, в нарушенных местах естественных ценозов,

например, вдоль тропинок в лесистой местности или в поймах рек, а также в городах. Является видом ранних сукцессионных стадий на заброшенных сельскохозяйственных угодьях и лесных вырубках; сорняк пахотных угодий, особенно в случаях уменьшения или отсутствия обработки почвы (Weaver, 2001).

Особенности биологии. Однолетнее или озимое двулетнее растение. Озимая розеточная форма позволяет мелколепестнику не конкурировать с яровыми однолетниками, ее развитие зависит от климатических условий: в северных регионах *E. canadensis* развивается по озимому жизненному циклу, в южных – как яровое растение. Размножение семенное. Число семян пропорционально размерам растения: растение высотой 40 см продуцирует около 2 тыс. семян, 1.5 м – 230 тыс. Семена *E. canadensis* прорастают с глубины не более 1.0–1.5 см. Минимальная температура прорастания семян 13 °С, оптимальная 16–22 °С. Семена могут длительно сохраняться в почве, известны случаи наличия банка семян *E. canadensis* под заброшенным сельскохозяйственным полем в течение десятилетнего периода (Weaver, 2001).

Влияние вида на другие виды, экосистемы и человека. *E. canadensis* – сорняк более 40 культур, например, моркови и лука, особенно при отсутствии севооборота. Засоряет посевы зерновых (в особенности озимой ржи), пропашных, овощных культур, хлопчатника. Хорошо распространяется на необрабатываемых сельскохозяйственных землях и лесных вырубках, особенно после пожара, может сохраняться на заброшенных пастбищах. В техногенных местообитаниях образует сплошные одновидовые заросли (Weaver, 2001; Виноградова и др., 2009). По нарушенным участкам (лесным дорогам, тропам и т.д.) проникает в естественные ценозы. Встречается по сосновым борам и их окраинам, на полянах, реже на степных лугах и в степях, по каменистым осыпям, берегам рек, ручьев и озер (Чёрная книга…, 2016).

Имеются данные, что листья *E. canadensis* могут вызывать у некоторых людей раздражение кожи, а также раздражают ноздри лошадей при непосредственном контакте (Виноградова и др., 2011).

Используется как лекарственное растение, его масло обладает диуретическим, тонизирующим и вяжущим свойствами. В России применение ограничено.

Контроль. Мелколепестник канадский можно контролировать агротехническими мероприятими, в частности обработкой почвы, ручной прополкой, а также подходящим севооборотом, иногда избавиться от мелколепестника помогает мульчирование почвы. Основной способ борьбы – применение неспецифичных гербицидов, в частности глифосата. Однако в ряде

стран отмечено появление устойчивых к гербицидам экотипов (Виноградова и др., 2009). Вид внесен в Чёрные книги флоры Средней России (Виноградова и др., 2009) и Сибири (Чёрная книга …, 2016).

Авторы: Морозова О.В., Виноградова Ю.К.

Литература

Баркалов В.Ю. Род 17. Кониза – Conyza Less. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 6. Отв. ред. С.С. Харкевич. СПб.: Наука, 1992. С. 82–83.

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Нотов А.А. Чёрная книга флоры Тверской области: чужеродные виды 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. 502 с.

Паллас П.С. Каталог растениям находящимся в Москве в саду его превосходительства, действительного статскаго советника и Императорскаго Воспитательнаго дома знаменитаго благодетеля, Прокопия Акинфиевича Демидова. 1781. 163 с.

Чёрная Книга флоры Сибири / науч. ред. Ю.К. Виноградова, отв. ред. А.Н. Куприянов / Рос. акад. наук, Сиб. отд-ние; ФИЦ Угля и углехимии [и др.]. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2016. 440 с.

Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarošík V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grapow L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vilà M., Zikos A., Roy D., Hulme P.E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // Preslia. 2008. V. 80. P. 101–149.

Weaver S.E. The biology of Canadian weeds. 115. *Conyza canadensis* // Canadian Journal of Plant Science. 2001. V. 81. № 4. P. 867–875.

22. *Fraxinus pennsylvanica* Marsh., 1785

Ясень пенсильванский / Green ash

Систематическое положение. Царство – Растения, Plantae. Отдел – Сосудистые, Tracheophyta. Класс – Двудольные, Magnoliopsida. Порядок – Ясноткоцветные, Lamiales. Семейство – Маслинные, Oleaceae. Вид – Ясень пенсильванский, *Fraxinus pennsylvanica.*

Основные синонимы. Ясень зелёный, ланцетный, пушистый; Darlington ash; downy ash; Pennsylvanian ash; Red ash; river ash; swamp ash; water ash; *Fraxinus aucubifolia* G. Kirchn.; *F. campestris* Britt.; *F. cerasifolia* Hoffmanns.; *F. cinerea* Bosc; *F. darlingtonii* Britt.; *F. elliptica* Bosc; *F. expansa* Willd.; *F. fusca* Bosc; *F. glabra* Lawson ex Beissner; *F. lancea* Bosc; *F. lanceolata* Borkh.; *F. lancifolia* Raf.; *F. longifolia* Bosc; *F. media* Raf.; *F. oblongocarpa* Buckley; *F. ovata* Bosc; *F. platyphylla* Hoffmanns.; *F. pubescens* Lam.; *F. richardii* Bosc; *F. rubicunda* Bosc; *F. rufa* Bosc; *F. smallii* Britt.; *F. subvillosa* Bosc ex Pers.; *F. trialata* Buckley; *F. viridis* F.Michx.

Нативный ареал. Северная Америка (США, Канада): восточная и центральная часть материка от северной Флориды на юге до Новой Шотландии и Квебека на севере, на западе до штатов Монтана, Юта и востока Техаса.

Современный ареал. Вторичный ареал включает Северную (запад США и Канады), Центральную, Южную Америки, Европу, Азию, Австра-

Рис. 22.2. Распространение и инвазионный статус ясеня пенсильванского (*Fraxinus pennsylvanica*) на территории России. Инвазионный статус вида: 1 — отдельные находки, вид не натурализовался в регионе; 2 — натурализовавшийся; 3 — инвазионный статус не ясен; 4 — инвазионный, расселяется по нарушенным антропогенным местообитаниям; 5 — инвазионный, расселяется по полуестественным и естественным местообитаниям.

лию, Африку. В России отмечен в европейской части, в Западной Сибири, на Дальнем Востоке. В некоторых странах Центральной и Восточной Европы в настоящее время находится на стадии взрывного расселения, например, в Австрии, Германии, в закарпатских областях Украины (Drescher, Prots, 2016). В Европейской России встречен в 29 областях, в 23 натурализовался. Расселяется по естественным местообитаниям в основном в лесостепной зоне (Стародубцева и др., 2014).

Пути и способы инвазии. Широко используется для озеленения городов, для создания защитных лесополос. Культивируется в Европе с 1783 г. Использовался в посадках во многих странах, например, в Германии со второй половины XIX в. Современное распространение в Европе и первые находки ясеня пенсильванского не четко выявлены, поскольку до недавнего времени вид не отличали от других ясеней. Достоверные сведения о его находках вне культуры и натурализации известны только с середины XX в (Drescher, Prots, 2016).

В России интродуцирован в 1783 г., использовался в парках и для озеленения; первая находка – в 1862 г. в Твери (LE), где выращивался в городском саду (Нотов, 2009), первый самосев отмечен на о. Валаам в 1917 г. (LE) (Виноградова и др., 2009). В лесостепной и степной зонах Европейской России широко высаживается в лесополосах.

Из мест культивирования распространяется естественным путем ветром и с потоками воды.

Местообитание. В естественном ареале произрастает по долинам рек, в пойменных и заболоченных лесах. Предпочитает плодородные слабокислые супесчаные почвы. Как пионерный вид растет на аллювиальных почвах.

Во вторичном ареале встречается на железнодорожных насыпях, пустырях, рудеральных местообитаниях, у обочин дорог, в нарушенных пригородных лесах, на мелкоземе в карьерах, вдоль каналов и мелиоративных канав (Виноградова и др., 2009). В странах Европы внедрился в пойменные лиственные леса. В лесостепной полосе в Европейской России расселяется по степным и меловым склонам (Стародубцева и др., 2014). В южных районах (в низовьях Волги) отмечено его внедрение в пойменные леса (Голуб, Бондарева, в печ.).

Особенности биологии. Ясень пенсильванский имеет широкую экологическую амплитуду, предпочитает влажные аллювиальные почвы, но может произрастать в засушливых местах. Хорошо расселяется в поймах, где более конкурентоспособен по сравнению с *F. excelsior* благодаря способности выдерживать длительное затопление. Подрост ясеня пенсильванского отличается быстрым ростом, за счет чего может конкурировать с

аборигенными древесными видами, например, с дубом; плодоносит уже с 7–10 лет. Некоторые другие особенности, такие как: 1) регулярное и продуктивное плодоношение (220–280 тыс. семян с одного дерева диаметром 39 см на уровне груди (Schmiedel, 2010); 2) распространение диаспор ветром и с потоками воды; 3) быстрое вегетативное возобновление после вырубки усиливают конкурентное преимущество ясеня пенсильванского в пойменных местообитаниях (Drescher, Prots, 2016).

Влияние вида на другие виды, экосистемы и человека. Внедряется в прибрежные и пойменные сообщества. Угнетает произрастание аборигенных видов. Является источником для поселения и распространения ясеневой изумрудной узкотелой златки (*Agrilus planipennis*) – опасного стволового вредителя, вызывающего усыхание ясеней (Orlova-Bienkowskaja, 2014.).

Контроль. Вид внесен в Чёрную книгу флоры Средней России (Виноградова и др., 2009). Специальные меры борьбы не разработаны. Для предотвращения распространения узкотелой златки необходимо запретить высаживание ясеня для озеленения и в лесополосах.

Автор: Морозова О.В.

Литература

Виноградова Ю. К., Майоров С. Р., Хорун Л. В. Чёрная книга флоры Средней России: (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2009. 502 с.

Голуб В.Б., Бондарева В.В. Сообщества класса *Alno glutinosae-Populetea albae* P. Fukarek et Fabijanić 1968 в долине Нижней Волги // Растительность России. (в печ.).

Нотов А.А. Адвентивный компонент флоры Тверской области: динамика состава и структуры. Тверь: Тверской гос. университет, 2009. 473 с.

Стародубцева Е. А., Морозова О. В., Григорьевская А. Я. Материалы к «Чёрной книге Воронежской области» // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 2. С. 133–149.

Drescher A., Prots B. *Fraxinus pennsylvanica* – an invasive tree species in Middle Europe: case stydy from Danube bassin // Contribuţii Botanice. 2016. P. 55–69.

Orlova-Bienkowskaja M.J. Ashes in Europe are in danger: the invasive range of *Agrilus planipennis* in European Russia is expanding // Biological Invasions. 2014. V. 16. № 7. P. 1345–1349.

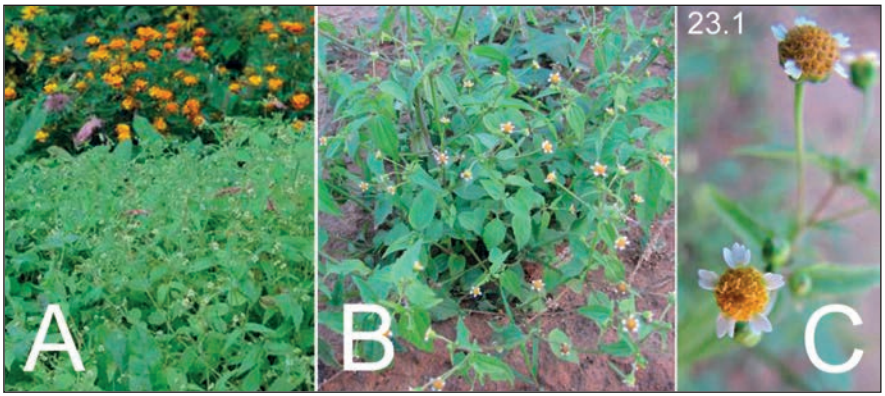
Plantarium. *Fraxinus pennsylvanica* Marsh. Электронный ресурс. Режим доступа: http://www.plantarium.ru/page/image/id/227980.html (проверено: 20.09.2018).

Schmiedel D. Invasionsbiologie und ökologisches Verhalten der gebietsfremden Baumart *Fraxinus pennsylvanica* Marsh. in den Auenwäldern der Mittelelbe im naturschutzfachlichen Kontext. Als Dissertation zur Erlangung des akademischen Grades *Doctor rerum silvaticarum* (*Dr. rer. silv.*) im Fach Forstwissenschaften eingereicht an der Fakultät für Forst-, Geo- und Hydrowissenschaften der Technischen Universität Dresden. Dresden, 2010. 204 s.

23. *Galinsoga parviflora* Cav., 1824

Галинзога мелкоцветковая / Gallant soldier

Систематическое положение. Царство – Растения, Plantae. Отдел – Сосудистые, Tracheophyta. Класс – Двудольные, Magnoliopsida. Порядок – Астроцветные, Asterales. Семейство – Астровые, Asteraceae. Вид – Галинзога мелкоцветковая, *Galinsoga parviflora.*



Основные синонимы. Галинсога мелкоцветковая; chickweed; French soldier; Peruvian daisy; potato weed; quickweed; small-flower galinsoga; *Adventina parviflora* (Cav.) Raf.; *Baziasa microglossa* Steud; *Galinsoga hirsuta* Baker; *G. laciniata* Retz.; *Sabazia microglossa* DC.; *Stemmatella sodiroi* Hieron.; *Vigolina acmella* (Roth) Poir.; *Wiborgia acmella* Roth; *W. parviflora* (Cav.) Kunth.

Нативный ареал. Центральная Америка, Северная Америка (горы Мексики).

Современный ареал. Европа, Азия, Северная Америка, Африка, Австралия и Новая Зеландия, острова Океании. В Европе отмечена в 44 странах, натурализовалась в 27, в основном распространилась в умеренных и субтропических регионах (Lambdon et al., 2008).

На территории России распространена в европейской части (отмечена в 47 областях, натурализовалась в 41, является инвазионным видов в 31), встречается на юге Сибири и Дальнего Востока (в Амурской области, Хабаровском и Приморском краях).

Пути и способы инвазии. Формирование вторичного ареала *G. parviflora* началось в Европе не позднее 1785 г. К тому времени относятся сведения о культивировании вида в Парижском ботаническом саду из се-

Рис. 23.2. Распространение и инвазионный статус галинзоги мелкоцветковой (*Galinsoga parviflora*) на территории России. Инвазионный статус вида: 1 — отдельные находки, вид не натурализовался в регионе; 2 — натурализовавшийся; 3 — инвазионный статус не ясен; 4 — инвазионный, расселяется по нарушенным антропогенным местообитаниям; 5 — инвазионный, расселяется по полуестественным и естественным местообитаниям.

мян, присланных из Перу, и в Ботаническом саду Мадрида. Сначала выращивалась в ботанических садах, например, в Великобританию интродуцирована как декоративный однолетник в 1796 г. Существуют два мнения относительно происхождения европейских популяций: 1) расселение растений из Парижского ботанического сада, 2) вселение через морские гавани с американским зерном. Появление в ботанических садах Европы датируется концом XVIII – началом XIX в.: 1798–1801 гг. – Германия, 1801 г. – Швейцария (Цюрих), 1844 – Италия (Больпано), 1859 – Польша (Краков), 1864 – Австрия (Вена), 1872 – (Дания (Хадерслев), 1882 г. – Нидерланды (Багенинген). Через 13–30 лет галинзога была отмечена вне ботанических садов, а к началу XX в. спорадически встречалась по всей Центральной Европе. С 1810 г. культивируется в Дерптском ботаническом саду (Тарту, Эстония), в 1893 г. найдена в окрестностях Риги, позднее спорадически отмечена в Елгаве и Даугавпилсе. В Литве найдена в 1894 г., в Белоруссии – в 1862 г., на Украине отмечена с 1854 г. (Белая Церковь) (Виноградова, 2002).

В России с начала XIX в. *G. parviflora* выращивалась в ботанических садах: в имении А.К. Разумовского Горенки (в Московской области) упомянута в каталоге 1812 г. (Fischer, 1812), в ботаническом саду С.-Петербурга отмечена с 1820 г.. В 1831 г. найдена на рудеральных землях Аптекарского острова, но через некоторое время там исчезла и впоследствии была введена в культуру повторно (Гусев, 1966). История расширения ареала на территории России (по гербарным образцам): Московская область – с 1951 г., Брянская – 1971, Владимирская – 1974, Татарстан – 1976, Тверская – 1977, Рязанская – 1977, Калужская – 1979, Нижегородская – 1979. Взрывное расселение произошло в 1980-е гг.: Вологодская – 1982, Мордовия – 1983, Воронежская область – 1983, Чувашия – 1984, Орловская область – 1984, Ивановская – 1992, Белгородская – 1995, Смоленская – 1999, Ульяновская – 1999, Пензенская – 1999, Тамбовская – 2003 (Виноградова и др., 2009). В ходе расширения вторичного ареала период от первого появления вида до натурализации сокращается: в Санкт-Петербурге начала дичать через 135 лет, в Латвии – через 60 лет, в Костромской области – через 10 лет, в Вологодской – всего через 3 года. Самые северные точки находок – в Карелии (Петрозаводск, 1991 г.) и в Коми (ж.-д. станция Язель, 1986 г.). На Дальний Восток интродуцирована в середине XX в. (Виноградова и др., 2009), с конца XX в. отмечается в Сибири (Зыкова, 2015).

Вероятно, повторно интродуцирована в Европу с американским зерном, засоренным семенами галинзоги. Проникает также с семенами садово-огородных видов, садовой землей. Семена распространяются ветром и с потоками воды.

Местообитание. Предпочитает рыхлые увлажненные богатые гумусом почвы и открытые местообитания. Встречается в городах и поселках, в садах, парках, скверах, на огородах, свалках, полях. В массе сорняк цветников, реже засоренных газонов. Произрастает также на насыпях железных и шоссейных дорог. В горах поднимается до 3600 м (Warwick, Sweet, 1983).

Особенности биологии. Однолетнее растение, распространяется семенами. Инвазионные свойства *G. parviflora* обусловлены особенностями онтогенеза и репродуктивной системы растения: отсутствием покоя у семян, отсутствием особых требований к прорастанию, коротким жизненным циклом (менее 40 дней) и быстрым развитием растения, возможностью цветения после короткого периода вегетативного роста, плодоношением в течение всего вегетационного периода (с середины июня до осенних заморозков), производством большого количества жизнеспособных семян независимо от экологических условий произрастания (Warwick, Sweet, 1983). Одно растение может давать до 400 тыс. семян за один вегетационный период, в среднем приблизительно 5–30 тыс., жизнеспособность семян высокая (около 90%) (Виноградова и др., 2009; CABI, 2014).

Влияние вида на другие виды, экосистемы и человека. Сорняк сельскохозяйственных культур, садов, огородов. Заглушает морковь, петрушку, свеклу, картофель, помидоры, засоряет посевы зерновых. Злостный сорняк зерновых культур, пашен и в питомниках лекарственных растений. Обладает высокой конкурентоспособностью и быстро распространяется, что позволяет виду становиться доминантом на нарушенных местообитаниях. Служит хозяином для многих насекомых, вирусов и нематод, влияющих на урожай зерновых культур (Warwick, Sweet, 1983).

В некоторых районах Центрального Черноземья внедрилась в лесные и луговые сообщества.

Контроль. Вид внесен в Чёрную книгу флоры Средней России (Виноградова и др., 2009). Растения лучше удалять до цветения, предотвращая образование семян. Из механических способов рекомедована глубокая обработка почвы, соблюдение севооборота. Жизнесопсобность семян галинзоги снижает соляризация с помощью полиэтиленовой пленки. Растение чувствительно к большинству гербицидов (CABI, 2014).

Авторы: Морозова О.В., Виноградова Ю.К.

Литература

Виноградова Ю.К. Формирование вторичного ареала и внутривидовая изменчивость галигзоги мелкоцветковой (Galinsoga parviflora Cav.) // Бюлл. Гл. Бот. Сада. 2002. Вып. 184. С. 24–32.

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2009. 502 с.

Гусев Ю.Д. Расселение видов рода Galinsoga в Ленинградской области // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 4. С. 577–579.

Зыкова Е.Ю. Адвентивная флора Республика Алтай // Растительный мир Азиатской России. 2015. Т. 3. № 19. С. 72–87.

CABI. *Galinsoga parviflora* [original text by Rojas-Sandoval J., Acevedo-Rodríguez P.] // Invasive Species Compendium. Wallingford, UK: CAB International, 2014. Режим доступа: www.cabi.org/isc (проверено 07.07. 2018).

Fischer F. Catalogue du jardin des plantes à Gorenki. Moscou: L'impremerie de N.S. Vsevolojsky, 1812. 76 p.

Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarošík V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grapow L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vilà M., Zikos A., Roy D., Hulme P.E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // Preslia. 2008. V. 80. P. 101–149.

Warwick S.I., Sweet R.D. The biology of Canadian weeds. 58. *Galinsoga parviflora* and *G. quadriradiata* (= *G. ciliata*) // Canadian Journal of Plant Science. 1983. V. 63. № 3. P. 695–709.

24. *Galinsoga quadriradiata* Ruiz & Pav., 1798

Галинзога четырехлучевая / Shaggy soldier

Систематическое положение. Царство – Растения, Plantae. Отдел – Сосудистые, Tracheophyta. Класс – Двудольные, Magnoliopsida. Порядок – Астроцветные, Asterales. Семейство – Астровые, Asteraceae. Вид – Галинзога четырехлучевая, *Galinsoga quadriradiata.*

Основные синонимы. Галинзога волосистая; Peruvian daisy; hairy galinsoga; fringed quickweed; *Adventina ciliata* Raf.; *Ageratum perplexans* M.F. Johnson; *Baziasa urticifolia* (Kunth) Steud.; *Galinsoga aristulata* E.P. Bicknell; *G. bicolorata* H.St.John & D.White; *G. brachystephana* Otto ex Heer & Regel; *G. caracasana* (DC.) Sch. Bip.; *G. ciliata* (Raf.) S.F.Blake; *G. eligulata* Cuatrec.; *G. hispida* Benth.; *G. humboldtii* Hieron.; 1901; *G. parviflora* f. *discoidea* Thell.; *G. parviflora* f. *vargasiana* Thell.; *G. parviflora* subsp. *hispida* (DC.) O.Bolos & Vigo; *G. parviflora* var. *caracasana* (DC.) A.Gray; *G. parviflora* var. *hispida* DC.; *G. parviflora* var. *quadriradiata* (Ruiz & Pav.) Pers.; *G. urticifolia* (Kunth) Benth.; *Jaegeria urticifolia* (Kunth) Spreng.; *Sabazia urticifolia* (Kunth) DC.; *Stemmatella urticifolia* (Kunth) O.Hoffm. ex Hieron.; *Vargasia caracasana* DC.; *Wiborgia brachystephana* Heynh.; *W. urticifolia* Kunth.

Нативный ареал. Родина растения – Мексика и север Южной Америки.

Современный ареал. Галинзога встречается как чужеродный вид в южных регионах Южной Америки, в Северной и Центральной Америке, Европе, Азии (Турции, Индии, Японии, Непале, Китае, на Филиппинах), в Африке. В Европе отмечена в 41 стране, натурализовалась в 25 (Lambdon et al., 2008). В настоящее время – агрессивный инвазионный вид во многих европейских странах Центральной и Восточной Европы. Вид обычен в Дании и Финляндии, но не считается там инвазионным, поскольку про-

Рис. 24.2. Распространение и инвазионный статус галинзоги четырехлучевой (*Galinsoga quadriradiata*) на территории России. Инвазионный статус вида: 1 — отдельные находки, вид не натурализовался в регионе; 2 — натурализовавшийся; 3 — инвазионный статус не ясен; 4 — инвазионный, расселяется по нарушенным антропогенным местообитаниям; 5 — инвазионный, расселяется по полуестественным и естественным местообитаниям.

израстает преимущественно в теплицах и оранжереях. В Норвегии является, главным образом, сорняком рудеральных местообитаний, в т.ч. в городах; довольно обычен в окрестностях Осло и имеет рассеянные локальные популяции вдоль юго-западного побережья (Виноградова и др., 2009).

В России встречается во всех регионах её европейской части, в Сибири и на юге Дальнего Востока.

Пути и способы инвазии. За пределами естественного ареала впервые обнаружена в 1836 г. в Филадельфии, где вид выращивали в ботаническом саду. Вскоре эта галинзога широко распространилась в США, в 1893 г. достигла Канады и через 30 лет стала в провинциях Онтарио и Квебек обычным сорным растением.

В Европу галинзога четырехлучевая занесена в середине XIX в., что связано с усилением экспорта американского зерна. Во многие европейские страны этот вид «прибыл» с почвой, с зерном или с другими сельскохозяйственными продуктами. Не исключено также, что галинзога четырехлучевая «сбежала» из европейских ботанических садов, где культивировалась с 1849 г. В Дании вид имел два основных пути непреднамеренной интродукции: 1) через порты, в которые поступали товары; 2) вместе с семенами других растений, закупленными для озеленения. В Германии галинзога четырехлучевая впервые обнаружена на помойке в кофейной куче, что позволяет предположить неумышленный завоз ее диаспор при импорте кофе (Kabuce, Priede, 2010). В Финляндию, по-видимому, вид занесен исключительно с импортируемыми семенами и рассадой декоративных растений, здесь наиболее эффективный вектор расселения – садовая земля, выброшенная после высадки рассады в грунт (Виноградова и др., 2009).

Расселение галинзоги четырехлучевой в Европе шло очень быстро, первоначально в основном через ботанические сады: в 1850 г. она отмечена в Ботаническом саду Вены, в 1858 г. – в Польше, в 1866 г. – в Германии, в 1872 г. – во Франции, в 1901 г. – в Чехии, в 1914 г. – Австрии, в 1917 г. – в Швейцарии, в 1921 г. – в Бельгии, в 1934 г. – в Нидерландах. В Великобритании найдена одичавшей в 1906 г. В Балтийском регионе впервые отмечена в ботаническом саду г. Тарту (Эстония) в 1889 г., а в 1921 г. зарегистрирована там уже как «беженец» из ботанического сада. В Литве отмечена в 1924 г., в Латвии – в 1928 г., однако в обеих странах вид никогда в ботанических садах не выращивали. На Скандинавском п-ове *G. quadriradiata* впервые найдена: в 1900 г. в Норвегии, в 1926 г. в Швеции, 1928 г. в Финляндии. В 1927 г. вид обнаружен в Дании. В 1970-х гг. галинзога четырехлучевая встречалась как чужеродная в Нидерландах, Португалии и Великобритании, в западных областях Украины и в Беларуси. Дальнейшее расширение ареала вида практически прекратилось.

В России впервые обнаружена в Санкт-Петербурге, где ее культивировали в Ботаническом саду с 1842 г. В Москве галинзога четырехлучевая появилась в 1922 г., а после Великой Отечественной войны распространилась в Ленинградской и Калининградской областях. В конце 1960-х гг. началось массовое, взрывное распространение вида на Восточно-Европейской равнине и на Кавказе. Самые северные местонахождения отмечены в Карелии (г. Кондопога, 2001 г.) (Кравченко и др., 2008). На Дальнем Востоке впервые найдена в 1920-х гг. около порта г. Владивостока и быстро стала там одним из самых массовых сорных растений (Виноградова и др., 2009). В Сибири появилась в начале 1990-х годов (Чёрная книга…, 2016).

Семена галинзоги четырехлучевой разносятся ветром, распространяются животными и с потоками воды. Плоды цепляются за мех животных или одежду людей. Главную роль в распространении вида играет деятельность человека, связанная с озеленением и садово-огородничекой продукцией (транспортировка садовой земли, саженцев культурных растений), возможно также распространение с кормовой смесью для птиц (Виноградова и др., 2009).

Местообитание. Галинзога четырехлучевая приспособлена к теплому климату и тяжелым, богатым азотом глинистым почвам. Растет на нарушенных местообитаниях, включая цветники, огороды, культивируемые поля с низкорослыми культурами, обочины дорог, железнодорожные насыпи и свалки; преимущественно сорняк цветников, садов, полей, огородов, оранжерей, зеленых насаждений. В Польше это обычный полевой сорняк и рудеральное растение, произрастающее в сообществах союзов *Sisymbrion, Eu-Polygonion* и *Panico-Setarion.* Реже она встречается в полуестественных местообитаниях – по лесным тропинкам, прогалинам и опушкам смешанных, хвойных и лиственных лесов. Проникновение растения в прибрежные фитоценозы вдоль речных берегов отмечено в Литве (Kabuce, Priede, 2010).

Нередко встречается на улицах, во дворах. Вид можно найти также на обочинах дорог, на ж.-д. насыпях и на мусорных местах, особенно в населенных пунктах. Эти местообитания сходны с теми, которые занимает галинзога четырехлучевая в естественном ареале, где ее также считают обычным сорняком.

Особенности биологии. Однолетнее растение, цветет с июня до поздней осени, распространяется семенами. Инвазионные свойства *G. qudriradiata* связаны с особенностями онтогенеза и высокой репродуктивной способностью растения: растение имеет короткий жизненный цикл; одно растение в возрасте 8–9 недель может продуцировать до 7000 семян; семена могут прорастать сразу после контакта с теплой влажной почвой, поэтому за один вегетационный период растение проходит 2-3 поколения

(Warwick, Sweet, 1983; Kabuce, Priede, 2010). Чувствительна к морозу, и для прорастания семян необходима относительно высокая температура (Kabuce, Priede, 2010).

Влияние вида на другие виды, экосистемы и человека. Опасный сорняк на пашнях и в садах. Вид конкурентоспособен и быстро распространяется, что позволяет ему становиться доминантом. Растение наносит экономический ущерб в агроценозах: его присутствие может на 10–50% снижать урожаи на полях с овощными и зерновыми культурами. Еще один ущерб заключается в относительно высокой площади листовой поверхности галинзоги четырехлучевой, и ее листья могут затенять культивируемые виды. Виды рода *Galinsoga* являются растениями-хозяевами для многих насекомых, вирусов и нематод, которые сокращают урожай зерновых культур (Виноградова и др., 2009).

Контроль. Вид внесен в Чёрную книгу флоры Средней России (Виноградова и др., 2009). Растение чувствительно к гербицидам, но их применение ограниченно и не желательно, т.к галинзога – сорняк на плантациях овощных культур. Биологические методы борьбы не разработаны. Необходимо применять севооборот, например, чередовать поля с зерновыми и овощными культурами, отмечено, что культуры *Sorghum* sp. подавляют прорастание семян галинзоги. Хорошим способом является мульчирование почвы темной пластмассой (Виноградова и др., 2009).

Авторы: Морозова О.В., Виноградова Ю.К.

Литература

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2009. 502 с.

Кравченко А.А., Тимофеева В.В., Рудковская О.А. Новые и редкие виды сосудистых растений для Карелии // Бот. журн. 2008. Т. 53. № 5. С. 776–788.

Чёрная Книга флоры Сибири / науч. ред. Ю.К. Виноградова, отв. ред. А.Н. Куприянов; СО РАН; ФИЦ угля и углехимии СО РАН [и др.]. Новосибирск: Академическое издательство «Гео», 2016. 440 с.

Kabuce N., Priede A. NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet – *Galinsoga quadriradiata* // Online Database of the European Network on Invasive Alien Species – NOBANIS, 2010. https://www.nobanis.org/globalassets/speciesinfo/g/galinsoga-quadriradiata-/galinsoga-quadriradiata.pdf (проверено 21.09.2018).

Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarošík V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grapow L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vilà M., Zikos A., Roy D., Hulme P.E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // Preslia. 2008. V. 80. P. 101–149.

25. *Heracleum sosnowskyi* Mandenova, 1944

Борщевик Сосновского / Sosnowsky's hogweed

Систематическое положение. Царство – Растения, Plantae. Отдел – Сосудистые, Tracheophyta. Класс – Двудольные, Magnoliopsida. Порядок – Зонтикоцветные, Apiales. Семейство – Зонтичные, Apiaceae (Umbelliferae). Вид – Борщевик Сосновского, *Heracleum sosnowskyi*.

Основные синонимы. Cow parsley; cow parsnip; giant cow parsnip; giant hogweed; *Heracleum persicum* auct. non Desv. ex Fisch.

Нативный ареал: восточное Предкавказье и горные системы Большого и Малого Кавказа: Грузия, Южная Осетия, северная Армения, северо-восток Турции, Азербайджан; в России: Кабардино-Балкария, Дагестан, Ингушетия, Чеченская Республика.

Современный ареал: В Европе встречается в Исландии, Финляндии, Дании, Германии, Венгрии, Польше, Латвии, Литве, Эстонии, Белоруссии, Молдавии, Украине.

В Европейской части России одичавший борщевик Сосновского освоил территории Архангельской, Белгородской, Брянской, Владимирской, Вологодской, Ивановской, Калининградской, Костромской, Курской, Ленинградской, Московской, Мурманской, Нижегородской, Новгородской, Орловской, Пензенской, Псковской, Рязанской, Самарской, Смоленской,

Рис. 25.2. Распространение и инвазионный статус борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi*). 1 – нативная часть ареала. Инвазионная часть ареала: 2 – только в антропогенно-нарушенных местообитаниях; 3 – широко, включая естественные местообитания.

Тверской, Тульской, Ульяновской и Ярославской областей. Растение получило распространение в республиках Карелия, Коми, Марий-Эл, Мордовия, Удмуртия, а также в Пермском крае. За Уралом борщевик Сосновского известен в Новосибирской, Омской, Свердловской, Томской и Тюменской областях, в республике Алтай и Алтайском крае. На Дальнем Востоке растение встречается в Сахалинской области, Камчатском и Приморском краях (Богданов и др, 2011; Панасенко и др., 2013; Черная книга..., 2016).

Пути и способы интродукции. Преднамеренная интродукция человеком явилась основным путём распространения борщевика Сосновского. На Европейской территории России борщевик Сосновского был впервые введен в культуру в 1947 г. (Сацыперова, 1984). Пик широкомасштабных работ по распространению культуры борщевика пришелся на 1960–1970 гг. Семена растения рассылались по всему Советскому Союзу: по областям и республикам Европейской части СССР, в Сибирь и на Дальний Восток (Виноградова, Куклина, 2012; Лунева, 2014; Озерова, Кривошеина, 2018).

На Дальний Восток борщевик Сосновского был занесен из Европейской России (Коми, Сыктывкар) вначале на о. Сахалин (в 1965 году), а затем на территорию Горнотаежной станции ДВО РАН (Смирнова, Корнева, 2010; Черняк, 2013). На Камчатку борщевик Сосновского был интродуцирован в качестве силосной культуры, и в 1985 г. на экспериментальных участках Камчатской сельскохозяйственной опытной станции в п. Сосновка произрастали заросли борщевика высотой более 3 м. В г. Петропавловск-Камчатский первый очаг инвазии был зарегистрирован в 2010 г. (Абрамова и др., 2014).

На территории РСФСР первые одичавшие растения были обнаружены в 1948 г. в Московской области. Массовый характер «убегания из культуры» стал повсеместно наблюдаться в 1970-е гг. Из-за разрушения агропромышленного комплекса в 1990-е гг. расселение и размножение борщевика Сосновского приобрело бесконтрольный характер. В настоящее время растение хорошо освоило районы бывшего культивирования.

Естественным путем растение распространяется при помощи семян, которые разносятся преимущественно ветром, а также водой, птицами, на шинах автомобилей и на копытах крупного и мелкого рогатого скота. В новые места семена могут также переноситься вместе с сеном, силосом или навозом с ферм, вблизи которых он часто растет. Вегетативному размножению борщевика Сосновского также способствует неглубокая вспашка без прополки, т.к. плугом или лопатой корневища разрубаются на маленькие кусочки, которые затем могут растаскиваться тем же плугом, бороной или граблями по всему вспаханному участку почвы и, прорастая, образовывать многочисленные клоны. Установлено, что растение с большим успехам расселяется по долинам малых рек и ручьев, чем по долинам крупных рек, где

для его закрепления необходимы определенные условия: непродолжительное затопление участков долины во время паводков и половодий, плотные (суглинистые) или трещиноватые породы (известняки). Борщевик Сосновского избегает низкие затапливаемые поймы, предпочитая среднюю или высокую пойму, а также склоны коренных берегов (Озерова и др., 2017).

Местообитание. В первичном ареале борщевик Сосновского растет в среднем и верхнем поясе горных лесов – на полянах и лесных опушках буковых и пихтово-буковых лесов, в буковом криволесье, а также на высокогорных лугах субальпийского пояса и по берегам рек в предгорной лесостепной зоне Северного Кавказа.

Во вторичном ареале растение предпочитает хорошо освещенные участки с рыхлыми плодородными почвами, хотя с успехом может осваивать тяжелые менее плодородные грунты. На водораздельных пространствах борщевик Сосновского быстро распространяется по пустырям, обочинам дорог и другим участкам, где вследствие эрозионных процессов, целенаправленного уничтожения растительного покрова человеком, неаккуратного скашивания травы, деятельности роющих животных, в частности, черных муравьев (*Lasius niger*) образуются лишенные дернины участки почвы. Борщевик Сосновского расселяется по границе леса и поля, по оврагам, балкам, долинам ручьев и рек. На Камчатке в долине р. Паратунки вид приурочен к прогретым почвам у бассейнов, скважин и трубопроводов, использующих геотермальные воды.

Особенности биологии. Высокие инвазионные способности борщевика Сосновского и успешная натурализация в новых местообитаниях определяются такими его биологическими особенностями, как высокая плодовитость (3000–20000 семян), задержка цветения и прорастания семян на несколько лет (растение при неблагоприятных условиях может зацветать не на второй, а на третий, четвертый или пятый год жизни; семена могут находиться в почве до 10–12 лет, не прорастая, но сохраняя жизнеспособность), а также морозоустойчивость и способность подавлять рост других растений.

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Борщевик Сосновского за 2–3 года образует одновидовые заросли, практически полностью вытесняя аборигенные виды растительности. Высота растений (до 4 м) позволяет конкурировать не только с травами, но также кустарниками и молодыми деревьями.

Существуют данные о том, что борщевик Сосновского образует гибриды с аборигенными видами зонтичных: борщевиком сибирским (*H. sibiricum*) (факт отмечен в Мурманске) и борщевиком шерстистым (*H. lanatum)* (на Камчатке). Опасность этих гибридов для аборигенной флоры, животных и человека пока еще не изучалась.

В листьях, стеблях и корневищах борщевика Сосновского содержатся вещества, ингибирующие прорастание семян и угнетающие вегетацию других видов растений (Кондратьев и др., 2015). Фурокумарины, содержащиеся во всех частях растения, вызывают солнечные ожоги и аллергические реакции у людей и животных. Специфический неприятный привкус сохраняется в молоке и мясе скота, которого кормили борщевиком Сосновского, что, безусловно, ухудшает качество этих продуктов питания.

При уничтожении борщевика Сосновского следует соблюдать следующие меры безопасности: работать в непромокаемой одежде, защитных очках, перчатках, а при переодевании защищать руки перчатками. При индивидуальном срезе растений необходимо пользоваться инструментами на длинных ручках, например, сучкорезами. Не рекомендуется наклонять срезаемые растения, т.к. сок при срезе разбрызгивается на несколько метров. Не рекомендуется загорать вблизи зарослей борщевика, т.к. у особо чувствительных людей могут появиться ожоги и проявиться аллергические реакции даже без непосредственного контакта с растениями. При попадании сока растения на кожу необходимо закрыть место ожога повязкой на 2–3 суток, чтобы избежать попадания солнечного света и появления химического ожога, а при первых признаках поражения кожи как можно быстрее обратиться к врачу.

Контроль. Основным способом расселения растения являются его семена. Наиболее продуктивными способами борьбы остаются введение заброшенных сельскохозяйственных земель, поросших борщевиком Сосновского, в сельскохозяйственный оборот. Ежегодная вспашка за несколько лет полностью уничтожает сорняк. Тем не менее, постоянное использования в качестве сенокосов угодий, имеющих хотя бы одно растение борщевика Сосновского, за 4–5 лет может привести к резкому увеличению площади, занятой сорняком. Это происходит за счёт того, что во время ворошения сена семена растения растаскиваются техникой по всему сенокосу, засоряя его и прорастая уже на следующий год.

Регулярное кошение борщевика Сосновского до начала цветения, глубокая вспашка с последующим посевом многолетних трав, химическая борьба (раундап, торнадо и др.) способствуют исчезновению значительной части растений. Биологические способы борьбы – использование территорий, зараженных борщевиком, под пастбища – имеют ограниченное значение из-за опасности растений для скота (ожоги) и снижения качества молока и мяса. Использование насекомых-фитофагов действенно только для небольших участков.

Авторы: Озерова Н.А., Кривошеина М. Г.

Литература

Абрамова Л.М., Девятова Е.А., Штекер Л., Чернягина О.А. К характеристике ценопопуляций борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) в городе Петропавловске-Камчатском (Российский Дальний Восток) // Научные ведомости. Серия Естественные науки. 2014. № 3 (174). В. 26. С. 5–8.

Богданов В.Л., Николаев Р.В., Шмелева И.В. Инвазия экологически опасного растения борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden) на территории Европейской части России // Региональная экология. 2011. № 1–2 (31). С. 43–52.

Виноградова Ю.К., Куклина А.Г. Ресурсный потенциал инвазионных видов растений. Возможности использования чужеродных видов. М.: ГЕОС, 2012. 186 с.

Кондратьев М.Н., Бударин С.Н., Ларикова Ю.С. Физиолого-экологические механизмы инвазионного проникновения борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden) в неиспользуемые агроэкосистемы // Известия ТСХА. 2015. В. 2. С. 36–49.

Лунева Н.Н. Борщевик Сосновского в Российской Федерации // Защита и карантин растений. 2014. № 3. С. 12–18.

Озерова Н.А., Кривошеина М.Г. Особенности формирования вторичных ареалов борщевиков Сосновского и Мантегацци (*Heracleum sosnowskyi*, *H. mantegazzianum*) на территории России // Российский журнал биологических инвазий. 2018. № 1. С. 78–87.

Озерова Н.А., Широкова В.А., Кривошеина М.Г., Петросян В.Г. Пространственное распределение борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi*) в долинах больших и средних рек Восточно-Европейской равнины (по материалам экспедиционных исследований 2008-2016 гг.) // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 3. С. 38–63.

Панасенко Н.Н., Харин А.В., Ивенкова И.М. Зайцев С.А. Некоторые сведения о биологии борщевика Сосновского в Брянской области // Вестник Брянского государственного университета. 2013. № 4. С. 139–142.

Сацыперова И.Ф. Борщевики флоры СССР – новые кормовые растения. Перпективы использования в народном хозяйстве. Л.: «Наука» (Ленинградское отделение), 1984. 223 с.

Смирнова А.А., Корнева И.Г. Последствия интродукции *Heracleum sosnowskyi* (Apiaceae) на Сахалине // Растительные ресурсы. 2010. Т. 46. Вып. 2. С. 18–23.

Черняк Д.М. Борщевик Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) и борщевик Мелендорфа (*Heracleum moellendorffii* Hance) на юге Приморского края (биологические особенности, перспективы использования и биологическая активность). Автореферат… кандидата биологических наук. Владивосток, 2013.

Чёрная книга флоры Сибири / науч. ред. Ю.К. Виноградова, отв. ред. А.Н. Куприянов. Новосибирск : Академическое изд-во «Гео», 2016. 440 с.

26. *Hordeum jubatum* L., 1756

Ячмень гривастый / Foxtail barley

Систематическое положение. Царство – Растения, Plantae. Отдел – Сосудистые, Tracheophyta. Класс – Однодольные, Liliopsida. Порядок – Злакоцветные, Poales. Семейство – Злаковые, Poaceae. Вид – Ячмень гривастый, *Hordeum jubatum.*

Основные синонимы. Критезион гривастый; mouse barley; squirreltail barley; squirrel tail grass; wild barley; *Critesion adscendens* (Kunth) A.Löve; *C. geniculatum* Raf.; *C. jubatum* (L.) Nevski; *C. jubatum* subsp. *jubatum*; *Elymus jubatus* Link; *Hordeum adscendens* Kunth; *H. caespitosum* Scribn. ex Pammel; *H. jubatum* var. *caespitosum* (Scribn.) Hitchc.; *H. jubatum* subsp. *intermedium* Bowden; *H. jubatum* subsp. *jubatum*; *H. jubatum* var. *jubatum; Hordeum jubatum* var. *normale* Kuntze; *H. jubatum* var. *pampeanum* Hauman; *H. jubatum* var. *tomentellum* Nevski; *H. pampeanum* (Hauman) Herter; *H. pubiflorum* var. *pampeanum* (Hauman) Melderis.

Нативный ареал. Северо-восток Азии, северная часть Северной Америки. В Канаде распространен от Ньюфаунленда до Юкона, чаще встречается на западе и в субарктических регионах. В США – кроме южной приатлантической части (Best et al., 1978). По другим данным – природный в Северной Америке только на Аляске. В Евразии природным считается на севере Дальнего Востока и севере Якутии (Селедец, Пробатова, 2016; Черная книга.., 2016). В настоящее время четко разделить первичный и вторичный ареалы не возможно без специальных исследований.

Современный ареал. Вторичный ареал включает Европу, Азию (территорию юга Сибири, Китай, Казахстан, Киргизию, Корею, Японию), Южную и Северную Америки, Гренландию, Австралию, Новую Зеландию и Южную Африку (Лесото) (Черная книга …, 2016). В Европе отмечен в 32 странах, в 15 из них натурализовался (Lambdon et al., 2008).

Рис. 26.2. Распространение и инвазионный статус ячменя гривастого (*Hordeum jubatum*) на территории России. Природный ареал вида; 1 — обнаружен, 2 — обнаружен, но граница не ясна. Инвазионный статус вида: 3 — отдельные находки, вид не натурализовался в регионе; 4 — натурализовавшийся; 5 — инвазионный статус не ясен; 6 — инвазионный, расселяется по нарушенным антропогенным местообитаниям; 7 — инвазионный, расселяется по полуестественным и естественным местообитаниям.

В России во вторичном ареале распространен на территории европейской части, где встречается в 36 областях (в 22 из них натурализовалась), на юге Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке (Приморский, Хабаровский край, Амурская область, Сахалин, Курилы, средняя и южная части Камчатки) (Пробатова, 1985; Аистова, 2009; Антонова, 2012; Зыкова, 2015). Области наиболее широкого распространения находятся в Самарско-Ульяновском Поволжье (Саксонов, Сенатор, 2012; Раков и др., 2014), в Башкирском Зауралье (Баймурзина и др., 2017), на юге Сибири (Зыкова, 2015) и Дальнего Востока (Пробатова, 1985).

Пути и способы инвазии. Первые находки *H. jubatum* в Европе датировать трудно: в Великобритании найден в 1890 г., в Германии отмечается с XIX века. В Восточной Европе первые находки сделаны в Украине в Мелитополе в 1878–87 гг., в России за пределами первичного ареала первые гербарные сборы сделаны в Сибири в 1905 и 1907 гг. (Чёрная книга флоры Сибири, 2016). На территории Европейской России известен с 1914 г. (Сырейщиков, 1914), но собран в 1918 г. (MW, В. Милованов, Москва, Петровско-Разумовское), в Республике Карелии известен с 1922 г. (Кравченко, 2007). На Дальнем Востоке отмечен с 1912–13 гг. в окрестностях г. Никольск-Уссурийска (Чёрная книга …, 2016).

Векторы инвазии двух типов. Первый тип распространения связан с выращиванием этого злака в качестве декоративного растения на садовых участках, клумбах. Во втором случае – активно саморасселяется вдоль железных и автомобильных дорог. На Дальнем Востоке ячмень гривастый занял свободную нишу придорожных местообитаний, его быстрому расселению способствует плотное асфальтированное покрытие и особенности строения его колоса: при созревании от колоса постепенно отрываются отдельные части, состоящие из нескольких колосков. Обломки колоса с растопыренными остями при высыхании приобретают шаровидную форму («перекати-поле»), которая легко разносится ветром на большие расстояния (Чёрная книга …, 2016).

Местообитание. В нативном ареале растет на лугах и пастбищах, на незадернованных наносах вдоль русел рек и по берегам сезонных озер, по сухим травянистым склонам, среди долинных ивняков. Предпочитает незасоленные местообитания, но обладает солеустойчивостью. Во вторичном ареале встречается вдоль дорог, близ населенных пунктов, на газонах, пустырях, выгонах, сбитых пастбищах, по берегам водоемов, на галечниках, лугах влажных местообитаний, на остепненных склонах.

Особенности биологии. Многолетнее или однолетнее растение, размножается семенами. Инвазионный «успех» вида обусловлен коротким

жизненным циклом, широтой экологической амплитуды и спецификой распространения. Семена разносятся ветром, но их расселение зависит от строения субстрата (т.н. «псевдоанемохория»): для успешного распространения необходима твердая и гладкая поверхность, без неровностей, по которой обломки колоса могут переноситься на далёкие расстояния (Чёрная книга …, 2016). Семенная продуктивность одного растения невысокая, но при плотности побегов свыше 1000 на 1 м^2 может составить до 50 тыс. семян на 1 м^2 (Иксанова, Абрамова, 2011). Галофильный вид, устойчивый к засухе. Во вторичном ареале занимает более узкую экологическую нишу, чем в естественном ареале: минимальный уровень богатства и засоленности местообитаний на юге Дальнего Востока выше, чем в естественной части ареала (Селедец, Пробатова, 2016).

Влияние вида на другие виды, экосистемы и человека. Во вторичном ареале засоряет посевы и пастбища, снижает кормовую ценность пастбищных угодий (злак становится несъедобным после выколашивания), вызывает раздражение желудочного тракта у скота (Абрамова, 2012). На нарушенных и в естественных местообитаниях конкурирует с аборигенными луговыми видами, более требовательными к богатству почвы и влаги (Чёрная книга ..., 2016).

В естественном ареале может использоваться для рекультивации земель и снижения минерализации почвы. Обладает декоративными свойствами.

Контроль. Вид внесен в Чёрные книги флоры Средней России (Виноградова и др., 2009) и Сибири (Чёрная книга …, 2016). Возможна обработка полей гербицидами (Виноградова и др., 2009).

Автор: Морозова О.В.

Литература

Абрамова Л.М. Экспансия чужеродных видов растений на Южном Урале (Республика Башкортостан): анализ причин и экологических угроз // Экология. 2012. № 5. С. 324–330.

Аистова Е.В. Конспект адвентивной флоры Амурской области // Turczaninowia 2009. Т. 12. № 1–2. С. 17–40.

Антонова Л.А. Инвазионный компонент флоры Хабаровского края // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 4. С. 2–9.

Баймурзина З.М., Абрамова Л.М., Янтурин С.И. К биологии инвазивного вида *Hordeum jubatum* L. в Зауралье // Известия Сарат. университета. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2017. Т. 17. В. 2. С. 189–192.

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2009. 502 с.

Зыкова Е.Ю. Адвентивная флора Республики Алтай // Растительный мир Азиатской России. 2015. № 3 (19). С. 72–87.

Иксанова П.А., Абрамова Л.М. К характеристике ценопопуляций ячменя гривастого (*Hordeum jubatum* L.) в Республике Башкортостан // Научные ведомости. Серия Естественные науки. 2011. № 3(98). В. 14/1. С. 193–197.

Кравченко А.В. Конспект флоры Карелии. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 403 с.

Пробатова Н.С. Сем. 157. Мятликовые, или Злаки – Poaceae Barnh. (Gramineae Juss.) // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1. / Отв. ред. С.С. Харкевич. Л.: Наука, 1985. С. 89–352.

Раков Н.С., Саксонов С.В., Сенатор С.А., Васюков В.М. Сосудистые растения Ульяновской области. Тольятти: Касандра, 2014. 295 с.

Саксонов С.В., Сенатор С.А. Путеводитель по самарской флоре (1851-2011). Тольятти: Касандра, 2012. 511 с.

Селедец В.П., Пробатова Н.С. Эколого-фитоценотические позиции *Hordeum jubatum* (*Poaceae*) на Дальнем Востоке // Растительный мир Азиатской России. 2016. № 2 (22). С. 36–43.

Сырейщиков Д.П. Иллюстрированная флора Московской губернии: В 4 ч. Ч. 4: Дополнения, поправки и критические заметки. М., 1914. 191 с.

Чёрная Книга флоры Сибири / науч. ред. Ю.К. Виноградова, отв. ред. А.Н. Куприянов; СО РАН; ФИЦ угля и углехимии СО РАН [и др.]. Новосибирск: Академическое издательство «Гео», 2016. 440 с.

Best K.F., Banting J.D., Bowss G.G. The biology of Canadian weeds. 3l. *Hordeum jubatum* L. // Canadian Journal of Plant Science. 1978. V. 58. P. 699–708.

Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarošík V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grapow L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vilà M., Zikos A., Roy D., Hulme P.E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // Preslia. 2008. V. 80. P. 101–149.

Plantarium. *Hordeum jubatum* L. Электронный ресурс. Режим доступа: http://www.plantarium.ru/page/image/id/572719.html (проверено: 07.07.2018).

27. *Impatiens glandulifera* Royle, 1834

Недотрога железконосная / Himalayan balsam

Систематическое положение. Царство – Растения, Plantae. Отдел – Сосудистые, Tracheophyta. Класс – Двудольные, Magnoliopsida. Порядок – Верескоцветные, Ericales. Семейство – Бальзаминовые, Balsaminaceae. Вид – Недотрога железконосная, *Impatiens glandulifera.*

Основные синонимы. Недотрога железистая; бальзамин железистый, железистоносный, железконосный; Bobby Tops; Copper Tops; Gnome's Hatstan; Kiss-me-on-the-mountain; ornamental jewelweed; Policeman's Helmet; *Impatiens roylei* Walp.

Нативный ареал. Западные Гималаи, где вид произрастает в горах в основном на высоте 2000–2500 м, но может доходить до 4000 м над ур. м. (Beerling, Perrins, 1993).

Современный ареал. Вторичный ареал вида значительно превышает по размерам область естественного произрастания. Недотрога железконосная широко распространена в Евразии и Северной Америке: интродуцирована в Канаде, США (в основном на восточном побережье) (Kartesz, 2015); в Европе встречается в 35 странах (между 30° и 64° с.ш.), в 25 натурализовалась (Lambdon et al., 2008). Интродуцирована в Новую Зеландию. В Азии как чужеродное растение произрастает в Казахстане и Японии; по данным GBIF (www.gbif.org/species/2891770) отмечена также на о. Ява (Индонезия), о. Тасмания (Австралия) и в Южной Америке. По мнению Д. Бирлинг и Дж. Перринс (Beerling, Perrins, 1993), северная граница вто-

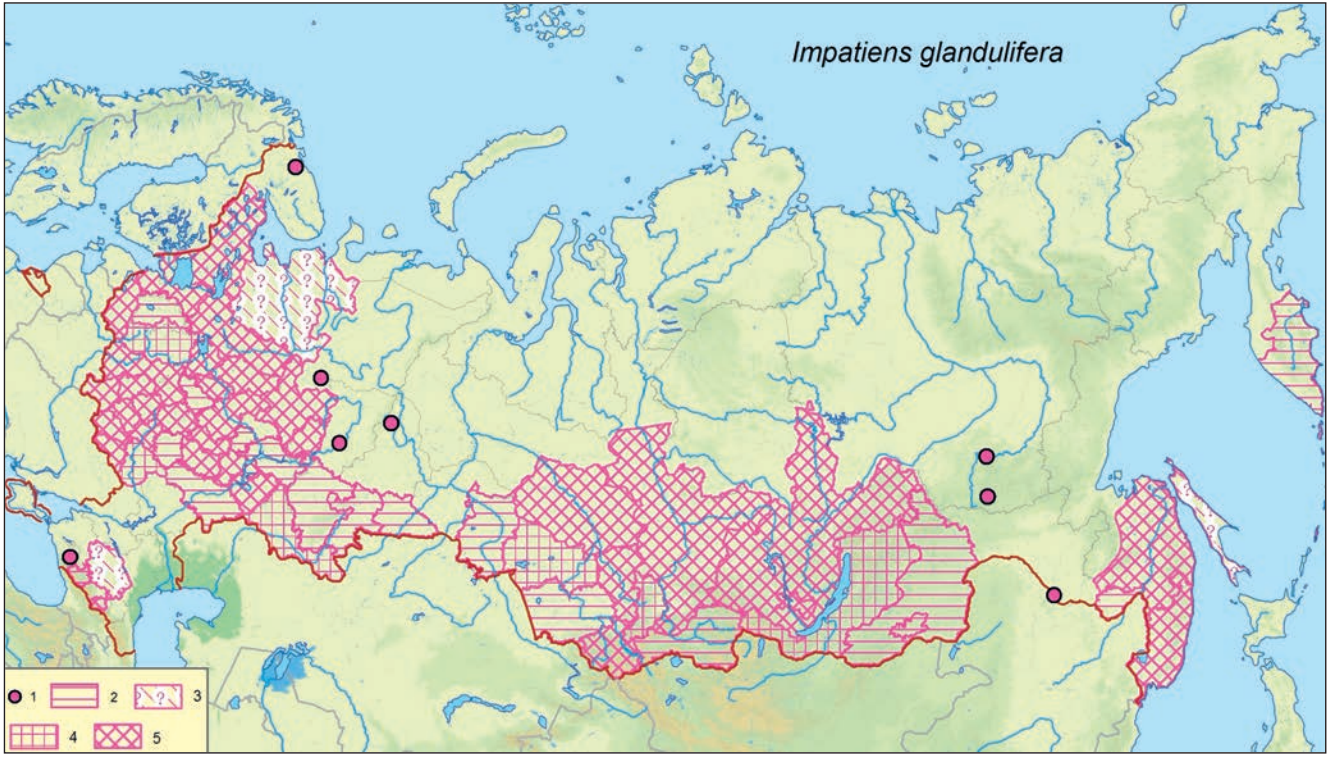


Рис. 27.2. Распространение и инвазионный статус недотроги железконосной (*Impatiens glandulifera*) на территории России. Инвазионный статус вида: 1 — отдельные находки, вид не натурализовался в регионе; 2 — натурализовавшийся; 3 — инвазионный статус не ясен; 4 — инвазионный, расселяется по нарушенным антропогенным местообитаниям; 5 — инвазионный, расселяется по полуестественным и естественным местообитаниям.

ричного ареала лимитирована длительностью вегетационного периода, который определяется по сумме температур 2195 °С.

В России вид отмечен в составе естественных биотопов на территории Европейской России, на юге Сибири и Дальнего Востока (Виноградова и др., 2009; Чёрная книга …, 2016). В Европейской России *Impatiens glandulifera* распространена в 41 области, в 35 натурализовалась. В Сибири встречается от Южного Зауралья до Прибайкалья и Забайкалья. На Дальнем Востоке отмечена в Еврейской автономной области, на Камчатке (в г. Петропавловск-Камчатский), в Хабаровском крае, на о. Сахалин и в Приморском крае.

Пути и способы инвазии. Впервые *I. glandulifera* попала из Индии в Великобританию в 1839 г., когда докт. Ройл прислал из Кашмира (Индия) семена недотроги в ботанический сад Кью. Первое упоминание о дичании вида в Британии относится к 1855 г. (в Мидлсексе), затем 1859 г. (в Манчестере), в конце XIX в. подобные случаи участились (Beerling, Perrins, 1993; Perrins et al., 1993). В 1854 г. отмечена вне культуры в Германии.

В Россию *I. glandulifera* интродуцирована в конце XIX в., в 1895 г. ее культивировали в Петербургском ботаническом саду. Первый случай ухода из культуры зарегистрирован в Московской области в 1914 г., близ Сенежского озера (Сырейщиков, 1914), и вплоть до 1920-х гг. недотрога изредка встречалась в средней полосе в культуре. С 1970-х гг. началась бурная натурализация вида в Средней России (Виноградова и др., 2009). В Сибири выращивается с 1960-х годов, первый гербарный сбор датирован 1973 г. и был сделан в Алтайском крае в окрестностях курорта Белокуриха (Чёрная книга …, 2016). К концу 1980-х гг. недотрога стала активно расселяться по Азиатской России. Особенно сильно ареал этого вида увеличился в 1990-е гг. Очевидно, активизация расселения и натурализации связана с усилением в эти годы традиции ведения дачного хозяйства и введения в культуру новых растений. В Иркутской области *I. glandulifera* впервые обнаружена в 1991 г. сразу в нескольких местах – в Иркутске и его окрестностях, по южному Прибайкалью (Чёрная книга …, 2016). На Дальнем Востоке впервые отмечена в 1960 г. (Виноградова и др., 2009).

Основной способ инвазии недотроги – выращивание в качестве декоративного растения и «бегство» из культуры. Семена также могут заноситься с загрязненной почвой и переноситься с потоками воды; вдоль речек недотрога может распространяться с текущей водой.

Местообитание. В первичном ареале растет на горных склонах часто по берегам рек, в нарушенных влажных лесах, в придорожных канавах, по окраинам полей (Flora of Pakistan, электронный ресурс). Во вторичном ареале формирует монодоминантные заросли по сорным местам, сырым

обочинам дорог, долинам оврагов и ручьев (Виноградова и др., 2009). В странах Европы отмечена также на мезотрофных лугах и болотистых местах, в разреженных пойменных лесах (Beerling, Perrins, 1993).

Особенности биологии. Одно из самых высоких однолетних растений, в высоту достигает 2.5 м. Предпочитает избыточно увлажненные местообитания с богатыми почвами, где нередко становится одним из доминирующих видов, обгоняя в скорости и высоте роста аборигенные виды (например, *Urtica dioica*). Распространяется только семенами, по способу распространения семян – гидро-, антропо-, автохор (Марков и др., 1997). Быстрое расселение связано с хорошей репродуктивной способностью, которая основана на активном распространении семян, их высокой всхожести (до 80%) и синхронном прорастании. Отдельные растения могут продуцировать более 4 тыс. семян, при созревании семена выбрасываются из коробочки на расстояние до 5 м (Виноградова и др., 2009). Синхронное прорастание семян весной приводит к формированию густых травостоев из одновозрастных особей, в Европе плотность популяций достигает 40–70 особей/м^2 (Марков и др., 1997; Wadsworth et al., 2000). Средняя скорость распространения популяции составляет 2.47 м в год (Beerling, Perrins, 1993). Цветки недотроги железконосной отличаются высокой нектаропродуктивностью; для нектара цветков характерно более высокое содержание сахара, чем у конкурирующих с недотрогой за шмелей *Stachys palustris* и *Lythrum salicaria*. Это также способствует массовому расселению вида по берегам водоемов Европы (Chittka, Schьrkens, 2001). Относительна теневыносliва и чувствительна к низким температурам, но на первых стадиях онтогенеза может выдерживать заморозки. Например, в Карелии заморозки конца мая–начала июня не вызывают гибель всходов недотроги (Антипина, Брюханчикова, 2003).

Влияние вида на другие виды, экосистемы и человека. В местах массового произрастания недотроги снижается видовое разнообразие фитоценозов. В пойменных местообитаниях она конкурирует с аборигенными видами и при образовании моновидовых зарослей снижает их численность на 25% (Hulme, Bremner, 2006). Помимо снижения темпов роста и обилия местных видов быстрое развитие популяций недотроги вдоль берегов рек обедняет генофонд аборигенных видов, поскольку недотрога конкурирует с ними за опылителей. Заросли недотроги могут быть причиной ускоренной наблюдающейся в странах Европы эрозии береговых русел, так как после сезонного отмирания растений остается оголенная почва (Чёрная книга …, 2016).

Наряду с негативными воздействиями, обуславливающими инвазионный характер *I. glandulifera*, выявлен и ряд полезных последствий ее все-

ления. Публикации по консортивным связям этого растения показывают его важную роль в сохранении видового состава насекомых–опылителей на территории Европы (Beerling, Perrins, 1993). Ценность недотроги как медоносного растения позволяет включить ее в состав растений, рекомендуемых для улучшения кормовой базы шмелей в условиях города. *I. glandulifera* популярна в фармацевтике, ее цветки используются для приготовления капель в цветочной терапии Э. Баха (Виноградова, Куклина, 2012).

Контроль. Вид внесен в Чёрные книги флоры Средней России (Виноградова и др., 2009) и Сибири (Чёрная книга …, 2016), включен в список инвазионных видов ЕОКЗР. В основном рекомендовано использовать механический способ борьбы: удалять растения до фазы цветения путем прополки, обрезки, кошения. Применять гербициды не рекомендуется, т.к. вид заселяет прибрежные местообитания. Биологические методы борьбы не разработаны (Виноградова и др., 2009).

Авторы: Морозова О.В., Виноградова Ю.К.

Литература

Антипина Г.С., Брюханчикова Е.В. *Impatiens glandulifera* Royle – новый адвентивный вид флоры Карелии // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ. Мат. научной конф. М.: Бот. сад МГУ, Тула: Гриф и К°, 2003. С. 14–15.

Виноградова Ю.К., Куклина А.Г. Ресурсный потенциал инвазионных видов растений. Возможности использования чужеродных видов. М.: ГЕОС, 2012. 186 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. 502 с.

Марков М.В., Уланова Н.Г., Чубатова Н.В. Род Недотрога // Биологическая флора Московской области. Вып. 13. М.: Издательство Полиэкс, 1997. С. 128–168.

Сырейщиков Д.П. Иллюстрированная флора Московской губернии. Ч. IV: Дополнения, поправки и критические заметки. М., 1914. 191 с.

Чёрная Книга флоры Сибири / науч. ред. Ю.К. Виноградова, отв. ред. А.Н. Куприянов / Рос. акад. наук, Сиб. отд-ние; ФИЦ Угля и углехимии [и др.]. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2016. 440 с.

Beerling D.J., Perrins J.M. Biological flora of the British Isles. *Impatiens glandulifera* Royle (*Impatiens roylei* Walp.) // Journal of Ecology. 1993. V. 81. № 2. P. 367–382.

Chittka L., Schьrkens S. Successful invasion of a floral market. An exotic Asian plant has moved in on Europe's river-banks by bribing pollinators // Nature. 2001. V. 411. № 6838. P. 653.

GBIF. *Impatiens glandulifera* Royle. Режим доступа: www.gbif.org/species/2891770 (проверено 11.05.2018).

Hulme P.E., Bremner E.T. Assessing the impact of *Impatiens glandulifera* on riparian habitats: partitioning the diversity components following species removal // Journal of Applied Ecology. 2006. V. 43. № 1. P. 43–50.

Flora of Pakistan. Электронный ресурс. Режим доступа: http://www.tropicos.org/Name/3100049?projectid=32 (проверено 11.05.2018).

Kartesz J.T. The Biota of North America Program (BONAP). 2015. *North American Plant Atlas*. (http://bonap.net/napa). Chapel Hill, N.C. (Режим доступа: http://bonap.net/MapGallery/County/Impatiens%20glandulifera.png, map generated from Kartesz J.T. 11.02.2104) (проверено 11.05.2018).

Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarošík V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grapow L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vilà M., Zikos A., Roy D., Hulme P.E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // Preslia. 2008. V. 80. P. 101–149.

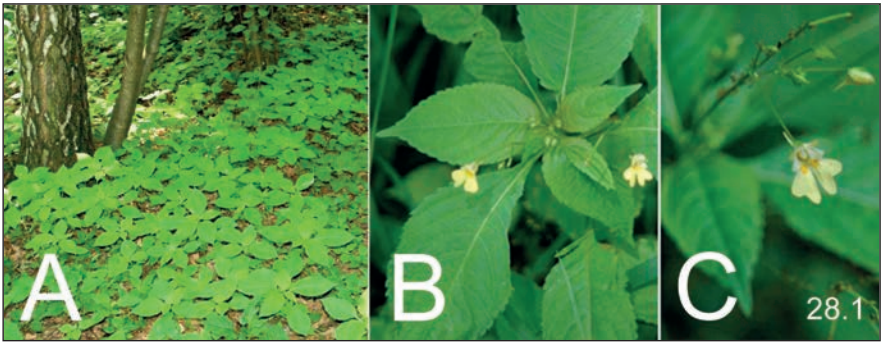
Perrins J., Fitter A., Williamson M. Population biology and rates of invasion of three introduced *Impatiens* species in the British Isles // Journal of Biogeography. 1993. V. 20. P. 33–44.

Wadsworth R.A., Collingham Y.C., Willis S.G., Huntley B., Hulme P.E. Simulating the spread and management of alien riparian weeds: are they out of control? // Journal of Applied Ecology. 2000. V. 37. P. 28–38.

28. *Impatiens parviflora* DC., 1824

Недотрога мелкоцветковая / Small balsam

Систематическое положение. Царство – Растения, Plantae. Отдел – Сосудистые, Tracheophyta. Класс – Двудольные, Magnoliopsida. Порядок – Вересковцветные, Ericales. Семейство – Бальзаминовые, Balsaminaceae. Вид – Недотрога мелкоцветковая, *Impatiens parviflora.*



Основные синонимы. Недотрога Невского; smallflower touchmenot; *Balsamina parviflora* (DC.) Ser.; *Impatiens nevskii* Pobed.

Нативный ареал. Центральная Азия: республики Средней Азии, Монголия, Афганистан, северо-запад Китая.

Современный ареал. Распространена в Европе, в Северной Америке (в Канаде – натурализовалась в провинциях Британская Колумбия и Квебек), в Азии (на юге Сибири и российского Дальнего Востока). В Европе отмечена в 34 странах, в 25 натурализовалась, во многих является инвазионным видом (Lambdon et al., 2008).

В России встречается практически во всех регионах европейской части (отмечена в 41 области, в 36 натурализовалась), на юге Сибири и в Хабаровском крае.

Пути и способы инвазии. Недотрога мелкоцветковая появилась в Европе в первой трети XIX в., ее культивировали в ботанических садах Австрии, Германии, Польши, Великобритании (Англии, Шотландии) как декоративное растение (Виноградова и др., 2009). В Великобритании она интродуцирована в 1823 г., в 1851 г. найдена в одичавшем состоянии (Online atlas ..., электронный документ); в Женеве выращивалась в ботаническом саду с 1831 г., в Германии – с 1837 г. Взрывная натурализация *I. parviflora* началась в Европе в середине XX в. (Виноградова и др., 2009).

Рис. 28.2. Распространение и инвазионный статус недотроги мелкоцветковой (*Impatiens parviflora*) на территории России. Инвазионный статус вида: 1 — отдельные находки, вид не натурализовался в регионе; 2 — натурализовавшийся; 3 — инвазионный статус не ясен; 4 — инвазионный, расселяется по нарушенным антропогенным местообитаниям; 5 — инвазионный, расселяется по полуестественным и естественным местообитаниям.

На территории России впервые зарегистрирована в 1884 г. в Московской области, в Ленинградской области известна с конца XIX в. История проникновения в европейскую часть России: Калужская область – 1906 г., Орловская – 1922, Тверская – 1952, Владимирская – 1974, Брянская – 1976, Татарстан – 1976, Костромская – 1979, Нижегородская – 1980, Тульская – 1982, Ивановская – 1991, Липецкая – 1992, Пензенская – 1994, Мордовия – 1995, Ярославская – 1996, Тамбовская – 2001 (Виноградова и др., 2009). Самые северные точки находок расположены в Архангельской области, Республиках Карелия и Коми, а в Сибири – в Красноярском крае.

В Сибири натурализовалась в Алтайском крае, где отмечалась еще П.Н. Крыловым (1935); отдельные находки известны в республиках Алтай (пос. Онгудай, Горно-Алтайск: Эбель, 2008) и Бурятии (Танхой, MW), в Новосибирской (г. Новосибирск), Томской (Киргизка) областях, Красноярском крае (Комса, MW). На Дальнем Востоке впервые собрана в 1964 г. в дендрарии Хабаровска, спустя 20 лет начала распространяться в его окрестностях (Виноградова и др., 2009; Антонова, 2012).

«Сбежала» из ботанических садов. Известны случаи распространения семян с крупами. Семена могут распространяться по рекам.

Местообитание. В естественном ареале растет в широколиственных лесах речных долин и ущелий, по выходам грунтовых вод. В этих сообществах подлесок развит слабо, но имеется хорошо развитый травяной покров из влаголюбивых видов, включая *Impatiens parviflora*. В горных районах поднимается до высоты 2500 м над ур. м. (Марков и др., 1997). В инвазионном ареале произрастает на нарушенных почвах, в посадках, кустарниковых зарослях, в садах, парках, на пустырях, в нарушенных лесах, лесных культурах, по берегам речек и ручьев. Достаточно успешно внедряется в широколиственные леса Европы (Виноградова и др., 2009), на территории Европейской России – в широколиственно-хвойные и богатые еловые и сосновые леса.

Особенности биологии. Большинство местообитаний, где произрастает недотрога мелкоцветковая, характеризуется той или иной степенью затенения. Растет на самых разных, но достаточно увлажненных почвах, хорошо аэрируемых и не подтопляемых. Предпочитает почвы, умеренно или не очень богатые основаниями. Семенная продуктивность довольно высокая, на одном растении может образовываться до 10 тыс. семян. Семена отличаются высокой синхронностью прорастания (Марков и др., 1997), что может способствовать успешному расселению вида.

Влияние вида на другие виды, экосистемы и человека. В Европе вид стал обычным компонентом широколиственных лесов и доминантом в некоторых травяных ассоциациях. Во влажных лесах, лесопарках и пой-

менных сообществах вытесняет аборигенную недотрогу обыкновенную *I. noli-tangere* L., по сравнению с которой имеет более широкую экологическую амплитуду. Успешная конкуренция с недотрогой обыкновенной связана также с морфологическими особенностями вида в онтогенезе: более равноценным распределением биомассы надземной и подземной частей в течение летнего периода по сравнению с недотрогой обыкновенной, для которой отмечено снижение вклада биомассы в корневую систему с начала июня (Марков и др., 1997).

В антропогенных посадках типична на нарушенных богатых почвах в парках, на пустырях и в населенных пунктах, образуя в некоторых случаях сплошные заросли и угнетая аборигенные виды растений (Виноградова и др., 2009). По другой информации при вторжении в лесные сообщества не влияет на обилие видов и их разнообразие, поскольку имеет относительно слабую корневую систему и не образует в лесных сообществах сплошного покрова (Hejda, 2012), а в нарушенных лесах колонизирует «пустые» места (Chmura, Sierka, 2006).

В Средней Азии растение используют как краситель.

Контроль. Вид внесен в Чёрную книгу флоры Средней России (Виноградова и др., 2009). Специальные меры борьбы не разработаны.

Авторы: Морозова О.В., Виноградова Ю.К.

Литература

Антонова Л.А. Инвазионный компонент флоры Хабаровского края // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 4. С. 2-9.

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2009. 502 с.

Крылов П.Н. Флора Западной Сибири. Руководство к определению западно-сибирских растений. Второе дополненное и расширенное издание «Флоры Алтая и Томской губернии». Вып. VIII. Томск: Издательство ТГУ, 1935. 285 с.

Марков М.В., Уланова Н.Г., Чубатова Н.В. Род Недотрога. Недотрога мелкоцветковая // Биологическая флора Московской области. Вып. 13 / Под ред. В.Н. Павлова, В.Н. Тихомирова. М.: Издательство Полиэкс, 1997. С. 146-168.

Чёрная Книга флоры Сибири / науч. ред. Ю.К. Виноградова, отв. ред. А.Н. Куприянов / Рос. акад. наук, Сиб. отд-ние; ФИЦ Угля и углехимии [и др.]. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2016. 440 с.

Эбель А.Л. Новые и редкие виды цветковых растений для флоры Алтайской горной страны // Turczaninowia. 2008. Т. 11. № 4. С. 77–85.

Chmura D., Sierka E. Relation between invasive plant and species richness of forest floor vegetation: a study of *Impatiens parviflora* DC. // Polish journal of Ecology. 2006. V. 54. № 3. P. 417–428.

Hejda M. What Is the Impact of *Impatiens parviflora* on Diversity and Composition of Herbal Layer Communities of Temperate Forests? // PLoS ONE. 2012. V. 7. № 6. e39571. doi:10.1371/journal.pone.0039571.

Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarošík V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grapow L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vilà M., Zikos A., Roy D., Hulme P.E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // Preslia. 2008. V. 80. P. 101–149.

Online Atlas of the British and Irish flora. *Impatiens parviflora* (Электронный документ). Режим доступа: https://www.brc.ac.uk/plantatlas/plant/impatiens-parviflora (Проверено 12.06.2018).

29. *Lupinus polyphyllus* Lindl., 1827

Люпин многолистный / Garden lupin

Систематическое положение. Царство – Растения, Plantae. Отдел – Сосудистые, Tracheophyta. Класс – Двудольные, Magnoliopsida. Порядок – Бобовоцветные, Fabales. Семейство – Бобовые, Fabaceae. Вид – Люпин многолистный, *Lupinus polyphyllus.*

Основные синонимы. Bigleaf lupine; big-leaved lupine; large-leaved lupine; marsh legume; Russell lupin; *Lupinus amplus* Greene; *L. biddlei* Henderson ex C. P. Smith; *L. elongatus* Greene ex A. Heller; *L. grandifolius* Lindl. ex J. Agardh; *L. magnus* Greene; *L. macrophyllus* Beniham.; *L. matanuskensis* C.P. Sm.; *L. pallidipes* A. Heller; *L. procerus* Greene ex A. Heller; *L. subsericeus* B.L. Rob. ex Piper; *L. superbus* A. Heller; *L. tooelensis* C.P. Sm.

Нативный ареал. Западные регионы Северной Америки с океаническим климатом: Канада (провинция Британская Колумбия), США (штаты Вашингтон, Монтана, Орегон и Калифорния), а также восточная часть Северной Америки: Канада (провинции Онтарио и Квебек) и США (от штата Миннесота до штата Мэн и от штата Вермонт до штата Мэриленд).

Современный ареал. Вторичный ареал включает Европу, Азию, некоторые регионы Северной Америки (интродуцирован на Аляске), Южную Америку (Чили), Австралию, Новую Зеландию и острова Океании (CABI, 2018). В Европе люпин отмечен в 31 стране, натурализовался в 19 (Lambdon et al., 2008).

В России распространен в европейской части (в основном на Северо-Западе и в центре) и в Сибири. В Европейской России отмечен в 40 областях, натурализовался в 34. В Сибири распространился в южных регионах.

Рис. 29.2. Распространение и инвазионный статус люпина многолистного (*Lupinus polyphullus*) на территории России. Инвазионный статус вида: 1 — отдельные находки, вид не натурализовался в регионе; 2 — натурализовавшийся; 3 — инвазионный статус не ясен; 4 — инвазионный, расселяется по нарушенным антропогенным местообитаниям; 5 — инвазионный, расселяется по полуестественным и естественным местообитаниям.

На Дальнем Востоке находки люпина на данный момент времени единичны: вид встречен на Камчатке и Сахалине.

Пути и способы инвазии. *L. polyphyllus* привезен в Великобританию в 1826 г. известным шотландским «охотником за растениями» Дэвидом Дугласом, и вскоре был интродуцирован во многих европейских странах как садовое растение. Первоначально использовался как декоративный вид, и уже в 1840-х гг. питомники и ботанические сады Центральной Европы предлагали разнообразные цветовые формы вида. Впервые найден в одичавшем состоянии в Швеции в 1870 г., в Германии – с 1890 г., в Финляндии – с 1895, в Великобритании – с 1900 (Виноградова и др., 2014; Online atlas …, электронный документ).

Позднее люпин стали культивировать для улучшения и закрепления почв, как «зеленое удобрение» (в качестве промежуточной культуры) на полях и как фураж для домашних и диких животных.

В Германии основным вектором инвазии было использование люпина в качестве вида, улучшающего почву и препятствующего ее засолению, особенно для бедных, кислотных почв в горных регионах. Этот вид и до сих пор высаживается в Германии и на юге Скандинавии для укрепления открытых почв после строительных дорожных работ или после вырубки деревьев. В Литве люпин высаживали в лесозащитных полосах.

В культуре в России известен с начала XX в., в качестве одичавшего растения впервые отмечен в 1921 г. в Ярославской области. С 1952 г. стал дичать в Московской области. В 1957 г. собран в Калужской области, первые гербарные сборы во Владимирской области сделаны в 1969 г., в Брянской – в 1976, в Тверской – в 1980 г. В настоящее время на заброшенных угодьях в Смоленской и Калужской областях сформировались обширные инвазионные популяции *L. polyphyllus*, представляющие собой одновидовые заросли. Активно расселяется также в Рязанской, Московской, Тверской, Владимирской, Ивановской и Костромской областях. В Сибири впервые отмечен в Томской области в 1941 г. (в сосновом бору в окрестностях Томска), где натурализовался и является инвазионным, расселяется в Кемеровской и по югу Иркутской области и в Республике Бурятия (в предгорьях хребта Хамар-дабан); отдельные популяции известны в Новосибирской и Омской областях, в Красноярском и Алтайском краях (где испытывался как кормовое растение), Республике Алтай (Чёрная книга…, 2016).

Широко используется как декоративное растение, но основной причиной его широкого распространения является «бегство» из с/х посадок по сравнению с дичанием из садовой культуры (Виноградова и др., 2009).

Местообитание. В естественном ареале *L. polyphyllus* растет по берегам рек, на лугах и обочинах дорог и в других нарушенных местообитани-

ях. Природные местообитания характеризуются умеренно сухими почвами от песчаных до суглинистых (Виноградова и др., 2009). Сходные экологические условия люпин занимает и во вторичном ареале: он широко натурализовался вдоль рек, автомобильных и железных дорог, по рудеральным местам. В Польше растет в лесах, на опушках леса в ассоциациях класса *Epilobietea*, а в Скандинавии – на бедных питательными веществами почвах: обочинах автомобильных дорог и железнодорожных насыпях, карьерах для добычи гравия, рудеральных местах. В Германии вид проникает в полуестественные ценозы – поля с бедными кислыми почвами и высокотравьем. В странах Балтии растет в сосновых лесах на песчаном подзоле, на сухих лугах с кислой почвой, обрабатываемых полях и захватывает разнообразные рудеральные местообитания: обочины полей и дорог, карьеры, канавы и т.д., а также в антропогенно нарушенные леса. В течение последних десятилетий *L. polyphyllus* вторгся в состоящие из гравия речные берега (аллювиальные участки) на нескольких больших реках Центральной Норвегии (Виноградова и др., 2009).

В России люпин отмечен в широком диапазоне местообитаний, имеющих, однако, общие черты: достаточно легкие, бедные питательными веществами почвы и ограниченную конкуренцию с другими видами.

Особенности биологии. Многолетнее растение до 0.8–1.5 м высотой и мощной корневой системой. Основной способ распространения – семенами, которые вызревают в конце лета или в начале осени. В бобе содержатся 4–10 (12) семян, распространяющихся на близкое расстояние от материнского растения при растрескивании бобов. Долговечность семян может достигать > 50 лет. Семена могут переноситься транспортными средствами или при транспортировке почвы. Очень редко люпин распространяется посредством подземных органов.

L. polyphyllus растет в симбиозе с азотфиксирующей бактерией *Bradyrhizobium* sp., которая образует клубеньки на корнях растения и фиксирует атмосферный азот. Соответственно, почвы, где растет люпин, обогащены азотом, который уже может использоваться другими растениями (Виноградова и др., 2009).

Влияние вида на другие виды, экосистемы и человека. Влияние люпина на аборигенные виды наиболее очевидно в случае образования обширных, довольно плотных зарослей, которые подавляют естественную растительность (Виноградова и др., 2009). В Калужской области и окрестностях Хельсинки люпин формирует крупные одновидовые заросли плотностью 23 генеративных побега/м^2 с практически полным отсутствием сопутствующих аборигенных растений. *L. polyphyllus* может конкурировать с местными видами, встречающимися на обочинах дорог, в рудераль-

ных местах, по каменистым берегам рек и другим открытым местообитаниям. Образует густые заросли, в результате снижает разнообразие аборигенных видов; уменьшает разнообразие насекомых-опылителей (Valtonen et al., 2006).

Благодаря азотфиксирующим бактериям *L. polyphyllus* изменяет содержание азота в почве. Эвтрофирование бедных питательными веществами участков и последующие изменения в структуре сообществ и биоразнообразии – главная проблема вторжения *L. polyphyllus* в тот или иной регион.

Растение и его семена содержат алкалоиды, потребление которых может быть вредно для овец и крупного рогатого скота. Содержание алкалоидов может варьировать от 3.5% в семенах до 2% в вегетативных органах. Основной алкалоид – люпанин. Выведены линии с низким содержанием алкалоидов, культивируемые для получения низкоалкалоидных семян, которые используются для выращивания фуража; безалкалоидные семена также могут использоваться человеком (Виноградова и др., 2014). Благодаря высокому содержанию алкалоидов обладает аллелопатическими свойствами и может ингибировать прорастание семян других видов (Loydi et al., 2015).

Может образовывать гибриды во вторичном ареале, например, с *Lupinus nootkatensis* на Аляске (CABI, 2018)

L. polyphyllus – важное сельскохозяйственное растение с широким разнообразием культиваров, различающихся по химическим признакам (содержание аминокислот, белков, масел и алкалоидов и т.д.), темпам роста и использованию. Сено, собранное с полей, на которых рос *L. polyphyllus,* может быть менее ценным из-за содержания в растении алкалоидов.

Контроль. Вид внесен в Чёрные книги флоры Средней России (Виноградова и др., 2009) и Сибири (Чёрная книга …, 2016). В 2012 г. включен в список «наблюдаемых видов» (observation list) ЕОКЗР. В качестве превентивной меры в ряде стран введен запрет на высев люпина дорожными организациями, например, в Норвегии, Германии. В местах массового распространения вида эффективно применение гербицидов (раундапа), но это может также сказаться на естественной растительности. Численность популяции можно снизить правильным сочетанием кошения и пастьбы. Кошение нужно проводить два раза в год перед цветением и двумя месяцами позднее в течение 3–5 лет. Однако это не гарантирует полного исчезновения вида (Виноградова и др., 2009). Необходимо информирование лиц, принимающих решения, о возможном распространении вида в регионах, где он является инвазионным.

Авторы: Морозова О.В., Виноградова Ю.К.

Литература

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России. (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2009. 502 с.

Виноградова Ю.К., Куклина А.Г., Ткачева Е.В. Инвазионные виды растений семейства бобовых: Люпин, Галега, Робиния, Аморфа, Карагана. М.: АБФ, 2014. 304 с.

Чёрная Книга флоры Сибири / науч. ред. Ю.К. Виноградова, отв. ред. А.Н. Куприянов; СО РАН; ФИЦ угля и углехимии СО РАН [и др.]. Новосибирск: Академическое издательство «Гео», 2016. 440 с.

CABI. *Lupinus polyphyllus* [original text by S. Ramula // Invasive Species Compendium. Wallingford, UK: CAB International, 2018. https: www.cabi.org/isc (проверено 14.06.2018).

Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarošík V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grapow L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vilà M., Zikos A., Roy D., Hulme P.E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // Preslia. 2008. V. 80. P. 101–149.

Loydi A., Donath T.W., Eckstein R.L., Otte A. Non-native species litter reduces germination and growth of resident forbs and grasses: allelopathic, osmotic or mechanical effects? // Biological Invasions. 2015. V. 17. № 2. P. 581–595.

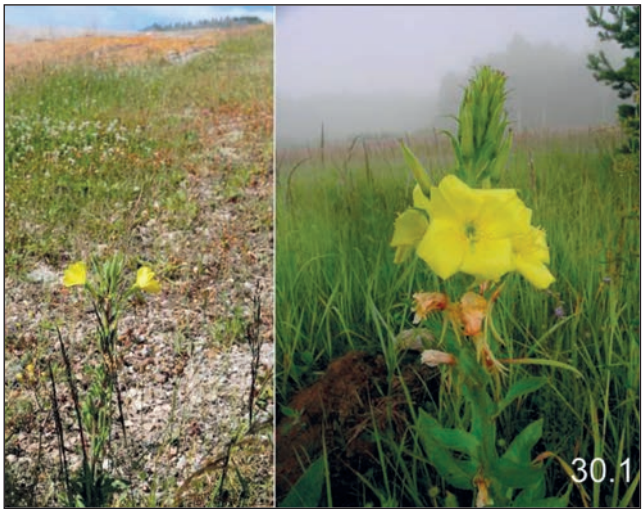
Online Atlas of the British and Irish flora. *Lupinus polyphyllus* (Электронный документ). Режим доступа: https://www.brc.ac.uk/plantatlas/plant/lupinus-polyphyllus (проверено 13.06.2018).

Valtonen A., Jantunen J., Saarinen K. Flora and lepidoptera fauna adversely affected by invasive *Lupinus polyphyllus* along road verges // Biological Conservation. 2006. V. 133. № 3. P. 389–396.

30. *Oenothera biennis* L., 1753

Ослинник двулетний / Common evening primrose

Систематическое положение. Царство – Растения, Plantae. Отдел – Сосудистые, Tracheophyta. Класс – Двудольные, Magnoliopsida. Порядок – Миртоцветные, Myrtales. Семейство – Кипрейные, Onagraceae. Вид – Ослинник двулетний, *Oenothera biennis.*



Основные синонимы. Энотера двулетняя**;** onagre bisannuelle; yellow evening primrose; *Brunyera biennis* Bubani; *Oenothera chicaginensis* de Vries ex Renner & Cleland; *O. grandiflora* L'Hér.; *O. muricata* L.; *Onagra biennis* (L.) Scop.; *O. muricata* (L.) Moench; *O. vulgaris* Spach.

Нативный ареал. Существуют две точки зрения на происхождение вида и его систематику. Согласно первой, основанной на цитогенетических исследованиях, *O. biennis* – североамериканский вид (Hall et al. 1988; Игнатов и др., 1990; Скворцов, 1994; Виноградова и др., 2009; Kartesz, 2015), широко распространенный на территории Северной Америки, кроме штатов Аризона, Юта, Колорадо, Айдахо, Вайоминг, но преобладает на востоке материка (Kartesz, 2015). Иного мнения придерживаются монограф рода К. Ростаньский и некоторые другие авторы (Rostański, 1982; Rostański et al., 2004; Майоров и др., 2012), считая *O. biennis* s. str. европейским видом, возможно, гибридогенного происхождения. Согласно этой точки зрения,

Рис. 30.2. Распространение и инвазионный статус ослинника двулетнего (*Oenothera biennis*) на территории России. Инвазионный статус вида: 1 — отдельные находки, вид не натурализовался в регионе; 2 — натурализовавшийся; 3 — инвазионный статус не ясен; 4 — инвазионный, расселяется по нарушенным антропогенным местообитаниям; 5 — инвазионный, расселяется по полуестественным и естественным местообитаниям.

энотеры обладают особым генетическим механизмом (комплексом Реннера), обеспечивающим при скрещивании возникновение гибридов с константными морфологическими признаками, которые прослеживаются в отдельных популяциях (Mihulka, Pyšek, 2001; Rostañski et al., 2004; Тохтарь и др., 2011).

Современный ареал. Европа, Азия, Новая Зеландия, Южная Америка. В Европе отмечен в 42 странах, в 28 натурализовался (Lambdon et al., 2008).

На территории России вид распространился в европейской части (в южных районах Средней России массово), натурализовался в некоторых регионах Сибири (в Омской и Кемеровской областях, Республике Алтай и Алтайском крае, на юге Красноярского края) и Дальнего Востока (в Хабаровском и Приморском краях, на Сахалине) (Скворцов, 1991; Власова, 1996; Силантьева, 2013; Зыкова, 2015; Пликина, Ефремов, 2017). Распространение *O. biennis* на территории Сибири нуждается в уточнении, поскольку при ревизии гербарных сборов выявлено, что большинство находок вида в Сибири относится к *O. villosa* Thunb. (Эбель и др., 2015).

Пути и способы инвазии. Распространению энотеры способствовала ее намеренная интродукция: культивирование с декоративными целями из-за ароматных цветков, раскрывающихся к вечеру (de Vries, 1906). Учитывая разные взгляды на систематику и происхождения вида, мнения о первых находках различаются, и точное время появления энотеры не ясно. В Великобритании выращивалась с 1629 г., обнаружена «сбежавшей» в 1650 г. (Online atlas …, электронный документ). По другому источнику в Европе впервые обнаружена в одичавшем виде в 1780 г. (Mihulka, Pyšek, 2001). Вскоре растение широко расселилось как сорное. В Европе отмечена в 42 странах, в 28 натурализовалась (Lambdon et al., 2008).

В Европейскую Россию вид проник из Западной Европы. Считают (Скворцов, 1994), что на территории России первый гербарный сбор сделан в 1709 г. лейб-медиком Петра I Р. Арескиным в окрестностях Москвы. Но есть мнение (Виноградова и др., 2009), что первая находка в Европейской России также была сделана в Московской обл., но относится к 1824–1826 гг. (Гербарий Максимовича, MW); однако на этикетке гербарного образца значится «cult. 1821», а в списке тех лет флоры Московской губернии (Максимович, 1826) энотера отсутствует. Среди других ранних находок – гербарный сбор И. Геннинга в Москве (Серегин, 2018: 1837 г., MW). В течение XIX века происходило расселение вида по югу и центру Европейской России. Уже в конце этого столетия энотера отмечалась в Белгородской (1893 г.), Воронежской (1884 г.), Ивановской (1877 г.), Курской (1895 г.), Липецкой (1899 г.), Орловской (1887 г.), Пензенской (1880 г.), Саратовской (1872–74 г.), Тамбовской (1883 г.) областях, во второй половине

XX в. появилась в Брянской (1952 г.), Калужской (1971 г.) и Смоленской (1962 г.) областях. Считается инвазионным в Ленинградской области (Vinogradova et al., 2018), дальнейшее расширение ареала к северу не происходит. В северных областях встречается редко: в Вологодской области первая находка была в 1928 г., следующая – лишь в 1982 г. (Виноградова и др., 2009). В Крыму вид не распространился и встречается единично.

Второй очаг расселения – Дальний Восток, где вид найден в 1921 г. и распространился в южных районах (Скворцов, 1994).

Расселяется семенным способом. Отмечено распространение вида и по железнодорожным путям: семена перевозятся с грузами и т.п.

Местообитание. Открытые пески: на песчаных дюнах, в долинах крупных рек, а также иногда у дорог, на насыпях автомобильных и железных дорог и изредка как сорняк. Закрепляет почву, являясь пионерным растением техногенных экотопов.

Особенности биологии. Двулетний или многолетний монокарпик. Уже в первый год жизни имеет хорошо развитый стержневой корень или мясистый каудекс, на котором расположена розетка листьев, что важно для успешного роста на легких, хорошо дренированных или гравийных субстратах, которые являются основным местообитанием вида (Hall et al., 1988). Преимущественно самоопыляемое растение, но возможно и перекрестное опыление. Семена созревают в сентябре–октябре. В среднем на 1 генеративном побеге формируется 84±16 плодов-коробочек, 3–7% из которых не успевают созреть. Масса семян в одной коробочке колеблется от 0.05 до 0.17 г, семенная продуктивность – 8.1±1.7 г на 1 побег. Семена распространяются посредством анемохории, барохории и эндозоохории (Виноградова и др., 2009), сохраняют всхожесть в течение 80 лет (Hall et al., 1988).

Влияние вида на другие виды, экосистемы и человека. Внедряется во вторичные местообитания, и не отмечена в нетронутых лесных или луговых сообществах. Практически не переходит из рудеральных местообитаний на поля и, как правило, растет в условиях, где может составить конкуренцию лишь псаммофитам, а не культурным растениям.

Влияет на генетическое разнообразие, гибридизируя с другими видами рода, чаще с видами из секции *Oenothera*. Обладает большим инвазионным потенциалом, поскольку при скрещивании с североамериканскими видами (например, *O. glazoviana*) образуются гибриды (*O.* × *fallax* = *O. glazoviana* × *O. biennis*) с более «агрессивными» свойствами, чем родительские виды (Тохтарь и др., 2011).

Изредка культивируется как декоративное растение. Отварные корни съедобны. Используются также цветки (для приготовления салатов) и, по некоторым источникам, молодые побеги.

Семена энотеры являются лекарственным сырьем (Semen Oenotherae, Semen Onagrae), которое заготовляют осенью после 2-го года вегетации, в период созревания плодов. Из сухих семян методом экстракции органическими растворителями или методом горячего прессования получают жирное масло золотистого цвета, которое используют для изготовления лекарственных средств. Зрелые семена содержат от 10 до 20% жирного масла, состав которого зависит от климатических и агрономических условий произрастания растения. Благодаря содержанию γ-линоленовой кислоты его рекомендуют при заболеваниях, сопровождающихся сниженным содержанием кислоты и ее метаболитов (дигомо-γ-линоленовой и арахидоновой кислот) в плазме крови и жировой ткани (Виноградова и др., 2009).

Контроль. Вид внесен в Чёрную книгу флоры Средней России (Виноградова и др., 2009). Разработанные меры борьбы отсутствуют.

Авторы: Морозова О.В., Виноградова Ю.К.

Литература

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России. (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2009. 502 с.

Власова Н.В. *Oenothera* – Энотера // Флора Сибири. Т. 10: Geraniaceae – Cornaceae. Новосибирск: Наука, 1996. С. 116–118.

Зыкова Е.Ю. Адвентивная флора Республики Алтай // Растительный мир Азиатской России. 2015. № 3 (19). С. 72–87.

Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В. Адвентивная флора Москвы и Московской области. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 412 с.

Пликина Н.В., Ефремов А.Н. Чужеродные виды сосудистых растений во флоре Омской области: «Black-лист» // Вестник Омского ГАУ. 2017. № 4 (28). С. 113–121.

Серегин А. П. (ред.) Образец MW0448917 из коллекции “Гербарий МГУ” // Депозитарий живых систем “Ноев Ковчег” (направление “Растения”): Электронный ресурс. М.: МГУ, 2018. Режим доступа: https://plant.depo.msu.ru/open/module/itempublic?d=P&openparams=%5Bopen-id%3D9133853%5D (проверено 01.07.2018).

Силантьева М.М. Конспект флоры Алтайского края. Барнаул: Издательство Алтайского университета, 2013. 520 с.

Скворцов А.К. Кипрейные – Onagraceae // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 5. СПб.: Наука, 1991. С. 187–204.

Скворцов А.К. Род Oenothera (семейство Onagraceae) на территории бывшего СССР: систематика и распространение // Бюлл. МОИП. Отд. Биологии. 1994. Т. 99. № 4. С. 93–113.

Тохтарь В.К., Виноградова Ю.К., Грошенко А.С. Микроэволюция и инвазивность видов р. *Oenothera* L. в Европе // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 3. С. 49–61.

Эбель А.Л., Зыкова Е.Ю., Верхозина А.В., Чепинога В.В., Казановский С.Г., Михайлова С.И. Новые и редкие виды в адвентивной флоре Южной Сибири // Систематические заметки по материалам гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета . 2015. № 111. С. 16–31.

Hall I.V., Steiner E., Threadgill P., Jones R.W. The biology of Canadian weeds. 84. Oenothera biennis L. // Can. J. Plant Sci. 1988. V. 68. P. 163–173.

Kartesz J.T. The Biota of North America Program (BONAP). 2015. *North American Plant Atlas.* (http://bonap.net/napa). Chapel Hill, N.C. [maps generated from Kartesz, J.T. 2015. Floristic Synthesis of North America, Version 1.0. Biota of North America Program (BONAP)].

Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarošík V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grapow L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vilà M., Zikos A., Roy D., Hulme P.E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // Preslia. 2008. V. 80. P. 101–149.

Mihulka S., Pyšek P. Invasion history of *Oenothera* congeners in Europe: a comparative study of spreading rates in the last 200 years // Journal of Biogeography. 2001. V. 28. P. 597–609.

Online atlas of British and Irish flora. *Oenothera biennis*. (Электронный документ). Режим доступа: https://www.brc.ac.uk/plantatlas/plant/oenothera-biennis (проверено 30.6.2018).

Rostañski K. The species of *Oenothera* in Britain // Watsonia. 1982. V. 14. P. 1–34.

Rostañski K., Dzhus M., Gudžinkas Z., Rostañski A., Shevera M., Sulcs V., Tokhtar V. The genus *Oenothera* L. in Eastern Europe. Krakov: W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, 2004. 133 p.

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. https://doi.org/10.1007/s10530-018-1686-3.

de Vries H. Species and Varieties: Their Origin by Mutation. Open Court Publishing Company, 1906. 847 p.

31. *Parthenocissus vitacea* (Knerr) Hitchc., 1894

Девичий виноград виноградный / Grape woodbine

Систематическое положение. Царство – Растения, Plantae. Отдел – Сосудистые, Tracheophyta. Класс – Двудольные, Magnoliopsida. Порядок – Виноградоцветные, Vitales. Семейство – Виноградовые, Vitaceae. Вид – Девичий виноград виноградный, *Parthenocissus vitacea.*

Основные синонимы. Девичий виноград прикрепленный, садовый; False Virginia Creeper; Virginia Creeper; Woodbine; Thicket Creeper; *Ampelopsis quinquefolia* var. *vitacea* Knerr.; *Parthenocissus inserta* (A. Kerner) Fritsch; *P. quinquefolia* (L.) Planch. var. *vitacea* (Knerr.) L.H. Bailey; *Psedera vitacea* (Knerr.) Greene; *Vitis inserta* Kern.; *V. vitacea* (Knerr.) Bean. Часто используемое наименование *P. inserta* ошибочно, правильнее данный вид называть *P. vitacea* (Knerr) Hitchc. (Nie et al., 2010; Майоров и др., 2012).

Нативный ареал. Северная Америка: США, кроме юго-востока; восток Канады.

Современный ареал. Вторичный ареал включает Канаду (центральную и западную части), Европу, Азию (Корею, Японию, возможно, Китай), Новую Зеландию. Плохо отличается от *Parthenocissus quinquefolia* (L.) Planch. По-видимому, в большинстве европейских каталогов чужеродных видов наибольшее распространение у *P. vitacea* (Verloove, 2006; Kühn, Klotz, 2002; Pyšek et al., 2012), тогда как в обзоре для Европы приведен только *P. quinquefolia*: встречается в 27 странах и натурализовался в 15 (Lambdon et al., 2008). По мнению Майорова и соавторов (2012) на нашей территории, по крайней мере в Европейской России, произрастет именно *P. vitacea*, а не *P. quinquefolia*. В России отмечен в европейской части, единичные находки есть в Сибири (Республике Алтай) и на юге Дальнего Востока. В Европейской России

Рис. 31.2. Распространение и инвазионный статус девичьего винограда (*Parthenocissus vitacea*) на территории России. Инвазионный статус вида: 1 — отдельные находки, вид не натурализовался в регионе; 2 — натурализовавшийся; 3 — инвазионный статус не ясен; 4 — инвазионный, расселяется по нарушенным антропогенным местообитаниям; 5 — инвазионный, расселяется по полуестественным и естественным местообитаниям.

встречен в 20 областях, в 15 натурализовался. Расселяется по естественным местообитаниям в основном в лесостепной зоне (Стародубцева и др., 2014).

Пути и способы инвазии. Выращивался в некоторых странах Европы с первой половины XIX в., в Великобритании известен в культуре с 1824 г. Первые находки в континентальной Европе сделаны во второй половине XIX в.: в Бельгии в 1880 г. (Verloove, 2006), Германии в 1884 г. (Kühn, Klotz, 2002). Первая находка в России девичьего винограда, указанного как *P. inserta* – на Дальнем Востоке в 1987 г. (MW), *P. quinquefolia* – в Ростовской области в Таганроге в 1875 г. (MW).

Выращивается как декоративное растение, долго сохраняется в местах прежней культуры и расселяется на смежные участки. Распространяется с остатками корневищ (Виноградова и др., 2009), возможно, также птицами, для которых в отличие от человека плоды девичьего винограда съедобны (Verloove, 2006).

Местообитание. В первичном ареале растет в разреженных лесах, зарослях кустарников, оврагах, у обочин дорог, по нарушенным местам (Moore, Wen, 2017). Во вторичном ареале встречается у жилья, в парках, садах, по лесным опушкам, обочинам дорог, полянам, на сорных местах, в лесостепной полосе в разреженных дубовых и осиновых лесах, западинах балок (Стародубцева и др., 2014), в южной половине Европейской России в пойменных лесах.

Особенности биологии. Деревянистая лиана, отличается быстрым ростом, в длину может достигать 20–30 м. Прикрепляется к субстрату (любой твердой поверхности, включая деревья и кустарники) с помощью усиков, на конце которых расположены дисковидные присоски; у *P. vitacea* они узкие или почти отсутствуют в отличие от *P. quinquefolia*. Может расти не только у опоры, но и как почвопокровная лиана. Предпочитает местообитания с увлажненной почвой, но может встречаться в разнообразных нарушенных и скалистых биотопах: нарушенных разреженных лесах и даже на заброшенных полях с суглинистыми почвами.

Влияние вида на другие виды, экосистемы и человека. Образует сплошной покров в опушечных местообитаниях, затрудняя произрастание аборигенных видов, обвивает стволы деревьев, меняя облик лесных сообществ (Стародубцева и др., 2014).

Контроль. Специальные меры борьбы не разработаны. Дачники избавляются от лишних побегов воздействием гербицидов (чаще раундапом), перекапыванием и удалением корней весной. Для усиления действия химикатов, рекомендуется обработанную территорию накрыть непрозрачной пленкой или тканью с надежной ее фиксацией у земли. Такую конст-

рукцию оставляют не менее чем на 14 дней. Не имея доступа к воздуху и солнцу, растение быстрее погибает (Избавляемся от…, электронный ресурс).

Автор: Морозова О.В.

Литература

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России. (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2009. 502 с.

Избавляемся от дикого винограда на своем участке. Электронный ресурс. Режим доступа: http://selomoe.ru/vinograd/kak-izbavitsya-ot-dikogo.html (проверено: 1.07.2018).

Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В. Адвентивная флора Москвы и Московской области. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 412 с.

Стародубцева Е.А., Морозова О.В., Григорьевская А.Я. Материалы к «Черной книге Воронежской области» // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 2. С. 133–149.

Kühn I., Klotz S. Amaranthus retroflexus. Status (Электронный документ) // BIOLFLOR - Eine Datenbank mit biologisch-ökologischen Merkmalen zur Flora von Deutschland. 2002. Режим доступа: http://www2.ufz.de/biolflor/taxonomie/taxonomie.jsp?action=filter&ID_Familie=36&ID_Gattung=36&ID_Taxonomie=185 (проверено 11.12.2017).

Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarošík V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grapow L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vilà M., Zikos A., Roy D., Hulme P.E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // Preslia. 2008. V. 80. P. 101–149.

Moore M.O., Wen J. Vitaceae // Flora of North America. 2017. V. 12. Электронный документ. Режим доступа: http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=1&taxon_id=10946).

Nie Z.-L., Sun H., Chen Z.-D., Meng Y., Manchester S.R., Wen J. Molecular phylogeny and biogeographic diversification of Parthenocissus (Vitaceae) disjunct between Asia and North America // American Journal of Botany. 2010. V. 97. № 8. P. 1342–1353.

Online atlas of British and Irish flora. *Parthenocissus inserta*. (Электронный документ). Режим доступа: https://www.brc.ac.uk/plantatlas/plant/parthenocissus-inserta (проверено 03.10.2018).

Verloove F. Catalogue of neophytes in Belgium (1800–2005) // Scripta Botanica Belgica. 2006. V. 39. 89 p.

32. *Reynoutria* × *bohemica* Chrtek et Chrtkóva, 1983 (= *R. japonica* × *R. sachalinensis*)

Рейнутрия богемская / Bohemian knoutweed

Систематическое положение. Царство – Растения, Plantae. Отдел – Сосудистые, Tracheophyta. Класс – Двудольные, Magnoliopsida. Порядок – Гвоздичноцветные, Caryophyllales. Семейство – Гречишные, Polygonaceae. Вид – Рейнутрия богемская, *Reynoutria* × *bohemica.*

Основные синонимы и заметки по систематике. Фаллопия богемская; *Fallopia* × *bohemica* (Chrtek et Chrtková) J. P. Bailey; *Polygonum* × *bohemicum* (Chrtek et Chrtková) P. F. Zika et A. L. Jacobson; *P. sachalinense* var. *intermedium* Tatew.; *Reynoutria* × *mizushimae* Yokouchi ex T.Shimizu; *R.* × *vivax* J. Schmitz & Strank.

Вид описан сравнительно недавно, в 1983 г. *R.* × *bohemica* – сформировавшийся в Европе культенный гибридогенный комплекс, включающий многочисленные бэккроссы, которые по морфологическим признакам трудно отличить от *R. japonica* (Виноградова и др., 2017). Приводимый во многих источниках отличительный для *R.* × *bohemica* признак опушения нижней стороны пластинки «не работает», поскольку и в Японии у «чистой» *R. japonica* имеются конические волоски по жилкам с нижней стороны листа.

Нативный ареал. *R.* × *bohemica* – гибрид (*R. japonica* × *R. sachalinensis*) европейского происхождения. Ареал *R. japonica* включает юг Приморья, Южный Сахалин, Южные Курилы, Японию, Корею, бóльшую часть Китая, Тайвань; ареал *R. sachalinensis* (F. Schmidt ex Maxim.) Nakai – о. Сахалин и север Японии.

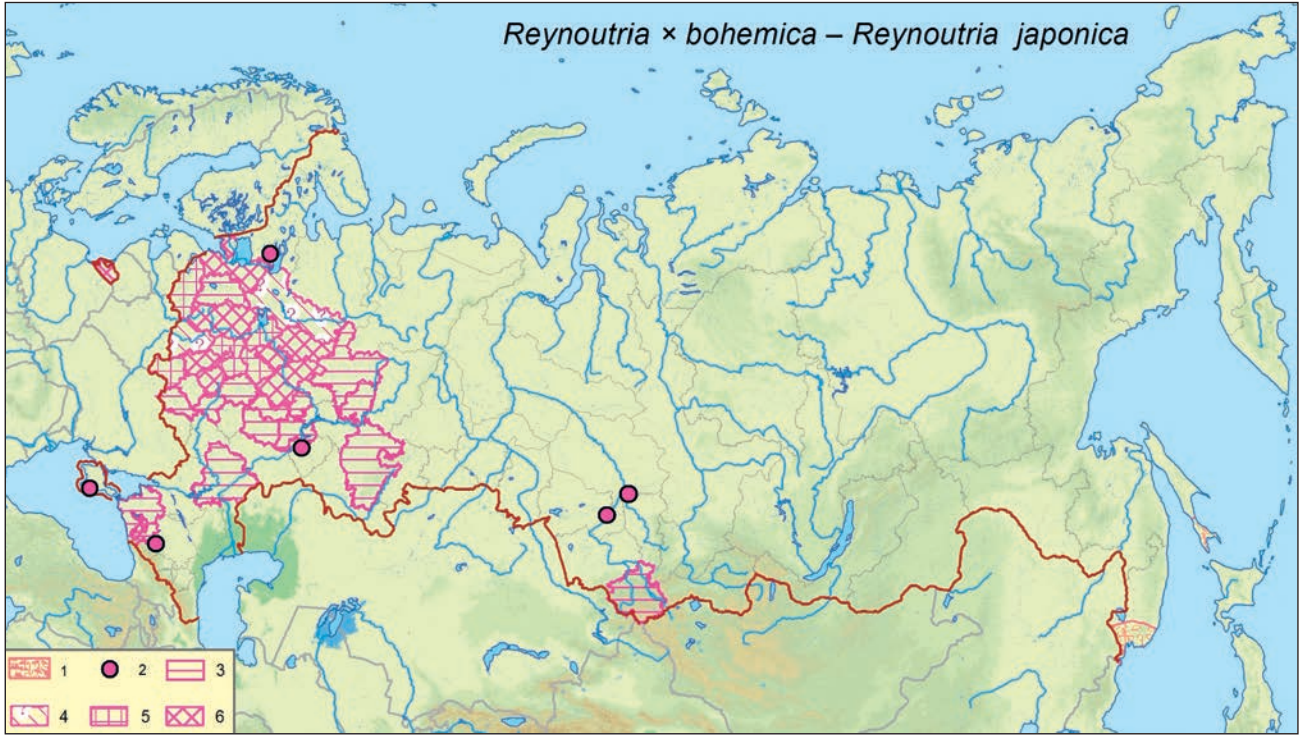


Рис. 32.2. Распространение и инвазионный статус рейнутрий богемской (*R.* x *bohemica*) и японской (*R. japonica*) на территории России. 1 — российская часть природного ареала рейнутрии японской (*R. japonica*). Инвазионный статус комплекса видов: 2 — отдельные находки, растения не натурализовались в регионе; 3 — натурализовавшиеся; 4 — инвазионный статус не ясен; 5 — инвазионные, расселяются по нарушенным антропогенным местообитаниям; 6 — инвазионные, расселяются в полуестественных и естественных местобитаниях.

Современный ареал. В Европе гибрид достоверно известен с конца XIX в., в настоящее время *R.* × *bohemica* широко распространена во многих странах Европы, ее северная граница определяется среднегодовой изотермой +5 °С. Произрастает также в Канаде, США, Австралии и Новой Зеландии.

По мнению Майорова и соавторов (2012) в ряде регионов Европейской России, как и в некоторых странах Европы, *R.* × *bohemica* встречается чаще родительских видов. На территории России гербарные сборы рейнутрий ограничены, а точная систематическая принадлежность по литературным данным не всегда ясна, по этой причине распространение представлено для комплекса *R.* × *bohemica* – *R. japonica*. В России комплекс *R.* × *bohemica* – *R. japonica* распространен в европейской части, единично встречен в Сибири. В частности, указания на находки *R. japonica* приведены для Республики Алтай, где ее можно считать натурализовавшейся: встречается вблизи населенных пунктов, вдоль дорог, в Турочакском районе в устье р. Лебедь (Зыкова, 2015), а также единично отмечена в Томской и Новосибирской областях.

Пути и способы инвазии. В Европу один из родительских видов, *R. japonica*, интродуцирован в 1825 г. из Китая (Великобритания, Чисвик), однако растения не выжили. Повторная попытка интродукции была предпринята в 1840 г., растение стало популярным и в 1847 г. получило золотую медаль The Society of Agriculture & Horticulture в Утрехте за замечательные садовые качества; в 1886 г. найдена вне культуры. В Феноскандии *R. japonica* в культуре известна с 1880-х годов; в Чехии культивируется с 1883 г., а первое документированное «бегство» из культуры зафиксировано в 1902 г. (в Северной Богемии). Второй родительский вид, *R. sachalinensis*, появился в Европе немного позднее: в Великобритании рейнутрия сахалинская интродуцирована в 1869 г., а первые гербарные сборы одичавшего растения сделаны в 1903 г., в Ирландии – в 1896 г. Первая находка *R. sachalinensis* в Чехии датируется 1921 г. Растения гибридного происхождения в Великобритании культивировались с 1872 г., но были собраны в одичавшем виде лишь в 1954 г.; в Чехии первые находки документированы 1950-ми годами (Conolly, 1977; Mandák et al., 2004; Online atlas …, электронный документ).

Натурализация рейнутрии в Европе началась в XIX в. Этому способствовало её широкое внедрение в культуру как экзотического декоративного растения. Из мест культивирования растения гибридогенного происхождения стали расселяться по вторичным местообитаниям вегетативно благодаря высокой способности к регенерации. Массовое расселение *R.* × *bohemica* в Германии произошло во второй половине XX в., начиная с 1950-х годов. *R.* × *bohemica* – активное инвазионное растение, и его расселение

происходит быстро. В Бельгии за год площадь зарослей увеличивается более чем на 30%. В США натурализация рейнутрии отмечена с 1880-х гг. вдоль автострад, проселочных дорог, в прибрежных местообитаниях вдоль водотоков.

В Европейской России первые гербарные образцы собраны в 1924 г. (*R.* × *bohemica*, Москва, MW), 1932 г. (*R. japonica*, Смоленская обл., MW) и 1964 г. (*R.* × *bohemica*, Московская обл., MW).

Семенное возобновление слабое. Расселение *R.* × *bohemica* из мест культивирования или антропогенно нарушенных местообитаний осуществляется фрагментами корневища или стеблей с почвой, перевозимой человеком, или вдоль водотоков с талыми или ливневыми водами. В США, напротив, семенное размножение распространено довольно широко, но плоды созревают очень поздно: жизнеспособные семена собраны в штате Филадельфия в декабре, а в Пенсильвании – в октябре (Виноградова и др., 2009).

Местообитание. В Японии рейнутрия японская – пионерный вид зарастания вулканических пустынь, произрастающий от уровня моря до высоты 1500 м, растет также по открытым участкам с обнаженной почвой, вдоль дорог. В Китае рейнутрия растет среди кустарников по горным склонам, долинам и краям полей.

В Европе и США *R.* × *bohemica* – преимущественно рудеральное растение, произрастающее на пустырях, железнодорожных насыпях, вдоль автомобильных и проселочных дорог, на сорных местах, в оврагах. Отмечено расселение по берегам рек и ручьев.

На территории России случаи внедрения рейнутрии в прибрежные местообитания пока немногочисленны: так, в Московском регионе она изредка произрастает в оврагах у временных водотоков, например, отмечена по берегу р. Пехорка (Виноградова и др., 2009); в Новгородской области найдена в овраге у небольшого ручья (наблюдение автора).

Особенности биологии. Многолетнее травянистое растение с мощным подземным корневищем. Во вторичном ареале размножается в основном вегетативно (Виноградова и др., 2009). В Европе *R. japonica* была представлена преимущественно одним половым типом: это пестичные растения, тычинки в цветках недоразвивались, и, более того, значительная часть растений принадлежала одному клону. Восстановление полового размножения *R. japonica* путем ее гибридизации в сочетании с полиплоидией привело к генерированию значительного разнообразия и формированию бэккроссов *R.* × *bohemica* с тычиночными и обоеполыми цветками. В последнее время в Западной Европе зафиксированы экземпляры (немногочисленные), которые имеют плоды. Вновь образованные генотипы закреп-

ляются путем активного вегетативного размножения, и это существенно повысило способность комплекса *Reynoutria* к адаптации в условиях новой родины (Виноградова и др., 2017). Обладает высокой способностью к возобновлению: корневища могут прорастать с большой глубины (1 м), растение регенерируется даже из маленького отрезка корневища (весом 5 г) (Виноградова и др., 2009). Доказано, что регенерационные способности *R.* × *bohemica* определяются генотипом и усиливаются при гибридизации (Pyšek et al., 2003).

Влияние вида на другие виды, экосистемы и человека. Поселяясь в городах и поселках, рейнутрия способна разрушать асфальтовое покрытие, повреждать фундаменты и легкие постройки: побеги способны взломать 5-сантиметровый слой асфальта. Заросли рейнутрии увеличивают эрозию почвы при весеннем половодье, так как местные дерновинные виды вытесняются, а почва оказывается не защищенной от смыва. Корневища могут повреждать гидротехнические сооружения (Виноградова и др., 2009). В Великобритании стоимость обработки раундапом (glyphosate) зарослей рейнутрии оценивается в 1.6 долл. США/м^2. Считается, что наличие зарослей на строительной площадке увеличивает общий бюджет подготовки к строительству на 10%. Известен случай, когда при строительстве автомобильной стоянки крупный супермаркет потратил 600 тыс. долл. США для уничтожения зарослей *R. japonica* (Shaw, Seiger, 2002).

В зарослях *R.* × *bohemica* снижается разнообразие аборигенных видов растений по сравнению с естественной рудеральной растительностью (Barney et al., 2006), почвенных жуков и других групп беспозвоночных (Topp et al., 2007). Сообщества речных гифомицетов и бентосных беспозвоночных довольно эффективно перерабатывают биомассу *R. japonica*, тем не менее, наличие прибрежных зарослей приводит к снижению биоразнообразия (Lecerf et al., 2007). Обладает аллелопатическими свойствами, может снижать биомассу и подавлять рост других растений (Murrell et al., 2011).

В европейских программах по биоэнергетике предполагалось использовать *R.* × *bohemica* как источник биомассы, учитывая высокую продуктивность растения. Однако из-за инвазионной активности рейнутрии от такого предложения рекомендовано отказаться. Экстракт из рейнутрии, выпускаемый под торговой маркой Milsana®, оказался эффективным средством борьбы с мучнистой росой томатов (Виноградова и др., 2009). Водный экстракт из *R. japonica* обладает биологической активностью и способствует прорастанию семян и повышению декоративных свойств растений (Зорикова, 2011).

Контроль. Рейнутрия богемская внесена в Черную книгу флоры Средней России (Виноградова и др., 2009), в список инвазионных видов ЕОКЗР

и IUCN (the International Union for Conservation of Nature) в сотню наиболее вредных инвазионных видов мира. В России нет контроля за состоянием популяций растений р. *Reynoutria*, однако, учитывая высокий инвазионный потенциал, разработка таких мер необходима.

Механическое скашивание не приводит к уничтожению рейнутрии. В Европе одним из самых эффективных методов борьбы с нею является неоднократная обработка места произрастания гербицидами: раундапом, пиклорамом или имазапиром (Виноградова и др., 2009). В качестве биологических способов борьбы рекомендовано использование естественных врагов рейнутрии, которые контролируют состояние популяций *R. japonica* в естественном ареале: жуков-листоедов *Gallerucida nigromaculata* Baly, а также ржавчинного гриба *Puccinia polygoni-weyrichii* Miyabe (Shaw, Seiger, 2002).

Авторы: Морозова О.В.

Литература

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2009. 502 с.

Виноградова Ю.К., Куклина А.Г., Ткачева Е.В. Строение цветка у растений гибридогенного комплекса *Reynoutria* Houtt. (Polygonaceae) // Систематика и эволюционная морфология растений: Материалы конференции, посвященной 85-летию со дня рождения В.Н.Тихомирова (31.01-03.02 2017, Москва) / Соколов Д.Д. и др. М.: МАКС Пресс, 2017. С. 124–129.

Зорикова С.П. Рейнутрия японская (*Reynoutra japonica* Houtt.) в Приморском крае. Автореф. дис. … канд. биол. наук. Владивосток, 2011.

Зыкова Е.Ю. Адвентивная флора Республики Алтай // Растительный мир Азиатской России. 2015. № 3(19). С. 72–87.

Barney J.N., Tharayil N., DiTommaso A., Bhowmik P.C. The Biology of Invasive Alien Plants in Canada. 5. *Polygonum cuspidatum* Sieb. & Zucc. [= *Fallopia japonica* (Houtt.) Ronse Decr.] // Can. J. Plant Sci. 2006. V. 86. P. 887–905.

Conolly A.P. The distribution and history in the British Isles of some alien species of *Polygonum* and *Reynoutria* // Watsonia. 1977. V. 11. P. 291–311.

Lecerf A., Patfield D., Boiché A., Riipinen M.P., Chauvet E., Dobson M. Stream ecosystems respond to riparian invasion by Japanese knotweed (*Fallopia japonica*) // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2007. V. 64. № 9. P. 1273–1283.

Mandák B., Pyšek P., Bímová K. History of the invasion and distribution of *Reynoutria* taxa in the Czech Republic: a hybrid spreading faster than its parents // Preslia. 2004. V. 76. P. 15–64.

Murrell C., Gerber E., Krebs C., Parepa M., Schaffner U., Bossdorf O. Invasive knotweed affects native plants through allelopathy // American Journal of Botany. 2011. V. 98. № 1. P. 38–43.

Online atlas of British and Irish flora. *Fallopia japonica* x *sachalinensis* (*F.* x *bohemica*). (Электронный документ). Режим доступа: https://www.brc.ac.uk/plantatlas/plant/fallopia-japonica-x-sachalinensis-f-x-bohemica (проверено 2.7.2018).

Pyšek P., Brock J.H., Bímová K., Mandák B., Jarošík V., Koukolíková I., Pergl J., Štěpánek J. Vegetative regeneration in invasive *Reynoutria* (Polygonaceae) taxa: the determinant of invasibility at the genotype level // American Journal of Botany. 2003. V. 90. № 10. P. 1487–1495.

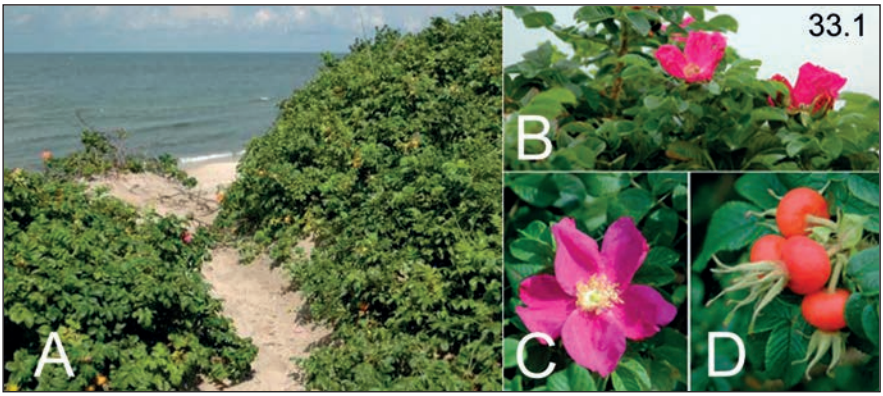
Shaw R.H., Seiger L.A. Japanese Knotweed // Biological control of Invasive Plants in the Eastern United States. The University of Georgia, USDA APHIS PQU and USDA Forest Service, Forest Health Technology Enterprise Team, 2002. P. 159–166.

Topp W., Kappes H., Rogers F. Response of ground-dwelling beetle (Coleoptera) assemblages to giant knotweed (*Reynoutria* spp.) invasion // Biological invasions. 2007. V. 10. № 4. P. 381–390.

33. *Rosa rugosa* Thunb., 1784

Шиповник морщинистый / Rugosa rose

Систематическое положение. Царство – Растения, Plantae. Отдел – Сосудистые, Tracheophyta. Класс – Двудольные, Magnoliopsida. Порядок – Розоцветные, Rosales. Семейство – Розовые, Rosaceae. Вид – Шиповник морщинистый, *Rosa rugosa.*



Основные синонимы. Роза морщинистая; beach rose; Japanese rose; seaside rose; Sitka rose; Ramanas rose; *Rosa andreae* Lange; *R. coruscans* Waitz ex Link; *R. ferox* Lawrance; *Rosa ferox* Sol.; *R. pubescens* Baker; *R. regeliana* Linden & Andre.

Нативный ареал. В естественных условиях произрастает в Восточной Азии: на Дальнем Востоке (в России) – на юге Камчатки, в Приморье и на юге Хабаровского края, на Сахалине, Курильских и Шантарских островах, за пределами России – в Японии, Корее и Северном Китае (Соколов и др., 1980).

Современный ареал. Вторичный ареал включает Северную Америку, Европу, Австралию, Новую Зеландию, Южную Африку (CABI, 2009). В Азии за пределами природного ареала встречается редко. В Северной Америке вид натурализовался в восточных регионах США и Канады и узкой полосой вдоль западного побережья континента от Аляски до штата Вашингтон (США). В Европе шиповник морщинистый широко распространен на побережьях Балтийского и Северного морей (в Норвегии, Швеции, Финляндии, России, странах Балтии, Дании, Германии, Нидерландах), на Британских островах обычен от Южной Англии до Шотландских

Рис. 33.2. Распространение и инвазионный статус шиповника морщинистого (*Rosa rugosa*) на территории России. 1 — природный ареал вида. Инвазионный статус вида: 2 — отдельные находки, вид не натурализовался в регионе; 3 — натурализовавшийся; 4 — инвазионный статус не ясен; 5 — инвазионный, расселяется по нарушенным антропогенным местообитаниям; 6 — инвазионный, расселяется по полуестественным и естественным местообитаниям.

островов, но редок в горных районах Уэльса, Северной Англии и Шотландии, а также на больше части Ирландии (Bruun, 2005).

В России вторичный ареал шиповника морщинистого расположен в основном в европейской части, на востоке заходит в Западную Сибирь (Курганскую область), отдельные находки отмечены в Иркутской области (г. Иркутске) и Бурятии (г. Улан-Удэ и в 2010 г. в пос. Танхой) (Суткин и др., 2016). В Европейской России обширные инвазионные популяции выявлены на побережье Балтийского моря на всем протяжении береговой линии в Ленинградской и Калининградской областях (Бондарева, 2009). Единичные находки отмечены на побережье Баренцового моря, вдоль морского побережья вид заходит на север вплоть до 67° с.ш.

Пути и способы инвазии. С конца XVIII до середины XIX в. этот вид завозили из Восточной Азии в Европу несколько раз и из разных источников. В Европе (Великобритании) интродуцирован в первый раз в 1796 г. Позже – во второй половине XIX в. – начале XX в. – найден вне культуры: в Германии в 1845 г., Дании в 1875 г., Швеции в 1918 г., Финляндии в 1919 г., Великобритании в 1927, Бельгии в 1934 г. Уже к середине XX века *R. rugosa* стала обычной на морских побережьях Северной Атлантики, Северного и Балтийского морей, в настоящее время отмечена в 34 странах, в 19 натурализовалась и считается инвазионным видом в 16 странах Северной, Западной и Центральной Европы от 46 до 68° с.ш. (Bruun, 2005; Weidema, 2006; Lambdon et al., 2008).

С середины XIX в. интродуцирован в Северную Америку: в штат Массачусетс в 1845 г. В 1899 г. отмечено быстрое расселение этого вида за пределами штата. В настоящее время натурализовался в 19 штатах США и 6 провинциях Канады (Bruun, 2005).

Культура характеризуется неприхотливостью, переносит засоленные, известковые и кислые почвы, отличается высокой морозостойкостью и устойчивостью к засухе. Ее широко используют не только в озеленении и в качестве подвоя для садовых роз, но и для укрепления подверженных эрозии почв и песчаных дюн, как, например, в Болгарии, Нидерландах, Литве, Финляндии, Украине и России.

В Санкт-Петербургский ботанический сад шиповник морщинистый привезен из Амурского края К.И. Максимовичем. В Европейской России культивируется в парках как декоративный вид, вероятно, с XIX века. Начальные этапы натурализации плохо документированы. Впервые вне культуры шиповник найден в 1946 г. (в Москве, MW). По-видимому, в областях Средней и Северо-Западной России натурализовался со второй половины XX века (Нотов, 2009). В наши дни на территории Европейской России отмечен в 35 областях, в 20 натурализовался.

Плоды шиповника морщинистого могут распространяться посредством гидрохории и, по-видимому, разносятся птицами.

Местообитание. В первичном ареале растет вдоль морских побережий на закрепленных дюнах, скалистых берегах и многовидовых прибрежных лугах (Соколов и др., 1980). Во вторичном ареале в основном занимает аналогичные местообитания, а также встречается на нарушенных антропогенных экотопах. В северных регионах основные местообитания - морские песчаные берега с дюнами, галечные пляжи и приморские скалы. Во внутренних регионах Южной Скандинавии и Центральной Европы обнаружен на лесных опушках, вдоль дорог и железнодорожных насыпей. На побережьях Северного моря преимущественно встречается в сообществах дюнной растительности *Ammophiletea arenariae* Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946, где может образовывать монодоминатные заросли (Bruun, 2005). Успешнее растет на голых незакрепленных песках и щебнистых почвах, чем в кустарничковых сообществах с плотным мохово-лишайниковым или травяным ярусом. На российской территории на побережье Балтийского моря – это в основном приморские сообщества классов *Artemisietea vulgaris* Lohmeyer et al. in Tx. ex von Rochow 1951, *Honckenyo-Elymetea* Tx. 1966 и *Koelerio-Corynephoretea* Klika in Klika et Novбk 1941 (Бондарева, 2009). Шиповник способен также вторгаться в прибрежные сообщества лугов. Южнее и в континентальных областях произрастает вдоль автомобильных и железных дорог, в старых парках, на пустырях, свалках, по краю кладбищ и дачных участков (Виноградова и др., 2011). В Средней России шиповник морщинистый наиболее часто встречается вдоль железнодорожных магистралей.

Особенности биологии. Кустарник, размножается корневыми отпрысками, корневищами, а также семенами. Легко регенерирует из небольшого отрезка корневища. Может расти в широком диапазоне условий, но предпочитает бедные и кислые почвы (Weidema, 2006). Орнито-, зоо-, антропо- и гидрохор. Имеет сочные мясистые плоды, которые охотно поедаются мелкими млекопитающими и птицами, а также используются человеком (Виноградова и др., 2011).

Влияние вида на другие виды, экосистемы и человека. Инвазии *R. rugosa* в приморские сообщества меняют среду обитания и снижают их разнообразие. Под пологом шиповника морщинистого в первую очередь исчезают светолюбивые виды, сокращается обилие и видовое богатство травянистых видов, мхов и лишайников. На приморских экотопах шиповник может образовывать монодоминантные заросли (Бондарева, 2009). На континентальных территориях конкурентная способность вида низкая, и больших зарослей он не образует (Нотов, 2009).

Может гибридизировать с другими видами роз, в частности на северо-востоке США образует гибрид с *R. blanda*, что может привести в конечном итоге к генетической ассимилляции последнего вида в смешанных популяциях и образованию инвазивных гибридных генотипов (Mercure, Bruneau, 2008).

Шиповник морщинистый способствует закреплению открытых песков на морских побережьях. Цветки и плоды шиповника обладают набором полезных качеств. В цветках содержатся эфирные масла (0,38%), в составе которых имеются цитронеллол, гераниол, нерол, линалоол и эвгенол. Гипантии богаты витаминами С и Р, а также каротиноидами. В орешках содержатся витамины (токоферол, аскорбиновая кислота) и жирные масла (Виноградова, Куклина, 2015).

Контроль. Для небольших площадей можно использовать механическое удаление растений, не только надземной части, но и корневищ. Однако на больших территориях такой способ борьбы является трудоемким и затратным (Weidema, 2006). Для биологического метода борьбы перспективно использование тлей *Myzus japonensis* и *Amphorophora amurensis*, цикадки *Empoasca ussuric*а, мучнистой моли *Notocelia longispina* и ржавчинных грибов *Phragmidium rosae-rugosae* и *P. yezoense*. В качестве превентивной меры предлагается для подвоя садовых роз использовать аборигенные виды шиповников (CABI, 2009).

Авторы: Морозова О.В., Виноградова Ю.К.

Литература

Виноградова Ю.К., Куклина А.Г. Изменчивость морфометрических признаков гипантия *Rosa rugosa* Thunb. во вторичном ареале // Бюл. Гл. ботан. сада. 2015. Вып. 1 (201). С. 52–58.

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.

Бондарева В.В. Экология и синтаксономия приморских растительных сообществ с доминированием *Rosa rugosa* Thunb. и *Hippophaл rhamnoides* L. Автореф. дис. … канд. биол. наук. Тольятти, 2009. 18 с.

Нотов А.А. Адвентивный компонент флоры Тверской области: динамика состава и структуры. Тверь: Тверской гос. ун-т, 2009. 473 с.

Соколов С.Я., Связева О.А., Кубли В.А. Ареалы деревьев и кустарников СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1980. 144 с.

Суткин А.В., Мартусова Е.Г., Краснопевцева А.С., Краснопевцева В.М. Новые данные об адвентивных видах сосудистых растений Республики Бурятия // Turczaninowia. 2016. Т. 19. № 2. С. 82–85.

Bruun H.H. Biological flora of the British Isles. No. 239. *Rosa rugosa* Thunb. ex Murray // Journal of Ecology. 2005. V. 93. № 2. P. 441–470.

CABI. *Rosa rugosa* [original text by N. Pasiecznik. 2009] // Invasive Species Compendium. Wallingford, UK: CAB International. www.cabi.org/isc. Режим доступа: https://www.cabi.org/isc/datasheet/47835 (проверено 2.07.2018).

Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarošík V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grapow L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vilà M., Zikos A., Roy D., Hulme P.E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // Preslia. 2008. V. 80. P. 101–149.

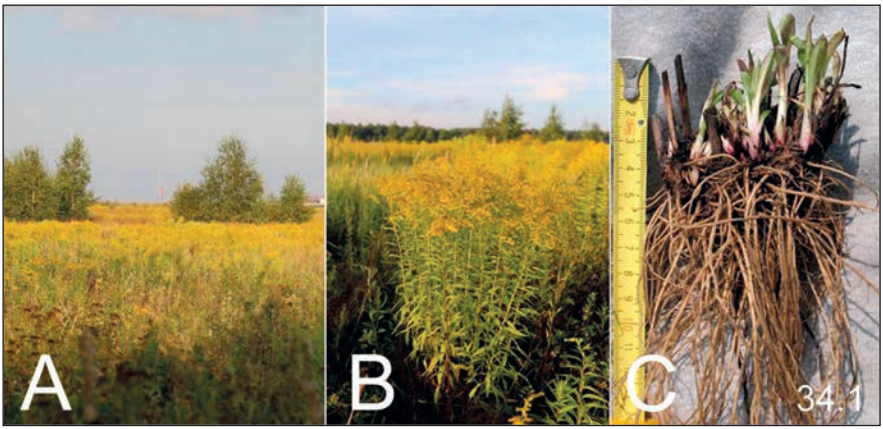
Mercure M., Bruneau A. Hybridization between the escaped *Rosa rugosa* (Rosaceae) and native *R. blanda* in eastern North America // American Journal of Botany. 2008. V. 95. № 5. P. 597–607.

Weidema I. NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet – *Rosa rugosa*. Online Database of the European Network on Invasive Alien Species. NOBANIS, 2006. www.nobanis.org.

34. *Solidago canadensis* L., 1753

Золотарник канадский / Canadian goldenrod

Систематическое положение. Царство – Растения, Plantae. Отдел – Сосудистые, Tracheophyta. Класс – Двудольные, Magnoliopsida. Порядок – Астроцветные, Asterales. Семейство – Астровые, Asteraceae. Вид – Золотарник канадский, *Solidago canadensis.*



Основные синонимы и заметки по систематике. Золотая розга канадская; meadow goldenrod; *Aster canadensis* (L.) Kuntze; *Doria canadensis* (L.) Lunell); *Solidago canadensis* subsp. *altissima* (L.) O. Bolos & Vigo; *S. canadensis* var. *canadensis*; *S. elongata* Nutt.; *S. lepida* DC.

Золотарник канадский – высоковариабельный комплекс видов, который разными исследователями трактуется по-разному. Большинством европейских авторов и здесь рассматривается как *Solidago canadensis* s.l. (incl. *S. altissima* L.).

Нативный ареал. Естественный ареал включает Северную Америку: Канаду, США (восточную часть), Мексику (Weber, 2000; Виноградова и др., 2009).

Современный ареал. Широко распространен в Европе – от Исландии и Скандинавии до Италии и Португалии, область наибольшей инвазионной активности находится в Центральной Европе. Помимо Европы, натурализовался в Азии (в Закавказье, Японии, на Тайване, в Китае, Казахстане, Турции), в Австралии и Новой Зеландии, в Южной Америке (Бразилии), на Гавайских островах. Отмечен как чужеродный вид в Индии и

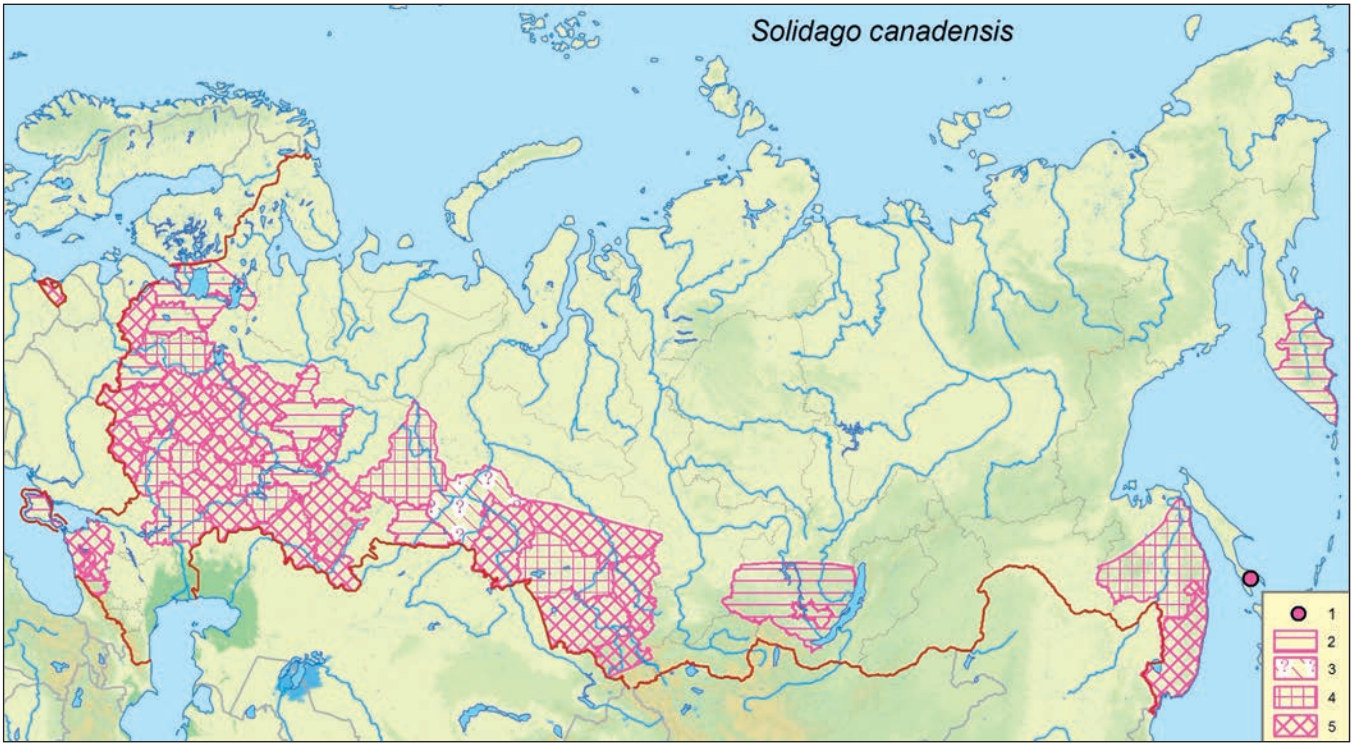


Рис. 34.2. Распространение и инвазионный статус золотарника канадского (*Solidago canadensis*) на территории России. Инвазионный статус вида: 1 — отдельные находки, вид не натурализовался в регионе; 2 — натурализовавшийся; 3 — инвазионный статус не ясен; 4 — инвазионный, расселяется по нарушенным антропогенным местообитаниям; 5 — инвазионный, расселяется по полуестественным и естественным местообитаниям.

Никарагуа (Чёрная книга…, 2016). В Европе встречен в 39 странах, в 28 натурализовался (Lambdon et al., 2008). Вид продолжает расселяться как в Европе, так и в Азии.

В России ареал золотарника канадского занимает европейскую часть (встречается в 39 областях, в 37 натурализовался), юг Сибири, Камчатку, юг Дальнего Востока.

Пути и способы инвазии. Золотарник канадский был интродуцирован из Америки в Европу как декоративное растение, сначала выращивался в ботанических садах и питомниках. В Великобритании культивировался с 1645 г., в 1888 г. найден одичавшим (Online atlas ..., электронный документ). Во второй половине XIX века отмечен одичавшим во многих европейских странах: в 1857 г. в Германии, 1864 г. – в Швеции, 1866 г. – в Дании, 1872 г. – в Польше, 1887 г. – в Норвегии (Виноградова и др., 2009). По-видимому, с середины XIX века началась и натурализация вида в Европе.

В России известен со второй половине XIX в., культивировался в ботанических садах и как декоративное растение. Гербарные сборы на начальном этапе расселения вида практически отсутствуют, поэтому воссоздать реальную картину его распространения проблематично. В Тульской обл. отмечен одичавшим в 1880 г. (MW, Серегин, 2018), Костромской – 1882 г. (MW, Серегин, 2018); в Московской области известен гербарный сбор 1863 г. (MW), но, возможно, он относится к культивируемому растению (Майоров и др., 2012). В Сибири первые упоминания относятся к 1990-х годам, к настоящему времени распространился в большинстве областей юга Сибири (Черная книга…, 2016). На Дальнем Востоке инвазионен на юге. С начала XXI в. золотарник канадский стал внедряться в естественные сообщества.

Широко культивируется как декоративное растение. Семена и корневища могут разносится человеком – с мусором и остатками ненужных растений, при обрезке побегов и корневищ, с грунтом, семена еще и воздушными потоками (анемохория).

Местообитания. В первичном ареале растет на нарушенных землях, заброшенных полях, вдоль дорог, в разреженных лесах. Во вторичном ареале занимает аналогичные местообитания: преимущественно в населенных пунктах и вблизи дорог, на пустырях, свалках, в долинах рек, лесных опушках. В южных регионах заселяет залежи и невозделываемые поля.

Особенности биологии. Многолетнее травянистое растение с клональным ростом, размножается в основном корневищами, а семенами, главным образом, переносится на дальние расстояния. Размер клона может достигать нескольких метров, старые клоны включают до 1 тыс. рамет. По мере

старения клона роль семенного размножения возрастает. Семенная продуктивность высокая: на одном побеге образуется более 10 тыс. семян (Виноградова и др., 2009). Светолюбивое растение, обладает широкой экологической амплитудой в отношении почвенных условий, но предпочитает богатые и глинистые почвы. Благодаря клональному росту образует густые заросли и быстро становится доминантом вторичных сукцессий; число побегов в зарослях золотарника канадского может достигать 309 экз./м^2. Растение выделяет дитерпеноиды, которые ингибируют рост внутри клона как сеянцев самого золотарника, так и других видов (Weber, 2000).

Влияние вида на другие виды, экосистемы и человека. Закрепляется на почвах различного механического состава, в том числе на легких песчаных и тяжелых глинистых, часто образует густые моновидовые заросли, вытесняя аборигенные виды растений. Отмечено ингибирование восстановительной сукцессии на залежах в условиях широколиственно-лесной зоны (в Беларуси) в результате внедрения *S. canadensis*, что выражено в увеличении числа и обилия синантропных видов и их длительном доминировании (Гусев, 2015). Может встречаться в посевах зерновых культур, на заброшенных пастбищах, в лесных питомниках и садах как сорное растение. Плохо поедается скотом.

Хороший медонос, но вкусовое качество меда ниже среднего уровня. Лекарственное растение: применяется в урологии как противовоспалительное средство, а также при заболеваниях печени и кожных болезнях. Растение декоративно, используется в оформлении композиций в садовом стиле и для букетов, в том числе сухих (Виноградова и др., 2009).

Контроль. Вид внесен в Чёрные книги флоры Средней России (Виноградова и др., 2009) и Сибири (Чёрная книга …, 2016). Включен в список инвазионных видов ЕОКЗР: странам, где произрастает *S. canadensis* рекомендовано принять меры по его устранению. Однако его продолжают использовать как декоративное растение, и до сих пор он имеется в каталогах и на интернет-сайтах коммерческих фирм по продаже садоводческой продукции. В России разработанные меры борьбы отсутствуют.

Один из способов борьбы – скашивание два раза в год в мае и августе и перекапывание почвы. После такой обработки рекомендовано накрыть обрабатываемую территорию полимерной пленкой, однако такой способ уничтожает также естественную растительность (Weber, 2000). Возможно применение гербицидов (глифосфата, пиклорама, имазапира), что эффективно только для наиболее чувствительных к ним молодых растений высотой не более 10–15 см (CABI, 2018).

Авторы: Морозова О.В., Виноградова Ю.К.

Литература

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2009. 502 с.

Гусев А.П. Воздействие инвазии золотарника канадского (*Solidago canadensis* L.) на восстановительную сукцессию на залежах (юго-восток Беларуси) // Российский журнал биологических инвазий. 2015. № 1. С. 10–16.

Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В. Адвентивная флора Москвы и Московской области. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 412 с.

Серегин А. П. (ред.) Депозитарий живых систем "Ноев Ковчег" (направление "Растения"): Электронный ресурс. М.: МГУ, 2017. Режим доступа: https://plant.depo.msu.ru/open/public/scan.jpg?pcode=MW0532139, https://plant.depo.msu.ru/open/public/scan.jpg?pcode=MW0532170 (проверено 4.07.2018).

Чёрная Книга флоры Сибири / науч. ред. Ю.К. Виноградова, отв. ред. А.Н. Куприянов / Рос. акад. наук, Сиб. отд-ние; ФИЦ Угля и углехимии [и др.]. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2016. 440 с.

CABI. *Solidago canadensis* [original text by I. Popay, Parker C.] // Invasive Species Compendium. Wallingford, UK: CAB International, 2018. Режим доступа: www.cabi.org/isc (проверено 4.07.2018).

Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarošík V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grapow L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vilà M., Zikos A., Roy D., Hulme P.E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // Preslia. 2008. V. 80. P. 101–149.

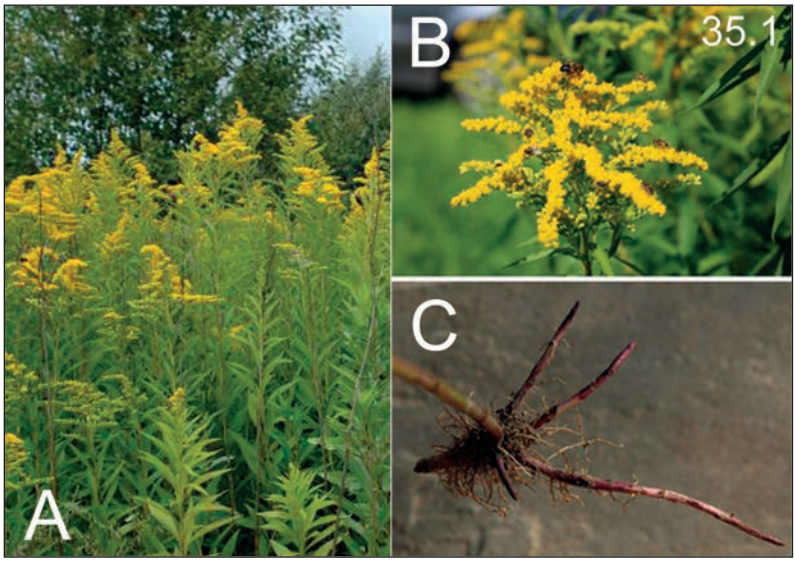
Online atlas of the British and Irish flora. *Solidago canadensis.* Электронный документ. Режим доступа: https://www.brc.ac.uk/plantatlas/plant/solidago-canadensis (проверено 4.07.2018).

Weber E. Biological flora of Central Europe: *Solidago altissima* L. // Flora. 2000. V. 195. P. 123–134.

35. *Solidago gigantea* Ait., 1789

Золотарник гигантский / Giant goldenrod

Систематическое положение. Царство – Растения, Plantae. Отдел – Сосудистые, Tracheophyta. Класс – Двудольные, Magnoliopsida. Порядок – Астроцветные, Asterales. Семейство – Астровые, Asteraceae. Вид – Золотарник гигантский, *Solidago gigantea.*



Основные синонимы. Золотая розга гигантская; *Solidago dumetorum* Lunell; *S. serotinoides* A.Löve & D.Löve; *S. serotina* Aiton; *S. shinnersii* (Beaudry) Beaudr; *S.* × *leiophallax* Friesner; *S. pitcheri* Nutt.

Нативный ареал. Произрастает по всей Северной Америке южнее 55° с.ш., за исключением штата Аризона. Отмечен определенный характер распределения цитотипов: диплоидная форма тяготеет к востоку гор Аппалачи, тетраплоидная форма распространена по восточной лесной территории, гексаплоидная форма тяготеет к прериям (Виноградова и др., 2009).

Современный ареал. Золотарник гигантский по североамериканскому материку распространился до Мексики, найден на Гавайских о-вах. Расселился в Европе, Азии (Японии, Корее), Австралии, Новой Зеландии. Недавно найден натурализовавшимся в Южной Африке (ЮАР) (Kalwij et al.,

Рис. 35.2. Распространение и инвазионный статус золотарника гигантского (*Solidago gigantea*) на территории России. Инвазионный статус вида: 1 — отдельные находки, вид не натурализовался в регионе; 2 — натурализовавшийся; 3 — инвазионный статус не ясен; 4 — инвазионный, расселяется по нарушенным антропогенным местообитаниям; 5 — инвазионный, расселяется по полуестественным и естественным местообитаниям.

2014). Известен на Азорских островах. В Европе распространен в 35 странах от севера Испании до Восточной Европы и от Северной Италии до юга Скандинавии (от 42 до 63° с.ш.), в 25 странах натурализовался, ожидается дальнейшее расширение его границ в восточном направлении (Lambdon et al., 2008). *S. gigantea* произрастает, главным образом, ниже 1200 м над ур. м., но может иногда наблюдаться на больших высотах.

В России расселился на европейской территории (отмечен в 32 областях, натурализовался в 26), на юге Сибири и Дальнего Востока (в Хабаровском крае и в Приморье). Как дичающее растение встречается по всей Средней России. В последнее десятилетие активно внедряется в естественные сообщества. Массовые заросли *S. gigantea* отмечены в Калужской, Курской и Московской областях.

Пути и способы инвазии. *S. gigantea* интродуцирован в Европу как декоративное растение и пользовался большим успехом у садовников из-за легкости выращивания. Впервые стал выращиваться в Ботаническом саду Лондона в 1758 г. Вскоре был отмечен в садах и питомниках континентальной Европы, но происхождение этих инициальных популяций остается неизвестным. Вид стал расселяться приблизительно через 100 лет: первое упоминание о саморасселении *S. gigantea* в Германии датируется 1832 г., в Австрии –1857 г., в Великобритании одичавшим найден в 1916 г. На основании гербарных образцов и литературных источников можно утверждать, что скорость экспансии составляла около 910 км^2/год (Weber, Jacobs, 2005; Виноградова и др., 2009).

Для России точную дату появления вида указать проблематично из-за того, что вид плохо отличали от *S. canadensis*. В Европейской России один из первых гербарных сборов сделан в Воронеже в 1868 г. (MW) (Серегин, 2017). В Сибири найден в 2007 г. в Томской области (Эбель, 2010), указан также для Курганской области (Науменко, 2008).

При натурализации *S. gigantea* вначале захватывает рудеральные нарушенные территории – берега рек, обочины автомобильных и железных дорог. С конца XIX в. золотарник гигантский также закрепился в полуестественных и естественных местообитаниях. Урбанизация, строительство автомобильных и железных дорог, заброшенные поля способствуют распространению вида. Избавление от садового мусора (удаление растений с дачных участков) и выращивание золотарника как медоносного растения также содействуют его инвазии в новые места обитания. По сравнению с другими видами золотарника, интродуцированными в Европе, скорость распространения *S. gigantea* оказалась наиболее высокой, и сегодня вид обоснованно относится к одним из наиболее агрессивных инвазионных растений Европы.

S. gigantea может увеличивать захваченные площади как с помощью семян, которые ветер разносит на далекие расстояния, так и с помощью фрагментов корневищ, которые переносятся водными потоками и легко укореняются.

Местообитание. В естественном ареале *S. gigantea* растет в сообществах прерий и заливных лугов. Это высокотолерантный вид, не требовательный к свету, влажности почвы, содержанию питательных веществ, температуре и pH-фактору. Хотя *S. gigantea* предпочитает богатые и достаточно увлажненные почвы, он встречается на различных по структуре грунтах и на разных типах почв. Наилучшего развития *S. gigantea* достигает в прибрежных местообитаниях и на топких местах, но растет также и в сухих местах, таких как обочины автомобильных дорог и ж.-д. насыпи (Weber, Jacobs, 2005).

Во вторичном ареале в Европе *S. gigantea* занимает схожие экологические ниши. Произрастает, главным образом, в местообитаниях, богатых азотом, но также найден на относительно бедных питательными веществами участках – пустырях и обочинах дорог. В сырых и влажных местообитаниях жизненность выше, чем в сухих местах, и часто этот вид образует плотные одновидовые клоновые насаждения, внутри которых практически нет сеянцев, а потому исследователи предполагают, что семена служат, главным образом, для распространения на дальние расстояния и заселения новых мест (Виноградова и др., 2009).

Особенности биологии. Многолетнее травянистое растение, размножается вегетативно (корневищами) и семенами, при вегетативном разрастании образует клон (Виноградова и др., 2009). Корневища довольно длинные и сильно ветвятся, таким образом, популяции состоят из нескольких или многих смешивающихся рамет. В одной ramete за вегетационный сезон формируется от 5 до 55 корневищ. Большое число почек на корневищах позволяет растениям быстро повторно отрастать после повреждений. Число ростовых почек на корневищах у *S. gigantea* в 10 раз выше, чем у *S. canadensis*, и это в какой-то мере объясняет успешность колонизации *S. gigantea*. Кроме того, корневища *S. gigantea* в среднем намного более длинные; таким образом, вид может покрыть большие площади и расширить размер участка, захваченный популяцией, за относительно более короткий промежуток времени. На некосимом заливном лугу в Швейцарии площадь популяции за счет роста клонов увеличивалась на 0.3–0.8 м/год (Weber, Jacobs, 2005). Плотность побегов в клоне составляет 30–170 шт/м^2. На недавно заброшенных полях индивидуальные клоны часто легко различимы и достигают диаметра 2–5 м. Крупные старые клоны могут состоять из 1 тыс. рамет. В благоприятных условиях отдельный генеративный побег продуцирует до 19 тыс.

семянок. Семена легко разносит ветер, но большинство семянок остаются на стебле в течение зимы. Всхожесть семян *S. gigantea* может составлять 100% (Виноградова и др., 2009).

Влияние вида на другие виды, экосистемы и человека. Единожды обосновавшись на новой территории, *S. gigantea* очень скоро становится доминантом благодаря быстрому росту клонов и высокой конкурентоспособности. В результате инвазии гигантского золотарника в фитоценозы аборигенные виды, как правило, вытесняются, и образуются монодоминантные растительные сообщества различной видовой насыщенности. Рудеральные местообитания обычно явно сокращают видовое разнообразие после внедрения в них золотарника. На богатых видами суходольных лугах экологическое воздействие может быть еще более серьезным. На лугах с золотарником в среднем отмечается 12.5 вида, что заметно ниже, чем в таких же местообитаниях без золотарников, где среднее число видов 22.9 (Виноградова и др., 2009).

В Европе *S. gigantea* выращивают как декоративное растение. Этот вид славится как медонос и пергонос, а когда-то ценился также красильщиками, извлекавшими из травы и цветков желтую и коричневую краски. Траву эту игнорируют домашние животные, хотя дикие ее как будто поедают. Часть источников указывает на токсичность растения.

S. gigantea – лекарственное растение, надземная часть которого содержит ценные действующие вещества: эфирное масло, дубильные вещества, горечи, сапонины и флавоноиды. Используется для лечения болезней мочевого пузыря и почек. Кроме того, *S. gigantea* может оказывать стимулирующее воздействие на обмен веществ, быть эффективной при кожных болезнях, а также при заболеваниях печени. В многочисленные чаи (особенно от ревматизма, подагры, а также так называемые кровоочистительные) как компонент входит и золотарник. Существенных различий по содержанию фенольных соединений и кремния между инвазионными золотарниками и аборигенной *S. virgaurea,* входящей в Государственный реестр лекарственных средств, не выявлено, что позволяет прогнозировать успешность применения *S. gigantea* для фармацевтических целей.

Контроль. Вид внесен в Чёрную книгу флоры Средней России (Виноградова и др., 2009). Включен в список инвазионных видов ЕОКЗР. Эффективными мерами являются механический контроль и применение гербицидов. Как и *S. canadensis*, молодые особи вида чувствительны к гербицидам (раундапу). Механическое скашивание необходимо проводить не менее двух раз за сезон (CABI, 2018).

Авторы: Морозова О.В., Виноградова Ю.К.

Литература

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2009. 502 с.

Науменко Н.И. Флора и растительность Южного Зауралья: Монография. Курган: Издательство Курганского ун-та, 2008. 512 с.

Серегин А.П. (ред.). Образец MW0532228. Депозитарий живых систем "Ноев Ковчег" (направление "Растения"): Электронный ресурс. М.: МГУ, 2017. Режим доступа: https://plant.depo.msu.ru/open/public/scan.jpg?pcode=MW0532228 (проверено 4.07.2018).

Эбель А.Л. Новые и редкие для Томской области виды адвентивных растений // Turczaninowia. 2010. Т. 13. № 3. С. 96–102.

CABI. *Solidago gigantea* [original text by Meyer G.] // Invasive Species Compendium. Wallingford, UK: CAB International, 2018. Режим доступа: www.cabi.org/isc (проверено 4.07.2018).

Kalwij J.M., Steyn C., le Roux P.C. Repeated monitoring as an effective early detection means: first records of naturalised *Solidago gigantea* Aiton (Asteraceae) in southern Africa // South African Journal of Botany. 2014. V. 93. P. 204–206.

Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarošík V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grapow L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vilà M., Zikos A., Roy D., Hulme P.E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // Preslia. 2008. V. 80. P. 101–149.

Weber E., Jacobs G. Biological flora of central Europe: *Solidago gigantea* Aiton // Flora. 2005. V. 200. P. 109–118.

36. *Symphyotrichum* × *salignum* (Willd.) G.L. Nesom, 1995

Американская астра ивовая / Common Michaelmas daisy

Систематическое положение. Царство – Растения, Plantae. Отдел – Сосудистые, Tracheophyta. Класс – Двудольные, Magnoliopsida. Порядок – Астроцветные, Asterales. Семейство – Астровые, Asteraceae. Вид – Американская астра ивовая, *Symphyotrichum* × *salignum.*

Основные синонимы и заметки по систематике. Симфиотрихум иволистный, астра иволистная; Videaster; *Aster auriculatus* Schloss. ex Nyman; *A. frutetorum* Wimm. ex Nyman; *A. hungaricus* Poir.; *A. lanceolatus* × *A. novi-belgii*; *A. leiophyllus* Schloss. & Vuk.; *A. salicifolius* Scholler; *A. salicifolius* f. *salicifolius*; *A. salicinus* Nees; *A. salignus* Willd.; *A.* × *salignus* Wild.; *Symphyotrichum salignum* (Willd.) G.L. Nesom; Американская астра ивовая – гибридогенный вид. Родительские виды: *Symphyotrichum lanceolatum* и *S. novi-belgii.*

Нативный ареал. Как гибридогенный возник в Европе. Естественный ареал обоих родительских видов – в Северной Америке, но *S. novi-belgii* распространен лишь на восточном побережье, где ареалы родительских видов перекрываются. Тем не менее, непосредственно в Северной Америке *S.* × *salignum* пока не обнаружен, хотя его находки возможны (Виноградова и др., 2009).

Современный ареал. Американская астра ивовая распространена, в основном, в Европе: Атлантической, Северной, Центральной, Южной (в Италии) и Восточной. На востоке отмечена в Беларуси, где широко распространена (Дубовик и др., 2012), Молдове, Украине, Европейской России. В Европе встречается в 30 странах, в 19 натурализовалась (Lambdon et al., 2009). В странах Южной Европы и некоторых регионах Северной Европы – случайный вид. В Азии найден на территории Казахстана.

Рис. 36.2. Распространение и инвазионный статус американской астры ивовой (*Symphyotrichum × salignum*) на территории России. Инвазионный статус: 1 — отдельные находки, не натурализовался в регионе; 2 — натурализовавшийся; 3 — инвазионный статус не ясен; 4 — инвазионный, расселяется по нарушенным антропогенным местообитаниям; 5 — инвазионный, расселяется по полуестественным и естественным местообитания.

В России достоверные находки – в её европейской части. Сведения об обнаружении этого вида в Западной Сибири (г. Тюмень, Цвелев, 1994) сибирскими ботаниками не подтверждены. В Европейской России в настоящее время отмечен в 28 областях, в большинстве областей (23) натурализовался (Морозова и др., 2013), в 15 из них является инвазионным видом: в четырех областях (Брянской, Калужской, Липецкой, Рязанской) отмечен как трансформер (вид-эдификатор, ключевой вид), в десяти субъектах федерации (Белгородской, Воронежской, Курской, Псковской, Республике Мордовии, Саратовской, Тверской, Тульской, Удмуртской Республике, Ярославской) – внедряется в естественные и полуестественные сообщества, в одной области (Пензенской) распространен только по нарушенным местообитаниям.

Пути и способы инвазии. Декоративное растение, широко используется дачниками и садоводами. Это длиннокорневищный многолетник, который в культуре размножают делением куста и фрагментами корневищ, остатки корневища могут попадать в нарушенные местообитания при прополке растений.

Первые находки в Европе отмечены с конца XVIII в.: по базе данных BioFlor (Kühn, Klotz, 2002) в Центральной Европе с 1787 по 1880 гг. В Великобритании культивировался с 1815 г., а первая находка датирована 1867 г. (Online atlas …, электронный документ), в Бельгии найден в 1861 г. (Verloove, 2006). Первая находка в России – в 1866 г. в Петербургской губернии (MW).

Местообитание. Встречается преимущественно по нарушенным местообитаниям: залежам, пустырям, вдоль дорог, возле дачных участков, в населенных пунктах. На юге Калужской области отмечено разрастание в благоприятных местообитаниях близ мест культивирования в прошлом, например, на сыроватых лугах, возле заброшенных поселений (Решетникова, 2016). В южных регионах Европейской России, например в Воронежской области, американская астра ивовая в последнее время активно разрастается на степных склонах с карбонатными почвами (Стародубцева и др., 2014). В некоторых областях Северо-Запада России и Средней России отмечена по берегам рек и сырым лугам (Виноградова и др., 2009; Решетникова, 2016), аналогичные местообитания приводятся для европейских стран. Однако в последних работах с применением молекулярно-генетического анализа показано, что в ряде мест этот вид могли не отличать от *S. lanceolatum*, и он не найден по берегам некоторых рек, например в Нидерландах и Германии, где отмечены другие американские астры (Dirkse et al., 2014). В Латвии распространение *S.* × *salignum* также должно быть уточнено. Ранее этот вид здесь считался инвазионным (Priede, 2009), од-

нако большинство находок может относиться к *S. lanceolatum* (Gudžinskas, Petrulaitis, 2016).

Особенности биологии. Длиннокорневищное растение, образует многолетние клоны. Семенное размножение на территории Европейской России не отмечено (Виноградова и др., 2009), размножается вегетативно фрагментами корневищ.

Влияние вида на другие виды, экосистемы и человека. Монодоминантные группировки *S.* × *salignum* замедляют процесс зарастания заброшенных пашен аборигенными видами (Виноградова и др., 2009), могут оказывать влияние на видовой состав почвенных дрожжевых комплексов, сокращая их таксономическое и экологическое разнообразие (Глушакова и др., 2016). Растение может вызывать поллиноз, и вследствие позднего цветения (в августе-октябре), продлевает неблагоприятный для аллергиков период (Виноградова, Куклина, 2016).

Контроль. Вид внесен в Чёрную книгу флоры Средней России (Виноградова и др., 2009). Специальные меры борьбы не разработаны.

Автор: Морозова О.В.

Литература

Виноградова Ю.К., Куклина А.Г. Календарь цветения и морфометрические признаки пыльцы некоторых инвазионных видов растений в Средней России // Hortus Botanicus. 2016. № 11. С. 46–58.

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2009. 502 с.

Глушакова А.М., Качалкин А.В., Чернов И.Ю. Воздействие инвазии *Aster x salignus* Willd. на разнообразие почвенных дрожжевых сообществ // Почвоведение. 2016. № 7. С. 857–861.

Дубовик Д.В., Скуратович А.Н., Третьяков Д.И. Инвазионные виды во флоре Беларуси // Проблемы сохранения биологического разнообразия и использования биологических ресурсов: материалы II международной научно-практической конференции. Минск: Минсктиппроект, 2012. С.443–446.

Решетникова Н.М. Динамика флоры средней полосы Европейской части России за последние 100 лет на примере Калужской области. Дисс. … докт. биол. наук. М. 2016. 599 с.

Стародубцева Е.А., Морозова О.В., Григорьевская А.Я. Материалы к «Черной книге Воронежской области» // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 2. С. 133–149.

Цвелев Н.Н. Триба 6. Astereae Cass. // Флора европейской части СССР. Т. VII. Отв. ред. Н.Н. Цвелев. СПб.: Наука, 1994. С. 174–206.

Dirkse G.M., Duistermaat H., Zonneveld B.J.M. Morphology and genome weight of Symphyotrichum species (Asteraceae) along rivers in the Netherlands // Gorteria. 2014. V. 4. № 4. P. 134–142.

Gudžinskas Z., Petrulaitis L. New alien plant species recorded in the southern regions of Latvia // Botanica Lithuanica. 2016. V. 22. № 2. P. 153–160.
Kühn I., Klotz S. *Aster* × *salignus*. Status (Электронный документ) // BIOLFLOR – Eine Datenbank mit biologisch-ökologischen Merkmalen zur Flora von Deutschland. 2002. Режим доступа: http://www2.ufz.de/biolflor/taxonomie/taxonomie.jsp?action=filter&ID_Familie=-1&ID_Gattung=87&ID_Taxonomie=343 (проверено 11.12.2017).
Online atlas of the British and Irish flora. *Aster-lanceolatus* × *novi-belgii* (*A.* × *salignus*) (Электронный документ). Режим доступа: https://www.brc.ac.uk/plantatlas/plant/aster-lanceolatus-x-novi-belgii-x-salignus (проверено 9.12.2017).
Priede A. Invazīvie neofīti Latvijas florā: izplatība un dinamika. Rīga: Latvijas Universitāte, 2009. 127 s.
Verloove F. Catalogue of neophytes in Belgium (1800-2005) // Scripta Botanica Belgica. 2006. V. 39. 89 p.

37. *Xanthoxalis stricta* (L.) Small, 1903

Желтокислица прямостебельная / Yellow wood sorrel

Систематическое положение. Царство – Растения, Plantae. Отдел – Сосудистые, Tracheophyta Класс – Двудольные, Magnoliopsida. Порядок – Кисличноцветные, Oxalidales. Семейство – Кисличные, Oxalidaceae. Вид – Желтокислица прямостебельная, *Xanthoxalis stricta.*

Основные синонимы. Yellow woodsorrel; common yellow oxalis; erect woodsorrel; sheep sorrel; sourgrass; tall wood-sorrel; toad sorrel; upright yellow wood-sorrel; upright yellow woodsorrel; *Acetosella chinensis* (Haw. ex G.Don) Kuntze*; Ceratoxalis cymosa* Lunell; *Oxalis bushii* Small; *O. chinensis* Haw. ex G. Don; *O. coloradensis* Rydb.; *O. cymosa* Small; *O. europaea* Jord.; *O. fontana* Bunge; *O. interior* (Small) R. Knuth; *O. navieri* Jord.; *O. repens* var. *stricta* Hatus.; *O. shinanoensis* T. Itô; *O. stricta* L.; *Xanthoxalis bushii* (Small) Small; *X. cymosa* (Small) Small; *X. europaea* (Jord.) Moldenke; *X. fontana* (Bunge) Holub; *X. interior* Small.

Нативный ареал. Северная Америка (США – преобладает в восточной части, восток Канады) и Центральная Америка.

Современный ареал. Вторичный ареал включает Канаду (центральную и западную части), Европу, Азию (Китай, Корею, Японию). В Европе распространена в 37 странах, в основном в умеренных областях, в 22 странах натурализовалась (Lambdon et al., 2008).

В России встречается в основном в европейской части, на Урале и в Приуралье. В этих регионах отмечена в 31 области, в 23 из них натурализовалась. Найдена на Дальнем Востоке (на Сахалине). В последние два десятилетия обнаружена в Сибири: Республике Алтай (Эбель, 2008), Алтайской крае (Силантьева, 2006), Томской (Эбель, 2010), Курганской (Науменко, 2005), Новосибирской (Ломоносова, Сухоруков, 2000) областях.

Рис. 37.2. Распространение и инвазионный статус желтокислицы прямостебельной (*Xanthoxalis stricta*) на территории России. Инвазионный статус вида: 1 — отдельные находки, вид не натурализовался в регионе; 2 — натурализовавшийся; 3 — инвазионный статус не ясен; 4 — инвазионный, расселяется по нарушенным антропогенным местообитаниям; 5 — инвазионный, расселяется по полуестественным и естественным местообитаниям.

Пути и способы инвазии. Первые находки в Европе сделаны в основном в первой половине XIX в., хотя выращивалась ранее, например, в Великобритании с 1658 г. Как одичалое растение найдена в Бельгии в 1792 г. (Verloove, 2006), в Германии – в 1807 г. (Kühn, Klotz, 2002), в Великобритании – в 1823 г. (Online atlas ..., электронный документ). Первая находка в России зафиксирована в 1868 г. (гербарный сбор Арефьева) в огороде: вид найден либо под Серпуховым, либо, по мнению А.И. Петунникова (1896, цит. по: Майоров и др., 2012), в Москве на территории Новодевичьего монастыря (Майоров и др., 2012).

Выращивается как декоративное растение. Заносится с семенами декоративных растений и с почвой для рассады. Из мест интродукции распространяется семенным путем, семена могут разноситься человеком и животными.

Местообитание. В естественном ареале растет на опушках, среди высокотравья по краям лесных участков из *Tilia americana*, *Fraxinus* sp. и *Alnus* sp., а также на нарушенных местообитаниях – на полях, обочинах дорог, в огородах и садах (Lovet Doust et al., 1985). Во вторичном ареале встречается в старых парках, садах, на огородах, по нарушенным и сорным местам, реже – на газонах. Найдена на полях, песках и галечниках (Виноградова и др., 2009). В Воронежском заповеднике распространена на нарушенных участках по обочинам лесных дорог, используя порой кабанов, проникает в луговые сообщества (Стародубцева и др., 2014).

Особенности биологии. Размножается вегетативно и семенами. Вегетативное размножение происходит с помощью почек, которые образуются на корневищах, за один вегетационный сезон на участке 1 м^2 может образовываться до 1099 почек. Одно растение образует более 1000 семян (Рохлова, 2014). Семена с силой разбрасываются из зрелых коробочек при любом прикосновении и легко прилипают к любой поверхности (Виноградова и др., 2009).

Влияние вида на другие виды, экосистемы и человека. Сорняк сельскохозяйственных культур, в США и Канаде засоряет кукурузные поля. На нарушенных местообитаниях может образовывать сплошной покров, засоряя цветники, палисадники, огороды.

Все части растения съедобны, содержат витамин С, кислица может использоваться как противоцинготное, для снятия жара, при гипертонии, диабете, ознобе. В связи с большим содержанием аскорбиновой и яблочной кислот не рекомендуется к употреблению при ревматизме и артрите.

Контроль. Вид внесен в Чёрную книгу флоры Средней России (Виноградова и др., 2009). В США для удаления вида на кукурузных полях применяют гербициды (мезотрион, «арсенал») (Виноградова и др., 2009).

Автор: Морозова О.В.

Литература

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2009. 502 с.

Ломоносова М.Н., Сухоруков А.П. Флористические находки в Южной Сибири // Turczaninowia. 2000. Т. 3. № 4. С. 64–66.

Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В. Адвентивная флора Москвы и Московской области. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 412 с.

Науменко Н.И. Адвентивный компонент флоры Южного Зауралья // Вестник Удмуртского университета. 2005. № 10. С. 3–16.

Рохлова Е.Л. Натурализация травянистых интродуцентов в условиях Южной Карелии. Автореф. дис. … канд. биол. наук. Петрозаводск, 2014. 23 с.

Силантьева М.М. Конспект флоры Алтайского края: монография. Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2006. 392 с.

Стародубцева Е. А., Морозова О. В., Григорьевская А. Я. Материалы к «Черной книге Воронежской области» // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 2. С. 133–149.

Эбель А.Л. Новые и редкие виды цветковых растений для флоры Алтайской горной страны // Turczaninowia. 2008. Т. 11. № 4. С. 77–85.

Эбель А.Л. Новые и редкие для Томской области адвентивные виды растений // Turczaninowia. 2010. Т. 13. № 3. С. 96–102.

Kühn I., Klotz S. Oxalis stricta. Status (Электронный документ) // BIOLFLOR – Eine Datenbank mit biologisch-ökologischen Merkmalen zur Flora von Deutschland. 2002. Режим доступа: http://www2.ufz.de/biolflor/taxonomie/taxonomie.jsp?action=filter&ID_Familie=-1&ID_Gattung=565&ID_Taxonomie=2210.

Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarošík V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grapow L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vilà M., Zikos A., Roy D., Hulme P.E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // Preslia. 2008. V. 80. P. 101–149.

Lovet Doust L., MacKinnon A., Lovet Doust J. Biology of Canadian Weeds. 71. *Oxalis stricta* L., *O. corniculata* L., *O. dillenii* Jacq. ssp. *dillenii* and *O. dillenii* Jacq. ssp. *filipes* (Small) Eiten. // Can. J. Plant Sci. 1985. V. 65. P. 691–709.

Online atlas of the British and Irish flora. *Oxalis stricta* (Электронный документ). Режим доступа: https://www.brc.ac.uk/plantatlas/plant/oxalis-stricta (проверено 9.12.2017).

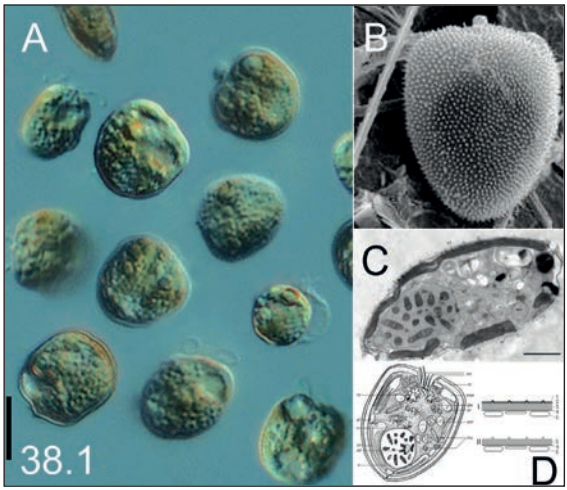
Verloove F. Catalogue of neophytes in Belgium (1800-2005) // Scripta Botanica Belgica. 2006. V. 39. 89 p.

АЛЬВЕОЛЯТЫ

38. *Prorocentrum minimum* (Pavillard, 1916) J.Schiller, 1933

Жгутиконосцы-динофлагелляты / Dinoflagellates

Систематическое положение. Супергруппа (Царство) – Альвеоляты, Alveolata. Тип – Динофлагелляты, Dinoflagellata. Класс – Динофитовые, Dinophyceae. Отряд – Пророцентровые, Prorocentrales. Семейство – Пророцентрации, Prorocentraceae. Род – Пророцентрум, *Prorocentrum.* Вид – *Prorocentrum minimum*.



Основные синонимы. Пророцентрум, *Prorocentrum triangulatum* Martin, 1929; *Exuviaella minima* Schiller, 1933; *Exuviaella marie-lebouriae* Parke & Ballantine, 1957; *Prorocentrum marielebouriae* (Parke & Ballantine) A.R.Loeblich III, 1970; *Prorocentrum cordatum* (Ostenfeld) J.D.Dodge, 1975.

Нативный ареал. Вид описан из Лионского залива (Средиземное море, южное побережье Франции). Космополит, расширяющий свой ареал. Регион происхождения вида неизвестен.

Современный ареал. Распространение всесветное. Особенно широко представлен в северном полушарии в прибрежных водах умеренной и субтропической зоны: в северной части Тихого и Атлантического океанов. В Атлантическом океане – у восточного и южного побережья США: в Чесапикском и Мексиканском заливах; в Карибском море. В северо-восточной Атлантике – от Норвегии до Португалии, включая побережья Северного и

Рис. 38.2. Распространение *Prorocentrum minimum* в Евразии. Места находок: 1 – по GBIF.org (21st October 2018) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.ctsyya); 2 – по литературным данным (см. текст); 3 – в акваториях морей.

Балтийского морей. Зарегистрирован вблизи Великобритании, в проливе Ла-Манш. В Средиземном море известен у берегов Франции, в Адриатическом море. В Черном море впервые найден у берегов Румынии. Обитает в Азовском, Каспийском и Аральском морях (Marazoviж et al., 1990).

В Тихом океане: у восточных берегов Евразии (от России до Вьетнама, включая Японию, Китай, Тайвань), западных берегов Северной Америки (от Канады до Мексики). Обитает у берегов Филиппинских островов, Австралии и Новой Зеландии. В Дальневосточных морях России зарегистрирован в Беринговом море у берегов Камчатки и в Охотском море; дает наибольшие вспышки цветения в Амурском заливе Японского моря и у берегов Японии (Orlova et al., 2014).

В Арктическом бассейне: в Онежском и Двинском заливах Белого моря (Ильяш и др., 2003).

Известен в тропических водах у берегов Пакистана; в Оманском заливе Аравийского моря (Al-Hashmi et al., 2015). Учитывая всесветное распространение *Prorocentrum minimum*, относительно редкая встречаемость этого вида у берегов Африки и Южной Америки объясняется, скорее всего, отсутствием регулярных исследований и мониторинговых наблюдений в этих регионах (Heil et al., 2005).

Пути и способы инвазии. Находки *P. minimum* в хронологическом порядке следуют так: вдоль румынского берега Чёрного моря известен с 1950-х гг.; в Северном море впервые обнаружен у берегов Нидерландов в 1976 г., затем у берегов Норвегии; в Датских проливах с 1979 г.; в Балтийском море с 1981 г. В Средиземном море первые цветения зарегистрированы у берегов Франции в 1970 г., с 1983 г. распространен в Адриатическом море.

Одна из относительно недавних инвазий *P. minimum* в Европе – проникновение в Балтийское море. После массового цветения в проливе Скагеррак в 1979 г. этот вид был впервые зарегистрирован в водах западной части Балтийского моря в 1981 г. (Edler et al., 1982). К 1999 г. *P. minimum* распространился практически по всей акватории Балтики (за исключением Ботнического залива), достигнув на северо-востоке сильно распресненных районов Финского залива (Hajdu et al., 2000, 2005). Наиболее распространенные векторы инвазии: с балластными водами грузовых судов и при интенсификации развития аквакультуры, особенно в условиях эвтрофирования прибрежных вод морей.

Местообитание. Эти динофлагелляты обычно встречаются в морских и солоноватых водах в зонах умеренного климата, в субтропических, реже тропических районах. *P. minimum* присутствует в планктоне во все сезоны года. В основном формирует «цветения» в прибрежных водах морей, в

эстуариях и устьях рек, заливах и фьордах, характеризующихся повышенным содержанием биогенных веществ в воде в результате антропогенного воздействия, но может развиваться в больших количествах и в олиготрофных водах пелагиали открытой части морей. Вид с широкой экологической пластичностью: в природе обитает при температуре воды в диапазоне 3–31 °С и солености 2–37‰ (Berland, Grzebyk, 1991; Telesh et al., 2016). Вспышки массового размножения *P. minimum* («красные приливы») коррелируют с поступлением в воду органических соединений азота (Hajdu et al., 2005).

Особенности биологии. Динофлагелляты *Prorocentrum minimum* – одноклеточные свободноживущие, планктонные, потенциально токсичные армированные жгутиконосцы. Для этого вида характерна ярко выраженная морфологическая изменчивость (Olenina et al., 2016). Клетки мелкие (длина 14–22 мкм, ширина 10–15 мкм), уплощенные, имеют 2 жгутика, 2 крупные текальные пластинки, которые в виде створок окружают клетку, и 8 мелких апикальных пластинок в зоне жгутикового кармана (Бердиева и др., 2016). Форма *P. minimum* варьирует от почти круглой или овальной до сердцевидной и треугольной. Вид обладает многими типичными морфологическими, ультраструктурными и биохимическими особенностями, свойственными динофлагеллятам (Околодков, 2011), а также рядом уникальных свойств. Популяции *Prorocentrum minimum* характеризуются высокими скоростями роста. Клетки обычно размножаются простым делением, однако обнаружена возможность перехода к половому процессу в жизненном цикле *P. minimum* в условиях дефицита питательных веществ (Skarlato et al., 2018b). Эти жгутиконосцы – преимущественно фотосинтезирующие организмы, но они способны к миксотрофии (Stoecker et al., 1997; Burkholder et al., 2008), т.е. могут питаться как неорганическими соединениями (азотом в виде нитратов, растворенных в воде), так и органическими субстратами (например, мочевиной, которая входит в состав удобрений и попадает в водоем со сточными водами). Если в воде появляется мочевина, то значительная часть клеток *P. minimum* быстро переключается на ее утилизацию. Обнаружена высокая гетерогенность популяции *P. minimum* по предпочтению клетками разных питательных субстратов и скорости их потребления; экспериментально установлено ингибирование поглощения нитратов клетками в присутствии мочевины; оценен вклад органических и неорганических субстратов в миксотрофное питание этих инвазийных динофлагеллят, обеспечивающее им преимущество над аборигенными видами в условиях антропогенного эвтрофирования водоемов (Matantseva et al., 2016). Методами физико-химической биологии и водной экологии выявлены адаптационные стратегии *P. minimum*: продемон-

стрирована устойчивость жизненного цикла жгутиконосцев к внешним воздействиям и обнаружено повышение синтеза ДНК и РНК клетками в ответ на стресс – изменение температуры и солености воды (Skarlato et al., 2018a). Эти уникальные особенности позволяют вселенцу *P. minimum* получать конкурентное преимущество над другими видами, в том числе и близкородственными, что способствует его распространению в новые местообитания и вспышкам размножения, приводящим к формированию «красных приливов» (Скарлато, Телеш, 2017).

Влияние вида на другие виды, экосистемы и человека. *P. minimum* – потенциально токсичные динофлагелляты; они выделяют в окружающую среду продукты жизнедеятельности (вторичные метаболиты), которые могут быть токсичными и опасными для водной биоты и человека. Поэтому вселенец *P. minimum*, формируя обширные зоны «цветения» в прибрежных водах морей, ухудшает состояние этих экосистем. Высокие концентрации *P. minimum* в воде и токсичные вещества, накопившиеся в воде в результате цветения этих динофлагеллят, губительно действуют на флору и фауну, аквакультуру, рыболовство, качество вод и здоровье человека. Этот вид вызывает гибель рыб и моллюсков, а также опасен для человека, который потребляет мидии или рыб, отравленных этими жгутиконосцами, или заглатывает воду при купании в водоеме с их массовым развитием (Denardou-Queneherve et al., 1999; Tango et al., 2005). Кроме того, ускорение обмена веществ и энергии в клетках этих простейших как эффективная адаптивная реакция на стресс позволяет им успешно заселять новые прибрежные акватории и процветать в нестабильных условиях, где соленость и качество воды могут меняться сильно и непредсказуемо. Например, заселив Балтийское море, этот вид благодаря своим конкурентным преимуществам вытеснил из состава доминантов близкородственный вид *Prorocentrum balticum*, который преобладал в микропланктоне до него (Telesh et al., 2016). Всесветное распространение *P. minimum* позволяет сделать вывод о его высоком инвазионном потенциале и прогнозировать усиление негативного воздействия этого вселенца, снижающее рекреационную и социально-экономическую ценность прибрежных морских экосистем (Heil et al., 2005; Olenina et al., 2010).

Контроль. Несмотря на то, что вспышки массового размножения динофлагеллят *P. minimum* зафиксированы в прибрежных водах практически по всему миру, в настоящее время прогнозирование сроков и интенсивности этих «красных приливов» остается проблематичным. Механические, химические и биологические методы борьбы и предотвращения неконтролируемого распространения этого вселенца практически не изучены. Для разработки системы контроля инвазий *P. minimum*, конкретных мер по ог-

раничению его нежелательного воздействия, прогноза и (в перспективе) регулирования процесса распространения необходимы дальнейшие разносторонние исследования, включающие:

– постоянный мониторинг состава и количественного развития фитопланктона, концентрации биогенных веществ и физико-химических параметров в морских прибрежных водах;

– контроль распространения этого вида в другие потенциальные водоемы-реципиенты;

– изучение адаптивных стратегий вида;

– выявление и моделирование условий, при которых *P. minimum* будет размножаться особенно быстро;

– построение валидных карт динамики расширяющегося ареала этого потенциально токсичного вида в морях, омывающих Россию.

Авторы: Скарлато С.О., Телеш И.В.

Литература

Бердиева М.А., Скарлато С.О., Матанцева О.В., Поздняков И.А. Влияние механического стресса на ультраструктуру клеточных покровов динофлагеллят *Prorocentrum minimum* // Цитология. 2016. Т. 58. № 10. С. 792–798.

Ильяш Л.В., Житина Л.С., Федоров В.Д. Фитопланктон Белого моря. М.: Янус-К., 2003. l68 с.

Околодков Ю.Б. Dinoflagellata // Протисты: Руководство по зоологии. СПб, М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. Ч. 3. С. 7–94.

Скарлато С.О., Телеш И.В. Развитие концепции максимального разнообразия протистов в зоне критической солености воды // Биология моря. 2017. Т. 43. № 1. С. 3–14.

Al-Hashmi K.A., Smith S.L., Claereboudt M., Piontkovski S.A., Al-Azri A. Dynamics of potentially harmful phytoplankton in a semi-enclosed bay in the Sea of Oman // Bull. Mar. Sci. 2015. V. 91. № 2. P. 141–166.

Berland B., Grzebyk D. *Prorocentrum minimum* (Dinophycйes) // In: Sournia, A. et al. (Eds.). *Le phytoplankton nuisible des cфtes de France*. Institut francais de recherchй pour l'exploitation de la mer. Brest, France, 1991. P. 101–113.

Burkholder J.M., Glibert P.M., Skelton H. Mixotrophy, a major mode of nutrition for harmful algal species in eutrophic waters // Harmful Algae. 2008. V. 8. P. 77–93.

Denardou-Queneherve A., Grzebyk D., Pouchus Y.F., Sauviat M.P., Alliot E., Biard J.F., Berland B., Verbist J.F. Toxicity of French strains of the dinoflagellate *Prorocentrum minimum* and experimental natural contaminations of mussels // Toxicon. 1999. V. 37. P. 1711–1719.

Edler L., Aertebjerg-Nielsen G., Granйli E. Exceptional plankton blooms in the entrance to the Baltic Sea, the Kattegat and Belt Sea area // In: ICES Council Meeting 1982 (Collected Papers). ICES, Copenhagen, 1982. V. 20. P. 1–6.

Hajdu S., Edler L., Olenina I., Witek B. Spreading and establishment of the potentially toxic dinoflagellate *Prorocentrum minimum* in the Baltic Sea // Int. Rev. Hydrobiol. 2000. V. 85. P. 561–575.

Hajdu S., Pertola S., Kuosa H. *Prorocentrum minimum* (Dinophyceae) in the Baltic Sea: morphology, occurrence – a review // Harmful Algae. 2005. V. 4. P. 471–480.

Heil C.A., Glibert P.M., Fan C. *Prorocentrum minimum* (Pavillard) Schiller – a review of a harmful algal bloom species of growing worldwide importance // Harmful Algae. 2005. V. 4. P. 449–470.

Marazović I., Pucher-Petkovic T., Petrova-Karadjova V. 1990. *Prorocentrum minimum* (Dinoficeae) in the Adriatic and Black Sea // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. V. 70. P. 473–476.

Matantseva O., Skarlato S., Vogts A., Pozdnyakov I., Liskow I., Schubert H., Voss M. Superposition of individual activities: urea-mediated suppression of nitrate uptake in the dinoflagellate *Prorocentrum minimum* revealed at the population and single-cell levels // Frontiers in Microbiology. 2016. V. 7. Article 1310.

Olenina I., Wasmund N., Hajdu S., Jurgensone I., Gromisz S., Kownacka J., Toming K., Vaiciutė D., Olenin S. Assessing impacts of invasive phytoplankton: The Baltic Sea case // Marine Pollution Bulletin. 2010. V. 60. № 10. P. 1691–1700.

Olenina I., Vaičiukynas E., Šulčius S., Paškauskas R., Verikas A., Gelžinis A., Bačauskienė M., Bertašiūtė V., Olenin S. The dinoflagellate *Prorocentrum cordatum* at the edge of the salinity tolerance: the growth is slower but cells are larger // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2016. V. 168. P. 71–79.

Orlova T.Y., Konovalova G.V., Stonik I.V., Selina M.S., Morozova T.V., Shevchenko O.G. Harmful algal blooms on the eastern coast of Russia // PICES Sci. Rep. 2014. V. 47. P. 41–58.

Skarlato S., Filatova N., Knyazev N., Berdieva M., Telesh I. Salinity stress response of the invasive dinoflagellate *Prorocentrum minimum* // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2018 a. V. 211. P. 199–207.

Skarlato S.O., Telesh I.V., Matantseva O.V., Pozdnyakov I.A., Schubert H., Filatova N.A., Knyazev N.A., Berdieva M.F., Pechkovskaya S.A. Studies of bloom-forming dinoflagellates *Prorocentrum minimum* in fluctuating environment: contribution to aquatic ecology, cell biology and invasion theory // Protistology. 2018b. V. 12. № 3. P. 113–157.

Stoecker D.K., Li A., Coast D.W., Gustafson D.E. Mixotrophy in the dinoflagellate, *Prorocentrum minimum* // Marine Ecology Progress Series. 1997. V. 152. P. 1–16.

Tango P.J., Magnien R., Butler W., Luckett C., Luckenbach M., Lacouture R., Poukish C. Impacts and potential effects due to *Prorocentrum minimum* blooms in Chesapeake Bay // Harmful Algae. 2005. V. 4. P. 525–531.

Telesh I.V., Schubert H., Skarlato S.O. Ecological niche partitioning of the invasive dinoflagellate *Prorocentrum minimum* and its native congeners in the Baltic Sea // Harmful Algae. 2016. V. 59. P. 100–111.

ГРЕБНЕВИКИ

39. *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865

Мнемиопсис / Sea Walnut

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia. Тип – Гребневики, Ctenophora. Класс – Щупальцевые, Tentaculata. Отряд – Лопастеносные, Lobata. Семейство – Bolinopsidae. Род – Мнемиопсис, *Mnemiopsis*. Вид – Мнемиопсис, *Mnemiopsis leidyi.*

Основные синонимы. American comb jelly, warty comb jelly, *Mnemiopsis gardeni* L. Agassiz, 1860; *Mnemiopsis mccradyi* Mayer, 1900.

Нативный ареал. Эстуарии, заливы и прибрежные воды умеренных и субтропических районов Атлантического океана вдоль Северной и Южной Америки.

Современный ареал. Заселил Чёрное море, Мраморное, затем восточную и позже западную часть Средиземного моря, включая берега Испании и Португалии. Проник в Каспийское море, где постоянно живет только в Южном Каспии. В теплые сезоны встречается в Азовском море, в Среднем и Северном Каспии. Найден на севере Красного моря и в соленых озерах северо-востока Египта.

У западных берегов Европы обнаружен в Северном море: в Германском заливе, Нидерландах, Бельгии, Франции (пролив Ламанш), в норвежских фиордах, фиордах Скагеррака, в прибрежье Дании – Каттегат и в прибрежных водах вдоль Норвегии. В Балтийское море мнемиопсис попал из Северного моря в датские фиорды, в проливы Большой и Малый Белт, в Бухту Киля. В центральной Балтике (район острова Бомрнхольм и мыса Северная Аркона) обитает только в теплый сезон, в местах наиболее высокой солености. В опресненных районах северо-восточной Балтики, включая акватории России, не обнаружен, ближайшее место находки – польские заливы.

Рис. 39.2. Инвазионная часть ареала гребневика мнемиопсис (*Mnemiopsis leidyi*) и хронология его расселения по морям Евразии и на северо-востоке Африки (Shiganova et al., in press). Места обнаружений: 1 – в южных морях; 2 – в северных морях. Акватории: 3 – постоянного обитания, 4 – нестерильного выселения. Цифры – даты первого обнаружения в регионе.

Пути и способы инвазии. За пределами нативного ареала впервые обнаружен в 1982 г. у берегов Крыма, Судакский залив Чёрного моря (Переладов, 1988). Как гребневик *Mnemiopsis leidyi* был определен позже (Виноградов и др., 1989; Заика и Сергеева, 1990). Генетический анализ показал, что он вселился в Чёрное море из Мексиканского залива (Флорида), очевидно с балластными водами судов (Ghabooli et al., 2010). В 1988 г. через Керченский пролив он проник в Азовское море, где в участках с соленостью выше 3,5‰ обитает в теплое время года, вымирая в холодные зимы и вновь вселяясь в апреле-мае или июне следующего года в зависимости от направления ветровых течений (Студеникина и др., 1991). Вероятно, в это же время он проник через Босфор в Мраморное море (Шиганова, 1993). Через Дарданеллы проник в северную часть Эгейского моря, где впервые обнаружен в 1990 г. и позже натурализовался в заливах, прибрежных зонах и эстуариях (Shiganova et al., 2001). Затем с балластными водами оказался в заливе Сароникос и, вероятно с течениями, был занесен на восток Эгейского моря. На рубеже XX и XXI вв. с балластными водами проник на восток Средиземного моря (Левантийское море): в порты Турции и Израиля (Galil et al., 2009).

В 1999 г. был занесен с балластными водами в Каспийское море (Ivanov et al., 2000). В 1999–2000 гг. широко распространился по всему Каспию, в северной части, на западе и юго-западе (Shiganova et al., 2001), а со второй половины сентября 1999 г. обнаружен в туркменских водах (Шакирова, 2011). В настоящее время мнемиопсис обитает постоянно только в южной части Каспия, откуда с весенним потеплением проникает сначала в среднюю, а затем и в северную часть Каспия, где соленость не менее 4‰ (Shiganova et al., 2004a).

В 2005–2009 гг. мнемиопсис продолжал экспансию как с локальными течениями, так и балластными водами судов в центральную (Ионическое и Адриатическое моря) (Boero et al., 2009; Shiganova, Malej, 2009) и западную части Средиземного моря (Fuentes et al., 2010). Был в течение двух лет отмечен в гиперсоленой (соленость 42–47‰) лагуне Мар Минор Каталонского прибрежья, но не размножался (Marambio et al., 2013). Натурализовался в заливах, лагунах и прибрежных районах всего Средиземного моря. В последние годы мнемиопсис расселялся как на запад – в атлантические эстуарии Португалии и Бискайский залив, так и на юг – обнаружен в прибрежных египетских водах Красного моря (Shiganova et al., in press). Кроме того, мнемиопсис был случайно интродуцирован с мальками тиляпии в гиперсоленые озера Египта (El-Shabrawy, Dumont, 2016).

Как показал генетический анализ, районом-донором для вселения мнемиопсиса в Северное и Балтийское моря были северные прибрежные воды

США (залива Наррагансет) (Ghabooli et al., 2010; 2013; Reusch et al., 2010; Bolte et al., 2013; Bayha et al., 2014). Оттуда мнемиопсис проник с балластными водами в 2005 г. в Северное море почти одновременно в несколько прибрежных районов: Осло фиорд Скагеррака (Oliveira, 2007), в норвежские и датские фиорды, прибрежные воды Нидерландов и Франции (Ламанш) (Antajan et al., 2014). В 2006 г. мнемиопсис был обнаружен в Германском заливе (Boersma et al., 2007), в Бельгийских прибрежных водах (Dumoulin, 2007; Van Ginderdeuren et al., 2012), в прибрежье Бергена, в прибрежье Дании в Каттегате (Hansson, 2006), в Хелсингере Дании, прибрежье Каттегата (Tendal et al., 2007), в шведских водах Скагеррака (Hansson, 2006). Во все эти районы мнемиопсис проник с судами, которые могли заходить в один или несколько портов. Вторичным вектором были локальные течения, способствующие его более широкому распространению в Северном море и проникновению в Балтийское море.

В Балтийском море *M. leidyi* был впервые обнаружен в датских фиордах в 2005 г., затем в проливе Большой Белт, затем и Малый Бельт.

Наиболее высокой численности мнемиопсис достиг в Северном море (в прибрежных водах Бельгии и юго-запада Нидерландов), в Ваттовом море, в Германском заливе. В Балтийском море он проник во внутренние воды Дании, достигая высокой численности в фиордах, особенно в Лимфиордене, куда, вероятно, проникает с прибрежными течениями из более теплой юго-западной части Северного моря каждое лето (Riisgard, 2017).

В 2006 г. мнемиопсис появился в юго-западной части Балтийского моря в Бухте Киля, где он также способен достигать высокой численности (Javidpour et al., 2006). В центральной Балтике мнемиопсис обитает временно, проникая ежегодно из районов Скагеррака и Каттегата. Условия центральной Балтики, отличающиеся низкими показателями солёности (< 10‰) и температуры (< 12 °C), позволяют особям мнемиопсиса выживать в центральной Балтике и даже размножаться, в районах, где солёность выше, но это зона выселения, где он живет только временно, принесённый с течениями. В северной Балтике мнемиопсис не обнаружен пока из-за солёности – 7‰, включая Ботнический, Финский и Рижский заливы. Не обнаружен и в российских водах Балтики. Самое северное нахождение мнемиопсиса заливы Польши (Janas and Zgrundo, 2007).

Местообитание. Встречается в широком диапазоне температуры, солености и продуктивности в прибрежных водах, заливах, лагунах, эстуариях и фиордах. В инвазионных частях ареала температура воды южных морей варьирует от 3 до 30 °C, а северных – от 1 до 24 °C (максимальная для этого региона). Солёность воды, при которой мнемиопсис способен выживать, колеблется от 3 до 45‰ для южных морей и от 4 до 35‰ для

северных морей. Солёность воды, благоприятная для размножения и роста, варьирует от 6 до 40‰.

Минимальный для выживания мнемиопсиса уровень концентрации поверхностного хлорофилла (Chl), который служит показателем продуктивности экосистемы, равен 0.1 мг/м^3; размножение начинается, когда этот показатель достигает или превышает 0.5 мг/м^3. Температура воды, благоприятная для размножения мнемиопсиса и роста популяции в южных морях варьирует от 11.8 °C до 27 °C. Однако в продуктивных районах юга Каспийского и севера Адриатического моря мнемиопсис размножается и при более высокой температуре (до 30 и 28 °C соответственно). В северных морях температура, благоприятная для размножения, колеблется от 10 до 24 °C (Shiganova et al., in press).

В тех районах, где мнемиопсис не может существовать круглогодично и вымирает при наступлении неблагоприятного холодного сезона, он ежегодно в теплый период заново вселяется (зона нестерильного выселения) и размножается, образуя временные популяции. В постоянных (круглогодичных) местах обитания при понижении температуры <5 или отсутствии пищи мнемиопсис пережидает неблагоприятные условия в тихих местах, снижая уровень метаболизма и уменьшая свою мезоглею (Anninsky et al., 2005).

Особенности биологии. Мнемиопсис обладает многими характеристиками идеального вселенца: способен жить и размножаться в широком диапазоне температуры и солености; всеяден, поглощая преимущественно зоопланктон; производит яйца и сперму и поэтому относится к самооплодотворяющимся гермафродитам; имеет высокую плодовитость; быстро развивается; способен к регенерации частей тела (Pianka, 1974).

Тело мнемиопсиса имеет 8 меридиональных каналов. С одной стороны каждого из них залегает яичник, с другой – семенник. Яйца мнемиопсиса имеют шарообразную форму 0.3–0.4 мм в диаметре. Оплодотворение наружное. Личинка полностью формируется под оболочкой яйца, когда ее длина достигает приблизительно 0.3 мм. Перед вылуплением эмбрионы уже имеют двойные ряды мелких тентикул (щупальцев – tentilla) для удержания тела в планктоне и для питания. Продолжительность эмбрионального развития длится 16–24 часа, в зависимости от температуры (Т.А. Шиганова, экспериментальные данные). Цидиппидная вылупившаяся личинка (<0.5 мм) напоминает личинку представителей *Pleurobrachia* и имеет сферическую форму с восемью рядами меридиональных каналов с двойными рядами тентикул. Когда размер личинки достигает 5 мм, у неё по обеим сторонам рта начинают развиваться оральные лопасти, а нижние части вертикальных меридиональных и парагастальных каналов удлиня-

ются. Продолжительность роста зависит от температуры и концентрации микропланктона. Среднее общее время генерации составляет 19±5 дней от яйца до зрелости при температуре 23–25 °С. Примерно через 14 дней после вылупления *M. leidyi* начинает размножаться (Шиганова, 2000; Shiganova et al., 2001; Finenko et al., 2006).

Для мнемиопсиса характерны педогенез, т.е. способность размножаться на личиночной или ювенильной стадии, а также диссогония, т.е. наличие полового размножения сначала на личиночной стадии, а затем во взрослом состоянии. В последнем случае половые железы личинки резорбируются и вновь образуются у взрослого гребневика. Плодовитость гребневиков зависит от размера тела. По экспериментальным данным, в Чёрном море мнемиопсис начинает размножаться, достигнув 30–35 мм в длину. Достигает половой зрелости за 12 дней и может реагировать на увеличение концентрации питательных веществ быстрым ростом и размножением. Средняя плодовитость составляла 2534±1818 яиц/экз. при температуре 25 °С. Время начала размножения зависит от температуры воды. Начало нереста в Чёрном море отмечалось при 21 °С, хотя интенсивное размножение начинается при температуре 23 °С. Интенсивность размножения увеличивается по мере роста температуры, но когда она превысит 25–26 °С, начинается снижение плодовитости и скорости размножения (Shiganova et al., 2001; Shiganova et al., 2014; 2018; Финенко и др., 2017).

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Гребневиков *Mnemiopsis leidyi* относят к числу экосистемных инженеров. Они уменьшают прозрачность воды, влияют на её гидрохимическое состояние и содержание биогенов. Инвазия *M. leidyi* приводит к каскадным эффектам на всех трофических уровнях. Так, хищничество этого гребневика ведет к уменьшению биомассы зоопланктона и по трофической цепи вверх через снижение запаса планктоноядных рыб к бескормице для дельфинов, а по трофической цепи вниз через увеличение фито- и бактериопланктона к массовому развитию зоофлагеллят и инфузорий (Shiganova et al., 2004b). Наиболее известной экологической катастрофой, связанной с *Mnemiopsis leidyi*, стала его инвазия в Чёрное море в 1980-х гг. и последующее воздействие на экосистему моря и рыбные запасы (Oguz et al., 2008; Shiganova et al., 2004b). В Чёрном море у мнемиопсисов не оказалось естественных хищников, и они начали стремительно размножаться, потребляя зоопланктон, икру и личинок рыб. В благоприятных условиях гребневик может съедать в день в 10 раз больше собственной массы. В зависимости от количества пищи, он может вдвое увеличиться в размерах за сутки и откладывать до 8 тыс. яиц в день. К 1989 г. количество пищи для рыб сократилось в 30 раз по сравнению с периодом 1978–1988 гг. В 1989 г. биомасса

гребневика достигла в юго-западной части Чёрного моря 4–5 кг/м^3. В десятки раз упала численность планктоноядных рыб: хамсы, ставриды и шпрота (Shiganova, Bulgakova, 2000). Убытки рыболовства во всех странах Причерноморья составили несколько сотен миллионов долларов. Оказались на голодном пайке и черноморские дельфины (Shiganova et al., 2004a).

В Каспийском море гребневик нанес еще больший ущерб. Тревогу по поводу резкого уменьшения популяции сначала анчоусовидной и большеглазой кильки, а потом и осетровых, забили во всех прикаспийских государствах. В данное время запасы и воспроизводство этих двух видов кильки снизились на порядок по сравнению с 1990-ми гг. Причиной массовой гибели рыб было голодание. Кроме того, мнемиопсис потребляет икру, не давая шансов на размножение. Недостаток пищи привел к массовой гибели каспийского тюленя (Шиганова и др., 2001; Shiganova et al., 2004a). Еще одна из сторон негативного влияния мнемиопсиса состоит в том, что он, образуя массовые скопления в пелагиали, забивает рыбацкие сети и мешает прибрежному рыболовству.

Контроль. Для борьбы с дальнейшим распространением *M. leidyi* может быть рекомендовано прекращение бесконтрольного сброса балластных вод. Возможен биологический контроль путем интродукции видов, потребляющих мнемиопсиса. Так, случайное вселение в Чёрное море другого вида гребневика – *Beroe ovata*, который питается исключительно зоопланктоноядными гребневиками, такими как мнемиопсис, – привело к значительному сокращению популяции мнемиопсиса, снижению его пресса на зоопланктонное сообщество и в целом на экосистему моря (Finenko et al., 2006; Shiganova et al., 2014; 2018; Финенко и др., 2017).

Эксперименты Т.А. Шигановой показали, что нижний предел солености для выживания *B. ovata* – 7‰, а для размножения – 10‰. Это означает, что *Beroe ovata* сможет жить и размножаться в Южном Каспии, где соленость 12.6–13‰, и контролировать численность мнемиопсиса. На сегодня решение об интродукции берое не принято.

Авторы: Шиганова Т.А., Финенко Г.А., Фенёва И.Ю.

Литература

Виноградов М.Е., Шушкина Э.А., Мусаева Э.И., Сорокин П.Ю. Новый вселенец в Чёрном море – гребневик *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassis) // Океанология. 1989. Т. 29. № 2. С. 293– 299.

Заика В.Е., Сергеева Н.Г. Морфология и развитие гребневика-вселенца *Mnemiopsis mccradyi* (Ctenophora, Lobata) в Чёрном море // Зоол. журн. 1990. Т. 69. № 2: 5–11.

Переладов М.В. Некоторые наблюдения за изменением биоценозов Судакского залива Чёрного моря // Тезисы III Всесоюз. конф. по морской биологии. 4.1. Севастополь, 1988. С. 237–238.

Студеникина Е.И., Воловик С.Р., Мирзоян З.А., Лутс Г.И. Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* в Азовском море // Океанология. 1991. Т. 31. № 5. С. 722–725.

Финенко Г.А., Аннинский Б. Е., Дацык Н.А. *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 (Ctenophora: Lobata) в прибрежных районах Чёрного моря: 25 лет после вспышки // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 4. С. 110–120

Шакирова Ф.М. Гребневик *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz, 1865) в прибрежных водах восточного Каспия (Туркменский сектор) // Российский Журнал Биологических Инвазий 2011. № 4. С. 88–97.

Шиганова Т.А. Гребневик *Mnemiopsis leidyi* и ихтиопланктон в Мраморном море в октябре 1992 г // Океанология. 1993. Т. 33. № 6. С. 900–903.

Шиганова Т.А., Камакин А.М., Жукова О.П. и др. Вселенец в Каспийское море – гребневик Mnemiopsis и первые результаты его воздействия на пелагическую экосистему // Океанология. 2001. Т. 41. №4. С. 542–549.

Anninsky B.E., Finenko G.A., Abolmasova G.I., Hubareva E.S., Svetlichny L.S., Bat L., Kideys A.E. Effect of starvation on the biochemical compositions and respiration rates of ctenophores *Mnemiopsis leidyi* and *Beroe ovata* in the Black Sea // J. Mar. Biol. Ass. U.K. 2005. 85. P. 549–561

Antajan E., Bastian T., Raud T., Brylinski J.-M., Hoffman S., Breton G., Cornille V., Delegrange A., Vincent D. The invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 along the English Channel and the North Sea French coasts: another introduction pathway in northern European waters? // Aquat. Invasions. 2014. 9. P. 167–173.

Bayha K.M., Chang M.H., Mariani C.L., Richardson J.L., Edwards D.L., DeBoer T.S., Moseley C.E. et al. Worldwide phylogeography of the invasive ctenophore Mnemiopsis leidyi (Ctenophora) based on nuclear and mitochondrial DNA data // Biol.invasion. 2014. DOI 10.1007/s10530-014-0770-6

Boero F., Putti M., Trainito E., Prontera E., Piraino S., Shiganova T. Recent changes in Western Mediterranean Sea biodiversity: the establishment of *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora) and the arrival of Phyllorhiza punctate (Cnidaria) // Aquatic Invasions. 2009. 4. P. 675–680.

Boersma M., Malzahn A., Greve W., Javidpour J. The first occurrence of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the North Sea // Helgoland Marine Research. 2007. 61. P. 153–155.

Bolte S., Fuente V., Haslob H., Huwer B., Thibault-Botha D., Angel D., Galil B., Javidpour J., Moss A.G., Reusch T.B. Population genetics of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in Europe reveal source-sink dynamics and secondary dispersal to the Mediterranean Sea // Mar. Ecol. Prog Ser. 2013. 485. P. 25–36.

Dumoulin E. De Leidy's ribkwal (*Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865) al massaal in het havengebied Zeebrugge-Brugge, of: exoten als de spiegel van al te menselijk handelen // De Strandvlo. 2007. 27 (2). P. 44–60.

El-Shabrawy G., Dumont H.J. First record of a ctenophore in lakes: the comb-jelly *Mnemiopsis:* invades the lakes of the Fayum, Egypt! // BioInvasions Records. 2016. V. 5(1). P. 21–24. DOI: http://dx.doi.org/10.3391/bir.2016.5.1.04

Janas, U., Zgrundo A. First record of Mnemiopsis leidyi A. Agassiz, 1865 in the Gulf of Gdacsk (southern Baltic Sea). 2007. Aquatic Invasions, 2, 450–454.

Finenko G., Kideys A., Anninsky B., Shiganova T., Roohi A., Tabari M. et al. Invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Caspian Sea: feeding, Respiration, reproduction,

and predatory impact on the zooplankton community // Marine ecology Progress series. 2006. V. 314: 171–185.
Fuentes V.L., Angel D.L., Bayha K.M., Atienza D., Edelist D., Bordehore C., Gili J-M., Purcell J.E. Blooms of the invasive ctenophore, *Mnemiopsis leidyi*, span the Mediterranean Sea in 2009 // Hydrobiologia. 2010. 645. P. 23–37.
Galil B., Kress N., Shiganova T. First record of *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 (Ctenophora; Lobata; Mnemiidae) off the Mediterranean coast of Israel // Aquatic Invasions. 2009. 4(2). P. 356–362.
Ghabooli S., Shiganova T.A., Zhan A., Cristescu M., Eghtesadi-Araghi P. MacIsaac H., Multiple introductions and invasion pathways for the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in Eurasia // Biological Invasions. 2010. doi: 10.1007/s10530-010-9859-8.
Ghabooli S., Shiganova T.A., Briski E., Piraino S., Fuentes V., Thibault-Botha D., Angel D.L., Cristescu M.E., Maclsaac H.J. Invasion pathway of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Mediterranean Sea // PLoS One. 2013. 8: e81067
Hansson H.G. Ctenophores of the Baltic and adjacent Seas – the invader *Mnemiopsis* is here! // Aquatic Invasions. 2006. V. 1. P. 295–298.
Ivanov V.I., Kamakim A.M., Ushivtzev V.B., Shiganova T., Zhukova O., Aladin N., Wilson S.I., Harbison G.R., Dumont H.J. Invasion of Caspian Sea by the comb jellyfish *M. leidyi* (Ctenophora) // Jour. Biological Invasions. 2000. V. 2. P. 255–258.
Javidpour J., Sommer U., Shiganova T. First record of *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz 1865 in the Baltic Sea // Aquatic Invasions. 2006. V. 1(4). P. 299–302.
Marambio M., Franco I., Purcell J.E., Canepa A., Guerrero E., Fuentes V. Aggregations of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in a hypersaline environment, the Mar Menor lagoon (NW Mediterranean) // Aquatic Invasions. 2013. V. 8 (2). P. 243–248.
Oguz T., Salihoglu B., Fach B. A coupled plankton–anchovy population dynamics model assessing nonlinear controls of anchovy and gelatinous biomass in the Black Sea // Mar Ecol. Prog. Ser. 2008. V. 369. P. 229–256. doi: 10.3354/meps07540
Oliveira O.M.P. The presence of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Oslofjorden and considerations on the initial invasion pathways to the North and Baltic Seas // Aquatic Inv. 2007. 2. P. 185–189
Pianka H.D. Ctenophora // Reproduction of Marine Invertebrates: Acoelomate and Pseudocoelomate Metazoans [ed. by Giese A.C., Pearse J.] New York, USA: Academic Press. 1974. P. 201–265.
Reusch T., Bolte S., Sparwell M., Moss A., Javidpour J. Microsatellites reveal origin and genetic diversity of Eurasian invasions by one of the world's most notorious marine invader, *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora) // Molecular Ecology. 2010. V. 19. P. 2690–2699.
Riisgard, H.U. Invasion of Danish and Adjacent Waters by the Comb Jelly *Mnemiopsis leidyi*– 10 Years After // Open J. of Mar. Sci. 2017. V. 7. P. 458–471.
Shiganova T.A., Bulgakova Y.V. Effect of gelatinous plankton on the Black and Azov Sea fish and their fish resources // ICES Journal of Marine Science. 2000. 57. P. 641–648.
Shiganova T.A., Dumont H., Sokolsky A.F., Kamakin A.M., Tinenkova D., Kurasheva E.K., Population dynamics of *Mnemiopsis leidyi* in the Caspian Sea, and effects on the Caspian ecosystem // Aquatic Invasions in the Black, Caspian, and Mediterranean Seas, Nato Science Series: IV: Earth and Environmental Sciences [ed. by Dumont H.T., Shiganova T.A., Niermann U.]. 2004a. P. 71–111.
Shiganova T.A., Dumont H.J., Mikaelyan A.S., Glazov D.M., Bulgakova Y.V., Musaeva E.I., Sorokin P.Y., Pautova L.A., Mirzoyan Z.A., Studenikina E.I. Interaction between the

Invading Ctenophores *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) and *Beroe ovata* Mayer 1912, and their Influence on the Pelagic Ecosystem of the Northeastern Black Sea // Aquatic Invasions in the Black, Caspian, and Mediterranean Seas. Nato Science Series: IV: Earth and Environmental Sciences [ed. by Dumont H.T., Shiganova T.A., Niermann U.]. 2004b. P. 33–70.

Shiganova T.A., Legendre L., Kazmin A.S., Nival P. Interactions between invasive ctenophores in the Black Sea: assessment of control mechanisms based on long-term observations // Marine ecology Prog. Ser. 2014. V. 507. P. 111–123.

Shiganova T.A., Malej A. Native and non-native ctenophores in the Gulf of Trieste, northern Adriatic Sea // Journal of Plankton Research. 2009. V. 31(1). P. 62–72.

Shiganova T.A., Mirzoyan Z.A., Studenikina E.A., Volovik S.P., Siokou-Frangou I., Zervoudaki S., Christou E.D., Skirta A.Y., Dumont H. Population development of the invader ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Black Sea and other seas of the Mediterranean basin // Marine Biol. 2001. V. 139. P. 431–445.

Shiganova T.A. Sommer U., Javidpour J., Molinero J.C. Isinibilir M.O. I., Malej A., Kazmin A.S., Christou E., Siokou- Frangou I., Marambio M., Fuentes V., Mirsoyan Z.A., Gülşahin N., Lombard F., Lilley M.K.S., Angel D. L., Galil B.S., Bonnet D., Delpy F. Adaptive strategies of Mnemiopsis leidyi A.Agassiz, 1865 in the recipient environments of the Eurasian Seas // PLOS ONE (In press).

Tendal O.S., Jensen K.R., Riisgerd H.U. Invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* widely distributed in Danish waters // Aquatic Invasions. 2007. 2. P. 455–460.

Van Ginderdeuren K., Hostens K., Hoffman S., Vansteenbrugge L., Soenen K., De Blauwe H., Robbens J., Vincx M. Distribution of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Belgian part of the North Sea // Aquatic Invasions. 2012. 7. P. 163–169.

НЕМАТОДЫ

40. *Ashworthius sidemi* Schulz, 1933

Возбудитель ашвортиоза / Causative agent of ashworthiosis

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia. Тип – Нематоды, Nematoda. Класс – Хромадории, Chromadorea. Отряд – Рабдитиды, Rhabditida. Семейство – Трихостронгилиды, Trichostrongylidae. Вид – Возбудитель ашвортиоза, *Ashworthius sidemi* Schulz, 1933.

Основные синонимы: возбудитель ашвортиоза, *Ashworthius gagarini* Kostyaev, 1969.

Нативный ареал. Границы нативного ареала не ясны. С определенной уверенностью можно утверждать, что в нативном ареале хозяевами для *A. sidemi* служат азиатские виды оленей. Впервые нематода была обнаружена в 1929 г. у пятнистых оленей, разводимых на полуострове Сидеми (ныне – п-ов Янковского, Хасанский р-н Приморского края), описание вида было опубликовано в 1933 г. (Schulz, 1933). В этой же местности *A. sidemi* несколько раз был обнаружен в начале 1930-х, в 1952 и в 1969 гг. В 1940 г. был обнаружен у марала (*Cervus elaphus sibiricus*) на территории Республики Алтай, повторно в этой местности был зафиксирован в 1954 г. В 1941 г. был обнаружен у изюбря (*C. elaphus xanthopygus*) в Иркутской обл. В 1973 г. нематода была обнаружена во Вьетнаме у индийского замбара *C. unicolor*, автор находки предполагает, что *C. unicolor*, как и *C. nippon* – типичный хозяин для этого паразита (Drozdz, 1973).

Современный ареал. При интродукции пятнистого оленя нематода попала на территорию Европы. С конца 1960-х гг. *A. sidemi* стали обнаруживать в Калининской (ныне – Тверской) области у *C. nippon* и *C. elaphus sibiricus*, завезенных с Алтая, а также у аборигенных лосей (Назарова, Стародынова, 1974). В 1973 г. впервые обнаружили у интродуцированных

Рис. 40.2. Ареал *Ashworthius sidemi* в Северной Евразии. 1 – нативная часть ареала пятнистого оленя, являющегося первичным источником инвазии *A. sidemi*; 2 – инвазионная часть ареала (страны или их части ранга области, где обнаружен паразит) (см. текст); 3 – место находки в России, 4 – места выпуска пятнистого оленя (по: Бобров и др., 2008).

C. nippon в Чехословакии (Kotrla, Kotrly, 1973), в 1977 г. – в Украине (Двойнос, Погребняк, 1977), в 1986 г. – во Франции (Ferte, Liger, 1986).

В настоящее время отмечают экспансию этого вида среди аборигенных видов диких жвачных Европы. Во Франции *A. sidemi* обнаружен у благородного оленя, европейской косули, серны и лани (Ferte, Durette-Deset, 1989; Lehrter et al., 2017). В Швеции – у лани (Hoglund et al., 2007). В Польше зарегистрирован у зубров, благородного оленя, ланей, лосей, европейской косули, а также у крупного рогатого скота (Drozdz et al., 1998; Drozdz et al., 2003; Demiaszkiewicz et al., 2013; Moskwa et al., 2015; Demiaszkiewicz et al., 2017). В Словакии – у зубра и благородного оленя (Vadlejch et al., 2017). В нескольких областях Украины *A. sidemi* обнаружен у европейской косули (Kuzmina et al., 2010). В Беларуси – у зубра в Беловежской Пуще (Кочко, 2003) и у благородного оленя в Гродненской обл. (Кузнецов и др., 2018).

В России *A. sidemi* обнаружен у лосей в Национальном парке «Лосиный остров» (г. Москва) (Самойловская, 2008). У европейской косули на территории России впервые зарегистрирован в Тверской и Воронежской области (Кузнецов и др., 2018).

Пути и способы инвазии. Предполагается, что *A. sidemi* был многократно завезен на территорию Европы при интродукции пятнистых оленей. В настоящее время распространяется и посредством европейских видов жвачных, т.к. был обнаружен на территориях, куда пятнистый олень никогда не ввозился (Vadlejch et al., 2017). Распространение паразита происходит как при естественной миграции копытных, так и в результате их искусственного расселения (в частности, в рамках мероприятий по сохранению зубра). Распространению *A. sidemi* при интродукции жвачных способствуют особенности биологии этого вида, существенно затрудняющие прижизненную диагностику ашвортиоза (Drozdz et al., 2003; Vadlejch et al., 2017).

Местообитание. Паразит жвачных копытных животных. Локализация в организме хозяина: сычуг, в редких случаях книжка и тонкий кишечник. При попадании яиц *A. sidemi* во внешнюю среду, личинки выходят из яйцевой оболочки примерно через сутки, а через 4–6 суток, пройдя две линьки, способны заражать животных. Личинки активно передвигаются, заползая по траве и коре деревьев.

Особенности биологии. Нематода *Ashworthius sidemi* – паразит азиатских видов оленей (пятнистого оленя и индийского замбара), завезенная с пятнистым оленем в европейскую часть России, а также в несколько стран Восточной и Западной Европы. В настоящее время зарегистрирована у восьми видов диких жвачных, а также у овец и крупного рогатого скота. Одна из наиболее патогенных нематод жвачных. Жвачные заражаются

ашвортиями, проглатывая личинок вместе с кормом и водой. В опытах на пятнистых оленях было установлено, что яйца *A. sidemi* можно обнаружить в фекалиях с 59-го дня после заражения (Овчаренко, 1968). Однако данные полевых исследований показывают, что срок развития *A. sidemi* в организме хозяина может увеличиваться до трех месяцев и более (Любимов, 1950; Скрябин и др., 1954). По данным, полученным при вскрытиях маралов на Алтае и пятнистых оленей в Приморье, половозрелые нематоды обнаруживаются в основном в летнее время, к началу осени встречаются лишь единичные экземпляры, а с ноября до февраля обнаруживаются только неполовозрелые формы: самцы с недоразвитой половой бурсой и самки, в матке у которых почти нет яиц (Любимов, 1950; Овчаренко, 1968). При исследовании европейских видов жвачных в Польше установлено, что феномен задержки развития *A. sidemi* проявляется с сентября до июня: в сентябре начинает быстро снижаться количество половозрелых особей ашвортий, с октября до июня в содержимом сычуга обнаруживаются только неполовозрелые особи, а в стенке сычуга – большое количество личинок (Drozdz et al., 2003). Таким образом, поскольку с сентября до июня яйца ашвортий не выделяются во внешнюю среду, зараженность животного в этот период не может быть установлена каким-либо из существующих методов прижизненного исследования. Это затрудняет борьбу с распространением нематоды, т.к. при обычных ветеринарных карантинных мероприятиях при перемещении жвачных ашвортии в этом случае не обнаруживаются. Личинки *A. sidemi* очень устойчивы: в опытах установлено, что через 3 месяца после высыхания они способны активизироваться после добавления воды (Овчаренко, 1968).

Влияние на другие виды. *A. sidemi* считают одной из наиболее патогенных нематод диких жвачных (Demiaszkiewicz et al., 2017). Её хозяева: пятнистый олень *Cervus nippon* Temmink, 1838; индийский замбар *Cervus (Rusa) unicolor* Kerr, 1792; благородный олень *Cervus elaphus* Linnaeus, 1758 (несколько подвидов); лань *Dama dama* Linnaeus, 1758; европейская косуля *Capreolus capreolus* Linnaeus, 1758; серна *Rupicapra rupicapra* Linnaeus, 1758; зубр *Bison bonasus* Linnaeus, 1758; лось *Alces alces* Linnaeus, 1758; домашняя овца *Ovis aries* Linnaeus, 1758; крупный рогатый скот *Bos taurus* Linnaeus, 1758.

A. sidemi – гематофаг, при высокой интенсивности заражения причиняет существенный вред здоровью животных. К числу хозяев относится зубр, включенный в Красную книгу РФ. У зубров, зараженных *A. sidemi*, при гистопатологическом исследовании были выявлены обширные воспалительные, атрофические и некротические поражения в желудочно-кишечном тракте, наиболее выражены эти патологические изменения были у

молодняка (Osinska et al., 2010). При изучении параметров крови у зубров, с высокой степенью интенсивности зараженных ашвортиями, была выявлена анемия, в т.ч. снижение количества эритроцитов, уровня гемоглобина, гематокритного числа (Kolodziej-Sobocinska et al., 2016). У зубров зафиксированы существенно более высокие показатели интенсивности заражения ашвортиями, чем у представителей семейства Cervidae. Максимальное количество ашвортий, обнаруженных у зубра составляет 77600 экземпляров (Kolodziej-Sobocinska et al., 2016). Максимальное количество ашвортий, обнаруженный у пятнистых оленей в Приморье, составляло 900 экз. (Овчаренко, 1968), у лосей в Европейской России – около 4000 экз. (Назарова, Стародынова, 1974), у европейских косуль – 3000 экз. в Польше (Demiaszkiewicz et al., 2009) и 7000 экз. в Украине (Kuzmina et al., 2010), у благородных оленей – около 2000 экз. (Demiaszkiewicz et al., 2017).

Контроль. Установлено, что росту зараженности ашвортиозом способствует высокая нагрузка на пастбища, скученность жвачных на ограниченных территориях. У пятнистых оленей, выпущенных в дикую природу или находившихся на вольном выпасе, показатели зараженности существенно снижались (Овчаренко, 1968). Рекомендуется мониторинг зараженности жвачных всех видов вблизи зарегистрированных очагов ашвортиоза (Demiaszkiewicz et al., 2013). В летний период заражение жвачных может быть выявлено прижизненными методами гельминтологической диагностики: в фекалиях яйца ашвортий при температуре воздуха 22–26 ºС и достаточной влажности развиваются до личинки за 20–30 ч. (Скрябин и др., 1954). Описаны характерные морфологические признаки личинок *A. sidemi* (Овчаренко, 1968). Разработан ПЦР-диагностикум, облегчающий обнаружение личинок *A. sidemi* в фекалиях (Moskwa et al., 2014). Использование методов прижизненной диагностики лимитируется длительной паузой в цикле размножения ашвортий в холодный период года, когда яйца не выделяются во внешнюю среду. При возможности исследования трупов жвачных рекомендуется анализ содержимого сычуга и тонкого кишечника в соответствии с методом гельминтологического вскрытия (Ивашкин и др., 1971). Половозрелые и неполовозрелые самцы и самки *A. sidemi* на слизистой и в содержимом сычуга и тонкого кишечника могут быть достаточно легко обнаружены благодаря довольно крупным размерам (1.5–4.0 см в длину) и наполненному кровью кишечнику. Таксономическая дифференциация проводится по характерным морфологическим признакам (строение спикул и дорсального ребра половой бурсы самцов, наличие изогнутого «зуба» в ротовой капсуле). Разработан метод идентификации *A. sidemi* на разных стадиях развития на основе ПЦР (Lehrter et al., 2016).

При планировании перемещений жвачных (в рамках программ искусственного расселения и др.) исследования фекалий на ашвортиоз необходимо проводить в период с июня по начало сентября. Специфического лечения ашвортиоза не разработано. По-видимому, антгельминтики, применяемые против других нематод семейства Trichostrongylidae будут достаточно эффективными.

Авторы: Кузнецов Д.Н., Петросян В.Г.

Литература

Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А. Чужеродные виды млекопитающих в экосистемах России. Ред. Дгебуадзе Ю.Ю, Неронов В.М. // М.: Товарищество научных изданий КМК. 2008. 232 с.

Двойнос Г.М., Погребняк Л.П. О зараженности диких копытных гельминтами в охотничьих угодьях некоторых областей УССР // Охрана, воспроизводство и рациональное использование почвеннорастительных и охотничьих ресурсов Украинской ССР: Тезисы конф. Т. 2. Киев, 1977. С. 30–31.

Ивашкин В.М., Контримавичус В.Н., Назарова Н.С. Методы сбора и изучения гельминтов наземных млекопитающих // М.: Наука. 1971. 124 с.

Кочко Ю.П. Итоги исследований гельминтофауны зубров в Беловежской пуще в XX веке // Беловежская пуща: Исследования. Брест, 2003. С. 205–223.

Кузнецов Д.Н., Аксенов А.П., Полоз С.В., Анисимова Е.И., Ромашова Н.Б., Ромашов Б.В. Нематоды *Ashworthius sidemi* у диких жвачных в Беларуси и Европейской России // Современные проблемы паразитологии и экологии. Сборник трудов Всероссийской научной конференции с международным участием. Тольятти, 2018. С. 201–206.

Любимов М.П. Болезни пантовых оленей // Сборник «Пантовое оленеводство и болезни пантовых оленей». М.: Международная книга, 1950. С. 226–227.

Назарова А.С., Стародынова А.К. Гельминты диких копытных в лесах Калининской и Московской областей // Труды Завидовского государственного научно-опытного заповедника. Вып. 3. М.: Военное Изд. Минобороны СССР, 1974. С. 173–180.

Овчаренко Д.А. Сезонная динамика и развитие *Ashworthius sidemi* (сем. Trichostrongylidae), *Oesophagostomum radiatum* и *O. venulosum* (сем. Strongylidae) пятнистого оленя // Паразитология. 1968. Т. 2 (5). С. 470–474.

Самойловская Н.А. Зараженность лосей национального парка «Лосиный остров» паразитами // Российский паразитологический журнал. 2008. № 3. С. 1–3.

Скрябин К.И., Шихобалова Н.П., Шульц Р.С. Основы нематодологии. Т. 3. Трихостронгилиды животных и человека. М.: Изд. АН СССР, 1954. С. 425–428.

Demiaszkiewicz A.W., Lachowicz J., Osinska B. *Ashworthius sidemi* (Nematoda, Trichostrongylidae) in wild ruminants in Bialowieza Forest // Polish J. Vet. Scien. 2009. V. 12. P. 385–388.

Demiaszkiewicz A.W., Kuligowska I., Lachowicz J., Pyziel A.M., Moskwa B. The first detection of nematodes *Ashworthius sidemi* in elk *Alces alces* (L.) in Poland and remarks of ashworthiosis foci limitations // Acta Parasitol. 2013. V. 58 (4). P. 515–518.

Demiaszkiewicz A.W., Merta D., Kobielski J., Filip K.J., Pyziel A.M. Expansion of *Ashworthius sidemi* in red deer and roe deer from the Lower Silesian Wilderness and its impact on infection with other gastrointestinal nematodes // Acta Parasitol. 2017. V. 62 (4). P. 853–857.

Drozdz J. Materials contributing to the knowledge of the helminth fauna of *Cervus (Rusa) unicolor* Kerr and *Muntjacus muntjak* Zimm. of Vietnam, including two new nematode species: *Oesophagostomum labiatum* sp. n. and *Trichocepahlus muntjaci* sp. n. // Acta Parasitologica Polonica. 1973. V. 21. P. 465–474.

Drozdz J., Demiaszkiewicz A.W., Lachowicz J. *Ashworthius sidemi* (Nematoda, Trichostrongylidae) a new parasite of the European bison *Bison bonasus* (L.) and the question of independence of *A. gagarini* // Acta Parasitol. 1998. V. 43 (2). P. 75–80.

Drozdz J., Demiaszkiewicz A.W., Lachowicz J. Expansion of the Asiatic parasite *Ashworthius sidemi* (Nematoda, Trichostrongylidae) in wild ruminants in Polish territory. Parasitol. Res. 2003. V. 89. P. 94–97.

Ferte H., Liger N. A propos des Haemonchinae des Cervidae // Bulletin de Ia Societe Francaise de Parasitologie. 1986. V. 4. P. 241–244.

Ferte H., Durette-Deset M.C. Redescription d' *Ashworthius sidemi* Schulz, 1933 et d' *A. gagarini* Kostyaev, 1969 (Nematoda, Trichostrongyloidea) parasites de Cervidae // Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Sect. A. 1989. V. 11. P. 69–77.

Hoglund J., Christensson D., Holmdahl J., Morner T., Osterman E., Uhlhorn H. The first record of the nematode *Ashworthius sidemi* in Sweden // Proceed. 21st Int. Conf. WAAVP. Ghent, Belgium, 2007. P. 276.

Kolodziej-Sobocinska M., Demiaszkiewicz A.W., Pyziel A.M., Marczuk B., Kowalczuk R. Does the blood-sucking nematode *Ashworthius sidemi* (Trichostrongylidae) cause deterioration of blood parameters in European bison (*Bison bonasus*)? // Eur. J. Wildl. Res. 2016. V. 62. P. 781–785.

Kotrla B., Kotrly A. The first finding of the nematode *Ashworthius sidemi* Schulz, 1933 in *Sika nippon* from Czechoslovakia // Folia Parasitologica. 1973. V. 24. P. 377–378.

Kotrla A., Kotrly B., Kozdon O. Studies of the specifity of the nematode *Ashworthius sidemi* Shulz, 1933 // Acta Vet. Brno. 1976. V. 45. P. 123–126.

Kotrla A., Kotrly B. Helminths of wild ruminants introduced in Czechoslovakia // Folia Parasitol. 1977. V. 24. P. 35–40.

Kowal J., Nosal P., Bonczar Z., Wajdzik M. Parasites of captive fallow deer (*Dama dama* L.) from southern Poland with special emphasis on *Ashworthius sidemi* // Ann. Parasitol. 2012. V. 58. P. 23–26.

Kuzmina T.A., Kharchenko V.A., Malega A.M. Helminth fauna of roe deer (*Capreolus capreolus*) in Ukraine: biodiversity and parasite community // Vestnik zoologii. 2010. V. 44. P. 15–22.

Lehrter V., Jouet D., Lienard E., Decors A., Patrelle C. *Ashworthius sidemi* Schulz, 1933 and *Haemonchus contortus* (Rudolphi, 1803) in cervids in France: integrative approach for species identification // Inf., Gen. and Evol. 2016. V. 46. P. 94–101.

Moskwa B., Bien J., Gozdzik K., Cabaj W. 2014. The usefulness of DNA derived from third stage larvae in the detection of *Ashworthius sidemi* infection in European bison, by a simple polymerase chain reaction // Parasites & Vectors. V. 7. P. 215.

Moskwa B., Bien J., Cybulska A., Kornacka A., Krzysiak M., Cencek T., Cabaj W. The first identification of a blood-sucking abomasal nematode *Ashworthius sidemi* in cattle (*Bos taurus*) using simple polymerase chain reaction (PCR) // Vet. Parasitol. 2015. V. 211. P. 106–109.

Osinska B., Demiaszkiewicz A.W., Lachowicz J. Pathological lesions in European bison (*Bison bonasus*) with infestation by *Ashworthius sidemi* (Nematoda, Trichostrongylidae) // Polish Journal of Veterinary Sciences. 2010. V. 13. P. 63–67.

Schulz R.S. *Ashworthius sidemi* n.sp. (Nematoda, Trichostrongylidae) aus einem Hirsch (*Pseudaxis hortulorum*) // Zeitschr. Parasitenk. 1933. Bd., 5, H. s, Ss. 735–739.

Vadlejch J., Kyrianova I., Rylkova K., Zikmund M., Langrova I. Health risks associated with wild animal translocation: a case of the European bison and an alien parasite // Biological Invasions. 2017. V. 19. P. 1121–1125.

41. *Globodera rostochiensis* (Wollenweber, 1923) Skarbilovich, 1959

Золотистая картофельная нематода / Yellow potato cyst nematode

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia. Тип – Нематоды, Nematoda. Класс – Chromadorea. Отряд – Тиленхиды, Tylenchida. Семейство – Heteroderidae. Вид – Золотистая картофельная нематода (ЗКН), *Globodera rostochiensis.*

Основные синонимы. (ЗКН), картофельная цистообразующая нематода (КЦН), Potato cyst nematode (PCN), Golden cyst nematode, Golden nematode, Potato root nematode, Golden potato cyst nematode, *Heterodera schachtii rostochiensis*Wollenweber, 1923, *Heterodera rostochiensis*Wollenweber, 1923, *Heterodera* (*Globodera*) *rostochiensis* (Wollenweber, 1923) Skarbilovich, 1959, *Heterodera schachtii solani* Zimmermann, 1927, *Heterodera solani* Zimmermann, 1927, *Heterodera pseudorostochiensis* Kirjanova, 1963, *Globodera pseudorostochiensis* (Kirjanova, 1963) Mulvey &Stone, 1976.

Нативный ареал. Центр происхождения – Андское нагорье в Южной Америке (Перу). Использование метода «молекулярных часов» позволило предположить, что эта нематода могла появиться еще 15–18 миллионов лет назад, одновременно с появлением картофеля (Subbotin et al., 2010).

Современный ареал. Все континенты, кроме Антарктиды. Европа: Австрия, Албания, Бельгия, Беларусь, Болгария, Великобритания (Англия, острова Ла-Манша), Германия, Греция (включая о. Крит), Дания, Исландия, Испания, Ирландия, Италия, Латвия, Литва, Лихтенштейн, Люксембург, Мальта, Германия, Нидерланды, Норвегия, Польша, Португалия (включая о. Мадейра), Россия, Румыния, Словакия, Словения, Украина, Фарерские острова, Финляндия, Франция, Хорватия, Венгрия (только один населенный пункт), Чехия, Швейцария, Швеция. Эстония. Азия: Арме-

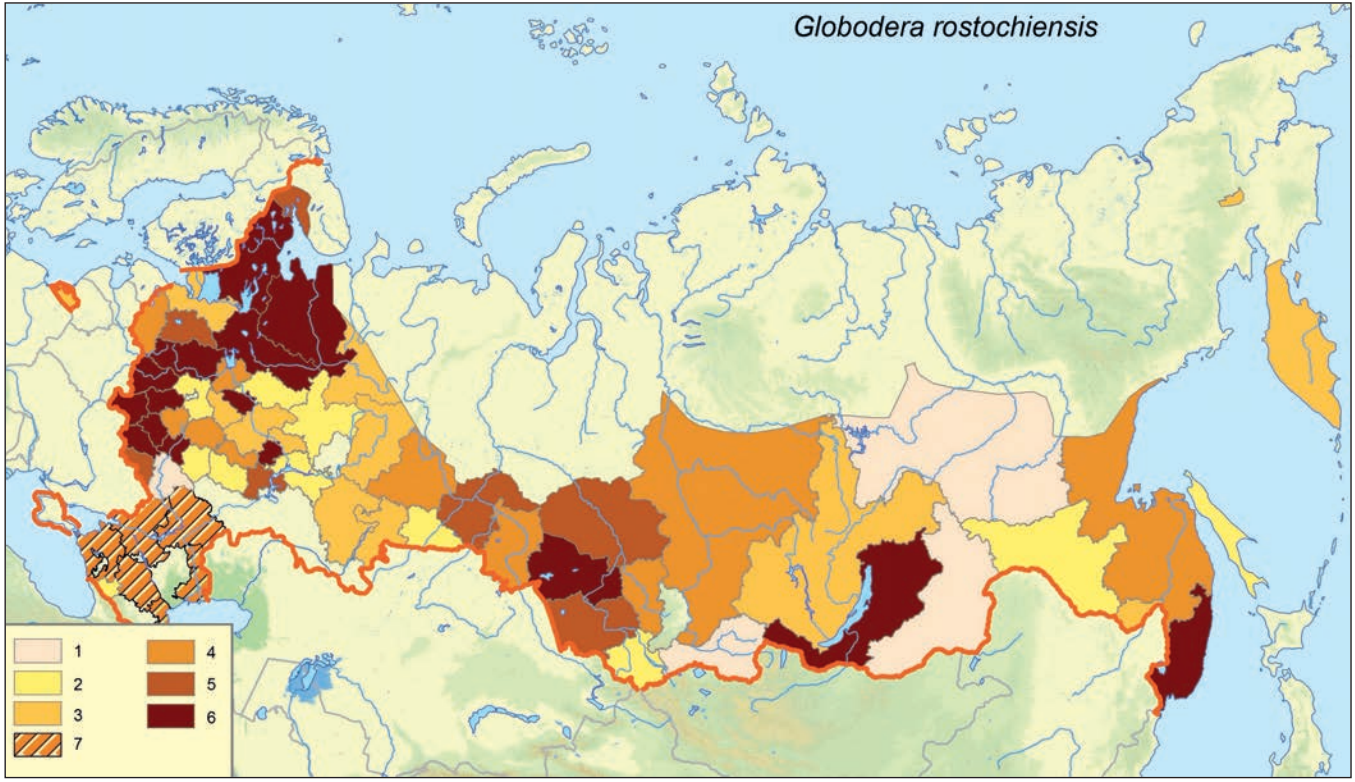


Рис. 41.2. Распространение золотистой картофельной нематоды (*Globodera rostochiensus*) в различных регионах России. Доля административных районов области (%), где картофель поражен нематодой: 1 – 0-12; 2 – 13-31; 3 – 33-48; 4 – 49-64; 5 – 65-76; 6 – 77-100, 7 – количественные показатели не известны.

ния, Грузия, Индия, Индонезия, Кипр, Ливан, Оман, Пакистан, Таджикистан, Турция, Филиппины, Шри-Ланка, Япония. Африка: Алжир, Египет, Ливия, Марокко, Сьерра-Леоне, ЮАР, Тунис. Северная Америка: Канада (Ньюфаундленд, Британская Колумбия (только о. Ванкувер), Мексика, США (Нью-Йорк), искоренена в штате Делавер. Центральная Америка и Карибский бассейн: Коста-Рика, Панама. Южная Америка: Аргентина, Боливия, Бразилия, Венесуэла, Колумбия, Перу, Чили, Эквадор. Австралия и Океания: Австралия (включая о. Норфолк), Новая Зеландия.

В России с 1949 по 1961 г. занимала картофельные поля только в Калининградской области. В настоящее время ЗКН широко распространена очагами в посадках картофеля почти во всех областях. По состоянию на 1.01.2017 золотистая картофельная нематода была выявлена в 913 муниципальных районах 61 субъекта РФ, площадь установленной карантинной зоны составила около 1.8 млн. га (Справочник …, 2017).

Пути и способы инвазии. Из Южной Америки эта нематода с картофелем была завезена в Европу (Hockland et al., 2012). Впервые ЗКН на картофеле обнаружил Кухн (J. Kuhn) в 1881 г. в Германии (Spears, 1968), который вначале предположил, что это раса известного вида цистообразующих нематод *Heterodera shachtii*, обитающих на сахарной свекле. Уолленуебер (Wollenweber, 1923) отметил существенные различия между нематодами (размерами личинок и форма цист) и предложил называть эту нематоду *Heterodera rostochiensis* по названию места (Росток, Германия), откуда были взяты исследуемые образцы. В настоящее время этот вид относится к роду *Globodera.* Считается, что эта нематода распространилась по всему миру, из Европы, которая стала вторичным центром ее происхождения (Evans, Roy, 1998). Молекулярные исследования популяций этой нематоды из Южной Америки и Европы подтвердили эту гипотезу (Plantard et al., 2008). В настоящее время золотистые картофельные нематоды распространены в большинстве стран мира (EPPO, 2003, 2014; CABI/EPPO, 2011).

В России золотистая картофельная нематода впервые была обнаружена в 1949 г. (Кирьянова, Кралль, 1972) на территории Калининградской области, которая оставалась единственной зараженной областью до 1961 г. с площадью заражения 491 га (Васютин, Тряхов, 1999). Несмотря на предпринимаемые карантинные ограничения, вид распространился во многие регионы России от её западных до восточных границ и имеет тенденцию к прогрессирующему распространению в картофелепроизводящих регионах. Площадей карантинных фитосанитарных зон по золотистой картофельной нематоде, установленных на территории РФ в 2005–2007 гг., составляла 53–61 тыс. га, в 2008–2010 гг. достигала 83.3 тыс. га, позже – превышала 1 млн. га (Справочник …, 2014).

Нематода чаще распространяется на личиночной стадии вместе с зараженной почвой и на стадии цисты, которая может переноситься ветром, водой, с орудиями обрабатки картофельных полей и пр.

Местообитание. Облигатный паразит семейства Пасленовые – Solanaceae. Основной хозяин – картофель. Кроме него в России поражает томат и баклажаны; способна развиваться на некоторых сорняках, таких как паслен черный – *Solanum nigrum*, паслен сладко-горький – *Solanum dulcamara*, паслен крылатый – *Solanum miniatrum*, белена черная – *Hyoscyamus niger*, дурман обыкновенный – *Datura stramynium* и некоторых других (Буторина и др., 2012).

Особенности биологии. Развитие нематоды проходит внутри корневой системы пасленовых растений. Описание цикла можно начать с выхода личинок из цисты – оболочки старой самки. Цисты с вирулентными личинками в отсутствии растения-хозяина сохраняются в почве до 8–9 лет (Деккер, 1972; Кирьянова, Кралль, 1971). В одной цисте содержится от нескольких десятков до одной тысячи яиц и личинок (в среднем 200–300). Сигналом к выходу личинок из цист являются корневые выделения растения-хозяина. Процесс выхода личинок из цист проходит не сразу, занимает значительное время, постепенно усиливаясь в конце весны, и продолжается до середины лета и даже более. Порог двигательной активности 8–10 °С в почве. Температурный порог развития, при котором начинается проникновение личинок в корень: 10–12 °С. Личинки сначала питаются эктопаразитически на корневых волосках (Деккер, 1972). Вышедшие из анабиоза личинки 2-го возраста с помощью стилета проникают в корневую систему растения-хозяина. Секреторные выделения нематод способствуют образованию особых структур, которые обеспечивают питание паразита. Под их влиянием формируется синцитий, который может включать до 200 клеток. Клетки, окружающие нематоду, некротизированы. После того, как синцитий сформирован, личинки трижды линяют. В процессе развития цистообразующие нематоды претерпевают ряд морфологических изменений: они увеличиваются в размерах, изменяют форму тела: из червеобразной форма становится лимоновидной или грушевидной. Происходит и внутренняя перестройка: редуцируется кишечник, в полости тела самок формируется яичник с яйцами. Размеры самки: 0.41–1.12 (0.61) × 0.31–0.99 (0.51) мм. У ЗКН размножение происходит с обязательным присутствием самцов. Они имеют червеобразную форму, длиной 0.91–1.23 (1.09) мм. Самец не питается. В течение 10 дней находит самку, оплодотворяет ее и отмирает. После оплодотворения яйца остаются внутри самки, число их с возрастом увеличивается и постепенно заполняет все тело самки. Раздувшаяся самка прорывает эпидермис корня и оказывается

на его поверхности. В оптимальном интервале температур (18–20 °С) цикл развития проходит за 38–48 дней, при снижении средней температуры почвы до 15–17 °С цикл удлиняется до 50–60 дней. В северных регионах продолжительность цикла увеличивается до 65–80 дней. Весной под влиянием корневых выделений личинки покидают цисту и выходят в почву, заражают сначала корни, а затем и молодые клубни картофеля. При сильном заражении уже на 14 день в одном грамме корней может находиться до 250 личинок. Примерно 50% внедрившихся личинок достигают взрослой стадии. Молодые самки белого цвета, к концу яйцекладки становятся золотистого цвета, а циста – коричневого или темно-коричневого цвета. Цисты легко распространяются водой, ветром, орудиями обрабатки и сбора урожая и т.п.

В Средней полосе России золотистая стадия наблюдается с конца июля до середины сентября. В Северо-Западном, Центральном и Центрально-Черноземном районах в год развивается одна генерация нематоды, хотя стадии покоя у *G. rostochiensis* нет, и в лабораторных условиях можно получить до 4 генераций в год. В многолетних очагах заражения через две-три недели после посадки картофеля плотность личинок может достигать 100 млн особей на 1 м^2 поля до глубины 40 см, а в отдельных случаях и до 70 см (Буторина и др., 2012, Шестеперов, Савотиков, 1995).

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Один из самых опасных вредителей картофеля, вызывающий заболевание – глободероз картофеля. Как особо опасный паразит *G. rostochiensis* включена в карантинный список Европейской организации по защите растений (EPPO), является причиной снижения продуктивности картофеля (недобор урожая от глободероза составляет в среднем 10%, в очагах сильного поражения посадок картофеля нематодой – от 30 до 60% и более), ухудшения качества клубней (уменьшается их количество, масса, существенно снижается процент крахмала и количество витамина С в клубнях.), их товарного вида, способствует поражению данной культуры другими болезнями (грибными, бактериальными, вирусными), что в целом препятствует развитию картофелеводства. Учитывая, что картофель возделывается ежегодно на площади 2.1 млн га на полях РФ, не считая личных подсобных хозяйств, а пораженные глободерозом площади превышают в последнее десятилетие 1 млн га, ущерб, причиняемый нематодой очень велик.

Зараженные растения растут медленно, после выхода проростков на поверхность почвы быстро теряют нижние листья, которые сначала желтеют. Цветение у таких растений обычно отсутствует. Корни зараженных растений выглядят размочаленными. Ферменты, выделяемые нематодой в корневую систему картофеля, оказывают общее угнетающее действие, что

сильно сказывается на урожае, даже при отсутствии внешних признаков. Образующиеся клубни мелкие и в небольшом количестве. Обычно заражение носит очаговый характер. Нижний порог вредоносности в зависимости от условий выращивания по одним данным колеблется от 5 до 10 цист на 100 грамм почвы (или 2–5 личинок на грамм почвы), по другим – от 2 до 50 личинок на грамм почвы). Так, по данным зарубежных исследователей, гарантированное снижение урожая картофеля при численности личинок 3000–4000 на 100 $см^3$ почвы составляет 30%, при 6000–7000 потери на уровне 45–50%, при 8000–10000 – на 70%, при 15000 и более – 85–90%. При высоком уровне заражения на 30–40% кустов клубни вообще не образуются. На сильно зараженных полях сильнее страдают ранние и среднеранние сорта, в меньшей степени сорта поздние (Деккер, 1972; Кирьянова, Кралль, 1971). По другим данным (Ананьева, 2002) снижение урожая восприимчивого сорта до 20–30% можно получить уже при 5–7 цистах на 100 $см^3$ почвы**.** На устойчивом сорте аналогичные потери наблюдаются при численности в 25–30 цист. При 50 цистах потери урожая восприимчивого сорта достигают 80 – 90%, а устойчивого – 50%. Зараженность в 15–20 цист на 100 $см^3$ почвы можно считать нижним порогом вредоносности для устойчивых сортов картофеля. Вредоносность картофельной нематоды в значительной степени зависит от целого ряда факторов, среди которых общий уровень агротехники, количество осадков в период вегетации, тип почвы, предшественники, толерантность сорта и другие. Например, органические удобрения существенно снижают численность нематод. Поэтому точно спрогнозировать потерю урожая в каждом конкретном случае довольно трудно.

Контроль. Для выявления очагов картофельной нематоды обычно не требуется никакого специального оборудования. В очаге заражения (участок поля, на котором во время или после цветения картофеля наблюдается отставание в росте или выпадения растений) в нескольких местах берутся пробы корневой системы. Методика отбора проб и выделения цист из почвы подробно изложена в «Инструкции по выявлению золотистой и бледной картофельных нематод и мерам борьбы с ними» (Москва. «Агропромиздат». 1988).

Химические меры борьбы отсутствуют. Современная стратегия борьбы с золотистой картофельной нематодой, рекомендованная Европейским обществом по защите и карантину растений (ЕОЗР) ещё в 1985 г., состоит в снижении численности её популяций до невредоносного уровня.

Борьба с этой нематодой на территории России сводится к следующим агротехническим мероприятиям:

1. Соблюдение севооборота;

2. Возделывание нематодоустойчивых сортов;

3. Уничтожение послеуборочных остатков и зараженных клубней и корней;

4. Очистка и дезинфекция сельскохозяйственного инвентаря;

5. Борьба с сорной растительностью.

Подробней остановимся на первых двух. Для борьбы с ЗКН эффективен четырех-пятипольный севооборот. В качестве предшественников используются не поражаемые нематодой культуры: зерновые (включая кукурузу), зернобобовые, бобово-злаковые и злаковые смеси, а также чистый пар (Шестеперов, Савотиков, 1995). Хорошие результаты дает и двухлетнее выращивание бобовых и крестоцветных трав как отдельно, так и в смеси (например, люпина и рапса, люпина и горчицы) в очаге заражения с последующей высадкой на третий год нематодоустойчивого сорта. Соблюдение таких севооборотов гарантированно обеспечивает высокую (90–95%) биологическую эффективность в борьбе с картофельной нематодой (Бутенко, 2003; Бутенко, Синайко, 2002). К нематодоустойчивым сортам картофеля относятся: Латона, Ред, Скарлетт, Розара, Сантэ, Симфония, Мелодия. Особенно высокую эффективность дает применение устойчивых сортов на низком (до 10–15 цист на 100 $см^3$ почвы) фоне зараженности почвы. Так, установлено, что применение устойчивого сорта на таком фоне в течение двух лет подряд снижает численность нематод до состояния, когда они не обнаруживаются. Однако надо иметь в виду, что при применении устойчивых сортов на высоком фоне зараженности (30 и более цист на 100 $см^3$ почвы) в результате массового внедрения личинок нематод в корни происходит снижение урожая устойчивого сорта. В среднем такие потери составляют 10–15%, но могут достигать и 25%. Существует также вероятность появления более агрессивных патотипов. Эффект от однократного возделывания нематодоустойчивых сортов на относительно высоком фоне составляет от 46 до 71%. В производственных условиях на относительно низком фоне зараженности (до 15 цист на 100 $см^3$ почвы) при однолетнем возделывании устойчивых сортов число яиц и личинок нематоды снижается до 80–85%, при двухлетнем – до 95–98% (Соловьева, 1980).

В личных подсобных хозяйствах на небольших площадях, где нет возможности использовать многолетние севообороты для существенного подавления численности картофельной нематоды рекомендуюся следующие мероприятия с применением однолетнего «укрытого» пара. В начале осени, после уборки картофеля и удаления растительных остатков, вносится навоз из расчета 160–180 т/га и запахивается. После этого весь участок (или его часть) накрывается плотным слоем соломы (лучше резанной), скошенной травой или прелым сеном и в таком виде уходит под зиму. В

начале лета следующего года на укрытом участке удаляется проросший картофель, и участок остается укрытым до следующей весны. Весной второго года остатки соломы (сена) убираются (или запахиваются) и сажается (с обязательным для этого метода условием) нематодоустойчивый сорт картофеля, желательно районированный для данного региона. Эффективность этого метода зависит от климатических условий: чем мягче будут зимы и, соответственно, хуже будет промерзать почва и чем больше осадков будет в течение лета, тем выше будет смертность личинок нематоды в цистах от их естественных врагов: хищных нематод и грибов, патогенных бактерий и членистоногих нематофагов (хищных клещей, колембол). Кроме того, на суглинистых и среднесуглинистых почвах эффективность метода выше (может достигать 95–97%), чем на песчаных и супесчаных, где она не превышает 85–90%. Если устойчивый сорт высаживается и на третий год, то численность нематод снижается до хозяйственно неощутимого уровня.

Более подробную информацию о нематодоустойчивых сортах и их применении против картофельной цистообразующей нематоды можно получить из публикаций и методических указаний ВНИИ Картофельного Хозяйства, ВНИИ Карантина Растений, Госкомиссии по сортоиспытанию при МСХ, а также на областных станциях защиты растений (СТАЗР).

Авторы: Зиновьева С.В., Петросян В.Г.

Литература

Ананьева И.Н. Видовая идентификация, патотипический состав Clobodera rostochiensis (Wobl) Behrens и устойчивость картофеля к глободерозу // Автореферат диссертации ученой степени кандидата биологических наук, п. Прилуки, Минский район. 2005. 23 с.

Бутенко К.О. Бобовые и крестоцветные культуры помогают бороться с нематодой // Картофель и овощи. 2003. № 4. С. 17.

Бутенко К.О., Синайко И.С. Опыт применения систем ы мероприятий в борьбе с золотистой картофельной нематодой на заражённом поле в МУП «Талашкино» Смоленской области // Матер. докл . науч.-практич. конф. «Теория и практика борьбы с паразитарным и болезнями». М., 2002. В. 3. С. 102–105.

Буторина Н.Н., Зиновьева С.В., Чижов В.Н., Приданников М.В, Субботин С.А., Рысс А.Ю., Хусаинов Р.В. Фитопаразитические нематоды России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 381 с.

Васютин А.С., Тряхов А.Н. Распространенность золотистой картофельной нематоды в России // Проблемы нематологии: тезисы 3-ей межд. симп. по круглым червям. СПб. 1999. Т. 280. С. 92.

Деккер Х. Нематоды растений и борьба с ними (фитонематология). М.: Колос, 1972. 444 с.

Инструкции по выявлению золотистой и бледной картофельных нематод и мерам борьбы с ними. М.: Агропромиздат, 1988. 46 с.
Кирьянова Е.С., Кралль Э.Л. Паразитические нематоды растений и меры борьбы с ними. Л.: Наука, 1971. Т. 2. 522 с.
Соловьёва Г.И., Е.В. Потаевич, Л.А. Кучко, А.П. Васильева. Цистообразующая картофельная нематода и меры борьбы с ней. Петрозаводск: Карелия, 1980. 24 с.
Справочник по карантинному фитосанитарному состоянию территории Российской федерации на 1 января 2014 г. Москва: Россельхознадзор. ФГБУ «Всероссийский центр карантина растений», 2014. 407 с.
Справочник по карантинному фитосанитарному состоянию территорий государств – участников СНГ на 01.01.2017 г. Москва: Россельхознадзор. ФГБУ «Всероссийский центр карантина растений», 2017. 106 с.
Шестиперов А. А., Савотиков Ю. Ф. Карантинные фитогельминтозы. М.: Колос, 1995. 447 с.
CABI/EPPO. *Globodera rostochiensis*. Distribution maps of plant diseases. 2011. Available at http://www.cabi.org.
Evans K., Rowe J. A. Distribution and economic importance. In: S. B. Sharma (ed), The Cyst Nematodes. London: Chapman & Hall, 1998. P. 1–30.
EPPO A2 List of pests recommended for regulation as quarantine pests. 2003. https://www.eppo.int/.
EPPO. Pest quarantine database. Paris, France. 2014. http://www.eppo.int.
Hockland, S., B. Niere, E. Grenier, V. Blok, M. Phillips, L. Den Nijs, G. Anthoine, G. Pickup, and N. Viaene. An evaluation of the implications of virulence in non-European populations of Globodera pallida and G. rostochiensis for potato cultivation in Europe // Nematology. 2012. V.4. P. 1–13.
Plantar O., Picard D., Valette S.,Scurrah M., Grenier E., Mugniery D. Origin and genetic diversity of western European populations of the potato cyst nematode *Globodera pallida* inferred from mitochondrial sequences and microsatellite loci // Molecular Ecology. 1995. V. 17. P. 2208–221.
Spears J.F. The golden nematode Handbook. Survey, Laboratory,Control,and Quarantine Procedures // Agriculture Handbook No. 353. Washigton D.C.: U.S. Dept. Agr. APS. Agr., 1968. 81 p.
Subbotin S.A., Mumdo-Ocampo M., Baldwin J.G. 2010 Systematics of cyst nematodes (Nematoda: Heteroderinae). Leiden: Koninklijke Brill W.V. V. 8A. 351 p.
Wollenweber H.W. Krankheiten und Berschadigungen der Kartoffel // Arb. Forschungsinst. Kärtoffelbau. 1923. № 7. 52 p.

МОЛЛЮСКИ

42. *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906)

Анадара кагошименсис / Anadara

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia, Тип – Моллюски, Mollusca, Класс – Двустворки, Bivalvia, Подкласс – Птериоморфы, Pteriomorphia, Отряд – Арциды, Arcida, Семейство – Арки, Arcidae, Род – Анадара, Anadara, Вид – Анадара кагошименсис, *Anadara kagoshimensis*

Основные синонимы. С момента первого обнаружения в Чёрном море в 1968 г. (Киселева, 1992) вид описывали под различными именами: *Anadara* sp. (Маринов и др., 1983; Нгуен Суан Ли, 1984), *Cunearca cornea* (Reeve, 1844) (Канева-Абаджиева, Маринов, 1984; Золотарев, Золотарев, 1987; Маринов, 1990; Иванов, 1991; Киселева, 1992), *Scapharca inaequivalvis* (Bruguiere, 1789) (Gomoiu, 1984), *Anadara inaequivalvis* (Bruguiere, 1789) (Ревков и др., 2002, 2004; Occhipinti-Ambrogi, Savini, 2003; Anistratenko et al., 2014 и др.). Последнее название широко использовалось вплоть до 2010 г., когда вид был отнесен к *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) (Huber, 2010) с последующим подтверждением диагностики на генетическом уровне (Krapal et al., 2014). Примечательно, что одновременно с генетическим подтверждением видовой принадлежности черноморской анадары к *A. kagoshimensis* появилась работа (Anistratenko et al., 2014), указывающая на то, что границы и характер конхологической изменчивости Азово-Черноморской анадары соответствуют таковой *A. inaequivalvis* из типовой местности – Коромандельского побережья Индии.

Рис. 42.2. Распространение *Anadara kagoshimensis* в Северной Евразии. 1 – места находок по GBIF (Occurrence records – https://doi.org/10.15468/dl.3ejlfl), 2 – места и годы первых регистраций в акваториях Чёрного и Азовского морей (Ревков, 2016) (розовые стрелки – направления освоения акваторий).

Другие синонимы: *Anadara sativa* (Bernard, Cai & Morton, 1993); *Arca (Scapharca) peitaihoensis* Grabau & S. G. King, 1928; *Scapharca sativa* Bernard, Cai & Morton, 1993; *Scapharca subcrenata* (Lischke, 1869) (WoRMS Editorial Board, 2018).

Нативный ареал. *A. kagoshimensis* относится к тепловодным формам моллюсков (Лутаенко, 1999); широко распространена в Индо-Пацифике: от Индии и Шри-Ланка до Индонезии, и от Японии до северного побережья Австралии (Poutiers, 1998).

Современный ареал. Включает район Индо-Пацифики, бассейн Средиземного, с центром инвазии в Адриатическом море (Ghisotti, 1973), Чёрное и Азовское моря.

Схема освоения Азово-Черноморского бассейна (см. карту) и особенности формирования сообществ анадары представлены в работе Н.К. Ревкова (2016). Отмечена этапность инвазионного процесса. После первого обнаружения у берегов Кавказа в 1968 г. (Киселева, 1992) ее массовые поселения появились у западных и восточных берегов Чёрного моря только в 1980-х гг. (Маринов и др., 1983; Gomoiu, 1984; Золотарев В., Золотарев П., 1987; Маринов, 1990; Киселева, 1992; Иванов, Синегуб, 2008 и др.), а у берегов Турции – в 1990-х гг. (Sahin et al., 2009). Первые находки анадары у берегов Крыма датируются концом 1990-х – началом 2000-х гг. (Ревков и др., 2002, 2004). Однако довольно быстро из малозаметного вселенца уже к 2013 г. на ряде участков Крымского шельфа она превратилась в одну из ключевых форм бентоса (Ревков, 2015).

Запаздывание (приблизительно 20–25 лет) появления анадары на крымском и анатолийском участках черноморского шельфа при наличии уже сложившихся ее поселений на западном и восточном побережье Чёрного моря объясняется существованием гидрологических барьеров, препятствующих свободному вдольбереговому переносу планктонных личинок (Ревков, 2016).

Пути и способы инвазии. Появление анадары в Чёрном море связывают с судоходством, вызвавшим случайную интродукцию личинок с балластными водами (Zaitsev, Mamaev, 1997; Шиганова, 2009) из умеренных широт северной части Тихого океана (Zenetos et al., 2010).

Местообитание. *A. kagoshimensis* относится к тепловодным формам моллюсков (Лутаенко, 1999), однако устойчивое развитие её поселений в «жёстких» температурных условиях Чёрного и Азовского морей свидетельствует о биологической эвритермности вида – способности существовать в широких границах изменения температуры. Анадара является эвригалинным видом (Broom, 1980), легко переносит гипоксические и аноксические условия (Isani et al., 1986). Несмотря на то, что максимальное ее распространение соответствует областям с соленостью около 30‰, мол-

люск переносит опреснение до 10–11‰ (Чихачев и др., 1994), а в Андриатике встречается даже в солоноватоводных лагунах (Rinaldi, 1985).

Анадара в основном является обитателем мягких субстратов (песчаных и илистых) (Zaitsev, Mamaev, 1997) в диапазоне глубин 3–60 м (Маринов, 1990; Sahin et al., 2009; Ревков, 2015). В Азовском море встречается на глубинах до 11 м (Чихачев и др., 1994). Максимальное развитие данный вид получил в обогащённых органикой приустьевых участках западного и восточного черноморского шельфа (Чикина, 2009; Abaza et al., 2010; Gomoiu, 2005).

Особенности биологии. Анадара – раздельнополое животное. Клетки содержат 38 хромосом (2n) (Corni et al., 1988). Половое созревание происходит на 2–3-м году жизни при длине раковины около 10–20 мм (Чикина и др., 2003; Sahin et al., 2006). Массовый нерест моллюсков наблюдается летом – с июня по сентябрь при достижении температуры воды более 20°C (Чикина и др., 2003; Sahin et al., 2006), с возможной пролонгацией до октября. С ноября по февраль в развитии гонад самцов и самок наблюдается фаза покоя (Sahin et al., 2006). Планктонные личинки предпочитают верхние водные горизонты (0–25 м) (Казанкова, 2002). Продолжительность развития личинки до стадии трохофоры – 6 часов, велигера – 23 часа (Пиркова, 2012). Поздние личинки имеют удлиненно-овальную интенсивно окрашенную красно-коричневую раковину и пигментный глазок (Казанкова, 2002). В условиях Чёрного моря в сравнении с другими акваториями Мирового океана темп роста *A. kagoshimensis* несколько выше (Sahin et al., 2006), что объясняется более благоприятными кормовыми условиями. Максимальный возраст *A. kagoshimensis* (7 лет) зарегистрирован в популяции моллюсков восточной части анатолийского побережья (Sahin et al., 2009), здесь же отмечена и наибольшая длина черноморских экземпляров – до 85 мм. На кавказском побережье и у берегов Болгарии длина раковины анадары не превышает 60 мм (Золотарев, Терентьев, 2012; Маринов, 1990), в Керченском проливе – 65 мм (Анистратенко, Халиман, 2006). В Азовском море максимальный возраст моллюсков оценивается в 5–6 лет при средней длине ~50 мм (Чихачев и др., 1994). По типу питания анадара относится к фильтраторам-сестонофагам.

Анадара имеет высокоэффективный анаэробный тканевой метаболизм. Это позволяет ей длительный период времени пережидать условия экстремальной гипоксии и аноксии (Солдатов и др., 2008). Адаптивная способность анадары к таким условиям во многом зависит от свойств гемолимфы, содержащей многочисленные эритроциты, и три вида белых клеток (Holden et al., 1994; Novitskaya, Soldatov, 2013). Эритроцитарный гемоглобин обеспечивает высокую кислородную емкость гемолимфы. Даже

при чрезвычайных низких концентрациях кислорода (менее 1.2% насыщения) моллюск удерживает норму его потребления (Cortesi et al., 1992), а в условиях аноксии показывает самое высокое сохранение энергии (Soldatov et al., 2009). Последнее связано с переходом на аспартат-сукцинатное направление метаболизма, которое может обеспечить достаточный ресинтез АТФ в условиях анаэробиоза (Soldatov et al., 2010).

Влияние вида на другие виды, экосистемы и человека. В бассейне Средиземного моря *A. kagoshimensis* отнесена к локально инвазивной группе видов (Gofas, Zenetos, 2003; Zenetos et al., 2010). В Азово-Черноморском регионе массовое развитие вида-вселенца определило пространственно более широкий (в целом «бассейновый») масштаб его влияния на аборигенные виды и экосистему в целом. За недолгий промежуток времени из малозаметного вселенца анадара превратилась в ценозообразующий вид, стала субъектом и причиной трансформации донных экосистем практически на всём протяжении черноморского шельфа в диапазоне глубин до 49 м и в акватории Азовского моря.

Биотические взаимоотношения анадары с аборигенными видами Азово-Черноморского бассейна еще мало изучены. В фаунистическом плане у открытых берегов Крыма анадару следует отнести к донному комплексу видов мидийного пояса бентали (Ревков и др., 2015), в котором она тяготеет к другому доминанту – двустворчатому моллюску *Pitar rudis*, входя в состав формируемого им сообщества (Ревков, 2015), или образует с ним смешанный биоценоз (Феодосийский залив, глубина 28–34 м) (Болтачева и др., 2011). На кавказском побережье на глубине 20–30 м формирует собственный биоценоз (Чикина, 2009). В Варненской бухте на заиленных песках на глубине 7 м выступает кодоминантом в сообществе *Upogebia pusilla* + *Tellina tenuis* (Trayanova et al., 2011). На Филлофорном поле Зернова (северо-западный шельф Чёрного моря) на глубинах 14–49 м она встречена в составе биоценотического комплекса *Mytilus galloprovincialis* (Ревков, 2015). В любом из перечисленных выше биотических комплексов, при дефиците пищи анадара может вступать в конкурентные отношения с аборигенными видами из группы фильтраторов-сестонофагов, включая промысловую черноморскую мидию. В связи с этим отметим, что существующие в настоящее время данные по вытеснению анадарой аборигенных видов двустворчатых моллюсков из некоторых совместных зон обитания – пока носят предположительный характер (Анистратенко, Халиман, 2006; Милютин, Вилкова, 2006). Учитывая широкие адаптационные возможности анадары к условиям среды, её устойчивость к заилению и дефициту кислорода, нельзя исключать наличие не вытеснения, а «компенсаторного» замещении анадарой або-

ригенных видов в условиях изменения качества биотопа (Ревков, Щербань, 2017).

Массовое развитие поселений анадары происходило на пике эвтрофирования бассейна Чёрного моря (1980–1990-е гг.). По-видимому, здесь можно говорить о положительной роли вида-вселенца: феномене появления и массового развития в Чёрном море анадары в период её наибольшей востребованности как потребителя избыточного органического вещества (Ревков и др., 2015).

Анадара – съедобный моллюск, что позволяет рекомендовать её в качестве объекта промысла и марикультуры. Специальные исследования показали, что ткани анадары содержат ценные в пищевом отношении каротиноиды: в-каротин, пектенол А, пектенолон (транс- и цис-изомеры), зеаксантин, диа-токсантин, аллоксантин, а также эфиры алло- и диатоксантинов (Бородина, Солдатов, 2016).

Контроль. Наиболее уязвимыми в жизненном цикле анадары, наряду с личиночным развитием, являются первые два года жизни. В этот период моллюски, в силу недостаточной прочности створок раковины, являются доступным кормовым объектом для брюхоного моллюска-рапаны и рыб-бентофагов (Чихачев и др., 1994). Трофический статус акватории в районах развития поселений анадары и пищевой пресс – являются одними из ведущих факторов, стабилизирующих численность моллюсков. Анализ материалов по биомассе и численности позволил прийти к заключению о фактической реализации анадарой в условиях Чёрного моря своего биотического потенциала на западном и восточном участках шельфа (Ревков, 2016).

Авторы: Солдатов А.А., Ревков Н.К., Петросян В.Г.

Литература

Анистратенко В.В., Халиман И.А. Двустворчатый моллюск *Anadara inaequivalvis* (Bivalvia, Arcidae) в северной части Азовского моря: завершение колонизации Азово-Черноморского бассейна // Вестник зоологии. 2006. Т. 40. № 6. С. 505–511.

Золотарев В.Н., Золотарев П.Н. Двустворчатый моллюск *Cunearca cornea* – новый элемент фауны Чёрного моря // Докл. АН СССР. 1987. Т. 297. № 2. С. 501–503.

Киселева М.И. Сравнительная характеристика донных сообществ у берегов Кавказа // Многолетние изменения зообентоса Чёрного моря. Киев: Наукова думка, 1992. С. 84–99.

Милютин Д.М., Вилкова О.Ю. Черноморские моллюски-вселенцы рапана и анадара: современное состояние популяций и динамика запасов // Рыбное хозяйство. 2006. Т. 4. С. 50–53.

Пиркова А.В. Мейоз, эмбриональное и личиночное развитие *Anadara inaequivalvis* (Bivalvia, Arcidae) из Чёрного моря // Вестник Зоологии. 2012. Т. 46. № 1. С. 45–50.

Ревков Н.К. Особенности колонизации Чёрного моря недавним вселенцем – двустворчатым моллюском *Anadara kagoshim*ensis (Bivalvia: Arcidae) // Морской биологический журнал. 2016. Т. 1. № 2. С. 3–17.

Ревков Н.К., Щербань С.А. 2017. Особенности биологии двустворчатого моллюска *Anadara kagoshimensis* в Чёрном море // Экосистемы. 2017. Т. 9. С. 47–56.

Солдатов А.А, Андреенко Т.И., Головина И.В. Особенности организации тканевого метаболизма у двустворчатого моллюска-вселенца *Anadara inaequivalvis* Bruguiere // Доп. НАН України. 2008. № 4. С. 161–165.

Финогенова Н.Л., Куракин А.П., Ковтун О.А. Морфологическая дифференциация *Anadara inaequivalvis* (Bivalvia, Arcidae) в Чёрном море // Гидробиол. журн. 2012. Т. 48. № 5. С. 3–10.

Чикина М.В., Колючкина Г.А., Кучерук Н.В. Аспекты биологии размножения *Scapharca inaequivalvis* (Bruguiire) (Bivalvia, Arcidae) в Чёрном море // Экология моря. 2003. Вып. 64. С. 72–77.

Чихачев А.С., Фроленко Л.Н., Реков Ю.И. Новый вселенец в Азовское море // Рыбное хозяйство. 1994. № 3. С. 40–45.

Acarli S., Lok A., Yigitkurt S. Growth and Survival of *Anadara inaequivalvis* (Bruguiere, 1789) in Sufa Lagoon, Izmir (Turkey) // Israeli Journal of Aquaculture-Bamidgeh. 2012. Vol. 64. P. 1–7.

Cortesi P., Carpene E. Anaerobic metabolism on *Venus gallina* L. and *Scapharca inaequivalvis* (Bruguiere). Effects of modulators on pyruvate kinase and phosphoenol-pyruvate carboxykinaze // Oceanis. 1981. V. 7. № 6. P. 599–612.

Gomoiu M.T. *Scapharca inaequivalvis* (Bruguiire) – a new species in the Black Sea // Cercetrri marine – Recherches marines. 1984. V. 17. P. 131–141.

Novitskaya V.N., Soldatov A.A. Peculiarities of functional morphology of erythroid elements of hemolymph of the Bivalve mollusk *Anadara inaequivalvis*, the Black Sea // Hydrobiol. Journal. 2013. V. 49. № 6. P. 64–71.

Sahin C., Düzgüneț I.E., Okumuş I. Seasonal variations in condition index and gonadal development of the introduced blood cockle *Anadara inaequivalvis* (Bruguiere, 1789) in the southeastern Black Sea coast // Turkish. J. Aquat. Sci. 2006. V. 6. P. 155–163.

Sahin C., Emiral H., Okumus I., Mutlu Gozler A. The Benthic Exotic Species of the Black Sea: Blood Cockle (*Anadara inaequivalvis*, Bruguiere, 1789: Bivalve) and Rapa Whelk (*Rapana thomasiana*, Crosse, 1861: Mollusc) // J. Animal and Veterinary Advances. 2009. V. 8. № 2. P. 240–245.

Weber R.E., Lykke-Madsen M., Bang A., de Zwaan A., Cortesi P. Effect of cadmium on anoxia survival, hematology, erythrocytic volume regulation and haemoglobin-oxygen affinity in the marine bivalve *Scapharca inaequivalvis* // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1990. V. 144. № 1. P. 29–38.

Zaitzev Yu., Mamaev V. Biodiversity in the Black Sea: A study of Change and Decline. N.Y.: Black Sea Envir. Ser., 1997. V. 3. 208 p.

43. *Arcuatula senhousia* Benson, 1842

Азиатская мидия / Asian date mussel

Систематическое положение. Царство – животные, Animalia. Тип – Моллюски, Mollusca. Класс – Двустворчатые, Bivalvia. Отряд – Мидиеобразные, Mytiloida. Семейство – Мидии, Mytilidae. Вид – Азиатская мидия, *Arcuatula senhousia*

Основные синонимы. Asian mussel, bag mussel, Japanese mussel, Senhouse's mussel, *Musculista senhousia* (Benson, 1842), *Musculus senhousia* (Benson in Cantor, 1842), *Musculista senhousia* (Benson in Cantor, 1842), *Arcuatula senhousia* (Benson in Cantor, 1842), *Modiola senhousia* Benson, 1842, *Modiola bellardiana* Tapparone Canefri, 1874, *Modiola aquarius* Grabau & King, 1928.

Нативный ареал. Область муссонного климата – в прибрежных морских водах и эстуариях западной части Тихого океана: от южного берега о. Сахалин между п-овами Крильонский и Тонино-Анивский и далее на юг вдоль побережья Российского Приморья, Кореи, Китая, доходит до Сингапура; включает в себя Курильские и Японские острова.

Современный ареал. Вид расселился шире по Тихому океану, распространился в Индийский и Атлантический океаны (в том числе в Средиземноморский бассейн). Приобретенный ареал, согласно Е.А. Ковалеву с соавторами (2017), включает тихоокеанское побережье Северной Америки (с середины XX в.), юго-западное побережье Тихого океана, берега Новой Зеландии и Австралии, западное побережье Индийского океана (с конца 1970-х – начала 1980-х гг.), практически весь Средиземноморский бассейн, европейские берега Атлантического океана (с 2002 г.). Наиболее детально документировано формирование инвазионной части ареала в Средиземноморском бассейне в период с 1978 по 2011 гг., где обитает на побережье Франции (с 1978 г.), Италии (с 1992 г.), Испании (с 2002 г.), Хорватии (с 2003 г.), Туниса (с 2004 г.), Словении (с 2005 г.), Турции (с 2008 г.), Албании (с 2011 г.) (Ковалев и др., 2017).

Рис. 43.2. Распространение *Arcuatula senhousia* в Евразии и на севере Африки. 1 – нативная часть ареала; 2 – места находок по: GBIF (https://doi.org/10.15468/dl.yinz2u), NEMESIS, 2018 и источников, цитированных в тексте; 3 – инвазионная часть ареала.

Отмечено продвижение вида в Чёрное море (первые особи зарегистрированы на западном участке шельфа у берегов Румынии в 2002 г. (Micu, 2004), следующая находка двух живых экземпляров и нескольких пустых створок сделана только в сентябре 2015 г., в России в районе Керченского пролива у о. Тузла, на глубине 2 м (45.30° с.ш.; 36.57° в.д.) (Ковалёв и др., 2017).

Пути и способы инвазии. Азиатская мидия расселяется, прикрепляясь к корпусам судов, её личинки переносятся с балластными водами, молодь (спат) транспортируется вместе с посадочным материалом культивируемых моллюсков.

Инвазионными коридорами для интродукции вида могут быть судоходные каналы (а, возможно, при таком векторе, как балластные воды с учетом длительного существования личинки в планктоне (до 55 дней) (см. особенности биологии), и целиком трассы протяженных внутриконтинентальных водных путей). Так, одним из путей интродукции в Средиземноморский бассейн мог быть Суэцкий канал, по которому осуществлялись многочисленные так называемые «Лессепсианские» миграции драматически сказавшиеся на биоразнообразии Средиземного моря (Por, 1978). Азиатская мидия в Средиземном море впервые была обнаружена в 1964 г. у берегов Израиля и Египта (Barash, Danin, 1972), куда вид предположительно попал из Красного моря по Суэцкому каналу.

Расселение вдоль Атлантического побережья Европы (в 2002 г. этот вид нашли во Франции в Аркашонском заливе и в южной части Бискайского залива), а также к побережьям Австралии и Новой Зеландии (в 1983 г. найден в устье р. Суон в Западной Австралии), на юго-запад Индийского океана (побережье Африки от Занзибара до Мадагаскара) проходило по коридорам, сформированным транс-континентальными и прибрежными морскими маршрутами.

Непреднамеренная интродукция с посадочным материалом для данного вида играла более важную роль в сравнении с расселением других инвазионных двустворчатых моллюсков. Так, на тихоокеанское побережье США азиатская мидия была завезена в начале XX в. вместе с устрицами (Ковалев и др., 2017), а на французское побережье Адриатического моря вместе со спатом культивируемых дальневосточных устриц и с видами семейства Veneridae (Zenetos et al., 2004). Очевидно, как и в случае других вселенцев с планктонной личинкой, важную роль в дальнейшей экспансии азиатской мидии играет саморасселение, обуславливающее быстрое освоение больших пространств в регионе-реципиенте. Так, в Адриатическом море вид расселился за 20 лет (впервые найден в 1980 г., в Словении обнаружен в 1997 г.; в заливе Ольвии, Сардиния – 2000 г., в заливе Таранто

– 2001 г. (Crocetta et al., 2013)), в целом в Средиземноморском бассейне – за 47 лет (с 1964 по 2011).

В европейскую часть России (Керченский пролив) вселилась с судоходством: с балластными водами на стадии личинки или в обрастании судов из районов массового развития в Средиземноморском бассейне (Ковалев и др., 2017).

Местообитание. Субтропический эвригалинный морской моллюск-обрастатель. Населяет прибрежные воды морей – от литорали (в том числе приливно-отливной) до глубины 20 м, предпочитает закрытые участки – заливы, нижние зоны эстуариев, особенно лагунного типа, заселяет как твёрдые субстраты (включая искусственные), погруженную растительность, так и илисто-песчаные грунты и рыхлые илы (Slack-Smith, Brearley, 1987). Биссусные нити использует как для прикрепления, так и для формирования неплотных мешкообразных чехлов (видимо, отсюда одно из англоязычных названий моллюска – "bag mussel"), позволяющих стабилизировать подвижные частицы рыхлых илов (Morton, 1973) и играющих защитную роль (CABI, 2018). Скопления пустых чехлов могут образуют обширные маты (Crooks, 1998).

В приливно-отливной зоне плотность поселений доходит до 2500 экз./м^2 (Гонконг, нативный ареал) (Morton, 1974), в условиях постоянного уровня воды до 170000 экз./м^2 (приобретенный ареал) (Munari, 2008).

Вид встречается в диапазоне солёности от 18 до 36‰ при температуре от 1 до 31 °С; толерантен к пониженной концентрации кислорода (до 1–3 мг/л) (Slack-Smith, Brearley, 1987). В эстуариях Южного Приморья способен переносить кратковременное распреснение воды, наблюдающееся во время муссонов в небольших морских бухтах, в которые впадают реки и ручьи (Комендантов, Орлова, 2003).

Особенности биологии. Азиатские мидии – быстро растущие, короткоживущие животные – скорость их роста составляет до 25 мм в год, значительная часть популяции представлена особями не старше 1 года, максимально возможная продолжительность их жизни – 20 месяцев (Morton, 1974). Из-за нерегулярности оседания молоди, что связано с нестабильными гидрологическими условиями местообитаний и короткой продолжительностью жизни самих моллюсков, поселения не всегда возобновляются ежегодно (CABI, 2018).

Моллюски раздельнополые, половозрелости достигают за 9 месяцев, и очень плодовитые – самка с длиной раковины 20 мм может производить до 137 000 яиц (Sgro et al., 2002). Размножение начинается при температуре не менее 22.5 °С и солености воды не выше 30‰, наиболее благоприятные температурные условия для нереста 25–28 °С (Sgro et al., 2002). Опло-

дотворение наружное. Оплодотворенные яйца крупные, благодаря разбухающей клейкой оболочке слипаются, образуя белую витую нить. Из оплодотворённых яиц выходит планктонная личинка – велигер (парусник), уже имеющая сформированную раковину со спрямленным краем (CABI, 2018), т.е. личиночное развитие частично эмбрионизировано (отсутствует трохофора), что характерно и для других моллюсков, населяющих изменчивые эстуарии муссонного климата (Комендантов, Орлова, 2003) (см. также очерк о восточной корбикуле). Личинки в планктоне остаются долго 15–55 дней, дрейфуя вместе с течениями (CABI, 2018), на стадии великонхи (у великонхи хорошо видна развита нога, коническая раковина, у живого материала очевидны попытки к ползанию) постепенно переходят к жизни на дне. Примечательно, то, что в отличие от других моллюсков-обрастателей, спат этого вида предпочитает илистые местообитания: ювенильные моллюски погружаются вертикально в грунт, приступают к выделению биссусных нитей и формированию из них чехла вокруг раковины (CABI, 2018).

Как подавляющее большинство двустворчатых моллюсков, азиатская мидия – фильтратор. Фильтрационный тип питания и прикрепленный образ жизни, а также способность населять илистые биотопы, высокие репродуктивный потенциал и скорость роста, долгое пребывание в планктоне на стадии личинки, определяют успех расселения этого моллюска различными векторами, его роль в прибрежных экосистемах и практическое значение.

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Сведений о влиянии вида на пелагические сообщества нет, что, возможно связано с эфемерностью существования его плотных поселений, гидрологической нестабильностью занимаемых им прибрежных биотопов и тем, что профильтровывает он лишь придонный слой водной толщи.

На донные сообщества при массовом развитии в области инвазии азиатская мидия может воздействовать как положительно, так и отрицательно (Crooks, 1998; 2001; Mistri et al., 2004 и др.): с одной стороны, живые поселения и биссусные маты структурируют пространство дна, что вместе с седиментационной активностью и ее результатом – отложением фекалий и псевдофекалий, являющихся дополнительным пищевым ресурсом для детритфагов, приводит к увеличению численности подвижных мелких беспозвоночных – ракообразных, брюхоногих моллюсков, многощетинковых кольчатых червей; с другой стороны, те же биссусные маты и отложения дополнительного органического вещества способствуют заилению дна, снижению значений окислительно-восстановительного потенциала в придонном слое воды и формированию заморных сероводород-

ных зон, что в итоге приводит к уменьшению разнообразия форм бентоса (в частности, снижается видовое разнообразие местных моллюсков-фильтраторов, в меньшей степени зарывающихся, в большей степени обрастателей), чувствительных к органическому загрязнению и дефициту кислорода, подавлению роста морских водорослей и высших растений. Особое беспокойство вызывает сокращение площадей морской травы *Zostera marina*, которое отчасти связывают и с инвазией азиатской мидии: считается, что из-за многочисленных биссусных чехлов моллюска нарушается формирование корневищ и побегов зостеры и сдерживается рост ее куртин (Reusch, Williams, 1998).

В бентали, также, как и в пелагиали, все эффекты могут быть недолговременны и из-за эфемерности плотных поселений, и из-за гидрологической нестабильности населяемых местообитаний, особенно на участках, находящихся в зоне воздействия приливно-отливных течений (Creese et al., 1997).

Селясь на мелководьях и имея тонкую раковину, азиатская мидия в области инвазии становится кормовым объектом для местных моллюскоядных хищников, от водных беспозвоночных (ракообразные, иглокожие) до водоплавающих птиц; в странах юго-восточной Азии (т.е. в нативном ареале) она употребляется в пищу человеком, идет на корм домашним животным, используется в качестве наживки при ловле рыбы (Crooks, 2002). Сведений о виде как об источнике биопомех для промышленных объектов и в секторе энергетики пока нет.

Контроль. Мониторинг распространения *A. senhousia* начат в нескольких странах Европы, в США и в Японии. Профилактическими мерами против трансконтинентального распространения можно считать соблюдение предписаний по обращению с балластом, обработку балластных вод и очистку корпусов судов. Для предупреждения внутриконтинентального распространения предложены стандартные механические, химические и физико-химические методы контроля (GWA, 2005). Биологический контроль с использованием водоплавающих птиц документирован для одного из озер Японии (Yamamuro et al., 1998).

Авторы: Орлова М.И., Фенёва И.Ю.

Литература

Ковалёв Е.А., Живоглядова Л.А., Ревков Н.К., Фроленко Л.Н., Афанасьев Д.Ф.Первая находка двустворчатого моллюска *Arcuatula senhousia* (Benson, 1842) в российской части Азово-черноморского бассейна // Российский журнал биологических инвазий. 2017. №3. С. 24–29.

Комендантов А. Ю., Орлова М.И. Экология эстуарных двустворчатых моллюсков и полихет Южного Приморья // Исслед. Фауны морей. 2003. Т. 52. № 60. С. 1–230.

Barash A., Danin Z. The Indo-Pacific species of Mollusca in the Mediterranean and notes on a collection from the Suez Canal // Israel Journal of Zoology. 1972. V. 21. № 3–4. P. 301–374.

CABI, 2018 *Arcuatula senhousi*a (Asian date mussel)// https://www.cabi.org/isc/datasheet/107753#1D6EC302-8DE2-44A4-B25F-2FED73BD0756.

Creese R., Hooker S., Luca S., Wharton Y. Ecology and environmental impact of *Musculista senhousia* (Mollusca: Bivalvia: Mytilidae) in Tamaki Estuary, Auckland, New Zealand // New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research, 1997. № 31. P. 225–236.

Crocetta F., Macali A., Furfaro G., Cooke S., Villani G., Valdes A. Alien molluscan species established along the Italian shores: an update, with discussions on some Mediterranean "alien species" categories // ZooKeys. 2013. V. 277. P. 91–108.

Crooks J.A. Assessing invader roles within changing ecosystems: historical and experimental perspectives on an exotic mussel in an urbanized lagoon// Biological Invasions. 2001. V.3. P. 23–36.

Crooks J.A. Habitat alteration and community-level effects of an exotic mussel, *Musculista senhousia*// Marine Ecology Progress Series. 1998. № 162. P.137–152.

Crooks J.A. Predators of the invasive mussel *Musculista senhousia* (Mollusca: Mytilidae)// Pacific Science. 2002. V. 56. № 1. P. 49–56.

GWA, 2005. Introduced Marine Aquatic Invaders. Government of Western Australia/ Department of Fisheries. http://www.fish.wa.gov.au/hab/broc/marineinvader/marine06.html.

Micu D. First record of *Musculista senhousia* (Brenson in Cantor, 1842) from the Black Sea // In: Abstracts of the International Symposium of Malacology (Romania, Sibiu, 2004). Sibiu. 2004. P. 47.

Mistri M. The non-indigenous mussel *Musculista senhousia* in an Adriatic lagoon: effects on benthic community over a ten year period // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 2004. V. 83. P. 1277–1278.

Morton B. Some aspects of the biology, population dynamics and functional morphology of *Musculista senhousia* Benson (Bivalvia, Mytilidae)// Pacific Science. 1974. V.28. P.19–33.

Munari C. Effects of the exotic invader *Musculista senhousia* on benthic communities of two Mediterranean lagoons // Hydrobiologia. 2008. V. 611. №1. P. 29–43.

NEMESIS. 2018. Fofonoff PW, Ruiz GM, Steves B, Simkanin C, & Carlton JT. 2018. National Exotic Marine and Estuarine Species Information System. http://invasions.si.edu/nemesis/ Access Date: 2Sep 2018.

Por F.D. Lessepsian Migration. The Influx of Red Sea Biota into the Mediterranean by way of the Suez Canal// Ecological Studies. Analysis and Synthesis, 1978. V. 23. Berlin, Heidelberg, New York: Springer Verlag. 228 p.

Reusch T.B.H., Williams S.L. Variable responses of native eelgrass *Zostera marina* to a non-indigenous bivalve *Musculista senhousia* // Oecologia. 1998. V. 113. № 3. P. 428–444.

Sgro L., Turolla E., Rossi R., Mistri M. Sexual maturation and larval development of the immigrant Asian date mussel, *Musculista senhousia*, in a Po River deltaic lagoon // Italian Journal of Zoology. 2002. V. 69. P. 223–228.

Slack-Smith S.M., Brearley A. *Musculista senhousia* (Benson, 1842); a mussel recently introduced into the Swan River estuary, Western Australia (Mollusca: Mytilidae) // Records of the Western Australian Museum.1987. V. 13. № 2. P. 225–230.

Yamamuro M., Oka N., Hiratsuka J. Predation by diving ducks on the biofouling mussel *Musculista senhousia* in a euthrophic estuarine laggon // Marine Ecology Progress Series, 1998. № 174. P.101–106.

Zenetos A., Gofas S., Russo G., Templado J. CIESM Atlas of Exotic Species in the Mediterranean // CIESM Publishers, 2004. V. 3. Molluscs.Monaco. 376 p.

44. *Corbicula fluminea* (O.F. Müller, 1774)

Восточная корбикула / Asian clam

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia. Тип – Моллюски, Mollusca. Класс – Двустворчатые, Bivalvia. Отряд – Венероидные, Veneroida. Семейство – Корбикулы, Corbiculidae. Вид – Восточная корбикула, *Corbicula fluminea.*

44.1

Основные синонимы. Asiatic clam, Golden clam, golden freshwater clam, prosperity clam, good luck clam, *Tellina fluminea* O.F. Müller, 1774; *Corbicula fluminalis* (Müller, 1774); *Corbicula leana* (Prime, 1864); *Corbicula manilensis* (Philippi, 1884).

Название *C. fluminalis* часто трактуется как синоним *C. fluminea,* но используется и как название самостоятельного вида (Lee et al., 2005). Разночтения связаны с систематикой корбикул, которая осложнена разнообразием их жизненных стратегий, хромосомных наборов, морфологической изменчивостью. Из-за морфологической изменчивости и геномного разнообразия *C. fluminea* некоторые исследователи отказались от использования по отношению к ней категории «вид» и идентифицируют свои находки с помощью молекулярно-генетических методов как формы: форма А – наиболее широко распространенная; форма В стречается на юго-западе Нового Света и форма С – из Аргентины (Lee et al., 2005). Первые две формы встречаются и в Европе.

Нативный ареал. Первоначально встречался в пресных и солоноватых водоемах Восточной Азии, в том числе в России (Дальний Восток), а также Таиланда, Филиппин, Китая, Тайваня, Кореи, Японии. Видимо, проникал также в Австралию и Африку (Старобогатов, 1970; Mouthon, 2001). Помимо *C. fluminea,* еще один вид демонстрирует инвазии и фигурирует в литературе под названием азиатской корбикулы – *C. fluminalis* (см. выше). Большинство исследователей-зоологов, не вдаваясь в тонкости систематики и генетики, считают, что расселяются два вида корбикул – *C. fluminea* и *C. fluminalis*. Если относить эти названия не к синонимике, а к разным

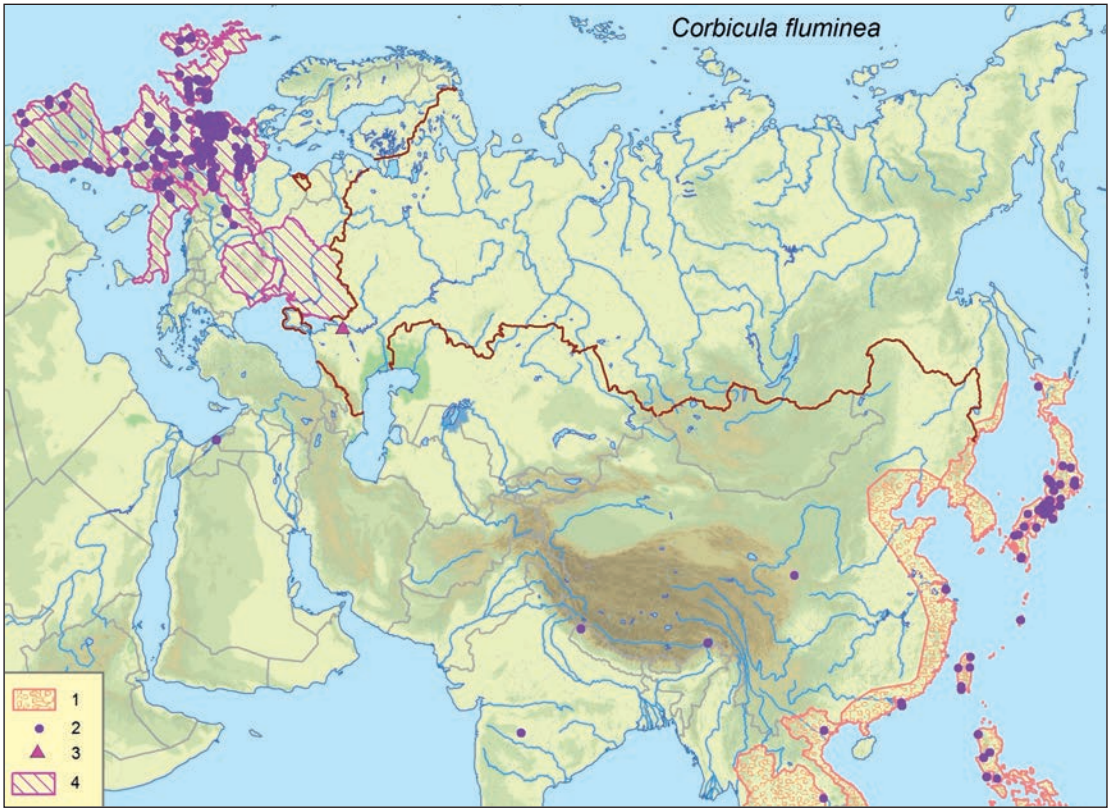


Рис. 44.2. Распространение *Corbicula fluminea* в Евразии. 1 – нативная часть ареала. Места находок: 2 – по: GBIF (https://doi.org/10.15468/dl.zz7lly), 3 – по: Живоглядова, Ревков (2018), 4 – страны, где вид присутствует.

видам (формам), то к нативному ареалу инвазионных корбикул, заселивших Европу, Северную и Южную Америки следует отнести также пресные водоемы Ближнего Востока, Закавказья, Центральной и Восточной Азии (Набоженко, Набоженко, 2016).

В связи с тем, что на территории России зарегистрированы и *C. fluminea* (Живоглядова, Ревков, 2018), и *C. fluminalis* (Набоженко, Набоженко, 2016), далее при описании особенностей биологии восточной корбикулы, *C. fluminea,* приведены наиболее интересные в сравнительном аспекте сведения о *C. fluminalis*.

Современный ареал. В Западном полушарии восточная корбикула населяет страны Южной Америки (Аргентина, Уругвай, Бразилия, Перу, Венесуэла, Эквадор, Куба) (Lee et al., 2005), в США зарегистрирована в 41 из 48 континентальных штатов, на Гавайях и в округе Колумбия, на части территории юга Канады (Patric et al., 2017), где населяет водотоки, озера, каналы и эстуарии, включая такие крупные водные системы и бассейны как Великие Американские озера (Мичиган, Верхнее и Эри), реки Миссисиппи и Миссури, Мексиканский залив, залив Сан-Франциско. В Евразии она расселилась по Европе (Чехия, Словакия, Португалия, Испания, Франция, Нидерланды, Швейцария, Великобритания, Ирландия, Румыния, Украина, Россия) (CABI, 2018). Необычная ситуация, сложилась в Японии, здесь она обнаружена в реликтовом оз. Бива (GISD, 2015).

По М.В. Набоженко и С.В. Набоженко (2016) *C. fluminalis* – «…широко распространённый вид двустворчатых моллюсков, обитающих в пресных водоемах Ближнего Востока, Закавказья, Центральной и Восточной Азии. Ряд подвидов обитает в Африке. В Европе *C. fluminalis* является инвазионным наряду с близким агамным видом *C. fluminea* (O.F. Müller, 1774) … Самым восточным местонахождением в инвазивном ареале являются низовья Дуная…».

В европейской части России корбикулы, идентифицированные и зарегистрированные, как *C. fluminalis,* найдены в 2013 г. (1 раковина) и в 2015 г. (117 раковин) на побережье Каспийского моря возле устья р. Шура-Озень (Дагестан) (Набоженко, Набоженко, 2016); идентифицированные и зарегистрированные, как *C. fluminea,* обнаружены в 2017 г. в системе рек Дон и Маныч, ниже устья р. Маныч, в теплом канале Новочеркасской ГРЭС и в прилегающем районе р. Дон (Живоглядова, Ревков, 2018).

Возможно, как и в случае с инвазией речной дрейссены на север Европы, наблюдаемое расселение корбикул в Европу и Северную Америку имело доисторические прецеденты: ряд исследователей (Araujo et al., 1993; Sousa et al., 2008; Безродных и др., 2015; Набоженко, Набоженко, 2016) сообщают, что ископаемые раковины моллюсков рода корбикула, относи-

мые к *C. fluminalis*, найдены в нижнеплейстоценовых отложениях Европы и Северной Америки и верхнечетвертичных отложениях Северного Каспия.

Пути и способы инвазии. В Европе основным путем распространения вида считается речное судоходство, а также непреднамеренная интродукция вместе с азиатскими видами рыб (Сон, 2007). Для беспозвоночных животных, имеющих в жизненном цикле планктонную личинку, один из важных векторов – расселение в балластных камерах судов, следующих по внутри- и межконтинентальным маршрутам, и корбикулы – не исключение. Интродукцию в Западное полушарие связывают как с судоходством, так (особенно в начале инвазионной истории) и с другими векторами: завозом в качестве пищевого объекта выходцами из юго-восточной Азии (Counts, 1986); с посадочным материалом гигантской устрицы (*Crassostera gigas*) (ERSS, 2015). Другие способы расселения *Corbicula*, включают аквариумистику, транспортировку птицами и млекопитающими, случайную транспортировку с песком и гравием и перенос рыболовами в качестве наживки (Counts, 1986). Отрожденная молодь восточной корбикулы секретирует биссусные нити, выполняющие роль «паруса», и с их помощью способна флотировать, что обеспечивает саморасселение путем пассивного переноса с потоками воды (McMahon, 2000; Prezani, Shalermwat, 1984). Саморасселение играет важную роль при экспансии в естественных водотоках, в водохранилищах и каналах, в том числе межбассейновых, а также при колонизации систем водоснабжения. Кроме того, наличие биссуса, выполняющего роль ещё и «якоря», позволяет молоди временно прикрепляться к твердым поверхностям, в том числе к корпусам судов и расселяться в составе обрастания (McMahon, 2000). Также это способствует заселению искусственных экосистем: молодь, разносимая с потоками воды, временно входит в состав обрастания на поверхностях оборудования, а после метаморфоза формирует скопления и наносы на дне трубопроводов (Jenner et al., 1998).

Корбикулы способны плотно смыкать свои створки (изолирующий рефлекс) и так в течение некоторого времени пережидать неблагоприятные условия. В связи с этим не лишены основания предположения об их транспортировке рыбами в составе пищевого комка (в Бразилии в верхнем течении р. Парана в нижнем отделе пищеварительного тракта *Pterodora granulosus* было найдено значительное количество живых корбикул с сомкнутыми створками (ERSS, 2015)).

Первые регистрации представителей рода *Corbicula,* как чужеродных, сделаны в Америке в 1920-е гг. (Counts, 1986). Первая регистрация находки, идентифицированной именно как *C. fluminea* была сделана в 1938 г. на

берегу р. Колумбия шт. Вашингтон (Counts, 1986). Вскоре обнаружилось, что заселены и другие штаты восточного побережья США, а в 1950-е гг. освоены центральные и западные районы, зарегистрировано распространение в Мексику (McMahon, 2000). Северная граница ареала, по-видимому, пока находится в районе Великих Американских озер (Lee et al., 2005). В Южную Америку корбикула была интродуцирована в 1960-е гг., впервые зарегистрирована в Рио-де-Ла-Плата, а затем распространилась по большей части континента (Cataldo, Boltovskoy, 1999).

В Европе впервые корбикул обнаружили в Рейне в конце 1980-х гг., затем по каналу Рейн-Майн-Дунай они в 1998 г. достигли р. Эльба; с 2000-х гг. расселились по Чехии, Словакии, Португалии, Испании, Франции, Нидерландам, Швейцарии, Великобритании и впервые были обнаружен в Ирландии в 2010 г. (Rajagopal et al., 2000; Сон, 2007; Живоглядова, Ревков, 2018 и др.).

В российскую часть ареала на побережье Каспийского моря азиатская корбикула предположительно попала из несудоходного района Азербайджана, а наиболее вероятные векторы ее расселения – транспортировка птицами, с песком и гравием и перенос рыболовами в качестве наживки (Набоженко, Набоженко, 2016). Источником находки восточной корбикулы в низовьях р. Дон (Живоглядова, Ревков, 2018), можно считать любую из ближайших популяций Черноморского бассейна, а наиболее вероятным вектором заноса – судоходство. Авторы данной находки, проанализировав многолетние тренды изменений климата в Южном, Центральном и Приволжском федеральных округах и оценив возможности судоходства в пределах южной части Восточного инвазионного коридора (Волго-Донской канал и ближайшие к нему водные системы) прогнозируют экспансию восточной корбикулы в бассейны рек Волга и Дон. Неблагоприятен и прогноз для инвазий *C. fluminalis*, более холодоустойчивой (см. Местообитание).

Не только на территории России, но и в масштабах земного шара успеху инвазий корбикул способствуют глобальное потепление и техногенные трансформации местообитаний (Patrick et al., 2017).

Местообитание. Инвазионные корбикулы обоих видов – *C. fluminalis* и *C. fluminea* часто сосуществуют (например, в р. Рейн (Rajagopal et al., 2000)). Они обитают в солоноватых и пресных водоёмах – в эстуариях и лагунах, предпочитая пресноводно-олигогалинные условиях (с соленостью до 5‰), могут выживать при повышении солености до 14–17‰ (*C. fluminea*) или 24–25‰ (*C. fluminalis*) (Karatayev et al., 2007), обычны в озерах (в том числе зарегистрированы и в относительно низкоминерализованных, например оз. Верхнее в США), водохранилищах, реках (в том числе в реках Южной Америки с низкой минерализацией воды) и других водотоках,

прудах. Корбикулы сравнительно теплолюбивы и переносят температуру воды в пределах от 0 (*C. fluminalis* населяет реки Сибири, замерзающие в зимнее время) или от 2 (*C. fluminea*) до 36–37 °C (*C. fluminea*) (Karatayev et al., 2007). Между температурными требованиями к периоду размножения у обоих видов различия более существенны: *C. fluminea* отрождает педивелигеры (см. ниже) при температуре воды выше 15 °C, тогда как *C. fluminalis* может размножаться при температуре 6–15 °C (Rajagopal et al., 2000). Относительно *C. fluminea* известно, что даже умеренная гипоксия (концентрация растворенного кислорода в 1–3 мг/л при 25–20 °C) подавляет рост моллюсков, хотя и не является летальной; вид выживает в воде кислой реакции (нижний предел водородного показателя (pH) – 5.6 – местообитание в Mosquito Creek (Флорида, США); населяет водоемы с концентрацией иона кальция 1–3 мг/л (Karatayev et al., 2007) (для сравнения см. очерки по бугской и речной дрейссенам).

В естественных условиях *C. fluminea* обитает на илистых и песчаных грунтах, предпочитая песчаные (Patrick et al., 2017), на глубинах от уреза воды до 10 м, то есть при высоком насыщении воды кислородом, как на быстром течении, так и в слабопроточных водоемах, в силу чувствительности к загрязнению чаще встречается на чистоводных участках (GISD, 2015).

В отличие от других наиболее известных пресноводных инвазионных двустворчатых моллюсков – представителей семейства дрейссен, корбикулы живут на поверхности грунта или непосредственно в грунте, зарываясь в него на 2/3, оставляя на поверхности сифональный край раковины, изредка зарываются на 20–30 см; на песках на сильном протоке могут формировать многослойные поселения с биомассой до 10 кг/м^2 (например, в р. Гладкая, Южное Приморье, это характерно для *C. japonica* (Комендантов, Орлова, 2003).

Корбикулы населяют искусственные (технические) экосистемы. *C. fluminea* способна жить в лабораторных условиях в течение нескольких месяцев; её можно культивировать в садках в водоемах, что позволяет рекомендовать использовать ее как индикаторный организм (Sousa et al., 2008).

Особенности биологии. Виды рода *Corbicula* демонстрируют разнообразие жизненных стратегий, не свойственное большинству известных пресноводных и морских двустворчатых моллюсков (Ocamoto, Arimoto, 1986; Rajagopal et al., 2000; Lee et al., 2005; Sousa et al., 2008 и мн. др.), в частности наличие гермафродитных (C. *fluminea*) и преимущественно раздельнополых видов (например, C. *fluminalis*). Отмечено спонтанное появление андрогенетических линий как в нативном, так и в приобретённом

ареале. C. *fluminea* относится к видам с эмбрионизированным ранним развитием, когда эмбрионы вынашиваются в жабрах и выходят из «материнского» организма очень поздно – на стадии педивелигера и вскоре после рождения переходят к оседанию и завершению метаморфоза. В результате этого редуцируется железа, секретирующая биссусоподобные нити, играющие важную роль при расселении. Жизненный цикл *C. fluminalis* – обычен для морских моллюсков (с планктонной личинкой).

Подробней охарактеризуем размножение и развитие восточной корбикулы, *C. fluminea* (по Sousa et al., 2008), как интересный вариант жизненной стратегии инвазионных корбикул. *C. fluminea* – гермафродиты, у них возможно как перекрестное, так и самоплодотворение. Оплодотворение происходит в мантийной полости, оплодотворенные яйца, богатые питательными веществами, инкубируются в трубках внутренних полужабр, которые служат не только вместилищем, но и дополнительным источником питания для эмбрионов. Эмбрионы близки по организации к взрослому моллюску: имеют хорошо развитую коническую раковину, покрывающую все тело, мускулы замыкатели, ногу, статоцисты, нервные ганглии, жабры и пищеварительную систему, другие органы. Достигнув размера 200–250 μm, они выходят в воду, оседают, заякориваются биссусоподобными нитями на грунте (или другом субстрате), и зарываются в грунт в случае его наличия. Вышедшие в воду и уже осевшие, но не претерпевшие метаморфоза моллюски, могут подхватываться водными потоками и пассивно расселяться в основном вниз по течению.

Корбикулы, как и другие двустворчатые моллюски – фильтраторы, но, в отличие от других инвазионных моллюсков-обрастателей, имеют еще один, дополнительный способ питания – педальный (с помощью мерцательного эпителия ноги съедобные частички из донных отложений транспортируются на сортирующий жаберный аппарат и далее направляются в пищеварительную систему). Отличительная черта именно *C. fluminea* – очень быстрый рост, благодаря эффективному использованию пищи (McMahon, 2000; Karatayev et al., 2007). Половая зрелость *C. fluminea* наступает в течение 3–6 месяцев при достижении длины раковины 6–10 мм; вымет молоди происходит 1–2 раза в год, в зависимости от условий местообитания (в основном температурных и трофических), но имеются популяции, размножающиеся до 6 раз в год. В день одна особь может продуцировать 400–900 личинок (Jenner et al., 1998). Продолжительность жизни *C. fluminea* короткая – 1–5 лет (Sousa et al., 2008), для сравнения – продолжительность жизни *C. fluminalis* – 10 лет (Jenner et al., 1998).

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Восточная корбикула в экосистемах относится к числу наиболее мощных эдификаторов

(“ecosystem, habitat engineers”) (Karatayev et al., 2007), что определяется, прежде всего, ее массовым развитием и фильтрационным типом питания. Воздействия, оказываемые и на пелагическую, и на донную часть экосистем принципиально не отличаются от таковых, описанных в очерках, посвященных другим важным видам-эдификаторам – представителям семейства дрейссенид (Karatayev et al., 2007; Sousa et al., 2008) и выражаются:

– в перераспределении потоков энергии между донной (возрастание продуктивности) и пелагической («олиготрофизация» водной толщи) частью экосистем через потребление взвешенного вещества и улучшение гидрооптических условий, выделение жидких метаболитов, доступных для потребления фотосинтезирующими организмами;

– в создании дополнительных микроместообитаний для подвижных донных детритофагов-собирателей (через седиментационную активность и создание дополнительных убежищ) и обрастателей (через формирование дополнительных твердых субстратов).

В тех же источниках рассмотрены и отличия *C. fluminea* от моллюсков-обрастателей:

– при зарывании в грунт и педальном питании восточная корбикула воздействует на верхний слой донных отложений;

– будучи очень мощным фильтратором и питаясь также и из донных отложений, может вступать в многообразные конкурентные отношения за пищевые ресурсы бентали и пелагиали с местными видами зарывающихся двустворчатых моллюсков, равно как и непосредственно отфильтровывать их половые продукты, глохидии и даже молодь Перловицевых. Здесь уместно еще раз упомянуть про вселение *C. fluminea* в реликтовое оз. Бива (Япония), где ее инвазия привела к исчезновению местной корбикулы *C. leana*, имеющей такую же жизненную стратегию (тоже клональная) (GISD, 2015).

Практическое значение корбикул многообразно. Во многих странах восточная и другие корбикулы относятся к разряду деликатесов и пищевых продуктов для здорового и лечебного питания, являются объектом промысла, и в этой связи, в частности, немаловажной оказывается такая биологическая особенность *C. fluminea*, как накопление загрязняющих веществ и их передача по трофическим сетям. Одним из конечных звеньев пищевой сети является человек и домашние животные. Поскольку корбикул часто употребляют в пищу без термической обработки немаловажна их роль как природного резервата паразитов и патогенов, в том числе опасных и для человека. Среди таковых: эхиностомы (плоские черви) и криптоспоридии (паразитические простейшие), вирусы (NoVs, сходные с теми, что обнаруживают в устрицах) (ERSS, 2015). Все эти симбионты корби-

кул способны вызывать серьёзные заболевания человека, в частности эхиностомоз широко распространён среди населения юго-восточной Азии и Дальнего Востока.

Важное значение имеет способность молоди *C. fluminea* к флотированию и заякориванию и, таким образом, к заселению систем водоснабжения. Последствия от такого заселения – снижении скорости протока и физическая забивка водоводов и особенно трубок мелкого диаметра (например, в конденсаторах), фильтрационного и сороудерживающего оборудования, эти последствия (биопомехи) влекут за собой ежегодные многомиллиардные потери в промышленном, энергетическом и коммунальном секторах экономики. Регионы такого отрицательного воздействия могут относится как к инвазионным участкам ареала в Европе и обеих Америках (Jenners et al., 1998; CABI, 2018), так и нативным участкам – Южное Приморье, о. Сахалин, Хабаровске (Явнов, Раков, 2003).

Низкая устойчивость к загрязнению и легкость культивирования в лаборатории и садках, способность накапливать патогены, позволяют использовать корбикул как индикаторные организмы: для оценки качества воды в естественных водоемах, для выявления болезнетворных вирусов, гардий и криптоспоридий в сбросных и ирригационных водах. Легкость культивирования и фильтрационные способности делают корбикул объектом поликультуры для создания биофильтров, обеспечивающих высокое качество воды для культивируемых вместе с ним организмов (в частности, при выращивании канального сома (*Ictalurus punctatus*), и аквариумистики (CABI, 2018).

Контроль. Первым шагом *к предупреждению и снижению дальнейшего расселения* корбикул, как и большинства других водных организмов, является соблюдение предписаний Международной морской организации (IMO) по обращению с балластом и контролю обрастания корпусов судов, что позволяет снизить *вероятность первичных интродукций*; второй шаг, снижающий *вероятность натурализации* – поддержание естественного состояния водоемов, поскольку антропогенные трансформации местообитаний способствуют натурализации агрессивных чужеродных видов (CABI, 2018). Все меры, направленные на искоренение сформировавшихся поселений корбикул, признаны неэффективными (CABI, 2018). Однако, учитывая их промысловое значение и драматическую историю промысла в малых реках Приморья (Явнов, Раков, 2002), можно предположить, что использование традиционных методов промысла в небольших водотоках в области инвазии может быть вполне эффективным. Однако у этого подхода имеются побочные эффекты, а именно, полное нарушение структуры донных местообитаний. Теми же эффектами сопровождается и создание

условий гипоксии у дна в сильно заселенных корбикулой водоемах (Wittman et al., 2012).

Считается, что образовательные и просветительские программы могут снизить скорость распространения инвазионных видов (Karatayev et al., 2007), например, через разъяснение населению и представителям бизнеса последствий транспортировки корбикул в новые регионы в качестве пищевого объекта, объекта аквариумистики и наживки, представителям строительных и добывающих компаний последствий использования песка и гравия из заселенных корбикулой регионов (Counts, 1986). Очевидно, ту же роль играет и соблюдение карантинных требований. Снизить скорость расселения могут и специальные обработки плавсредств, рыболовного и иного инвентаря, например горячей (50 °C) или хлорированной водой (CABI, 2018).

Специфических методов для устранения корбикул из технических систем нет и, при состоявшемся загрязнении оборудования раковинным материалом и наличии на нем живых моллюсков проводят ручную или механизированную очистку, дополненную термической, химической обработкой или созданием гипоксии.

Подходы к предупреждению заселения систем водоснабжения и охлаждения корбикулами принципиально те же, что и в случае моллюсков-обрастателей. Однако, в связи временным характером прикрепления молоди корбикул, большее внимание уделяется химической обработке потоков воды и установлению сороудерживающего оборудования и самоочищающихся фильтров. Непосредственная защита поверхностей путем придания им необрастающих свойств с использование различных покрытий, в большей степени имеет своей мишенью бактериально-водорослевое обрастание, но может иметь и репеллентное значение в отношении молоди корбикулы. В числе средств превентивной защиты применимы наиболее распространённые физико-химические воздействия и биоциды: так обработка воды озоном в концентрации 5 мг/л в течение в 18 дней дает 100% эффект (Jenner et al., 1986); использование гипохлорита натрия в низких концентрациях, также дающее приемлемые результаты, применяется в странах, где его использование разрешено природоохранных законодательством (GISD, 2015).

Авторы – Орлова М.И., Фенёва И.Ю.

Литература

Безродных Ю.П., Делия С.В., Романюк Б.Ф., Сорокин В.М., Янина Т.А. Новые данные по стратиграфии верхнечетвертичных отложений Северного Каспия// Доклады Академии наук. 2015. Т. 462. № 1. С. 95–99.

Живоглядова Л.А., Ревков Н.К. Инвазия двустворчатого моллюска *Corbicula fluminea* (O.F. Muller, 1774) (Bivalvia: Cyrenidae) в бассейн Нижнего Дона // Водные биоресурсы и среда обитания. 2018. Т. 1. №1. С. 44–50.

Комендантов А. Ю., Орлова М.И. Экология эстуарных двустворчатых моллюсков и полихет Южного Приморья // Исслед. фауны морей. 2003. Т. 52. № 60. С. 1–230.

Набоженко М.В., Набоженко С.В. *Corbicula fluminalis* (O.F. Müller, 1774) – новый для российского сектора Каспийского бассейна вид двустворчатых моллюсков // Наука Юга России (Вестник южного научного центра). 2016. Т. 12. №1. С. 61–64.

Сон М.О. Моллюски-вселенцы в пресных и солоноватых водах Северного Причерноморья. Одесса: Друк. 2007. 132 с.

Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование водоемов Земного Шара. Л.: Наука. 1970. 372 с.

Явнов С.В., Раков В.А. Корбикула. Владивосток: ТИНРО-центр, 2003. 145 с.

Araujo R., Moreno D., Ramos M.A. The asiatic clam *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) (Bivalvia: Corbiculidae) in Europe// American Malacological Bulletin. 1993. V. 10. P. 39–49.

CABI-Invasive Species Compendium, 2018. Datasheet report for *Corbicula fluminea* (Asian clam). https://www.cabi.org/isc/datasheetreport?dsid=88200, дата проверки – 23 June, 2018.

Cataldo D. Boltovskoy D . Population dynamics of *Corbicula fluminea* (Bivalvia) in the Parana river and the Rio de la Plata estuary (Argentina)// Aquatic Ecology. 1999. V. 34. P. 307–317.

Counts C.L. The zoogeography and history of the invasion of the United States by *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculidae)// American Malacological Bulletin. Special Edition. 1986. V. 2. P.7–39.

ERSS – Ecological Risk Screening Summary. Asian Clam (*Corbicula fluminea*). 2015 https: //www.fws.gov/.../Corbicula-fluminea-ERSS-revision-J...(проверено 28 августа 2018 г.).

GISD- Global Invasive Species Database, 2015. Species profile *Corbicula fluminea*. Available from: http://www.iucngisd.org/gisd/species.php?sc=537[Accessed 28 August 2018].

Jenner H.A., Whitehouse J.W., Taylor C.J.L, Khalanski M. Cooling water management in European power stations: biology and control of fouling// Hydroecologie Applique. 1998. V. 19, № 1–2. 225 p.

Karatayev A.Yu., Padilla D.K., Minchin D., Boltovskoy D., Burlakova L.E. Changes in global economies and trade: the potential spread of exotic freshwater bivalves// Biol. Invasions. 2007. V. 9. P. 161–180.

Lee T., Siripattrawan S., Ituarte C.F., O'Foghil D. Invasion of the clonal clams: *Corbicula* lineages in the New World// Amer. Malac. Bull. 2005. V. 20. P. 113–122.

McMahon R.F. Invasive characteristics of the freshwater bivalve *Corbicula fluminea*. In: R. Claudi and J. Leach (eds) Non-indigenous Freshwater Organisms: Vectors, Biology and Impacts. Boca Raton, Florida: Lewis Publishers, 2000. P. 315–343.

Mouthon J. Life cycle and populations dynamics of the Asian clam *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculidae) in the Saone River at Lyon (France) // Hydrobiologia. 2001. V. 452. P. 109–119.

Okamoto A., Arimoto B. Chromosomes of *Corbicula japonica, C. sandai* and *C.* (*Corbiculina*) *leana* (Bivalvia: Corbiculidae) // Venus. 1986. V. 45. P. 194–202.

Patrick C.H., Waters M.H., Golladay S.W. The distribution and ecological role of *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in a large and shallow reservoir // BioInvasions Records. 2017. V. 6, № 1. P. 39–48.

Prezani R.S., Chalermwat K. Flotation of the bivalve *Corbicula fluminea* as a means of dispersal // Science. 1984. V. 225. P. 1491–1493.

Rajagopal S., G. van der Velde. and A. B. de Vaate. Reproductive biology of the Asiatic clams *Corbicula fluminalis* and *Corbicula fluminea* in the river Rhine // Archives Hydrobiologia. 2000. V. 149. P. 403–420.

Sousa R., Antunes C., Guilhermino L. Ecology of the invasive Asian clam *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in aquatic ecosystems: an overview Ann. Limnol // Int. J. Lim. 2008. V. 44. № 2. P. 85–94.

Wittmann M.E., Chandra S., Reuter J.E., Schladow S.G., Allen B.C., Webb K.J. The Control of an Invasive Bivalve, *Corbicula fluminea*, Using Gas Impermeable Benthic Barriers in a Large Natural Lake // Environmental Management. 2012. V.49. P. 1163–1173.

45. *Dreissena bugensis* Andrusov, 1897

Бугская дрейссена / Quagga mussel

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia. Тип – Моллюски, Mollusca. Класс – Двустворчатые, Bivalvia. Отряд – Венероидные, Veneroida. Семейство – Дрейссениды, Dreissenidae. Вид – Бугская дрейссена, *Dreissena bugensis.*

Основные синонимы. *Dreissena rostriformis bugensis* (Andrusov, 1897).

Нативный ареал. Понто-каспийский вид, относимый к группе лиманных реликтов (Мордухай-Болтовской, 1960). До начала 1930-х гг. область распространения ограничивалась нижним течением рек Ингульца и Южного Буга и Днепровско-Бугским лиманом (Журавель, 1967). Вид впервые был описан из низовий Южного Буга Н.А. Андрусовым как *Dreissena rostriformis* (Andrusov, 1890) из-за сильного внешнего сходства находки с каспийской клювовидной дрейссеной.

Современный ареал. Дрейссена бугская широко расселилась в пресных и слегка солоноватых (олигогалинных) водах Евразии, прежде всего в Европе (Россия, Украина, Молдавия, Румыния, Венгрия, Болгария, Нидерланды; Германия, Дания); встречается также в Азербайджане, Иране, Казахстане, Туркменистане (https://doi.org/10.15468/dl.a4icc2). Одна из последних европейских находок сделана в Великобритании, в 2014 году вид найден в водохранилище, недалеко от лондонского аэропорта Хитроу в долине реки Темзы (Aldridge et al., 2014).

Рис. 45.2. Распространение *Dreissena bugensis* в Европе. 1 – нативная часть ареала; 2 – места находок по GBIF (https://doi.org/10.15468/dl.a4icc2); 3 – краевые места находок в России (Истомина и др., 2012); 4 – инвазионная часть ареала.

Параллельно евразийским находкам, в 1980–2010-х гг., множились регистрации вида в Северной Америке – в США и Канаде. Дрейссена бугская впервые была обнаружена в сентябре 1989 г. в Великих Американских озерах, в оз. Эри; в 2007–2008 гг. зарегистрирована в южных штатах: в январе 2007 г. – в оз. Мид (Невада) и двух других озерах на реке Колорадо, оз. Мохаве и оз. Хавасу; в 2008 г. появилась в Калифорнии в оз. Каситас и оз. Вестлейк; в оз. Грэнби, штата Колорадо (Nalepa, Shloesser, 2014).

В России на юге ее находки зарегистрированы в эстуариях и реках Азово-Черноморского бассейна, в Каспийском море в авандельте р. Волга. На севере ареал ограничен Шекснинским плесом Рыбинского водохранилища (Orlova et al., 2005), на востоке р. Кама (Истомина и др., 2012).

Пути и способы инвазии. Судоходство, как в прошлом, так и в настоящее время – один из основных векторов расселения представителей семейства дрейссенид. Расселение этих моллюсков может проходить как в балластных водах (на стадии личинки, см. ниже), так и в обрастании корпусов судов. Перевозки осуществляются как внутри континентов (внутриконтинентальные коридоры, частью которых являются межбассейновые судоходные каналы), так и в морях и океанах – по прибрежным участкам морей и трансконтинентально. В последнем случае расселение пресноводных и солоноватоводных видов двустворчатых моллюсков возможно только в балластных камерах. По всей видимости, в европейской истории инвазий бугской дрейссены задействованы три внутриконтинентальных европейских инвазионных коридора, соединяющих Понто-Каспийский регион с другими регионами Европы – Западный (основу его трассы составляют реки Дунай и Рейн), Центральный (Днепровский) и Восточный (соединяет Азовское и Каспийское моря через Волго-Донской канал, каскад Волжских водохранилищ и Волго-Балтийский водный путь с бассейнами Балтийского и Белого морей) (Nalepa, Shloesser, 2014). Важную роль играет и саморасселение, которое идет по речным руслам, водохранилищам, внутри- и межбассейновым каналам (судоходным, ирригационным и др.). Как показали молекулярно-генетические исследования, заселение многих участков приобретенной части ареала бугской дрейссены, например, Волжского бассейна, носило множественный (в части источников) и неоднократный (в части повторяемости событий) характер, что предполагает сочетание расселения посредством судоходства и саморасселения (Gelembuik et al., 2006).

Освоение Волжского и прилежащих к нему бассейнов началось в конце 1980-х гг. с зарегулированной Нижней и Средней Волги, с конца 1990-х вид обнаружен в Верхней Волге (Orlova et al., 2005). В октябре 2003 г. бугская дрейссена была обнаружена впервые в р. Москве в черте города, в

Строгинской пойме. В 2009 г. отмечено ее продвижение на восток в Сылвенский залив Камского водохранилища (Истомина и др., 2012).

Расселение по водохранилищам Днепровского каскада вверх по течению Днепра началось ещё в 1930–1940-х гг. (Дрейссена…, 1994). В 1990-х она дошла по Днепровскому бассейну в северном направлении до низовий р. Припять (Харченко, 1995); по каналам и оросительным системам попала в Днестровское водохранилище (Харченко, 1995), расселившись вниз по течению р. Днестр до дельты и Днестровского лимана, найдена в Кучурганском лимане (Филипенко, Лейдерман, 2006). В середине XX века Бугская дрейссена благодаря Северо-Крымскому каналу проникла и освоила водоемы Крыма.

В бассейне Азовского моря вид впервые обнаружен в 1980 г. в низовьях р. Дон; позднее его экспансия шла по нижнему и среднему Дону, р. Маныч, ряду крупных водохранилищ (Усть-Манычское, Пролетарское, Цимлянское) и Таганрогскому заливу (Набоженко, Сон, 2012).

Местообитание. Бугская дрейссена – пресноводный вид, способный заселять также и олигогалинные участки эстуариев (например, авандельту р. Волги, Кучурганский лиман) и высокоминерализованные континентальные водоемы (например, отсечной от Саратовского водохранилища пруд-охладитель Балаковской АЭС). Селится в сравнительно крупных водоемах, в том числе в каскадах водохранилищ, где предпочитает озерные плесы и, в отличие от речной дрейссены (*Dreissena polymorpha*, см. соответствующий очерк), заселяет как мелководные, так и глубоководные участки (Orlova et al., 2005) – ее распространение вглубь водоемов ограничено изобатой в 130 м (Nalepa, Schloesser 2014). На глубоководных участках, заиленных, расположенных ниже термоклина (холодноводных), где отмечается пониженное содержание растворенного кислорода в воде, худшие трофические условия, чем в прибрежной зоне, она живет непосредственно на илах, формируя специфические уплощенные агрегации, как бы «флотирующие» на поверхности ила. Примечательно, что особи бугской дрейссены, собранные в профундали Великих Американских озер, отличаются от собранных на мелководьях более длинными сифонами и формой раковины, однако, несмотря на такие различия, по результатам молекулярно-генетических исследований считать эту группу обособленной в пределах вида нет оснований (Nalepa, Schloesser 2014). Таким образом, спектр естественных местообитаний, пригодных для заселения бугской дрейссеной заметно шире, чем для речной.

В прибрежной зоне оба вида обитают совместно. По обе стороны Атлантики исследователи отмечают, что в совместных поселениях, вскоре после обнаружения бугской, на ее долю приходится 95% и более общей

численности и биомассы дрейссен. Тем не менее, вопросы о причинах такого соотношения и о том, приведет ли оно к постепенному вытеснению одного вида другим – по-прежнему остаются открытыми (Nalepa, Shloesser, 2014, Михайлов, 2015 и мн. др.).

Дрейссена бугская в силу особенностей биологии (см. ниже) заселяет, как и другие представители семейства, не только днища кораблей и иные предметы, погруженные в воду, но также и полностью искусственные местообитания, такие как гидротехнические сооружения, поверхности водозаборного, водонесущего и теплообменного оборудования систем водоснабжения стационарных промышленных предприятий и аналогичных корабельных систем, корпуса различных плавсредств, ирригационные и судоходные каналы.

Биомасса дрейссены бугской в естественных, и искусственных местообитаниях колеблется от нескольких граммов до нескольких сот граммов на 1 м^2.

Особенности биологии. Образ жизни представителей семейства дрейссенид предопределяет многие особенности их биологии, в том числе и те, что обеспечивают успех расселения в континентальных водоемах, важную роль в экосистемах и практическое значение.

Все ныне живущие виды семейства, и бугская дрейссена не исключение, ведут во взрослом состоянии прикрепленный образ жизни. Плотные поселения, которые они формируют, относятся к экологической группе обрастания или перифитона. Прикрепление к субстрату, временное или постоянное, осуществляется биссусными нитями, секретируемыми биссусной железой, располагающейся у основания ноги. Благодаря прикреплению к флотирующим или плавающим предметам (например, корпуса судов) осуществляется транспортировка взрослых моллюсков на значительные расстояния.

Бугская дрейссена, как и все современные представители семейства дрейссенид, за исключением обитающей в пещерах Балканского полуострова конгерии (*Congeria kusceri*), имеет свободноживущую планктонную личинку, которую можно считать основной расселительной стадией (Дрейссена…, 1994; Nalepa, Shloesser, 2014). Наличие планктонной стадии в жизненном цикле для пресноводных моллюсков не характерно, но вполне обычно для морских, и именно эта «морская» черта обеспечивает дрейссенидам как саморасселение с течениями, так и расселение благодаря хозяйственной деятельности человека (например, с балластными водами, по системам водоснабжения и.т.д.).

Дрейссена раздельнопола, самцы и самки выметывают половые продукты (гаметы) в воду, где происходит оплодотворение. Половозрелая

самка способна производить до одного миллиона яиц в год. Оплодотворенные яйца (зиготы) остаются в планктоне и через несколько дней развиваются до состояния трохофоры, через еще 4–5 дней трохофора достигает стадии велигера. Велигер парит в воде и совершает самостоятельные движения, в том числе вертикальные миграции, с помощью специального покрытого ресничками образования – велюма (паруса) и локомоторного аппарата. Однако на сколь-нибудь значительные расстояния он перемещается пассивно, с потоками воды. По мере роста и развития у велигера появляются нога и раковина, сначала со спрямленным спинным краем, затем коническая, он постепенно переходит к придонному существованию, а затем к жизни на субстрате. Переход к жизни на субстрате сопровождается метаморфозом (потерей велюма, полным развитием жабр, прикрепительного аппарата и т.д.), длящимся 3–5 дней при 22 °С (Дрейссена…, 1994; Nalepa, Shloesser, 2014). Итог метаморфоза – молодой сформировавшийся моллюск, отличающийся от взрослого, главным образом, неразвитой половой системой. В период оседания и метаморфоза двустворчатые моллюски, имеющие в жизненном цикле личиночную стадию, наиболее уязвимы, их смертность в это время составляет 99%. Как и прочие личинки водных беспозвоночных, личинки дрейссены существенно более чувствительны к любым внешним воздействиям, чем взрослые особи (правило Шелфорда), что принимается в расчет при борьбе с ними как источниками биоповреждений (см. ниже). Претерпевший метаморфоз выживший ювенильный моллюск растет, созревает, и на втором году жизни приступает к размножению. Продолжительность жизни бугской дрейссены составляет 3–7 лет, максимальный размер раковины – до 34 мм (Nalepa, Shloesser, 2014).

Сравнивая бугскую дрейссену с другими представителями семейства, следует отметить ее необычное отношение к температурному фактору, которое сближает ее с предковой формой – клювовидной дрейссеной *(Dreissena rostriformis distincta),* населяющей глубоководные участки Каспийского моря: бугская дрейссена способна размножаться при низкой температуре воды (5 °С), расти в олиготрофных условиях профундали Великих Американских озер (Nalepa, Shloesser, 2014). В Европе отмечено очень ранее появление ее личинок в планктоне, например, в Цимлянском водохранилище и водоеме-охладителе Ростовской АЭС (по нашим наблюдениям) они массово (с численностью 3300–18065 экз./м^3) появляются при переходе температуры воды в 7 °С, то есть в начале-середине марта.

Как большинство двустворчатых моллюсков, бугская дрейссена и во взрослом состоянии, и на стадии личинки – фильтратор, то есть питается взвешенным в воде веществом, в состав которого входят и живые организ-

мы (планктон), и мёртвое органические остатки (детрит), что определяет вместе с прикрепленным образом жизни, ее роль в экосистемах и практическое значение.

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Роль бугской дрейссены в водных экосистемах существенна при ее массовом развитии. Относится к эдификаторам (в западной литературе “habitat engineers”), способным к заметному структурированию и другим изменениям пространства. Многообразные, в том числе каскадные эффекты/перестройки континентальных экосистем-реципиентов под влиянием инвазии моллюска-обрастателя, детально изучены и систематизированы на примере речной дрейссены (см. очерк).

Прямое воздействие дрейссенид на местообитания, на отдельные виды, сообщества и экосистемы, в которых они натурализовались, обеспечено и их фильтрационной активностью, и формированием обрастания (перифитона) морского типа, которое само служит местообитанием и пищевым ресурсом для других живых организмов. Особенно многообразны непрямые воздействия: так, само наличие такого обрастания вместе с улучшением гидрооптических условий в результате фильтрации и осветления воды моллюсками, выделением ими в качестве жидких продуктов метаболизма растворенных форм биогенных веществ – азота и фосфора, доступных для использования фотосинтезирующими организмами (цианобактериями, водорослями, высшей водной растительностью) приводит к перераспределению потоков вещества и энергии между донной и пелагической частью экосистем «в пользу» донной. Из воздействий, присущих именно бугской дрейссене, можно назвать изменение местообитаний и структуры донных сообществ в профундальной части озер (Nalepa, Shloesser, 2014). Из межвидовых отношений наибольший интерес представляет тенденция к замещению речной дрейссены на бугскую при их совместном обитании (см. выше).

Практическое значение бугской дрейссены не отличается от такового речной дрейссены – оба вида – источники биоповреждений, т.е. приводят к нарушениям технологического цикла и безопасности эксплуатации оборудования, разрушению материалов и конструкций. Это обусловлено теми же биологическими особенностями дрейссен, что и их роль в экосистемах:

– оба вида способны к быстрой (в течение одного сезона) колонизации технических объектов на стадии личинки с последующим развитием и ростом осевших моллюсков на поверхностях оборудования – внешних и внутренних – соприкасающихся или постоянно находящихся в воде;

– растущие и созревающие моллюски формируют на таких поверхностях вторичные очаги расселения и вызывают, например, сужение просве-

тов трубопроводов, сороудерживающих и струенаправляющих конструкций, заклинивание движущихся частей оборудования, прямое разрушение конструктивных материалов совместно с компонентами бактериально-водорослевой плёнки, формирование перемещающихся по системе твердых наносов, выводящих из строя насосное и фильтровальное оборудование, снижение теплообменных свойств тепломеханического оборудования.

Биоповреждения приводят не только к проблемам с эксплуатацией промышленных, коммунальных и других объектов, но и к заметным экономическим потерям (недовыработка продукции, затраты на компенсацию ущерба). В США ежегодные затраты на ликвидацию последствий обрастания двумя видами дрейссены в судоходстве, питьевом водоснабжении и энергетике были оценены в 3.1 млрд долларов США, что уступает только затратам на борьбу с завезенными (инвазионными) сорняками, сельскохозяйственными вредителями и новыми для США инфекционными болезнями человека (Pimentel et al., 2001).

Бугская дрейссена может быть использована в сельском хозяйстве, в животноводстве как кормовой организм (Дрейссена…, 1994), в растениеводстве как ценное органическое удобрение и одновременно мульчирующий материал.

Контроль. В случае натурализации, экспансии и интеграции дрейссены в экосистему-реципиент, какие-либо попытки ее полного устранения из водоема не дадут долговременного эффекта. Вместе с тем в литературе описаны случаи, когда при своевременном обнаружении первых и пока еще незначительных поселений дрейссены в относительно небольших, часто посещаемых водотоках, возможно при полном их удалении упредить дальнейшее расселение (Nalepa, Schloesser, 2014). Для контроля запаса моллюсков в небольших водоемах технического назначения, например водоемах-охладителях электростанций, практикуются разрешенные рыбохозяйственные мероприятия с использованием моллюскоядных рыб-инвайдеров. Так, весьма успешно удавалось сдерживать развитие совместных поселений бугской и речной дрейссен в водоеме-охладителе Ростовской АЭС путем периодического зарыбления этого водоема чёрным амуром (*Mylopharyngodon piceus*). Длиннопёрый солнечник (*Lepomis macrochirus*) при очень высокой плотности посадки (19000 экз./га) эффективно выедал взрослых бугских дрейссен и, предположительно, подавлял рост моллюсков (Wong et al., 2013).

Соблюдение правил забора и сброса балласта, специальная обработка балластных вод и обрастаний, возможно позволит в какой-то мере сдержать расселение дрейссены бугской путем исключения ее первичных и повторных интродукций. Однако, учитывая ее обширную область инва-

зии и значение саморасселения, как вектора инвазий, это вряд ли принесет заметный эффект. Считается, что предотвращению расселения дрейссены в небольшие, свободные от нее водоемы способствует просветительская работа с населением, специальные обработки и инспекции маломерных судов, надлежащая очистка рыболовных снастей (Nalepa, Schloesser, 2014).

Более перспективна борьба с дрейссенидами в искусственных местообитаниях. Все меры борьбы, применяемые против технического обрастания, в том числе сформированного двустворчатыми моллюсками, можно подразделить на меры реагирования и меры профилактики.

Меры реагирования направлены на удаление. Как правило, это механическая ручная или автоматизированная очистка уже сформировавшегося обрастания живого или предварительно убитого, например, путем обработки горячей водой, созданием бескислородных условий, химическим воздействием, осушением и.т.д. Эти меры можно отнести к категории экстренных, легко применимы они лишь на оборудовании с открытым доступом к поверхностям. Наиболее эффективным практикуемым в непрерывном режиме методом удаления формирующегося обрастания на недоступных поверхностях, где также и использование химических методов ограничено, является шарикоочистка.

Меры профилактики (или превентивные меры) направлены на полное недопущение или сдерживание развития обрастания. Стратегия профилактики всегда направлена не на обрастание как таковое, а на обратимую фазу его развития, то есть против активных расселительных стадий беспозвоночных (находящихся в процессе их оседания и метаморфоза) и компонентов бактериально-водорослевой пленки, наличие которой на субстрате считается необходимым для индукции оседания личинок (Раилкин, 2008; Орлова, 2017). При таком выборе мишеней борьбы, воздействие может быть оказано как на проходящий поток воды (например, в трубопроводах), несущий в себе личинок, микроорганизмы и их споры, так и на сами поверхности (стены, откосы, водоводы, струенаправляющее, сороудерживающее оборудование), где возможно развитие обрастания. Для первого подхода существует огромный арсенал химических (наиболее доступный, дешевый и распространённый в странах, где позволяет природоохранное законодательство, метод – обработка воды гипохлоритом натрия), физико-химических и физических методов и технологий, как универсальных, так и видоспецифичных (предназначенных только для уничтожения дрейссены). Общее описание этого арсенала, возможностей и ограничений каждого метода, заслуживает отдельного пособия, поэтому остановимся только на двух, наиболее экологически безопасных подходах обеих групп. Среди универсальных дезинфектантов в настоящее время вызывает интерес ши-

рокополосное ультрафиолетовое излучение средней части спектра, воздействующее на ДНК и мембраны клеток одноклеточных и многоклеточных организмов. Технологии на его основе успешно протестированы на компонентах биопленки (со 100% эффективностью), расселительных стадиях двустворчатых моллюсков, в частности на велигерах бугской дрейссены (эффективность 93–99%), планулах колониального гидроидного полипа *Cordylophora caspia* (Каспийская кордилофора) (эффективность 70%) (Claudi et al., 2014). Благодаря технологическим разработкам устранены многие недостатки метода, ограничивавших его применение и воспроизводимость результатов. Единственным важным условием при выборе такого метода является гарантия чистоты оборудования от загрязнения на участках системы, расположенной ниже по ходу воды от точки обработки.

Среди видоспецифичных методов, то есть действующих на дрейссену, но безопасных для других фильтраторов – использование токсина почвенной бактерии *Pseudomonas fluorescens* штамм CL0145A (Molloy et al., 2004) виде биопуль (Aldridge et al., 2006) или препарата Zequanox (испытан и на бугской дрейссене), который может применяться как в технических системах, так и в открытых водоемах (EPA approves… 2014).

Защита поверхностей от оседания обрастателей осуществляется главным образом путем нанесения на поверхности защитных (противообрастающих) покрытий, действующих как биоциды, биостатики и репелленты, или обладающих тиксотропным (скользящим) эффектом на пытающихся закрепиться личинок. Один из наиболее бюджетных вариантов и эффективных против различных пресноводных обрастателей вариантов – сертифицированные отечественные биоцид-содержащие эмали серий ХС и ХВ, применяемые в виде финишного покрытия в судоходстве. Еще одно направление защиты поверхностей – придание необрастающих свойств самим конструктивным материалам, например бетонам. Сам выбор готового конструктивного материала тоже может быть достаточной профилактикой обрастания.

Авторы: Орлова М.И., Фенёва И.Ю.

Литература

Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia. Dressenidae). Систематика, экология и практическое) значение. М.: Наука, 1994. 240 с.

Журавель П.А. О расселении дрейссены бугской в искусственных водоемах // Гидробиол. журн. 1967. Т. 3. № 2. С. 87–90.

Истомина А.М., Поздеев И.В., Щербина Г.Х. Первая находка *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) (Bivalvia: Dreissenidae) в среднекамских водохранилищах // Биология внутр. вод. 2012. № 1. С. 107–108.

Михайлов Р.А. Распространение моллюсков рода *Dreissena* в водоёмах и водотоках среднего и нижнего Поволжья // Российский журнал биологических инвазий. 2015. № 1. С. 64–78.

Мордухай-Болтовской Ф.Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М.-Л.: Из-во АН СССР, 1960. 286 с.

Набоженко М.В., Сон М.О. Особенности распределения *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) (Mollusca: Bivalvia: Dreissenidae) в низовьях Дона, Волги и Таганрогском заливе Азовского моря. в кн: Матишов Г.Г., Иванов В.А. (ред.) Азовское море, Керченский пролив и предпроливные зоны в Чёрном море: проблемы управления прибрежными территориями для обеспечения экологической безопасности и рационального природопользования. Ростов-на-Дону: Изд. ЮНЦ РАН. 2012. С. 191–197.

Орлова М.И. Долгосрочная программа предупреждения развития биопомех на АЭС, связанных с обрастанием: особенности организмов-источников биопомех, общие принципы формирования программы и значение мониторинга. // Труды IV научно-практической конференции с международным участием «Экологическая и радиационная безопасность объектов атомной энергетики». Калининград: АО ИО РАН, 2017. С. 10–17.

Раилкин А.И. Колонизация твердых тел бентосными организмами. СПб: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2008. 427 с.

Филипенко С. И., Лейдерман А. И. Динамика развития популяции дрейссены в Кучурганском водохранилище-охладителе Молдавской ГРЭС // Academician Leo Berg. 130. Bender: Eco-Tiras, 2006. P. 116–118.

Харченко Т. А. Дрейссена: ареал, экология, биопомехи // Гидробиол. журн. 1995. V.31. № 3. С. 3–21.

Andrusov N.I. *Dreissena rostriformis* Desh. In the Bug River // Vestnik Estestvoznaniya. 1890. № 6. P. 261–262.

Aldridge D.C., Elliot P., Moggridge G.D. Microencapsulated BioBullets for control of biofouling zebra mussels // Environmental Science and Technology. 2006. V. 40. №3. P. 975–979.

Aldridge D.C., Ho S., Froufe E. The Ponto-Caspian quagga mussel, *Dreissena rostriformis bugensis* (Andrusov, 1897), invades Great Britain // Aquatic Invasions. 2014. V. 9. № 4. P. 529–535.

Claudi R., Prescott T.H., Mastisky S., Coffey H. Efficacy of copper based algaecides for control of quagga and zebra Mussels. Report for California Department of Water Resources, Aquatic Nuisance Species Program, 2014. 58 p.

EPA approves Zequanox R for invasive mussel control in open water. Marrone Bio Innovations, 8 July 2014 (https://www.marketwatch.com/press-release/epa-approves-zequanoxr-for-invasive-mussel-control-in-open-water-2014-07-08).

Gelembuik G.W., May G.M., Lee C.E. Phylogeography and systematics of zebra mussels and related species // Molecular Ecology. 2006. V.15. P. 1033–1050.

Molloy D.P., Gaylo M.J., Mayer D.A., Presti K.T. Progress in the biological control of zebra mussels: results of laboratory and power plant tests. Abstracts of the 13th International Conference on Aquatic Invasive Species, 20-24 September 2004, Sligo, Ireland. P. 88.

Nalepa T., Shloesser D., Quagga and Zebra Mussels: Biology, Impacts and Control. Second Edition. CRC press. 2014. 815 p.

Orlova M.I., Therriault T.W., Antonov P.I., Shcherbina G.K. Invasion ec logy of quagga mussels (*Dreissena rostriformis bugensis*): a review of evolutionary and phylogenetic impacts // Aquat. Ecol. 2005. V.39. P. 401–418.

Pimentel D., McNair S., Janecka J., Wightman J., Simmonds C., O'Connell C., Wong E., Russel L., Zern J., Aquino T., Tsomondo T. Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions // Agriculture, Ecosystems and Environment. 2001. V.8. № 4. P. 1–20.

Wong W.H. Gerstenberger S.L., Hatcher M.D., Thompson D.R., Schrimsher D. Invasive quagga mussels can be attenuated by redear sunfish (*Lepomis microlophus*) in the Southwestern United States // Biological Control. 2013. V. 64. № 3. P. 276–282.

46. *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771)

Речная дрейссена / Zebra mussel

Систематическое положение: Царство – Животные, Animalia. Тип – Моллюски, Mollusca. Класс – Двустворчатые, Bivalvia. Отряд – Венероидные, Veneroida. Семейство – Дрейссениды, Dreissenidae. Вид – Речная дрейссена, *Dreissena polymorpha.*

Основные синонимы. Изменчивая дрейссена, странствующая ракушка, wandering mussel, *Mytilus polymorphus* (Pallas, 1771), *Dreissena fluviatilis* Bourguignat, 1856, *Mytilus chemnitzii* Férussac, 1835, *Mytilus hagenii* Baer, 1826, *Tichogonia chemnitzii* Rössmassler, 1835.

Нативный ареал. Вопрос установления нативного ареала речной дрейссены не решен, несмотря на долгую историю изучения этого вида. Впервые речная дрейссена была найдена в р. Урал в 1769 г. П.С. Палласом. Считается, что до XIX в. её распространение было ограничено Понто-Каспийским бассейном (опресненные участки Чёрного, Азовского и Каспийского морей, эстуарии и нижние течения впадающих в них рек), бассейном Аральского моря, включая сам водоем, пресными водами Балканского полуострова (Дрейссена …, 1994).

Исходная неопределенность состоит в том, что только в Понто-Арало-Каспийской зоогеографической провинции обитает (вернее обитало до начала прогрессирующего осолонения Аральского моря) четыре подвида *Dreissena polymorpha*. Три из них имеют ограниченное распространение и никаких инвазий не демонстрируют (Дрейсена…, 1994): так, *D. polymorpha andrusovi* (Brusina in Andrusov, 1897) встречается только в сравнительно солоноватоводной восточной части Северного Каспия; Аральское море до периода его прогрессирующего осолонения в опресненных участках было заселено подвидом *D. polymorpha aralensis* (Andrusov, 1897), в прибрежье Арала в зоне зарослей на глубинах до 10–12 м жила солоноватоводная *D. polymorpha obtusecarinata* (Andrusov, 1897). Четвёртый подвид *D. polymorpha polymorpha* (Pallas, 1771) – пресноводный (вернее эвригалинный).

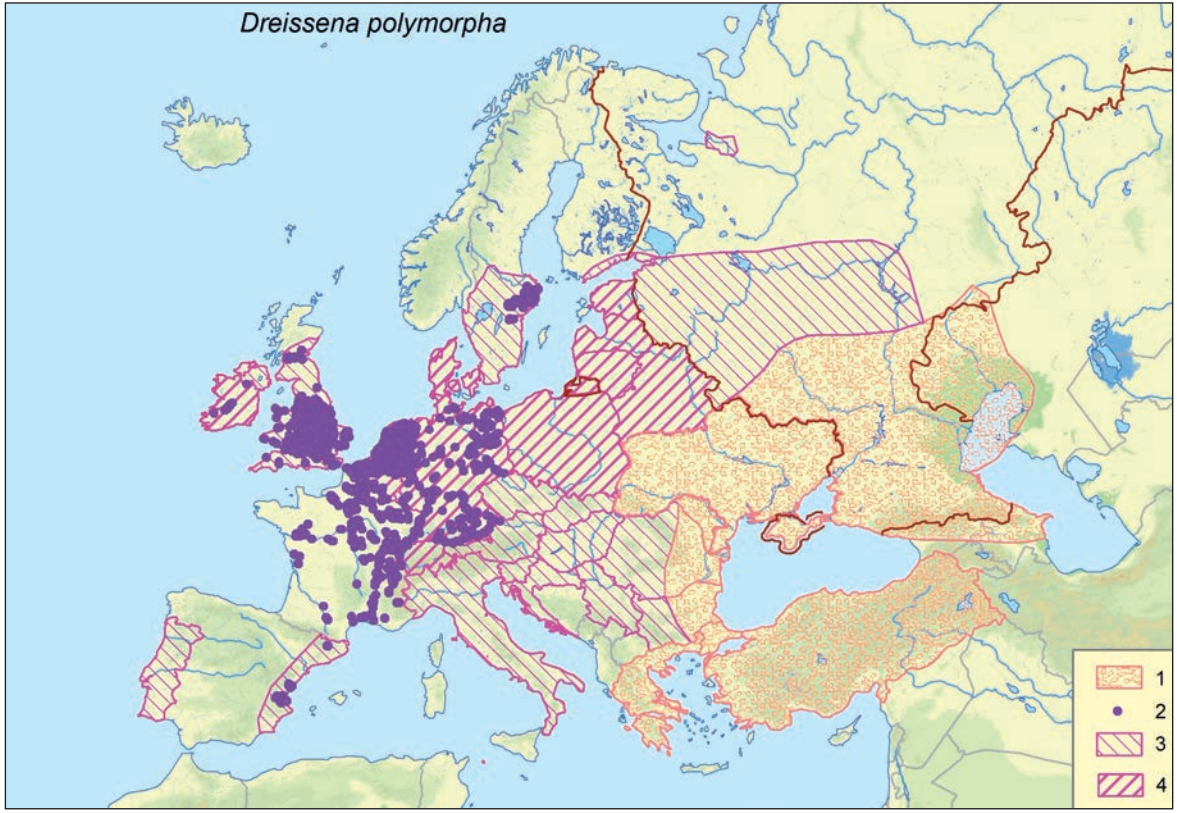


Рис. 46.2. Современное распространение *Dreissena polymorpha* в Евразии. 1 – нативная часть ареала; Инвазионная часть ареала: 2 – места находок по GBIF (Occurrence data https://doi.org/10.15468/dl.qszayw); 3 – присутствует; 4 – широкое распространение.

Именно этот подвид инвазионный и только к нему должно относиться название «речная дрейссена» и все сведения, приведенные в последующих разделах очерка. В Балканской части ареала, тоже не все ясно как с видовой и подвидовой принадлежностью обитающих там дрейссен, так и с историей заселения этих территорий именно речной дрейссеной (Дрейссена…, 1994; Gelembuik et al., 2006).

Вторая неопределённость связана с северной границей нативного ареала. Имеются палеонтологические находки, свидетельствующие о том, что расселение речной дрейссены на север Европы происходило не только в историческое время при содействии человека, но и естественным путем неоднократно в периоды межледниковий (Дрейссена…., 1994; Kinzelbach, 1996). Есть мнение В.И. Жадина (1933) о реликтовом характере современных северных популяций, существующих с времен последнего межледниковья.

Здесь за нативный ареал принят регион, отраженный на карте.

Современный ареал. В настоящее время дрейссена обнаружена во всех регионах Европы (Leppäkoski et al., 2002; Schernewski, Shiewer, 2002; Дрейсseниды…, 2013), где климатические условия, гидрологический и гидрохимический режим водоемов благоприятны для размножения этого сравнительно теплолюбивого вида (Австрия, Беларусь, Бельгия, Болгария, Великобритания (включая Ирландию и Шотландию), Германия, Дания, Испания, Италия, Молдова, Нидерланды, Польша, Словения, страны Балтии, Украина, Финляндия, Франция, Хорватия, Чехия, Швеция, Швейцария). На западе ее ареал доходит до Ирландии, а на востоке до Турции, на севере ограничен бассейном Балтийского (север Финского залива и юг Ботнического) и Белого морей (устье р. Северная Двина).

В России в восточном направлении ареал ограничен бассейном р. Кама, на юге и западе государственными границами. На севере – 62 параллелью, что связано с ее субтропическим происхождением и теплолюбивостью (Дрейссена…, 1994).

В Новом Свете речная дрейссена обнаруженная впервые в оз. Сен-Клер в июне 1988 г., встречается в разнотипных континентальных водоемах Северной Америки от Атлантического до Тихоокеанского побережья (Nalepa, Shloesser, 2014).

Пути и способы инвазии. История инвазий речной дрейссены на север и запад Европы из Понто-Каспийского региона насчитывает более двух веков. В XIX в. она более чем в два раза расширила свой ареал, в XX в. распространилась на северо-восток России, в Финский залив Балтийского моря, центральную и восточную Европу, на юг Скандинавии, зарегистрирована в Ирландии (Leppäkoski et al., 2002). Расселение дрейссены на се-

вер Европы, в Балтийский и Беломорский бассейны связано с развитием внутриконтинентальных водных путей, выполняющих роль инвазионных коридоров. В их инфраструктуру входят системы межбассейновых каналов, естественные участки крупных рек и озер, морей, каскады водохранилищ. Основных коридоров, ведущих из Понто-Каспийского региона на север Европы (и обратно), три – Западный (основу его трассы составляют реки Дунай и Рейн), Центральный (Днепровский) и Восточный, соединивший с 1953 г. оба Понто-Каспийских бассейна (Понто-Азовский и Каспийский) с бассейнами Балтийского и Белого морей. Восточный инвазионный коридор (часто именуется как северный) полностью лежит на территории современной России. Он существует в различных «модификациях» с начала XVIII в. В его северной области (современный волго-балтийский водный путь (ВБВП)) было построено и последовательно эксплуатировалось почти в течение двух веков с перерывами на войны, разруху, реконструкции и восстановления, 3 водных пути, связывавших Каспийское море и Волжский бассейн с Балтийским бассейном. В начале 1929 г. была открыта Северо-Двинская система – «ответвление» на восток от ВБВП к Беломорскому бассейну – от канала вокруг оз. Белое (верховья р. Шексны), далее по каналу в оз. Кубенское, и оттуда на реки Сухона и Сев. Двина (предшественник – Камско-Северодвинская система, 1822–1838 гг.) (Скориков, 1903). Южная область коридора с 1953 г. простирается от Волго-Донского канала в обе стороны на юго-восток и юго-запад до Каспийского и Азовского морей.

Интродукция на Британские острова и в Северную Америку могла быть осуществлена по морским маршрутам из любого порта Европы, где имелись натурализовавшиеся популяции речной дрейссены (Schernewski, Shiewer 2002; Nalepa, Schloesser, 2014). Основной антропогенный вектор переноса дрейссен на значительные расстояния – современное судоходство, которое использует вышеупомянутые коридоры. Трансконтинентально инвазии осуществляются в балластных камерах, внутри континентов как в балластных камерах, так и в обрастании корпусов судов. В европейской части современного ареала расселение в прошлом осуществлялось при лесосплаве и волоках. Значительную роль в расширении ареала играло саморасселение на стадии планктонной личинки с течениями (Дрейссена…, 1994), особенно в водохранилищах, в водоемах-охладителях, по каналам. Как в Евразии, так и в Северной Америке дрейссена самостоятельно расселялась на случайных твердых предметах, в том числе живых организмах и их остатках (ракообразные, раковины моллюсков) (Leppäkoski et al., 2002; Nalepa, Shloesser, 2014). Присутствие дрейссены в совершенно замкнутых водоемах (например, в озёрах на Валдайской возвышенности в

России, в Ирландии, в центральной и восточной частях США и Канады), расположенных на отдалении от водных путей, свидетельствует о том, что этот моллюск может преодолевать водоразделы и без каналов, расселяясь, например, с помощью перетаскиваемых лодок и рыболовных принадлежностей (Leppäkoski et al., 2002; Nalepa, Shloesser, 2014). В водоемы технического назначения, где проводятся рыбохозяйственные мероприятия, первичный занос может быть с посадочным материалом рыб. Так в озера Удомля и Песьво (бассейн р. Мста) речная дрейссена занесена с посадочным материалом карпа из Иваньковского водохранилища (бассейн р. Волга) (Виноградов и др., 2003).

Все три основных вектора – судоходство по внутриконтинентальным и морским маршрутам, саморасселение и непреднамеренное расселение с рекреацией, рыболовством и хозяйственной деятельностью, обеспечивают множественность и повторяемость инвазионных событий, следствием чего, как и в случае Бугской дрейссены (см. соответствующий очерк) является высокое генетическое разнообразие популяций в приобретенном ареале (Gelembuik et al., 2006). Здесь уместно отметить, что на периферии приобретенного ареала возрастание генетического разнообразия популяций происходит и за счет процессов микроэволюции (Дрейссениды…, 2013).

Не исключено дальнейшее расширение ареала в умеренном климате северного полушария, а также распространение в зоны умеренного климата южного полушария – в Австралию, Новую Зеландию, Южную Африку (GISD, 2015), то есть туда, где в пресных водах отсутствуют аборигенные или чужеродные моллюски-обрастатели.

Местообитание. Типичные естественные местообитания – участки прибрежной зоны от уреза воды (при отсутствии истирающего воздействия льда и колебания уровня водоема) и до глубины около 10 м в крупных реках, эстуариях и озерах. Есть одна находка на глубине 60 м – итальянское оз. Гарда (Дрейссена…, 1994). Встречается также на опреснённых участках прибрежной зоны внутренних морей. Везде важно наличие твёрдых субстратов, доступных для прикрепления – камни, бетон, ракушечник и другой обломочный материал, крупнозернистый песок, сваи, древесные остатки, подводные части водных растений (макрофитов), другие моллюски (включая крупных особей своего вида), подвижные животные с панцирем (речные раки) (Дрейссена…, 1994; Leppäkoski et al., 2002; Nalepa, Shloesser, 2014). В Иваньковском водохранилище и в Финском заливе приходилось наблюдать заселение дрейссеной выходов плотной глины. Дрейссена, прикрепляясь к поверхностям с помощью биссусса, формирует на них поселения типа щеток, часто многослойных, на песках и обломочном материа-

ле – небольшие, свободно лежащие на дне друзы, в середине которых часто оказывается старая живая особь своего вида или ее створки. На илистых грунтах, в отличие от бугской дрейссены, не селится, но может сноситься на заиленные глубоководные участки течениями. Друзы и щетки формируют дополнительные микроместообитания для других гидробионтов, структурируя пространство бентали водоемов.

Имея жизненный цикл с личиночным развитием, популяции *D. p. polymorpha* не могут длительно существовать в реках, текущих быстрее 1,5 м/сек, что накладывает существенные ограничения на освоение рек до их зарегулирования (Мордухай-Болтовской, 1960; Жадин, Герд, 1961). В благоприятных условиях проточности, температуры (18–24 °С), в мезотрофных или слабо эвтрофных водоемах с достаточным для развития личинок содержанием кальция в воде, не ниже 15 мг/л (Mellina, Rassmussen, 1995), благоприятным газовым режимом, речная дрейссена формирует плотные поселения.

В России и сопредельных странах наиболее благоприятные по всем перечисленным параметрам условия складываются для дрейссены в крупных природных и разнотипных техногенно-трансформированных водоемах. Например: в эстуариях лагунного типа (в Щецинском заливе Балтийского моря численность поселений может достигать 114000 экз./м^2, (http://www.helcom.fi/baltic-sea-trends); в каскадах водохранилищ (рек Волга, Днепр, Дон), особенно на акваториях озеровидных плёсов, где друзы и щетки могут занимать 100% поверхности дна и возвышающихся над ним предметы (средняя биомасса 1.045–1.8 кг/м^2, максимальная до 7 кг/м^2 при численности до 10 тыс. экземпляров на 1 м^2 – Дрейссена…, 1994). В подогреваемых водоемах-охладителях электростанций биомасса еще выше. Так, в водоеме-охладителе Калининской АЭС оз. Удомля средняя биомасса достигала 3.336 кг/м^2, максимальная – 24.5 кг/м^2. Несмотря на название «речная дрейссена», реки, не затронутые хозяйственной деятельностью, за исключением низовий, не самые благоприятные места обитания для этого вида. Численность и биомасса речной дрейссены в реках невысока, в основном из-за сноса личинок течениями (см. выше), высокого содержания неорганической взвеси в воде, и, соответственно, низкого качества пищи (Дрейссена…, 1994). Речная дрейссена весьма изменчива. В зависимости от условий местообитания варьируют размеры и форма раковин, окраска, наиболее крупными размерами обладают дрейссены, обитающие в реках.

Речная дрейссена эвригалинна. В прибрежных водах внутренних морей, например, в Финском заливе в Лужской и Копорской Губах, на участках с соленостью, эпизодически достигающей 7‰, она формирует изре-

женные поселения совместно с солоноватоводными чужеродными обрастателями – центральноамериканским представителем семейства дрейссенид *Mytilopsis leucophaeata*, морским желудем *Amphibalanus improvisus* и колониальным гидроидным полипом *Cordylophora caspia*, предпочитая, однако, пресноводно-олигогалинные участки вершины Финского залива (эстуарий р. Нева) с соленостью воды 0.2 – 2.0‰. Есть сведения о находках живой дрейссены при солености в 12‰ в Мексиканском заливе (GISD, 2015). В течение нескольких дней может переносить обсыхание (Дрейссена…, 1994).

Верхней границей долговременного выживания взрослых дрейссен из естественных условий является температура в 32 °С. Температура, когда происходит рост особей – 10 °С, оптимальные температурные условия для питания, роста и размножения – 20–24 °С (Дрейссена…, 1994; Nalepa, Schloesser, 2014), выживать кратковременно может в очень широком диапазоне от –20 (переносит промерзание) до 40 °С (GISD, 2015).

На стадии личинки населяет планктонные местообитания на всей акватории водоема выше термоклина (Дрейссена…, 1994), среднесуточная плотность планктонных популяций может достигать в наиболее благоприятные годы в пик периода размножения 9914 экз./м^3 (сентябрь-ноябрь, оз. Удомля).

Благоприятны для речной дрейссены и искусственные местообитания – погруженные в воду предметы (корпуса судов), подводные конструкции, дно и откосы судоходных, ирригационных и технических каналов. Дрейссена массово развивается на омываемых водой поверхностях систем водоснабжения и охлаждения, а также на многих других конструкциях.

Особенности биологии. *D. polymorpha polymorpha* – раздельнополa, соотношение полов как правило 1:1. В естественных условиях самки начинают размножаться на втором году жизни, в условиях подогрева раньше. Нерест порционный, численность одной порции яиц, продуцируемой самкой, может достигать 40 тысяч, за год в общей сложности более 1 млн. Оплодотворение наружное – и яйца, и сперма выметываются в воду. В естественных водоемах нерест начинается при 12–15 °С, длится в течение 3–5 месяцев, с конца весны до начала осени с пиком в летнее время (наиболее благоприятна для него температура воды 18–20 °С). Нижний температурный предел для личиночного развития составляет 10–12 °С, личинок регистрируют в планктоне начиная с конца весны-середины лета (Дрейссена..., 1994). В условиях термофицированных водоемов общая продолжительность периода размножения часто увеличивается, вплоть до круглогодичного (GISD, 2015), при перегреве водоема сроки смещаются с лета на более прохладное время года (Орлова и др., 2016).

Через 1–2 дня из оплодотворенных яиц вылупляются микроскопические личинки трохофоры (40–60 μм), которые через несколько дней развиваются до стадии велигера (см. очерк о бугской дрейссене), достигающего размера 250–300μм. Фаза планктонного существования в зависимости от условий среды (температура и наличие пищи) может длиться от двух недель до нескольких месяцев (осенние велигеры могут перезимовывать и оседать весной) (Дрейссена…, 1994). По мере формирования раковины и ноги велигеры начинают искать подходящий субстрат (ползание с помощью ноги) и переходят к придонному существованию в форме ювенильного моллюска, прикрепляясь с помощью сформировавшегося прикрепительного аппарата (биссусной железы) и утрачивая велюм. При этом происходит полное формирование жабр, сифонов и т.д. (Дрейссена…, 1994). При неблагоприятных условиях моллюски могут открепиться и переместиться в другое более благоприятное место, с возрастом, и особенно по мере обрастания раковины оседающей молодью, эта способность утрачивается. Продолжительность жизни речной дрейссены составляет от 3 до 9 лет (GISD, 2015).

Наличие личиночного развития, свойственного многим видам недавнего морского происхождения, благоприятствует переносу дрейссены в балластных танках и быстрому расселению, позволяет избежать резкого снижения генетического разнообразия популяций в области инвазии. Эта особенность определяет и основное практическое значение – формирование обрастания на технических поверхностях.

И взрослые дрейссены, и личинки – фильтраторы. Взрослая особь в среднем профильтровывает около 2 л воды в сутки, отсортировывая и потребляя из отфильтрованной взвеси микроводоросли и зоопланктон размером 10–700 μм. Личинки питаются бактериальной фракцией взвешенного вещества (Дрейссена…., 1994).

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Один из наиболее важных видов-эдификаторов («экосистемных инженеров») в пресных и олигогалинных водоемах, оказывающий заметное воздействие на облик экосистем-реципиентов в целом и на его отдельных обитателей и их группировки (детали см. в Дрейссена…., 1994; Орлова, 2010; Дрейссениды…, 2013; Nalepa, Shloesser, 2014 и др.).

Фильтрационная активность дрейссены оказывает прямое воздействие на планктон. Это выражается в общем снижении количества взвешенного в водной толще вещества, в том числе в снижении разнообразия и количественного развития организмов первого трофического уровня – фитопланктона. Значимые воздействия на местообитания в пелагиали и бентали, связанные с фильтрацией и выделением жидких метаболитов выражают-

ся в нарушениях биогеохимических циклов азота (N) и фосфора (P), прежде всего соотношения концентраций этих элементов в водной толще, которое определяет структуру планктонного сообщества (переход доминирования в фитопланктоне к цианобактериям) и протекание процессов денитрификации. Перестройки фитопланктона, в свою очередь, ведут к перестройкам в структуре и функционировании зоопланктона (на фоне изъятия микрофильтраторов в ходе фильтрации) и нектона (на фоне обеднения кормовой базы личинок и молоди рыб, а также взрослых планктоноядных рыб).

Велико воздействие на донные сообщества: Присутствие друз и щеток дрейссены в пространстве бентали создает микроместообитания для водных беспозвоночных, в первую очередь детритофагов-собирателей. В процессе жизнедеятельности особи дрейссены осветляют фильтрацией водную толщу и улучшают гидрооптические условия для донных фотосинтезирующих организмов. Экскреция жидких метаболитов – дополнительный источник биогенов для донных фотосинтезирующих организмов. Выделенные дрейссенами и осевшие на дно (фекалии и псевдофекалии) служат дополнительным субстратом для развития бактерий и пищевым ресурсом для донных детритофагов, приводят к улучшению условий для развития донных растений, но к снижению количественного развития планктонных микроводорослей, к так называемой «биологической олиготрофизации пелагиали».

Многообразны взаимоотношения дрейссены с конкретными видами донных гидробионтов: одних например, двустворчатых аборигенных моллюсков – наяд (Unionidae), дрейссена использует в качестве субстрата; с другими, например, с аборигенными двустворчатыми моллюсками-фильтраторами, может конкурировать за пищевые ресурсы; третьим, например, аборигенным видам рыб – плотве, случайным вселенцам – понто-каспийскому круглоротому бычку, преднамеренно интродуцированному черному амуру, водоплавающим птицам, она служит дополнительным пищевым ресурсом.

Общие видимые результаты воздействия, помимо заселения хорошо прогреваемых участков прибрежной зоны, выражаются в распространения вглубь водоемов зарослей макрофитов (водорослей и погруженной высшей водной растительности) и в обеднении (главным образом, в Северной Америке) фауны местных двустворчатых моллюсков. Благодаря дрейссене ускоряются процессы биоаккумуляции различных элементов (например, кальция) в бентали, а также некоторых загрязняющих веществ в медленно разлагающемся материале раковин, которые, формируют в некоторых водоемах донные отложения толщиной в несколько десятков сантиметров.

С вселением дрейссен прослеживается явление сопряженной инвазии («invasion meltdown») (Nalepa, Shloesser, 2014), когда в водоеме-реципиенте постепенно формируются комплексы чужеродных видов, которые возможно, представляют собой фрагменты трофических сетей, состоящие только из понто-каспийских вселенцев или из чужеродных видов различного происхождения. Например в Великих Американских озерах отмечена такая группа понто-каспийских вселенцев «*D. polymoprha – Echinogammarus ischnius* (бокоплав) – *Neogobius melanostomus* (черноротый бычок) и *Proterorhynus marmoratus* (бычок-цуцык) (Grigorovich et al., 2003); в Финском заливе – *D. polymoprha – Cordylophora caspia – Proterorhynus marmoratus – Neogobius melanostomus – Mytilopsis leucophaeata* (центрально американский представитель семейства дрейссенид, зарегистрированный одновременно с основным моллюскофагом-вселенцем черноротым бычком).

Речная дрейссена играет значительную роль в хозяйственной деятельности человека как обрастатель-источник биопомех. Она обычный компонент обрастания судов, орудий лова, систем водоснабжения и охлаждения, гидротехнических сооружений, что в целом делает нежелательным ее дальнейшее распространение и требует принятия мер как против ее расселения в открытые водоемы, так и борьбы и профилактики обрастания различных хозяйственных объектов. В настоящее время разработаны продукты коммерциализации избыточной биомассы дрейссены, например отечественные гранулированные комбикорма, пригодные для использования в сельском хозяйстве и рыбоводстве (Гамага и др., 2010). В университете г. Грайфсвальд разработана модульная технология выращивания речной дрейссены для деэвтрофикации Щецинского залива, проведены работы по использованию выращенной биомассы для озеленения (Sybel et al., 2009).

Следует упомянуть значение речной дрейссены как промежуточного хозяина паразитических и патогенных организмов, в том числе представляющих опасность для человека *Cryptosporidium parvum, Giardia lamblia, Encephalitozoon intestinalis, E. hellem* и *Enterocytozoon bieneus* (Palos et al., 2014).

Контроль. Дрейссена – один из ключевых видов экологического мониторинга во многих регионах Северной Америки и Европы (Nalepa, Shloesser, 2014). В России наблюдения за ней ведутся в техногенно-трансформированных водоемах-охладителях АЭС (МТ 1.2.1.15.1043-2015). Потенциальное расширение ареала в южное полушарие может быть предотвращено соблюдением правил забора и сброса балласта, а там, где это невозможно, специальной обработкой балластных вод и осадков. Превентивные методы, сдерживающие внутриконтинентальное (само) расселение дрейссены

по водным путям, неизвестны, однако в относительно небольших замкнутых водоемах возможно ограничивать её количественное развитие до приемлемо низкого уровня. Например, в водоемах-охладителях электростанций проводятся разрешенные рыбохозяйственные мероприятия с использованием моллюскоядного представителя дальневосточной ихтиофауны – чёрного амура (*Mylopharyngodon piceus*). Предотвращению расселения дрейссены в небольшие, свободные от нее водоемы, призвана способствовать просветительская работа с населением, специальные обработки и инспекции маломерных судов, надлежащая очистка рыболовных снастей (Nalepa, Schloesser, 2014).

Существует большой арсенал методов, предназначенных для искусственных местообитаний и опробованных непосредственно на речной дрейссене как для прямого уничтожения сформированного ею обрастания и наносов, так и для профилактики его развития.

Основная мера – разовая механическая очистка осушенных участков оборудования от живых и мертвых моллюсков и удаление раковинных наносов. Нередко применяется после биоцидных (химических) обработок, воздействий высокой температурой или бескислородными условиями, направленных на умерщвление дрейссены. Из механических методов в непрерывном режиме успешно применяется система шарикоочистки, эффективно удаляющая обрастание, находящееся в стадии формирования.

Профилактические меры ориентированы на обратимую фазу формирования обрастания:

– на расселительные стадии – либо на полное недопущение попадания личинок в системы, либо на предотвращение их прочного контакта с субстратом и дальнейшего развития на нем;

– на предшествующие оседанию доейссен стадии формирования обрастания: образование на субстрате макромолекулярного слоя и бактериально-водорослевой пленки.

Превентивная защита предполагает налаженную систему мониторинга дрейссен, а также составление карты биопомех для сложных технических систем (МТ. 1.2.1.15.1043-2015).

В качестве мер профилактики можно рассматривать:

– использование токсичных и тиксотропных покрытий, антискалантов (предотвращают формирование минеральных отложений) и дисперсантов (разрушают минеральные отложения), предотвращающих оседание личинок;

– подбор необрастающих конструктивных материалов;

– своевременное применение универсальных физических, физико-химических, химических средств, действующих как против обрастателей,

так и против микроорганизмов биопленки, и обработка водных потоков по индивидуально подобранному режиму (периодичность, концентрации, дозы, методы дезактивации). Среди средств: катодная защита, ультрафиолет, озон, диоксид хлора, гипохлорит натрия, неокисляющие биоциды полигуанидинового ряда и др. Имеется биоцид (Zequanox), действующий только на дрейссен. Любые средства применяют с учетом гидрохимических особенностей среды, природоохранного законодательства и индивидуальных особенностей популяции (периодичность размножения, устойчивость);

– дизайн и размещение водозаборных сооружений;

– барьерные технологии с последующей утилизацией биомассы дрейссены;

– дублирование систем, наиболее подверженных обрастанию.

Авторы: Орлова М.И., Фенёва И.Ю.

Литература

Виноградов Б.К., Архангельский Н.А., Коробков А.Г., Пронина В.Г., Бариньяк А.В., Крюкова М.С., Кузьмина М.В., Намзин А.Б. География Удомельского района. Тверь: РИУ Тверского госуниверситета, 2003. 356 с.

Гамага В.В., Каблов В.Ф., Костин В.В., Родионов С.Н., Соколова Н.А. Улучшение экологической ситуации в районах гидротехнических сооружений за счет сбора и утилизации моллюсков рода Дрейссена // Известия Самарского научного центра РАН. 2010. Т. 12. № 1(8). С. 2104–2107.

Дрейссена, *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология и практическое значение. М.: Наука, 1994. 240 с.

Дрейссениды: Эволюция, систематика, экология: лекции и материалы докладов ll-ой, Международной школы-конференции // Институт биологии внутренних вод им. и. Д. Папанипа (11–15 ноября 2013 г.); кол. авторов; ред. кол.: А.В. Крылов, Е.Г. Пряничникова. Ярославль: Канцлер, 2013. 129 с.

Жадин В.И. Пресноводные моллюски СССР. Л.: Ленснабтехиздат, 1933. 231 с.

Жадин В.И., Герд С.В. Реки, озера и водохранилища СССР, их фауна и флора. М.: Учпедгиз, 1961. 610 с.

Мордухай-Болтовской Ф.Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М.-Л.: Из-во АН СССР, 1960. 286 с.

МТ 1.2.1.15.1043-2015. Орлова М.И., Строгова Е.В., Кузьмин В.В (составители). Методика ведения биолого-химического мониторинга систем циркуляционного и технического водоснабжения АЭС. ОАО «Концерн Росэнергоатом», Москва, введена в действие 18.11.2015, приказом № 9/1278-П. 64 с.

Орлова М.И. Биологические инвазии моллюсков в континентальных водоемах Голарктики // Дисс. докт. биол. наук, Зоологический институт РАН. Санкт-Петербург. 2010. 675 с.

Орлова М.И., Строгова Е.В., Литвинчук Л.Ф., Досмедов И.Х., Кузьмин В.В. Результаты наблюдений за сезонной динамикой личинок Dreissenidae в водоемах-охлади-

телях: эксплуатация электростанции и стратегия выживания // Региональная экология. 2016. № 1(43). С. 41–56.
Скориков А.С. Современное распространение *Dreissenapolymorpha* в России // Тр. Саратовского общ-ва естествоиспытателей. Ежегодник Волжской биологической станции 1903. Т. 3. № 2. С. 1–48.
Gelembuik G.W. May G.M., Lee C.E. Phylogeography and systematics of zebra mussels and related species// Molecular Ecology. 2006. № 15. P. 1033–1050.
Global Invasive Species Database (GISD) 2015. Species profile *Dreissena polymorpha*. Available from: http://www.iucngisd.org/gisd/species.php?sc=50[Accessed 20 August 2018].
Grigorovich I.A., Colautti R.I., Mills E.L., Holeck K., Ballert A.G., MacIsaac H.J. Ballast-mediated animal introductions in the Laurentian Great Lakes: retrospective and prospective analyses // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2003. № 60. P. 740–756.
Kinzelbach R. Die Neozoen // In: Gebhardt H.; Kinzelbach R.; Schmidt-Fischer S. Gebietsfremde Tierarten. Landsberg: Ecomed, 1996. P. 6–14.
Leppäkoski E., Gollasch S., Olenin S. (Eds.) Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management. Dordrecht/Boston/London: Kluwer academic publishers, 2002. 583 p.
Mellina E., Rasmussen J., Mills E.L. Impact of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) on phosphorus cycling and chlorophyll in lakes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1995. V. 52. P. 2553–2573.
Nalepa T., Shloesser D. Quagga and Zebra Mussels: Biology, Impacts, and Control // Second Edition. CRC press, 2014. 815 p.
Palos L.M., Aubert D., Villena I., Geffard A., Bigot A. Bioaccumulation of human waterborne protozoa by zebra mussel (*Dreissena polymorpha*): interest for water biomonitoring // Water Research. 2014. V. 48. P. 148–155.
Schernewski G., Schiewer U. (Eds) Baltic Coastal Ecosystems: Structure, Function and Coastal Zone Management. Central and Eastern European Development Studies// Berlin Heidelberg: Springer-Verlag. 2002. P. 253–275.
Stybel N., Fenske C., Schernewski G. Mussel Cultivation to Improve Water Quality in the Szczecin Lagoon // Journal of Coastal Research. 2009. Special Issue. V. 59: P. 1459–1463.

47. *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828)

Гравийная улитка / Gravel snail

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia. Тип – Моллюски, Mollusca. Класс – Брюхоногие, Gastropoda. Отряд – Littorinimorpha. Семейство – Литоглифиды, Lithoglyphidae. Вид – Гравийная улитка, *Lithoglyphus naticoides*.

Основные синонимы. Обыкновенный литоглиф, гравийная улитка (the gravel snail), *Paludina naticoides* C. Pfeiffer, 1828, *Padulina neritoidea* Fitzinger, 1833, *Padulina penchinati* Bourguignat, 1870, *Padulina chersonicus* Lindholm, 1908.

Нативный ареал. Понто-Азовский бассейн: реки бассейна северо-запада Черного моря, в том числе низовья Дона, Днепра. На Дунае до г. Регенсбург (Германия). Вид описан по экземплярам, собранным в р. Дунай у городов Вена и Пешт (ныне Будапешт) (Pfeiffer, 1928).

Современный ареал. В настоящее время *L. naticoides* зарегистрирован во внутренних водоемах (реки, каналы, озера, водохранилища) следующих стран: Австрия, Бельгия, Болгария, Босния и Герцеговина Германия, Венгрия, Казахстан, Латвия, Литва, Нидерланды, Польша, Россия (включая Калининградскую область), Румыния, Сербия, Словакия, Словения, Турция, Украина, Франция, Хорватия, Чехия, Швейцария. Процесс расширения ареала *L. naticoides* в Европе продолжается и в настоящее время.

Пути и способы инвазии. Вектором распространения *L. naticoides* считают стихийное или непреднамеренное расселение по рекам и судоход-

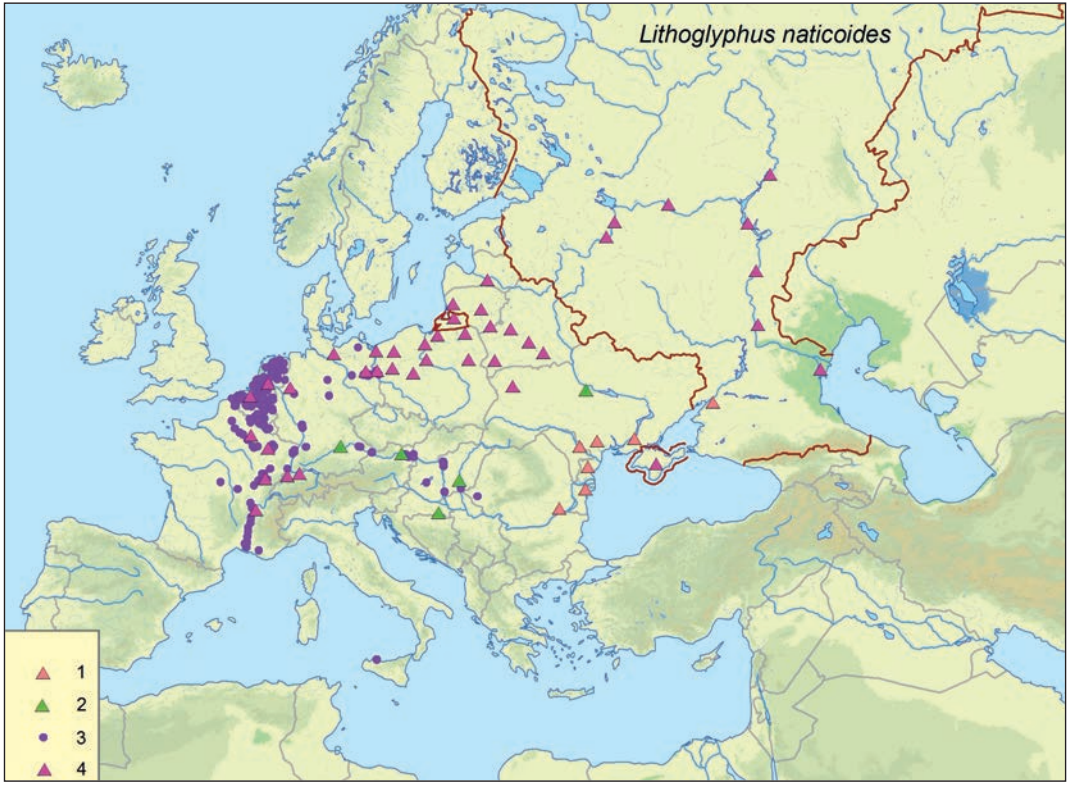


Рис. 47.2. Распространение *Lithoglyphus naticoides* в Европе. Места находок: 1 – в нативной части ареала; 2 – в криптогенной части ареала; 3 – по GBIF.org (28 October 2018) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.6yqunc; 4 – в инвазионной части ареала (авторские и литературные данные – см. текст).

ным каналам в основном, с водным транспортом. Моллюски могли быть перенесены с балластными водами судов, при сплаве топливной древесины, при транспортировке песка и гравия на открытых баржах при дноуглубительных работах (Тютин, Слынько, 2008; Яковлев и др., 2009; Semenchenko et al., 2009). Кроме того, могло иметь место и естественное расширение ареала вида (Arbačiauskas et al., 2011a; Zajac, 2005).

Основными маршрутами миграции этого вида на запад были северный и центральный миграционные коридоры (Bij de Vaate et al., 2002). Они связаны с постройкой трех судоходных каналов: 1) Днепр-Западный Буг (Королевский канал, 1775 г.); 2) Днепр-Неман (канал Огинского, 1804 г.); 3) Днепр-Западная Двина (Березинская водная система, 1805 г.) (Karatayev et al., 2008).

Впервые о находке *Lithoglyphus naticoides* в Беларуси в р. Днепр в районе г. Могилев сообщается в 1847 г. (Siemaschko, 1847). Позднее *L. naticoides* был обнаружен в р. Западный Буг у г. Брест в 1905 г. (Lindholm, 1906) и других реках, соединенных Днепровско-Бугским каналом (Arbačiauskas et al., 2008; Karatayev et al., 2008; Mastitsky, Samoilenko, 2006; Semenchenko et al., 2009).

В конце 1700-х начале 1800-х гг. *L. naticoides*, вероятно, впервые появился во внутренних водоемах современной Литвы (Arbačiauskas et al., 2011a) и в заливах Балтийского моря, куда мог проникнуть после открытия каналов, соединяющих Неман с Днепром и Вислу с Бугом (Leppäkoski et al., 2002; Semenchenko et al., 2009). Первое упоминание о находке литоглифа в реке Швянтойи (приток Вилии, бассейн Немана) относится к 1863 г. (Jelski, 1863). В Польше *L. naticoides* впервые обнаружен в 1873 г. в р. Западный Буг (Slosarski, 1876), куда мог проникнуть через Днепровско-Бугский (Королевский) канал, соединяющий бассейн Днепра с бассейном Западного Буга (Leppäkoski et al., 2002).

О находке *L. naticoides* в Западной Европе впервые было сообщено из Нидерландов. Здесь первые экземпляры литоглифа были найдены в 1870 г. в р. Ауде-Маас, рукаве Рейна. (Schepman, 1874). Позднее *L. naticoides* был найден в дельте Рейна и в озере Эйссельмер (Bij de Vaate, Van Eerden, 1990; Bij de Vaate et al., 2002). В Германии вне бассейна Дуная вид был впервые обнаружен в 1883 г. в Берлинско-Шпандауском судоходном канале (Friedel, 1883). В начале XX в. *L. naticoides* достиг Франции, где был в первый раз отмечен в Арденнском канале в 1908 г. (Cardot, 1910). В XX в. вид заселил бассейны рек Сена, Маас, Мозель, Сона, Рона, Иль и другие судоходные водные пути и реки, связанные каналами (Mouthon, 2007).

На территории Украины *Lithoglyphus naticoides* был обнаружен в 1863 г. в реке Днепр в районе г. Киев и в р. Днестр (Jelski, 1863; Jachno, 1870). В

том же году появляются сведения об обитании литоглифа на территории современной Молдовы (Frauenfeld, 1863).

В 1920 г. литоглифа находят в р. Даугава (Западная Двина) в районе Риги (Geyer, 1921).

Точной даты появления *L. naticoides* на территории современной Калининградской области РФ нет, а первые находки этого вида в р. Прегель (Преголя) выше и ниже Кенигсберга (ныне Калининград) датируются 1900 г. (Protz, 1903). Ныне здесь он обитает в реках Неман, Шешупе, Дейма (Гусев и др., 2014), а также в р. Преголя выше г. Калининград (Гусев, персональное сообщение). На территорию Крыма *L. naticoides* проник при интродукции многих видов в крымские водохранилища или в период строительства Северо-Крымского канала в середине XX в. (Сон, 2009). Начиная с 1955 г., литоглифа из дельты р. Днепр вселяли в водохранилища предгорного и горного Крыма: Симферопольское, Альминское, Бахчисарайское, Севастопольское, Белогорское (Карпевич, Бокова, 1961). В 1966–1973 гг. *L. naticoides* был случайно привнесен в Бухтарминское водохранилище (Верхнее-Иртышский каскад водохранилищ, Восточный Казахстан) вместе с другими видами, намеренно выпущенными для «обогащения кормовой базы рыб» (Девятков, 2012).

Несмотря на сравнительно быстрое расселение в европейских водоемах, в первой половине XX в. моллюски рода *Lithoglyphus* отсутствовали в бассейнах Каспийского и Белого морей (Тютин, Слынько, 2008). Проникновение *L. naticoides* в бассейн Волги связывают с созданием в 1952 г. Волго-Донского канала. В 1971 г. он был впервые отмечен в дельте Волги (Пирогов, 1972). Начиная с конца 1970-х-начала 1980-х гг., литоглиф распространился по рукавам дельты Волги, где стал доминирующим как по численности, так и по биомассе. В 1982 г. он появился в нижнем течении Волги (Бисерова, 1990). Сообщения о постепенном расселении литоглифа (теплолюбивого реофильного вида) вверх по р. Волга и его натурализации появились после установления многолетней устойчивой тенденции повышения среднегодовых температур, характерной для регионов европейской части России в последней четверти XX в. (Тютин, Слынько, 2008). *L. naticoides* проник в Волгоградское, Саратовское, Куйбышевское и Горьковское водохранилища. В Волжском плесе Куйбышевского водохранилища единичные экземпляры моллюска были впервые обнаружены в середине 1990-х гг. В Нижнекамском водохранилище моллюск был найден в мае 2002 г. в приплотинном участке (район г. Набережные Челны), и в 2004 г. – в устьевой части р. Белой. (Яковлев и др., 2009). В Угличском водохранилище *L. naticoides* впервые обнаружен летом 2013 г. на мелководных песчаных участках, а в 2015 г. его новые поселения были обнаружены и в

глубоководной части Угличского водохранилища, прилегающей к Иваньковскому водохранилищу, что свидетельствует об успешном расширении ареала литоглифа на север и его натурализации в бассейне Верхней Волги (Perova et al., 2018). В настоящее время *L. naticoides* – обычный вид в большинстве волжских водохранилищ (Яковлев и др., 2009; Тютин, Слынько, 2008; Курина, 2016; Perova et al., 2018). Темпы дальнейшего расширения ареала *Lithoglyphus naticoides* зависят от сохранения тенденции потепления климата в Европейской части России. По-видимому, только после многолетнего периода адаптации станет возможен следующий этап «экспансии» литоглифа на северо-восток: через Шекснинское водохранилище в направлении Белого моря, а также вниз по течению р. Иртыш.

Местообитание. *L. naticoides* – лимнофильный, реофильный вид. Избегает как сильного течения, так и полностью стоячей воды (Tittizer et al., 2000), предпочитает участки водоемов, где скорость течения достигает 0.4–1.0 м/с (Градовский, 2001). Максимального развития достигает на глубинах от уреза воды до 1 м, с увеличением глубины численность и биомасса моллюска снижается (Яковлев и др., 2009; Mastitsky, Samoilenko, 2006).

Обитает на илисто-песчаных, илистых и песчаных грунтах, встречается и на вязких чёрных и серых илах. Может образовывать большие скопления на пустых раковинах двустворчатых моллюсков (дрейссен, унионид), а также на камнях, сваях и других погруженных предметах (Пирогов, 1972; Bij de Vaate, Van Eerden, 1990; Градовский, 2001; Mastitsky, Samoilenko, 2006; Mouthon, 2007; Яковлев и др., 2009; Glöer, Diercking, 2010).

L. naticoides – оксифильный моллюск, обитает при содержании кислорода в воде 8–14 мг О/л, склонен к нейтральной и слабощелочной средам (pH 6.1–8.0) (Градовский, 2001; Tittizer et al., 2000). Предпочитает водоемы с высоким содержанием кальция в воде и донных отложениях (Piechocki, 2004). Факторы, ограничивающие распространение *L. naticoides* в северном направлении – низкая минерализация воды и дефицит кислорода в конце зимы (Яковлев и др., 2009).

Литоглиф избегает скоплений погруженной водной растительности Обычен для в-мезосапробных водоемов (Градовский, 2001). При оптимальных условиях среды численность может достигать свыше 1000 экз./м^2 (Tittizer et al., 2000).

Особенности биологии. Литоглифы раздельнополы, но половой диморфизм выражен нечетко, есть указания, что у самцов вытянут край устья (Glöer, Diercking, 2010).

Животные становятся половозрелыми на втором году жизни. Самка откладывает одиночную полусферическую яйцевую капсулу диаметром

около 1 мм на твердую поверхность, в основном, на раковины представителей своего вида (Piechocki, 2004). Размножение происходит, как правило, весной и ранним летом, в это время популяция представлена исключительно крупными половозрелыми особями. В Саратовском водохранилище размножение *L. naticoides* происходит с июня по сентябрь (Курина, 2016). В Куйбышевском водохранилище новая генерация начинает появляться примерно с начала июля, в середине сентября преобладают по численности уже подросшие особи с высотой раковины от 2 до 6 мм. Доля размножившихся половозрелых особей с высотой раковины более 8 мм крайне низка. В ноябре особи с высотой менее 2 мм уже отсутствуют, а доля наиболее крупных особей возрастает. Это указывает на элиминацию взрослых особей во второй половине лета (Яковлев и др., 2009). Продолжительность жизни *L. naticoides* варьирует от 13 до 15 месяцев (Mouthon, 2007), по другим данным – от 3 до 5 лет (Piechocki, 2004; Glöer, Diercking, 2010).

Литоглиф – факультативный фильтратор (Olenin, Daunys, 2004). Питается диатомовыми и зелеными водорослями, детритом (Piechocki, 2004 Glöer, Diercking, 2010).

В ряде стран популяции литоглифа сокращаются. В Польше и Германии за последние 40–50 лет наблюдается сильное снижение численности литоглифа, связанное с прогрессирующим загрязнением и эвтрофированием водоемов (Tittizer et al., 2000; Zajac, 2005; Czyz, Gołdyn, 2013). Другая угроза – зарегулирование рек, лишающее *L. naticoides* локальных местообитаний, особенно мелководий (Piechocki, 2004). Во Франции (р. Сона) исчезновение литоглифа связывают с повышением температуры воды, наблюдающимся с 2004 г. в контексте глобального потепления, и ростом межвидовой конкуренции (Mouthon, 2007).

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Данные о роли *L. naticoides* в трофической структуре бентосных сообществ и в экосистеме водоемов немногочисленны. По составу пищи моллюск входит в группу факультативных фильтраторов. Служит кормом для некоторых рыб и водоплавающих птиц (Яковлев и др., 2009; Bij de Vaate, Van Eerden, 1990).

L. naticoides относят к видам с высокой степенью влияния и включают в «черный список» чужеродных видов в европейских внутренних водоемах (Семенченко и др., 2014; Arbačiauskas et al., 2011b). Особенна велика роль литоглифа в распространении трематод *Apophallus muehlingi* и *Rossicotrema donicum*, которые патогенны для рыб и могут быть опасны для человека и сельскохозяйственных животных.

Моллюск *L. naticoides* служит первым промежуточным хозяином нескольких видов трематод, некоторые из которых высокопатогенны для рыб (до-

полнительных промежуточных хозяев). В частности, нематоды *Apophallus muehlingi* и *Rossicotrema donicum* – узкоспецифичные паразиты *L. naticoides.* При массовом заражении их метацеркарии могут вызывать тяжелые эпизоотии смертельного «чернопятнистого» заболевания («апофаллез» или «россикотремоз») у ряда карповых, окуневых и видов рыб других семейств, поражая кожу, мускулатуру и плавники (Тютин, Слынько, 2008; Яковлев и др., 2009; Mastitsky, 2007). Проникновение литоглифа в дельту Волги привело к инвазии трематод и возникновению здесь новой болезни – апофаллеза, которая стала причиной значительного отхода (до 80%) молоди карповых рыб (Бисерова, 1990). Питание зараженной рыбой может, в свою очередь, привести к поражению окончательных хозяев трематод – птиц и млекопитающих, включая и человека (Mastitsky, 2007).

Есть данные об использовании раковин *L. naticoides* для изготовления украшений (ожерелья, бусы).

Контроль. В качестве мер сдерживания распространения гравийной улитки в другие бассейны необходимо вести контроль и обезвреживание балластных вод, а также очищать наружные поверхности судов. Необходимо организовать мониторинг распространения и динамики численности *L. naticoides*, что особенно важно в связи с высокой потенциальной патогенностью узкоспецифичных трематод, использующих *L. naticoides* в качестве промежуточного хозяина, для выяснения эпизоотической обстановки необходимы изучение динамики численности и распределения литоглифа (Бисерова, 1990), а также, паразитологический мониторинг рыб со стороны эпидемиологических служб (Mastitsky, 2007). Методы биологической и химической борьбы с данным видом в настоящее время не разработаны.

Авторы: Гусева Д.О., Гусев А.А., Фенёва И.Ю.

Литература

Бисерова Л.И. Встречаемость и распределение *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda, Lithoglyphdeae) в дельте Волги // Гидробиологический журнал. 1990. Т. 26. №. 2. С. 98–100.

Градовский В.М. Особенности распространения некоторых пресноводных гребнежаберных моллюсков (Pectinibranchia) фауны Украины // Вестник зоологии. 2001. Т. 35. №. 6. С. 85–89.

Гусев А.А., Гусева Д.О., Рудинская Л.В. Предварительные итоги изучения зообентоса предустьевых участков некоторых рек Калининградской области // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2014. Т. 23, №. 2. С. 61–71.

Девятков В.И. О разнообразии макрозообентоса Бухтарминского водохранилища в 2005-2009 годах // Вестник Казахстанского Национального Университета им. Аль-Фабари. Серия Экологическая. 2012. Т. 33. №. 1. С. 162–165.

Карпевич А.Ф., Бокова Е.Н. Пересадки рыб и водных беспозвоночных, проведенные в СССР в 1957-1959 гг. // Вопросы ихтиологии. 1961. Т. 1. В. 3(20). С. 552–563.

Курина Е.М. Разнообразие, динамика распространения и структурная организация чужеродных видов бентоса Саратовского водохранилища // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2016. Т. 9. №. 4. С. 69–84.

Пирогов В.В. О нахождении *Lithoglyphus naticoides* в дельте Волги // Зоологический журнал. 1972. Т. 51. В. 6. С. 912–913.

Семенченко В.П., Сон М.О., Новицкий Р.А., Квач Ю.В., Панов В.Е. Чужеродные макробеспозвоночные и рыбы в бассейне реки Днепр // Российский журнал биологических инвазий. 2014. Т. 7. №. 4. С. 76–96.

Сон М.Ю. Моллюски-вселенцы на территории Украины: источники и направления инвазии // Российский журнал биологических инвазий. 2009. Т. 2. №. 2. С. 37–48.

Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов. Л.: Наука, 1970. 372 с.

Тютин А.В., Слынько Ю.В. Первое обнаружение черноморского моллюска *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda) и ассоциированных с ним видоспецифичных трематод в бассейне верхней Волги // Российский журнал биологических инвазий. 2008. Т. 1. №. 1. С. 51–58.

Яковлев В.А., Ахметзянова Н.Ш., Яковлева А.В. Встречаемость, распределение и размерно-весовые характеристики *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda: Hydrobiidae) в верхней части Куйбышевского водохранилища // Российский журнал биологических инвазий. 2009. Т. 2. №. 1. С. 50–65.

Arbačiauskas K., Semenchenko V., Grabowski M., Leuven R., Paunović M. et al. Assessment of biocontamination of benthic macroinvertebrate communities in European inland waterways // Aquatic Invasions. 2008. V. 3. № 2. P. 211–230.

Arbačiauskas K., Višinskienė G., Smilgevičienė S., Rakauskas V. Non-indigenous macroinvertebrate species in Lithuanian fresh waters, Part 1: Distributions, dispersal and future // Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems. 2011a. V. 402. №12. P. 1–18.

Arbačiauskas K., Višinskienė G., Smilgevičienė S. Nonindigenous macroinvertebrate species in Lithuanian fresh waters, Part 2: Macroinvertebrate assemblage deviation from naturalness in lotic systems and the consequent potential impacts on ecological quality assessment // Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems. 2011b. V. 402. № 13. P. 1–18.

Bij de Vaate A., Jazdzewski K., Ketelaars H.A.M., Gollasch S., Van der Velde G. Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science. 2002. V. 59. № 7. P. 1159–1174.

Bij de Vaate A., Van Eerden M.R. Short term colonization and subsequent extinction of a population of *Lithoglyphus naticoides* (Pfeiffer) (Gastropoda, Prosobranchia, Hydrobiidae) in the Ijsselmeer, the Netherlands // Basteria. 1990. V. 54. № 4–6. P. 217–226.

Cardot H. Sur la Presence de *Lithoglyphus naticoides* Fer. Canaux du Nord-Est de la France // Journal de Conchyliologie. 1910. V. 58. T. 12. Ser. 4. P. 131–137.

Czyz M., Gołdyn B. Materials to the knowledge of molluscs of Wielkopolska (West-Central Poland). IV: Families: Neritidae, Viviparidae, Thiaridae, Bithyniidae, Hydrobiidae and Valvatidae // Folia Malacologica. 2013. V. 21. № 4. P. 265–274.

Frauenfeld G.R. Die Arten der Gattung *Lithoglyphus* Mhlf., *Paludinella* Pf., *Assiminea* Gray, in der kaiserlichen und Cuming's Sammlung // Verhandlungen der kaiserlich-koniglichen zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien. 1863. Bd. 13. S. 193–212.

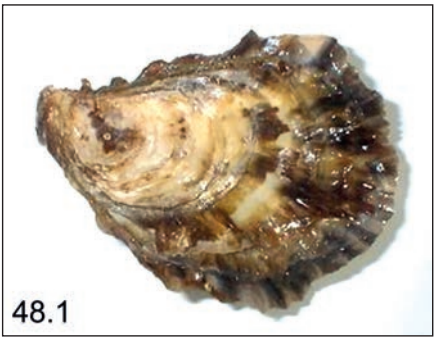
Friedel E. Kleine conchyliologsche Notizen // Nachrichtsblatt der Deutschen Malakolozoologschen Gesellschaft. Frankfurt am Main, 1883. S. 183–188.
Geyer D. Die Mollusken des Urwaldes von Bialowies // Abhandlungen herausgegeben von der Senckenbergischen Naturrforschenden Gesellschaft. 1921. Bd. 37. H. 1. S. 37–68.
Glöer P., Diercking R. Atlas der Süßwassermollusken. Rote Liste, Verbreitung, Ökologie, Bestand und Schutz. Hamburg, 2010. 180 s.
Jachno J. Materyaly do fauny malako-zoologiczney Galicyjskej. Kraków: Uniwers. Jagell, 1870. 104 s.
Jelski C. Note sur la faune malacologique des environs de Kieff (Russie) // Journal de Conchyliologie. 1863. V. 11. T. 3. Ser. 3. P. 128–137.
Karatayev A.Y., Mastitsky S.E., Burlakova L.E., Olenin S. Past, current, and future of the central European corridor for aquatic invasions in Belarus // Biological Invasions. 2008. V. 10. № 2. P. 215–232.
Leppäkoski E., Gollasch S., Gruszka P., Ojaveer H., Olenin S., Panov V. The Baltic – a sea of invaders // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science. 2002. V. 59. № 7. P. 1175–1188.
Lindholm W.A. Beitrag zur Molluskenfauna von Littauen // Nachrichtsblatt der Deutschen Malakozoologischen Gesellschaft. 1906. Jahrg. 38. H. 1. S. 193–196.
Mastitsky S.E., Samoilenko V.M. The gravel snail, *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda: Hydrobiidae), a new Ponto-Caspian species in Lake Lukomskoe (Belarus) // Aquatic Invasions. 2006. V. 1. № 3. P. 161–170.
Mastitsky S.E. First report of parasites in *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda: Hydrobiidae) from Lake Lukomskoe (Belarus) // Aquatic Invasions. 2007. V. 2. № 2. P. 149–151.
Mouthon J. *Lithoglyphus naticoides* (Pfeiffer) (Gastropoda: Prosobranchia): distribution in France, population dynamics and life cycle in the Saône river at Lyon (France) // Annales de Limnologie – International Journal of Limnology. 2007. V. 43. № 1. P. 53–59.
Olenin S., Daunys D. Invaders in suspension-feeder systems: variations along the regional environmental gradient and similarities between large basins // The Comparative Roles of Suspension-Feeders in Ecosystems. R. Dame, S. Olenin (Eds.). Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2004. P. 238–256.
Pfeiffer C. System der deutschen Land- und Süßwasserschnecken // Naturgeschichte deutscher Land- und Süßwassermollusken. Weimar, 1828. Bd. 3. S. 45–46.
Perova S. N., Pryanichnikova E. G., Tyutin A. V. Expansion of the range of the Black Sea snail *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfieffer, 1828) (Mollusca: Gastropoda: Lithoglyphidae) and associated trematode species in the Upper Volga basin // Inland Water Biology. 2018. V. 11. № 2. P. 234–235.
Piechocki A. 2004. *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828). In: Polish Red Data Book of Animals. Invertebrates. World Wide Web electronic publication. www.iop.krakow.pl/pckz/opis7946.html. Accessed 2018-10-24.
Protz A. 1903. Zur Binnenmolluskenfauna der Provinz Ostpreussen // Nachrichtsblatt der Deutschen Malakozoologisehen Gesellschaft. Bd. 35. № 1–2. S.1–6.
Schepman M.M. Bijdrage tot de Kennis van *Lithoglyphus naticoides* Fer. // Tijdschrift der Nederlandsche Dierkundige Vereeniging. 1874. Bd. 1. S. 124–131.
Semenchenko V.P., Rizevsky V.K., Mastitsky S.E., Vezhnovets V.V., Pluta M.V., Razlutsky V.I., Laenko T. Checklist of aquatic alien species established in large river basins of Belarus // Aquatic Invasions. 2009. V. 4. № 2. P. 337–347.
Siemaschko J. Beitrag zur Kenntniss der Konchylien Russlands // Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. 1847. V. 20. № 1. S. 93–131.

Slosarski A. Matériaux pour la faune malacologique du Royaume de Pologne // Bulletin de la Société Zoologique de France. 1876. V. 1. P. 291–299.
Tittizer T., Schöll F., Banning M., Haybach A., Schleuter M. Aquatische Neozoen im Makrozoobenthos der Binnenwasserstraßen Deutschlands // Lauterbornia. 2000. V. 39. S. 1–72.
Zajac K. Threatened molluscs of Poland // Tentacle. 2005. № 13. P. 13–15.

48. *Magallana gigas* (Thunberg, 1793) (=*Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793))

Тихоокеанская устрица / Pacific oyster

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia; Тип – Моллюски, Mollusca; Класс – Двустворчатые, Bivalvia; Отряд – Остреоида, Ostreoida; Семейство – Остреоида, Ostreoidae; Вид – Тихоокеанская устрица, *Magallana gigas* (Thunberg, 1793) (=*Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793)).


48.1

Основные синонимы. Устрица гигантская, тихоокеанская устрица, portuguese oyster, Pacific cupped oyster, Japanese oyster, immigrant oyster, giant, pacific oyster, giant oyster, giant cupped oyster; *Crassostrea laperousii* Schrenk, 1861; *Crassostrea posjetica* (Razin, 1934); *Ostrea gigas* var. *tientsiensis* Grabau & S.G. King, 1928.

Нативный ареал. Исходно обитала на Тихоокеанском побережье Азии, в частности у побережья Японии.

Современный ареал. Вселилась в Северную Америку, Австралию, Европу в том числе в Чёрное и Средиземное моря, Атлантическое побережье Европы и Новую Зеландию. Обитает на Востоке России. Ареал на севере ограничен заливом Чихачева и Южно-Курильским мелководьем. К югу она широко распространена у берегов Японии, Кореи и Китая. В Европейской части России тихоокеанская устрица (*Magallana gigas)* была завезена в Чёрное море в 1980 г. (Монина, 1983; Орленко, 1994; Орленко, 2004; Орленко и др., 1990; Сон, 2009).

Пути и способы инвазии. Тихоокеанская устрица расселяется с балластными водами, куда попадают ее личинки, или прикрепляется к корпусам судов. Личинки могут распространяться с водотоками и течениями. Кроме того, данный вид был преднамеренно интродуцирован в некоторых районах, как ценный пищевой продукт. Например, в 20-е годы XX века тихоокеанских устриц завозили для аквакультуры на тихоокеанское побережье США, поскольку численность нативных устриц к этому времени существенно сократилась (Cheney et al., 2000; Shatkin et al., 1997). Евро-

Рис. 48.2. Распространение *Magallana gigas* в Евразии. 1 – нативная часть ареала, 2 – места находок по GBIF (http;// doi: 10.1146/annurev.ecolsys.36.102003.152638), 3 – инвазионная часть ареала по CABI, литературным и авторским данным.

пейские страны также активно импортировали данный вид моллюсков: в 1964 году датские фермеры занимались импортом устриц из Канады с целью дальнейшего разведения (Quayle, 1969). В Германию этот вид привезли из Португалии и Испании. В 1970-х устриц импортировали в Швецию. В Норвегии устрицы появились в 2005 г. Таким образом, этот двустворчатый моллюск распространился по всем странам Европы (Diederich et al., 2005; Minchin, Rosenthal, 2002; Reise, 1998; Reise et al., 1999).

Местообитание. Живут обычно на твёрдых грунтах – камнях, скалах, или на смешанных песчано-каменистых участках, на относительно небольшой глубине, от 1 до 50–70 м. Этот вид обычно обитает в эсутариях, но может встречаться на литорали и сублиторали. Различают устричные банки и береговые поселения (устричники), которые могут простираться на 300–400 м от берега. Устричные банки находятся на отдельных мелководьях, на некотором удалении от берега. Устрицы очень чувствительны к температуре воды, особенно во время их размножения, которое начинается, когда температура воды поднимается до 18–20°С. Устрицы могут переносить некоторое опреснение. Минимальная солёность, при которой они могут существовать, – не ниже 12‰ (в экспериментах в течение короткого времени переносили понижение солености до 5‰), оптимальная – 24–28‰ (Shatkin et al., 1997). Данный вид выдерживает значительное заиление, зимовку подо льдом, а также нагревание солнечными лучами при отливах (Холодов, Макаров, 1990).

Особенности биологии. Устрицы *Crassostrea gigas* – факультативные протерандрические гермафродиты. Большая часть особей созревает сначала как самцы, а затем несколько раз в течение жизни меняет пол (Dheilly et al., 2012). Оплодотворение наружное. В период нереста самцы выбрасывают сперму в воду. Сперма всасывается с током воды в полость самки и оплодотворяет выделенные из гонады яйца. Дробление яиц и развитие зародышей длится в зависимости от температуры – около 8 суток. Число яиц, откладываемых устрицей, очень большое – от 300 тыс. до 6 млн. Из яиц развиваются подвижные личинки (велигеры, размером около 0.2 мм с маленькой двустворчатой раковиной), которые поднимаются в верхние слои воды, где интенсивно питаются планктоном и растут. С помощью велигеров происходит расселение моллюсков. Затем начинается стадия великонха. Продолжительность личиночного развития зависит от температуры воды, составляет 13–30 дней и заканчивается оседанием личинок на субстраты при длине раковины 300–380 мкм. Оседая, личинка выбирает для себя грунт, к которому прикрепляется сначала с помощью биссуса, а потом уже всей раковиной. После оседания в результате метаморфоза личинка развивается в молодого моллюска. Самки гигантской устрицы дос-

тигают половой зрелости на втором, а самцы – на первом году жизни, имея размеры 40–60 мм. Наиболее интенсивно они размножаются в 3–4-летнем возрасте при длине 130–150 мм. Наибольшие плотности поселений-банок формируются на глубине 1,5–3,0 м. Особи срастаются, образуя колонии или, так называемые, друзы (Орленко, 2012; Холодов и др., 2010).

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Устрицы – это съедобные двустворчатые моллюски. Хорошо культивируются, благодаря чему имеют промышленное значение. В 2000 г. 98% культивируемых устриц приходилось на данный вид – тихоокеанскую устрицу *Magallana gigas*. Ради разведения этот вид был завезен и успешно прижился на обоих побережьях Северной Америки, в водах Великобритании, Франции, Австралии, Новой Зеландии и многих других стран. До 84% мирового производства устриц приходится на Китай. Мировое потребление устриц составляет около 770 тыс. тонн в год. В результате активного роста этот вид может подавлять другие виды морских животных, тем самым снижая биоразнообразие.

Как фильтраторы, устрицы осаждают в своем организме тяжелые металлы и биотоксины, очищая таким образом воду, но одновременно могут стать источником отравления людей, потребляющих устриц. Аналогичным образом устрицы способны накапливать в своем организме нейровирусы, которые могут приводить к вспышкам гастроэнтерита среди людей (Жилякова, 2004).

Контроль. Общий анализ экологического и экономического аспектов воздействия вида на морские экосистемы показывает, что тихоокеанская устрица является чужеродным видом с высоким риском в умеренных регионах. Однако не существуют конкретных программ в Европе и России для ограничения темпов увеличения инвазионной части ареала. Сейчас имеется единодушное мнение в том, что после обширного расселения тихоокеанских устриц не существует методов искоренения или контроля, которые не будут также наносить ущерб другим компонентам природных экосистем. В целом можно утверждать, что механические, химические и биологические методы борьбы плохо разработаны и не документированы.

Авторы: Фенёва И.Ю., Дгебуадзе П.Ю., Косьян А.Р.

Литература

Жилякова И.Г. Промышленное разведение мидий и устриц (Приусадебное хозяйство). М.: ООО «Издательство АСТ», Донецк: «Сталкер», 2004. 110 с.

Монина О.Б. Интродукция тихоокеанской устрицы в Чёрном море // Рыбное хозяйство. 1983. № 1. С. 189–190.

Орленко А.Н. Гигантская устрица (*Crassostrea gigas* Thunberg) как аллохтонный вид фауны Чёрного моря // Труды ЮГНИРО. 2012. Т. 50. С. 129–133.

Орленко А.Н. Гигантская устрица *Crassostrea gigas* (Bivalvia, Mytiliformes, Grassostreidae) как объект акклиматизации и основные этапы ее трансплантации в Черное море // Зоологический журнал. 1994. В. 1. С. 51–54.

Орленко А.Н. Основные результаты по акклиматизации и культивировании гигантской устрицы (*Crassostrea gigas* Thunberg) в Чёрном море за период 1980-2004 гг. // Морские технологии: проблемы и решения: материалы третей Международной научно-практической конференции. Рыбное хозяйство Украины. 2004. № 7 (Спецвыпуск). С. 178–180.

Орленко А.Н., Золотницкий А.П., Спекторова Л.В. Получение спата японской устрицы в Черном море // Рыбное хозяйство. 1990. № 3. С. 60–62.

Сон М.О. Моллюски-вселенцы на территории Украины: источники и направления инвазии // Российский журнал биологических инвазий. 2009. № 2. С. 37–48.

Супрунович А.В., Макаров Ю.Н. Культивируемые беспозвоночные. Пищевые беспозвоночные: мидии, устрицы, гребешки, раки, креветки. Киев: Наукова Думка, 1990. 264 с.

Холодов В.И., Пиркова А.В., Ладыгина Л.В. Выращивание мидий и устриц в Черном море. Севастополь: Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского, 2010. 424 с.

Cheney D.P., Macdonald B.F., Elston R.A. Summer mortality of Pacific oysters, *Crassostrea gigas* (Thunberg). Initial findings on multiple environmental stressors in Puget Sound, Washington, 1998 // Journal of Shellfish Research. 2000. V. 19. №1. P. 353–359.

Diederich S., Nehls G., van Beusekom J.E.E., Reise K. Introduced Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) in the northern Wadden Sea: invasion accelerated by warm summers? // Helgoland Marine Research. 2005. V. 59. P. 97–106.

Dheilly N. M., Lelong C., Huvet A., Kellner K., Dubos M.-P., Riviere G., Boudry P., Favrel P. Gametogenesis in the Pacific Oyster *Crassostrea gigas*: A Microarrays-Based Analysis Identifies Sex and Stage Specific Genes // Plos One. 2012. V. 7. № 5. P. 1–15.

Minchin D., Rosenthal H. Exotics for stocking and aquaculture, making correct decisions // In: Invasive aquatic species of Europe: Distribution, Impact and Management Kluwer / Eds Leppakoski E., Gollasch S., Olenin S. Dordrecht: Kluwer Academic, 2002. P. 206–216.

Quayle D.B. Pacific oyster culture in British Columbia // Canadian Fisheries Research Board Bulletin. 1969. V. 169. P. 1–192.

Reise K. Pacific oysters invade mussel beds in the European Wadden Sea // Senckenbergiana Maritima. 1998. V. 28. P. 167–175.

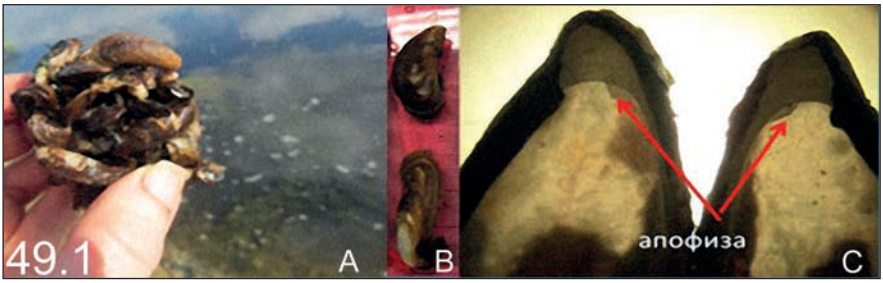
Reise K., Gollasch S., Wolff W.J. Introduced marine species of the North Sea coasts // Helgolander Meeresuntersuchungen. 1999. V. 52. P. 219–234.

Shatkin G., Shumway S.E., Hawes R. Considerations regarding the possible introduction of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) to the Gulf of Maine: a review of global experience // Journal of Shellfish Research. 1997. V. 16. № 2. P. 463–477.

49. *Mytilopsis leucophaeata* (Conrad, 1831)

Ложная мидия / Conrad's false mussel

Систематическое положение: Царство – Животные, Animalia. Тип – Моллюски, Mollusca. Класс – Двустворчатые, Bivalvia. Отряд – Венероидные, Veneroida. Семейство – Дрейссениды, Dreissenidae. Вид – Ложная мидия, *Mytilopsis leucophaeata*.



Основные синонимы. Митилопсис, Brackish water mussel, Dark false mussel, *Congeria cohleata* (Nyst, 1835), *Mytilus leucophaeatus* Conrad, 1831, *Mytilus americanus* Recluz, 1858, *Mytilus cochleatus* Nyst, 1835.

Нативный ареал. Опресненные прибрежные воды Мексиканского залива (Marelli, Gray, 1983).

Современный ареал. Начиная с 1930-х гг. в Новом Свете расселилась по Атлантическому побережью Северной Америки, главным образом в эстуариях, нижних и средних течениях крупных рек, на север от нативного ареала дошел до р. Гудзон, на юг до юго-востока Бразилии; найдена в нескольких районах юга Новой Англии; встречается и в крупнейшем эстуарии США – Чесапиксиком заливе (Kennedy, 2011; Rizzo et al., 2014).

В восточном полушарии обнаружена на западе Африки (Marelli, Gray, 1983). В Европе впервые зарегистрирована в Бельгии (Antwerp Harbor) в 1835 г., расселилась в Нидерландах, Франции, Великобритании, Испании, Германии (Forsström et al., 2016). С 1996 по 2015 г. найдена в Понто-Каспийском регионе: 5 находок в Чёрном море и Таганрогском заливе Азовского моря, 3 – в Каспийском море (Zhulidov et al., 2018). В начале XXI в. отмечена в Балтийском море (Финский, Ботнический и Гданьский заливы – прибрежные воды Финляндии, Швеции, России и Польши) (Орлова и др., 2015; Fösstrom et al., 2016).

Рис. 49.2. Инвазионная часть ареала *M. leucophaeata* в Европе. Места находок по: 1 – GISD (http://www.iucngisd.org/gisd/species, GISD, 2018); 2 – Zhulidov et al., 2018 и нашим данным.

В российской части приобретенного ареала зарегистрирована на 3 эстуарных и прибрежных участках Понто-Каспийского региона: в дельте Волги вблизи Астраханского биосферного заповедника (Прикаспий), в Таганрогском заливе (Азовское море) и в бухте р. Туапсе (Чёрное море) (Zhulidov et al., 2018). В российском секторе Балтийского моря найдена в 2014 г., но, судя по размерно-возрастному составу особей, здесь уже натурализовалась. Популяция пока остается строго в границах прибрежной зоны Копорской Губы Финского залива, отепленной из-за работы Ленинградской атомной станции (Орлова и др., 2015).

Пути и способы инвазии. Трансконтинентальное расселение в Европу и Африку могло происходить в балластных камерах судов, тогда как вдоль побережий материков, в эстуариях и нижних течения рек, этот морской эвригалинный прибрежный вид вполне мог расселяться в составе обрастания корпусов судов, барж (Smith, Boss 1996). Есть мнение, что в р. Гудзон мог попасть с обрастанием раковин устриц (Kennedy, 2011).

Как и у прочих беспозвоночных с планктонной личинкой, важную роль в освоении новых экосистем играет саморасселение с течениями, в том числе и с техногенными циркуляционными, вместе с которыми личинки разносятся по системам водоснабжения и охлаждения промышленных объектов и электростанций.

В Чёрное, Азовское и Каспийское моря инвазия, скорее всего, произошла благодаря судоходству, возможно из портов Западной Европы по европейскому внутриконтинентальному коридору, основу которого составляют реки Дунай и Рейн (Therriault et al., 2004). В Каспий – по Волго-Донскому каналу. В Балтийском море расселение осуществлялось с судоходством, как в балластных водах, так и в обрастании (Darr, Zettler, 2000; Laine et al., 2006).

Местообитание. Ложная мидия обитает в широком диапазоне соленостных условий – от пресных вод до вод соленостью в 25‰ (Verween et al., 2010). Несмотря на то, что в нативном ареале она населяет прибрежные морские воды, в приобретенном зарегистрирована в эстуариях, нижних и даже средних течениях крупных рек (например, Гудзон и Миссисспи). В Европе она формирует совместные поселения с понто-каспийским представителем своего семейства – речной дрейссеной (*Dreissena polymorpha*) на распресненных участках эстуариев (Darr, Zetler, 2000; Therriault et al., 2004). В российской части ареала встречается в олигогалинных и мезогалинных условиях – в Копорской Губе (Балтийском море) при солености 1.2– 6.0‰ (Орлова и др., 2015), в Понто-Каспийском регионе при 0.9–10.2‰ (Zhulidov et al., 2018).

Температурные пределы, в которых может обитать – 6.8–37 °C (Verween et al., 2010). До недавнего времени считалось, что из-за субтропического

происхождения вида, его расселение на севере ареала будет ограничено отепленными участками, что справедливо для популяций Финского залива (Laine et al., 2006; Орлова и др., 2015), обитающих в тепловом шлейфе сбросных вод атомных станций (в г. Ловиизе, в Финляндии и в Копорской Губе, в России). Однако, находки 2010-х гг. в Финляндии, Швеции и Польше свидетельствуют об адаптации вида и к относительно холодноводным условиям северной и восточной частей Балтийского моря (Forsström et al., 2016).

Ложная мидия, как и дрейссены – обрастатель, прикрепляющийся к поверхностям с помощью биссусных нитей. В природных местообитаниях заселяет как естественные субстраты (камни, раковины других моллюсков и.т.д.), так и искусственные (садки для марикультуры, днища судов, понтоны). Представляет, как и другие дрейссениды, проблему для технических объектов, особенно, если условия благоприятны для теплолюбивых обрастателей. Так в Копорской Губе Финского залива в зоне подогрева и циркуляции водных масс, связанных с работой атомной станции, биомасса поселений ложной мидии достигает 22.7 кг/м^2.

Особенности биологии. Образ жизни такой же, как и у других представителей семейства, демонстрирующих инвазии (дрейссен речной и бугской). Сходен и жизненный цикл. Ложные мидии раздельнополы, самцы и самки выметывают половые продукты в воду, где происходит оплодотворение, а затем из зигот развиваются планктонные личинки (последовательно: трохофора, велигер, поствелигер). Планктонное развитие занимает от 6 до 12 дней в зависимости от температуры воды (Siddall, 1980). Период размножения: от круглогодичного до обычного (с конца весны до начала осени) в умеренных широтах. Моллюски приступают к размножению при прогреве воды до 13–15 °C (Verween et al., 2010).

Будучи фильтратором, ложная мидия потребляет сестон и можно полагать, что ее роль в экосистемах-реципиентах сходна с таковой обеих инвазионных дрейссен.

Данные о скорости роста противоречивы – от 3–6 мм/год до 15 мм за теплый сезон (Verween et al., 2010), что, скорее всего, как и скорость личиночного развития, связано с температурными и пищевыми условиями конкретного водоема и года.

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Роль ложной мидии в экосистемах изучена недостаточно. Однако можно полагать, что при массовом развитии она близка к описанному для речной и бугской дрейссен.

В Финском заливе с 2017 г. ложная мидия стала пищевым ресурсом бентосоядной рыбы-вселенца – понто-каспийского круглоротого бычка

Neogobius melanostomus, популяция которого достигает особенно высокой численности на участке Копорской Губы, плотно заселенном митилопсисом. Очевидно, что планктонные личинки митилопсиса служат пищей другому вселенцу – кордилофоре каспийской, повсеместно распространённой в Копорской Губе.

С хозяйственной точки зрения вид – источник биоповреждений, особенно для промышленных предприятий и в секторе энергетики, где обрастание может приводить к отказам оборудования (Rajagopal et al., 2002).

Контроль. Соблюдение норм обращения с балластными водами рассматривается как превентивная мера против дальнейших инвазий ложной мидии (GISD, 2018). Раннее выявление и своевременное удаление очагов расселения может предотвратить натурализацию в водоемах и облегчить защиту оборудования технических объектов от обрастания (Verween et al., 2010).

В искусственных местообитаниях механическое удаление митилопсиса с поверхностей признано неэффективным (Davidson et al., 2008). Рекомендовано применение химических средств для обработки водных потоков, с которыми личинки митилопсиса разносятся по системам, и тщательный подбор минимальной эффективно концентрации и режима обработок, обеспечивающего с одной стороны экономное расходование реагента и минимальное воздействие остаточных концентраций на окружающую среду, с другой – гарантирующее отсутствие репарации повреждения у обработанных индивидуумов в период чистой воды. Оптимален «пульсирующий режим», при котором даже кратковременная обработка воды гипохлоритом натрия с концентрацией активного хлора в 0,6 мг/л, направленная против личинок, дает вполне удовлетворительные результаты (Rajagopal et al., 2002).

Авторы: Орлова М.И., Фенёва И.Ю.

Литература

Орлова М.И., Рябчук Д.В., Сухачева Л.Л., Останин Н.Б., Сергеев А.Ю., Неевин И.А., Буданов Л.М., Жамойда В.А.. Модельные участки проекта ТОПКОНС – природные особенности и антропогенные воздействия // Региональная экология. 2015. Т 38 . № 3. С. 32–44

Darr A., Zettler M.L. Malakologishe Abhandlungen // Staatliches Museum fur Tiekunde Dresden. 2000. Bd. 20. № 19. Ausgegeben 5. S. 197–200.

Davidson I.C., McCann L.D., Sitsma M.D., Ruiz G.M. Interrupting a multi-species bioinvasion vector: the efficacy if in-water cleaning for removing biofouling on obsolete vessels // Marine Pollution Bulletin. 2008. № 56(9). P. 1538–1544.

Forsström T., Fowler A.E., Lindquist M., Vesakoski O. The introduced dark false mussel, *Mytilopsis leucophaeata* (Conrad, 1831) has spread in the northern Baltic Sea // Bio Invasions Records. 2016. V. 5. № 2. P. 81-84.

GISD – Global Invasive Species Database. 2018. Species profile: *Mytilopsis leucophaeata*. Downloaded from http://www.iucngisd.org/gisd/species.php?sc=707 on 01-09-2018.

Kennedy V.S. The invasive dark false mussel *Mytilopsis leucophaeata* (Bivalvia: Dreaissenidae): F literature review // Aquatic Ecology. 2011. V. 45. № 2. P. 163–183.

Laine A.O., Mattila J., Lehikoinen A. First record of the brackish water dreissenid bivalve *Mytilopsis leucophaeata* in the Northern Baltic Sea // Aquatic Invasions. 2006. V. 1. № 1. P. 38–41.

Marelli D., Gray S. Comments on the status of recent members of the genus *Mytilopsis* (Bivalvia: Dreissenidae // Malacol Rev. 1983. № 18. P. 117–122.

Rajagopal S., van der Gaaq M., van der Velde G., Jenner H.A. Control of brackish water fouling mussel, *Mytilopsis leucophaeata* (Conrad), with sodium hypochlorite. Arch. Environmental Contam // Toxicol. 2002. V. 43. № 3. P. 296–300.

Rizzo A.E., Miyahira I.C., Moser G., Santos S.D. A new record *of Mytilopsis leucophaeata* in Rio de Janeiro (Brazil) // Marine Biodiversity Records. 2014. № 7. P.1–6 (published online).

Siddall S.E. Early development of *Mytilopsis leucophaeata* (Bivalvia, Dreaissenacea) // Veliger. 1980. № 22. P. 378–379.

Smith D.G., Boss K.J. The occurrence of *Mytilopsis leucophaeata* (Conrad, 1831) (Veneroida: Dreissenidae) in southern New England // Veliger. 1996. № 39. P. 359–360.

Therriault T.W., Docker M.F., Orlova M.I., Heath D.D., MacIsaac H.J. Molecular resolution of Dreissenidae (Mollusca: Bivalvia) including the first report of *Mytilopsis leucophaeata* in the Black Sea basin // Mol. Phyl. Evol. 2004. № 30. P. 479–489.

Verween A., Vinex M., Degraer S. *Mytilopsis leucophaeata*: The brackish water equivalent of *Dreissena polymorpha*? A review // In G. van der Velde, S Rajagopal and A. bij de Vaate (eds.). The Zebra Mussel in Europe. Leiden, The Netherlands: Backhuys. 2010. P. 29–43.

Zhulidov A.V., Kozhara A.V., van der Velde G., Leuven R.S.E.W., Son M.O., Gurtovaya T.Yu., Zhulidov D.A., Nalepa T.F., Santiago-Fandino V.J.R., Chuikov Yu.S. Status of the invasive brackish water bivalve *Mytilopsis leucophaeata* (Conrad, 1831) (Dreissenidae) in the Ponto-Caspian region // BioInvasions Records. 2018. V. 7. № 2. P. 111–120.

50. *Potamopyrgus antipodarum* J.E. Gray, 1843

Новозеландская улитка / New Zealand mud snail

Систематическое положение: Царство – Животные, Animalia. Тип – Моллюски, Mollusca. Класс – Брюхоногие, Gastropoda. Отряд – Литторинообразные, Littorinimorpha. Семейство – Гидробии, Hydrobiidae. Вид – Новозеландская улитка, *Potamopyrgus antipodarum.*

50.1

Основные синонимы. Потамопиргус, jenkins' spireshell, *Amnicola antipodanum* J.E. Gray, 1843; *Potamopyrgus jenkinsi* (E.A. Smith, 1889), *Hydrobia jenkinsi* E.A. Smith, 1889, *Paludestrina jenkinsi* (http://www. marinespecies.org/aphia. php?p=taxdetails &id=558767).

Нативный ареал. Пресноводные водотоки и озера Новой Зеландии и прилежащих островов (Hall et al., 2003).

Современный ареал. Вид зарегистрирован как вселенец в Австралии и на о. Тасмания, в Северной Америке и Евразии (Bondesen and Kaiser 1949; Ponder 1988; Bowler 1991; Shimada and Urabe, 2003; Naser, Son, 2009; Morley 2008; Alonso, Castro-Diez, 2012; GISD, 2015 и мн. др.). В Северной Америке встречается в 19 штатах США от Тихоокеанского до Атлантического побережья; в Канаде в районе Великих Американских озер и в Британской Колумбии. На востоке Евразии известен из Японии. На западе – в странах Средиземноморского и Черноморского (Румыния, Украина, Россия) бассейнов; в странах Атлантического побережья Европы от Португалии до Норвегии; в т.ч. на Британских островах; в странах Балтии, в странах Европы, не имеющих прямых выходов к морю: в Швейцарии, Чехии и Словакии, Беларуси; в азиатских странах – Турции, Ливане и Ираке.

В России этот вид распространен в Финском, Куршском и Вислинском заливах Балтийского моря (Ежова, Кочешкова, 2011; Орлова, Комендантов, 2013); в Азовском и Чёрном морях, в низовьях р. Дон, найден в водоемах Калининградской области (Filippenko, Son, 2008).

Пути и способы инвазии. За пределами нативного ариала впервые найден в Тасмании в 1872 г., в континентальной Австралии – в 1895 (Ponder, 1988).

Рис. 50.2. Инвазионная часть ареала *P. antipodarum* в Евразии. Места находок по: 1– GBIF (https://doi.org/10.15468/dl.5tfcon), 2 – Ежова, Кочешкова, 2011; Орлова, Комендантов, 2013; Filippenko, Son, 2008.

Первые находки в Европе датируются серединой XIX в. – в Ирландии (1837, оз. Lough Neagh и в Англии (1859, в устье р. Темза) (https://en.wikipedia.org/wiki/New_Zealand_mud_snail). Из северной Европы потамопиргус, по-видимому, начал свое расселение в восточном и южном направлениях, и в течение XX в. обнаружен на значительной части Европы в пресных и в солоноватых водах, в том числе на территории России и сопредельных стран (Städler et al., 2005; Alexandrov et al., 2007; Орлова, Комендантов, 2013). В середине прошлого века дошел до Черноморского бассейна и Италии, в начале XXI в. продолжил свою экспансию на Балканы, в Турцию, Ливан и Ирак (Naser, Son, 2009). В 2000-х гг. обнаружен также и в Японии (Shimada, Urabe, 2003).

В Америке впервые найдена в 1987 г. на реке Снейк, штат Айдахо, вероятно, попав туда из форелевого хозяйства (Bowler, 1991). В озере Онтарио обнаружен в 1991 г., в реке Колумбия (штат Орегон) – в 1997 году (Zaranko и др., 1997), в настоящее время расселение в Северной Америке продолжается.

Трансконтинентально вид распространяется с балластными водами, так он, скорее всего, попал, например, в Северную Америку из Европейских морских портов. В XIX в. в Европу из Австралии мог быть завезен в бочках с питьевой водой (Hubendick, 1950). Интродукция на дальние расстояния возможна и с посадочным материалов объектов аквакультуры, инвентарем. Так предполагается, что в Северную Америку улитки были завезены непосредственно из Новой Зеландии вместе с икрой радужной форели (Bowler, 1991). Нельзя исключить и расселение с твердым балластом.

Векторов расселения в пределах региона-реципиента, для этого вида, судя по особенностям его биологии, пожалуй, больше, чем для других инвазионных водных беспозвоночных – в общей сложности возможна инвазия новозеландской улитки 30 способами (векторами) (Therriault et al., 2010). Из естественных способов распространения очевиден пассивный перенос с течениями, обусловленный способностью прикрепляться с помощью ноги к плавающим предметам и даже к листовому опаду или к поверхностной пленке воды (Zaranko et al., 1997). Благодаря достаточно высокой устойчивости к обсыханию, прочности раковины и мелкому размеру обычна транспортировка прилипших особей на различном оборудовании, спортивном инвентаре, рекреационных плавсредствах и орудиях для рыбной ловли, как в пределах одного водоема, в том числе вверх и вниз по течению, так и из одного водоема в другой (Davidson et al., 2008 и мн. др.). Тот же принцип (прилипание к поверхностях и выживание вне водной среды) действует и при распространении с водоплавающими птицами. Любительское рыболовство, активный отдых и туризм играют важ-

ную роль просто потому, что перенос этих мелких улиток часто происходит с грязью, налипшей на обувь (Winterbourn, 1970). Благодаря эффективному изолирующему рефлексу (плотная герметизация полости раковины крышечкой) улитка без вреда для себя проходит через пищеварительный тракт рыб или птиц (Haynes et al., 1985), перемещаясь со своими «потребителями» как в пределах водоемов или их групп (в рыбах), так и на весьма значительные расстояния (в птицах). Каждая из перемещенных улиток способна основать новую популяцию (см. особенности биологии).

Местообитание. Новозеландская улитка населяет преимущественно разнотипные пресные водоемы – озера, пруды, ручьи и реки, водохранилища, каналы, но встречается в эстуариях, включая лиманы, на открытых морских участках (Winterbourn, 1973). Обитает в естественных водоёмах на всех типах грунтов на глубине до 25 м (единично обнаружена на 45 м), однако, предпочитает литоральную зону и хорошо прогреваемые мелководья (Zaranko et al., 1997), на севере ареала, например в Финском заливе, наибольшие скопления формирует на отепленных участках (Орлова, Комендантов, 2013). В водотоках формирует поселения с высокой численность на высокопродуктивных участках с умеренным течением с гравийными субстратами (Richards et al., 2001). Встречается на сильном течении в искусственных местообитаниях, например в сбросных каналах электростанций, где избегает сноса, селясь на каменистых и заросших макрофитами участках, а также непосредственно в друзах таких обрастателей, как речная дрейссена, ложная мидия (митилопсис) (наши наблюдения). В реках с быстрым течением укрывается от сноса под камнями (Сон, 2007), может зарываться в ил или песок (Zaranko et al., 1997). Вид широкоэвригалинен, популяции, обитающие в пресной воде, могут размножаться в диапазоне условий от пресной воды до воды соленостью 15‰ и выживать при солености в 35‰ (Čejka et al., 2008). Солоноватоводные клоны, самки-родоначальницы которых были собраны в Финском заливе в местообитаниях с соленостью воды 1.5–6.0‰, при культивировании в лаборатории размножались при солености от 1 до 20‰ (Орлова, Комендантов, 2013). Для выживания и размножения этот вид не нуждается в больших объемах воды и легко культивируется в небольших аквариумах (Орлова, Комендантов, 2013). Будучи первичноводным организмом, в условиях высокой влажности может несколько дней выживать и вовсе без воды (Richards et al., 2004). Температурные пределы выживания тоже довольно широки: 0–34°C (Zaranko et al., 1997).

В умеренно продуктивных озерах с естественным температурным режимом (например, Великие Американские озера) формирует поселения с численностью до 5600 экз./м^2 (Zaranko et al., 1997), в условиях подогрева в

каналах – свыше 100000 экз./м^2 (Орлова, Комендантов, 2013), в мезотрофных и эвтрофных условиях численность может достигать 200000–800000 экз./м^2 (Dorgelo, 1987).

Особенности биологии. Новозеландская улитка способна к быстрому увеличению численности. Во-первых, из-за сочетания партеногенетического размножения, редкого для морских моллюсков, но типичного для пресноводных, и живорождения. Эмбрион развивается внутри яйцевой сумки, питаясь желтком. На свет появляется сформировавшийся моллюск. Во-вторых, из-за раннего созревания, быстрого роста, широких пределов выживания и всеядности (Ponder, 1988; Dorgelo, 1987; Bowler, 1991; Wallace, 1992; Zaranko et al., 1997; Орлова, Комендантов, 2013 и др.).

В инвазионном ареале популяции состоят из паретногенетических самок, то есть представляют собой клональные линии. Сведения о числе таких линий противоречивы: так, Стадлер с соавторами (Städler et al., 2005) указывают на наличие всего двух в Европе, а Хаузер с соавторами (Hauser et al., 1992) только в Великобритании выделяют три. В историческом ареале имеется и множество клональных линий, и популяции вида с равным соотношением полов, размножающиеся обычно (Neiman et al., 2012) и имеющие диплоидный набор хромосом (2n = 34, Новая Зеландия) (Wallace, 1992). Среди партеногенетических линий есть полиплоидные и диплоидные, но с более высоким числом хромосом (2n = 52 или 46, Новая Зеландия, Европа и Австралия), чем у размножающихся обычным путем (2n = 34). Партеногенетические линии ведут свое происхождение от обычных популяций и являются результатом геномных мутаций: изменение кратности хромосомного набора, появление дополнительного числа хромосом. Наличие в жизненном цикле партеногенеза и иных форм размножения без рекомбинации родительских наборов хромосом позволяет одной или немногим особям дать начало новой популяции. Исследования лабораторных культур партеногенетических линий из Новой Зеландии доказали довольно частую возможность появления небольшого количества самцов в потомстве партеногенетических самок (Neiman et al., 2012) – доля линий, где такое наблюдалось – 50%, доля самцов в потомстве таких линий – 5% с тенденцией к увеличению в последующих поколениях. То есть, возврат к обычному рекомбинантному размножению для клонов этого вида вполне возможен.

В популяциях из нативной части ареала самки созревают через 3 месяца, моллюски размножаются несколько раз в год, давая до семи генераций (Neiman et al., 2012), у самок закладывается одномоментно по 20–120 эмбрионов, а за год она может произвести на свет в среднем 230 молодых моллюсков (Richards et al., 2004). Живорождение также имеет свои оче-

видные «выгоды», поскольку позволяет существенно снизить смертность потомства (более 99% личинок гибнут при прохождении метаморфоза).

В инвазионной части ареала моллюски из природных популяций размножаются преимущественно весной и летом, однако в условиях постоянно благоприятной температуры в природе (Richards et al, 2001; 2004) и в лаборатории (Dahl, Winter, 1993; Орлова, Комендантов, 2013) переходят к круглогодичному размножению. Самки из лабораторной партеногенетической популяции улиток менее, чем за полгода достигали размера в 2.3 мм и начинали последовательно рождать сформировавшихся молодых моллюсков с длиной раковины 0.3–0.8 мм, сразу переходящих к самостоятельной жизни (Орлова, Комендантов, 2013). Иногда молодые моллюски рождались в яйцевой оболочке, то есть имеет место не живорождение, а яйцеживорождение. Скорость отрождения молоди самками разных клональных линий варьирует, составляя в среднем в благоприятных условиях солености, температуры, пищи 1–3 экз. на одну самку в неделю. Молодь растет быстро – в среднем на 0.05–0.15 мм в неделю (максимум – 0.3 мм/нед.). Для пресноводной популяции из оз. Эсром (Дания), которая культивировалась в сходных лабораторных условиях, длина самок, приступивших к размножению была 3.8 мм, длина раковин рожденных моллюсков – 0.25 мм; скорость их роста 0.21 мм/нед (Dahl, Winter, 1993). Самцы в обоих рассмотренных случаях ни в исходных природных популяциях, ни в потомстве культивированных клональных линий не обнаружены. Максимально известная продолжительность жизни новозеландской улитки – 2 года.

Улитки и в природе, и при лабораторном содержании питаются в основном как соскребатели, в состав их пищи входит все, что они соскребают с поверхности камней, бетона, растений, стенок и дна аквариума, собирают с поверхности ила и песка – микроводоросли, детрит, ткани растений (Richards et al., 2001; Alonso, Castro-Diaz, 2008 и мн. др.). Питаются они и остатками животных (Орлова, Комендантов, 2013), кладками местных моллюсков (Riley et al., 2008).

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Благодаря своим биологическим особенностям новозеландская улитка, достигая массового развития, вполне способна оказывать заметное влияние на экосистемы-реципиенты. Мнения о выраженности эффектов противоречивы, одни авторы считают, что они незначительны (Schreiber et al., 2002), другие (Richards et al., 2001) отмечают существенное изменение структуры экосистем-реципиентов под влиянием новозеландской улитки. Отличаются и оценки, даваемые эффектам (позитивные или негативные), что, возможно, следует отнести к особенностям постановки экспериментов (Alonso, Castro-Diez, 2012). По результатам натурных наблюдений, но главным об-

разом по итогам экспериментов, выделяют несколько основных направлений воздействий новозеландской улитки на экосистемы, отдельные местные виды и их группы (Schreiber et al., 2002; Riley et al., 2008; Vinson, Baker, 2008; Alonso, Castro-Diez, 2012; GISD, 2015):

– повышение вторичной продуктивности донных сообществ (в 7–40 раз) за счет высокой плотности популяций, быстрого роста особей потамопиргуса;

– изменения круговорота биогенных веществ (в основном азота), вызванные потреблением улитками значительной части первичной продукции фитобентоса (до 75%) и выделения большого количества жидких метаболитов, содержащих растворенные формы биогенов (65% аммонийного азота от общего количества, выделяющегося на заселенном улиткой участке экосистемы);

– в некоторых водотоках изменение гидрооптических условий и протекания процессов фиксации азота за счет преимущественного потребления зеленых водорослей, что способствует развитию азот-фиксирующих цианопрокариот – симбионтов-диатомовых водорослей;

– взаимодействие с местными соскребателями и собирателями (в том числе брюхоногими моллюсками), в том числе рассматриваются негативные эффекты через потребление кладок, а также конкуренцию за пищевые ресурсы и жизненное пространство, приводящие не только к сокращению численности, но, предположительно, и к вымиранию местных видов;

– депонирование растворенного в воде кальция и формирование дополнительного субстрата для обрастателей и биопленки за счет скоплений мертвых раковин;

– ухудшение трофических условий для рыб, потребляющих моллюсков, потеря ими веса. Новозеландская улитка малосъедобна, например, для местных лососевых рыб, и 50–80% проглоченных моллюсков проходит непереваренными через их пищеварительный тракт.

К позитивным эффектам относят способность новозеландской улитки переваривать целлюлозу и появление дополнительного органического ресурса (фекалий улиток) для питания детритофагов.

Практическое значение новозеландской улитки связано с ухудшением состояния кормовой базы рыб и её способностью быть источником биоповреждений для систем водоснабжения (GISD, 2015).

Контроль. Принимая во внимание успешное расселение улитки, множественность векторов ее инвазии в новые водоемы, предполагаемое негативное воздействие на естественные экосистемы, создание помех в работе промышленных объектов, с 2006 г. предпринимаются усилия по созданию комплексных программ по предупреждению ее дальнейшего рас-

пространения. Важные части программы – мониторинг новозеландской улитки, направленный на её своевременное выявление; работа с населением, занимающимся любительским рыболовством, охотой и другими видами активного отдыха, туризмом; с представителями агропромышленного комплекса (предприятия марикультуры и рыбоводства), промышленности, транспорта, торговли (GISD, 2015). Большое значение придается выполнению карантинных условий ввоза продуктов аквакультуры; соблюдению предписаний обращения с балластными водами и осадками на местном, государственном и международном уровнях.

Считается (GISD, 2015), что принципиально возможно контролировать популяции потамопиргуса в небольших изолированных озерах, прудах, имеющих хозяйственное значение, ирригационных каналах, на рыбоводных предприятиях путем тщательной обработки оборудования и воды. Для уничтожения новозеланской улитки на промышленных объектах и при обработке балластных вод и балластных камер, корпусов судов, рекомендованы традиционные подходы: осушение, повышение температуры, промораживание, механическая очистка, обработка воды хорошо зарекомендовавшими себя на других нежелательных видах средствами химического и физико-химического действия (Richards et al., 2004; Oplinger et al., 2009; Oplinger, Wagner, 2009a; 2009b; 2011).

Существует принципиальная возможность биологического контроля с использованием паразитов, вызывающих паразитарную кастрацию размножающихся особей, в частности сосальщика *Micophallus* sp, сравнительно безопасных для других видов гидробионтов (GISD, 2015).

Авторы: Орлова М.И., Фенёва И.Ю.

Литература

Ежова Е.Е., Кочешкова О.В. Некоторые тенденции изменения макрозообентоса Вислинского залива Балтийского моря в 1997-2011 гг. // Известия КГТУ. 2013. № 28. С. 95–103.

Орлова М.И., Комендантов А.Ю. Вселенец *Potamopyrgus antipodarum* (Gastropoda, Hydrobiidae) – объект для лабораторного содержания? // Зоологический журнал. 2013. Т. 92. № 6. С. 627–631.

Сон М.О. Моллюски-вселенцы в пресных и солоноватых водах Северного Причерноморья: Монография. Одесса: Друк, 2007. 132 с

Alexandrov B., Boltachev A., Kharchenko T., Lyashenko A., Son M., Tsarenko P., Zhukinsky V. Trends of aquatic alien species invasions in Ukraine // Aquatic Invasions. 2007. № 2(3). P. 215–242.

Alonso A., Castro-Diez P. The exotic aquatic mud snail *Potamopyrgus antipodarum* (Hydrobiidae, Mollusca): state of the art of a worldwide invasion // Aquatic Sciences. 2012. № 74(3). P. 375–383.

Bondesen P., Kaiser E.W. *Hydrobia (Potamopyrgus) jenkinsi* (Smith) in Denmark illustrated by its ecology // Oikos. 1949. № 1. P. 252–281.
Bowler P.A. The rapid spread of the freshwater Hydrobiid snail *Potamopyrgus antipodarum* (Gray) in the Middle Snake River, Southern Idaho // Proceedings of the Desert Fishes Council. 1991. № 21. P. 173–182.
Čejka T., Dvorak L. et Kosel V. Present distribution of *Potamopyrgus antipodarum* (Gray, 1843) (Mollusca: Gastropoda) in the Slovak Republic // Malacologica Bohemoslovaca. 2008. № 7. P. 21–25.
Dahl A., Winter B.L. Life-history and growth of the Prosobranch snail *Potamopyrgus jenkinsi* in lake Esrom, Denmark // Ver. Int. Verein. Limnol. 1993. № 25. P. 582–586.
Davidson T.M., Brenneis V.E.F., Rivera Cde., Draheim R., Gillespie G.E. Northern range expansion and coastal occurrences of the New Zealand mud snail (*Potamopyrgus antipodarum* Gray, 1843) in the northeast Pacific // Aquatic Invasions [Special Issue: "Invasive Aquatic Molluscs – ICAIS 2007 Conference Papers and Additional Records", Nijmegen, the Netherlands, September 2007]. 2008. № 3(3). P. 349–353.
Dorgelo J. Density fluctuations in populations 1982-1986 and biological observations of *Potamopyrgusjenkinsi* in two trophically differing lakes // Hydrobiological Bulletin. 1987. № 21. P. 95–110.
Filippenko D.P., Son M.O. The New Zealand mud snail *Potamopyrgusantipodarum* (Gray, 1843) is colonising the artificial lakes of Kaliningrad City, Russia (Baltic Sea Coast)// Aquatic Invasions [Special Issue: "Invasive Aquatic Molluscs – ICAIS 2007 Conference Papers and Additional Records", Nijmegen, the Netherlands, September 2007.]. 2008. № 3(3). P. 345–347.
GISD-Global Invasive Species Database. 2015. Species profile *Potamopyrgusantipodarum*. Available from: http://www.iucngisd.org/gisd/species.php?sc=449 [Accessed 24 August 2018].
Hall Jr R.O., Tank J.L., Dybdahl M.F. Exotic snails dominate nitrogen and carbon cycling in a highly productive strea // Frontiers in Ecology and the Environment. 2003. V.1. P. 407–411.
Hauser L., Carvalho G.R., Hughes R.N. and Carter R.E. Clonal structure of the introduced freshwater snail *Potamopyrgus antipodarum* (Prosobranchia: Hydrobiidae), as revealed by DNA fingerprinting // Proceedings of the Royal Society of London. 1992. № 249. P. 19–25.
Haynes A., Taylor B.J.R., Varley M.E. The Influence of the mobility of Potamopyrgus jenkinsi (Smith, E.) (Prosobranchia, Hydrobiidae) on its spread // Archiv Fur Hydrobiologie. 1985. №103. P. 497–508.
Hubendick B. The effectiveness of passive dispersal in *Hydrobia jenkinisi* // Zoologiska Bidragfren Uppsala. 1950. № 28. P. 493–504.
Morley N.J. The role of the invasive snail Potamopyrgus antipodarum in the transmission of trematode parasites in Europe and its implications for ecotoxicological studies // Aquatic Sciences. 2008. № 70. P. 107–114.
Naser M.D., Son M.O. First record of the New Zealand mud snail *Potamopyrgus antipodarum* (Gray 1843) from Iraq: the start of expansion to Western Asia? // Aquatic Invasions. 2009. № 4(2). P. 369–372.
Neiman M., Larkin K., Thompson A.R., Wilton P. Male offspring production by asexual *Potamopyrgusantipodarum*, a New Zealand snail // Heredity (Edinb.). 2012. № 109(1). P. 57–62.
Oplinger R.W, Wagner E.J. Toxicity of common aquaculture disinfectants to New Zealand mud snails and mud snail toxicants to rainbow trout egg // North American Journal of Aquaculture. 2009a. V. 71. № 3. P. 229–237.

Oplinger R.W., Brown P., Wagner E.J. Effect of sodium chloride, tricaine methanesulfonate, and light on New Zealand mud snail behavior, survival of snails defecated from rainbow trout, and effects of Epsom salt on snail elimination rate // North American Journal of Aquaculture. 2009b. № 71(2). P. 157–164.

Oplinger R.W., Wagner E. Tests of the ability of five disinfectants to kill New Zealand mud snails // Journal of Applied Aquaculture. 2011. № 23(2). P.187–197.

Ponder W.F. *Potamopyrgus antipodarum* – a Molluscan colonizer of Europe and Australia// Journal of Molluscan Stududies. 1988. №. 54. P. 271–285.

Richards D.C., Cazier L.D., Lester G.T. Spatial distribution of three snail species, including the invader *Potamopyrgus antipodarum*, in a freshwater spring// Western North American Naturalist. 2001. № 61. P. 375–380.

Richards D.C., O'Connell P., Shinn D.C. Simple control method to limit the spread of the New Zealand mudsnail *Potamopyrgus antipodarum* // North American Journal of Fish Management. 2004. № 24. P.114–117.

Riley L.A., Dybdahl M.F., Hall R.O. Jr. Invasive species impact: asymmetric interactions between invasive and endemic freshwater snails// Journal of the North American Benthological Society. 2008. № 27(3). P. 509–520.

Schreiber E.S.G., Lake P.S., Quinn G.P. Facilitation of native stream fauna by an invading species? Experimental investigations of the interaction of the snail, *Potamopyrgus antipodarum* (Hydrobiidae) with native benthic fauna // Biological Invasions. 2002. № 4. P. 317–325.

Shimada K., Urabe M. Comparative ecology of the alien freshwater snail *Potamopyrgus antipodarum* and the indigenous snail Semisulcospira spp.// Venus (Tokyo). 2003. №62. P. 39–53.

Städler T., Frye M., Neiman M., Lively C.M. Mitochondrial haplotypes and the New Zealand origin of clonal European *Potamopyrgus*, an invasive aquatic snail // Molecular Ecology. 2005. № 14. P. 2465–2473.

Therriault T.W., Weise A.M., Gillespie G.E., Morris T.J. Risk assessment for New Zealand mud snail (*Potamopyrgus antipodarum*) in Canada // DFO Can.Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2010. 108 p.

Vinson M.R., Baker M.A. Poor growth of rainbow trout fed New Zealand mud snails *Potamopyrgus antipodarum* // North American Journal of Fish Management. 2008. № 28. P. 701–709.

Wallace C. Parthenogenesis, sex and chromosomes in *Potamopyrgus* // Journal of Molluscan Studies. 1992. № 58. P. 93–107.

Winterbourn M.J. A guide to the freshwater mollusca of New Zealand // Tuatara. 1973. № 20. P. 141–158.

Winterbourn M.J. The New Zealand species of *Potamopyrgus* (Gastropoda: Hydrobiidae) // Malacologia. 1970. № 10. P. 283–321.

Zaranko D.T., Farara D.G., Thompson F.G. Another exotic mollusc in the Laurentian Great Lakes: The New Zealand native *Potamopyrgus antipodarum* (Gray 1843) (Gastropoda, Hydrobiidae) // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1997. № 54. P. 809–814.

51. *Rangia cuneata* (G.B. Sowerby I, 1832)

Атлантическая рангия / Atlantic rangia

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia. Тип – Моллюски, Mollusca. Класс – Двустворчатые, Bivalvia. Отряд – Veneroida. Семейство – Мактры, Mactridae. Вид – Атлантическая рангия, *Rangia cuneata.*

Основные синонимы. Клиновидный моллюск (wedge clam, gulf wedge clam), обычная рангия (Common rangia), американская пляжная ракушка (Amerikaanse strandschelp), *Gnathodon cuneata* G.B. Sowerby I, 1832; *Gnathodon cuneata nasutus* Dall, 1884; *Gnathodon nasutus* Dall, 1884; *Rangia cyrenoides* Des Moulins, 1832; *Rangianella cuneata* Conrad, 1868.

Нативный ареал. Мексиканский залив. В естественном ареале встречается с юга Мексиканского залива от лагуны Де Терминос (залив Кампече, штат Кампече, Мексика) и вдоль всего побережья залива на север до штата Флорида (США) (Verween et al., 2006).

Современный ареал. Обитает в устьях рек, заливах и лагунах Мексики и США вдоль Атлантического побережья Северной Америки от Мексиканского залива до реки Гудзон. У берегов Европы моллюски обнаружены в бассейнах Северного (Бельгия, Нидерланды, Германия, Франция и Великобритания) и Балтийского морей (Германия, Польша, Литва, Эстония, Россия – Калининградская область). По зоогеографической принадлежности вид можно отнести к бореально-субтропической группе. Дальнейшее распространение рангии возможно вдоль северо-восточного побережья Евразии на юг: пролив Ла-Манш, Бискайский залив, бассейны Средиземного, Чёрного и Азовского морей.

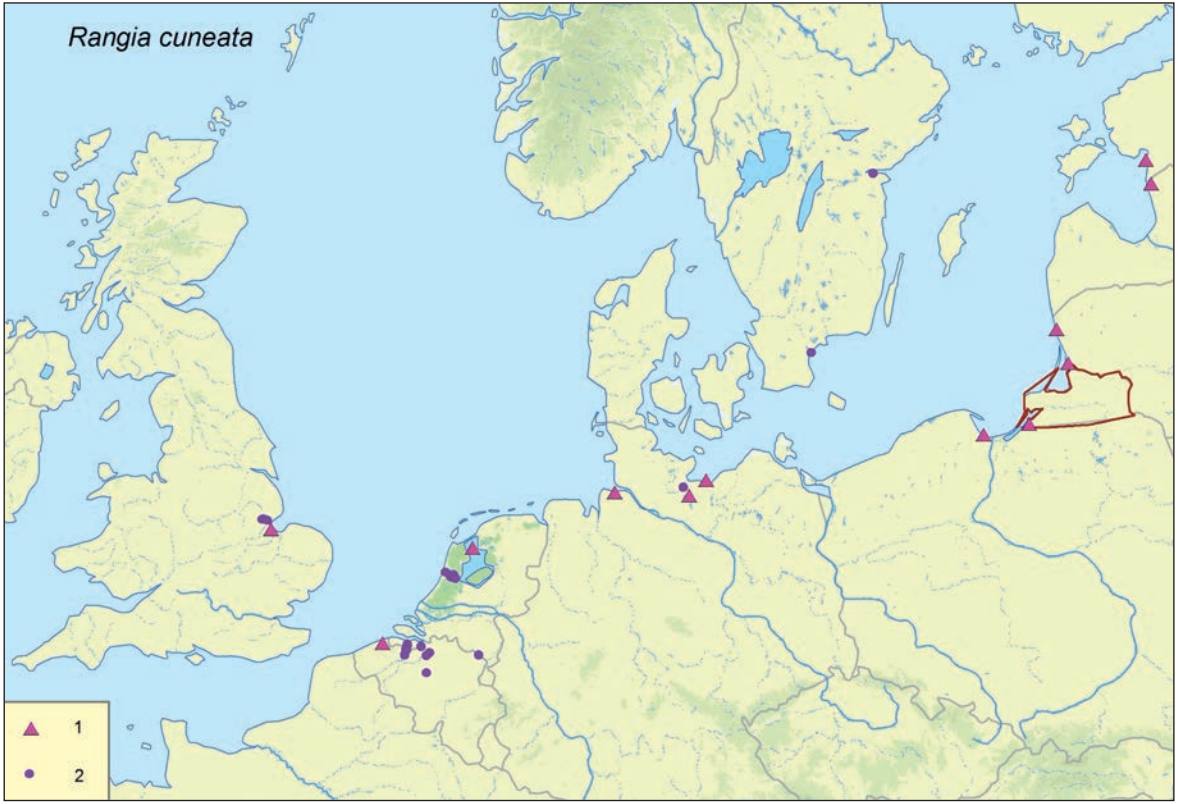


Рис. 51.2. Инвазионная часть ареала *R. cuneata* в Европе. Места находок: 1 – по литературным источникам (см. в тексте), 2 – по GBIF (Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.ijnrey). Зеленый цвет – первичный очаг инвазии в Европу.

Пути и способы инвазии. До 1956 г. двустворчатый моллюск *Rangia cuneata* был известен только из Мексиканского залива. Вид считался вымершим в плейстоцене у Атлантического побережья Северной Америки и северной части Южной Америки. В 1960–1961 гг. атлантическая рангия была впервые найдена на восточном побережье Северной Америки (р. Потомак, Чесапикский залив, США), затем в 1960-х гг. вид быстро распространился в устьях многих рек и прибрежных эстуариях от штата Нью-Джерси до штата Флорида. В 1970-х гг. рангия начала проникать в акватории к северу от штата Нью-Джерси, и в настоящее время самой северной точкой обитания *R. cuneata* в северо-западной части Атлантического океана считается река Гудзон (штат Нью-Йорк, США), где она была впервые обнаружена в 1988 г. Предполагается, что повторное расселение рангии вдоль восточного побережья Северной Америки могло произойти тремя способами: во-первых, моллюски могли быть завезены вместе с американской устрицей *Crassostrea virginica* (Gmelin, 1791) из Мексиканского залива при работах по её расселению. Во-вторых, их личинки могли быть перенесены балластными водами судов; в-третьих, они могли быть случайно транспортированы с дноуглубительной техникой, которая до этого работала в Мексиканском заливе (экскаватор, баржа или дноуглубительное судно).

Впервые у берегов Европы *R. cuneata* была обнаружена в каналах порта г. Антверпен (Бельгия) в августе 2005 г., и ее проникновение связано с балластными водами судов, пришедших с Североамериканского континента (обзор: Verween et al., 2006). Однако предполагается, что рангия проникла сюда раньше, примерно в 2000 г. (Kerckhof et al., 2007). В июне 2008 г. моллюски были зарегистрированы в Нордзе-канале у г. Амстердам (Нидерланды) (Melchers, Moolenbeek, 2008). В сентябре 2010 г. атлантическая рангия была обнаружена в российской части Вислинского залива (Россия). Проникновение моллюска в Вислинский залив может быть связано как с балластными водами, так и с дноуглубительными судами под флагом Нидерландов, начавшими работать в акватории Калининградского морского канала в 2008 г. (Рудинская, Гусев, 2012). Посредством течений планктонные личинки моллюска проникли в польскую часть Вислинского залива в 2011 г. (Warzocha et al., 2016). В 2013 г. вид обнаружен в Литве в солоноватоводной части Куршского залива (Solovjova, 2017). С 2013 г. в прибрежной зоне Балтийского моря на участке от г. Зеленоградск до пос. Морское регулярно отмечается молодь атлантической рангии (длиной менее 5 мм) на глубинах менее 10 м (Гусев, персональное сообщение). В 2014 г. *R. cuneata* впервые зарегистрирована в р. Смяла-Висла, которая расположена юго-западнее Вислинского залива (Janas et al., 2014). В Германии в акватории Северного моря рангия была обнаружена в 2013 г. в Кильском

канале у г. Брунсбюттеле (Bock et al., 2015), в бассейне Балтийского моря – в 2015 г. у г. Любек, в «Великой лагуне» природного заповедника Шелбрух (Wiese et al., 2016). В 2015 г. рангия была найдена в двух искусственных каналах впадающих в р. Уитем недалеко от г. Бостон графства Линкольншир, Великобритания (Willing, 2015). В 2014 г. в Пярнуском заливе (Эстония) сначала были обнаружены створки мертвых особей атлантической рангии и только в октябре 2016 г. пойманы живые моллюски (Möller, Kotta, 2017). В августе 2017 г. *R. cuneata* обнаружены во Франции в Канале-де-Кан-а-ла-Мер (Kerchhof et al., 2017).

Местообитание. Наиболее благоприятные условия для *R. cuneata* – сочетание низкой солености, высокой мутности и мягкого субстрата из песка, ила и растительности. Моллюски обычно живут при солености 0–18‰. Наибольшая численность и число размерных классов моллюсков наблюдаются при низкой солености 0–2‰. *R. cuneata* обладает как внеклеточными, так и внутриклеточными механизмами осморегуляции, что позволяет ей реагировать на внезапные изменения солености в эстуарных экосистемах. Низкая температура воды зимой отрицательно влияет на выживание моллюсков. Особи данного вида малоподвижны, но способны к вертикальному перемещению в толще грунта. Моллюски способны переносить условия дефицита кислорода, но крайне плохо переносят осушение. Взрослые особи предпочитают мягкие субстраты на глубинах менее 6 м. По типу питания моллюски относится к безвыборочным фильтраторам. Они потребляют большое количество детрита и фитопланктона (Рудинская, Гусев, 2012; Гусев, Рудинская, 2013).

Особенности биологии. *R. cuneata* – раздельнополые моллюски, соотношение полов обычно 1:1, но бывает, что самки преобладают. У рангии отмечены также гермафродитные особи. Моллюск достигает длины 6–94 мм и обладает высокой скоростью роста, достигающей 15–20 мм в первый год жизни. Максимальный возраст составляет 6–12 лет. Созревают при длине раковины 14–24 мм на второй год жизни. Размножаются два раза в год в феврале–июне и августе–ноябре. При благоприятных условиях размножение может продолжаться в течение всего теплого периода года. Гаметогенез начинается, когда температура воды достигает 15 °С и выше, а соленость находится в диапазоне от 0‰ до 15‰.

Планктонные стадии более уязвимы к солености и в пресноводных условиях не развиваются. Оптимальные условия для развития – температура 18–29 °С и соленость 6–10‰. Осевшая молодь способна жить при температуре 8–32 °С и солености воды 2–20‰. Выживание осевшей молоди снижается при следующих сочетаниях этих двух факторов: низкой солености и высокой температуре или высокой солености и низкой температуре. Педи-

велигеры предпочитают твердые субстраты, но это не является необходимым условием для оседания и метаморфоза (Рудинская, Гусев, 2012).

Средний диаметр яйца *Rangia cuneata* перед оплодотворением составляет около 56–69 μм. В лабораторных условиях при температуре воды от 23–27 °С и солености 8–10‰, первые сферические реснитчатые бластулы, у которых отмечаются признаки движения, появляются через 8–9 часов после оплодотворения (57–86 μм) (Fairbanks, 1963; Sundberg, Kennedy, 1992). Первые трохофоры формируются через 12 часов (67–86 μм), а первые D-образные велигеры – через 16 часов после оплодотворения и имеют размеры от 73 до 130 μм (Chanley, 1965; Sundberg, Kennedy, 1992). В стадию великонха моллюски переходят при длине – от 115 до 175 μм на 4–5 сутки. Функциональная нога развивается, когда длина великонха составляет 160 μм и более. Педивелигеры имеют размер от 160 до 203 μм и формируются через 6–7 дней после оплодотворения. Метаморфоз педивелигеров начинается на седьмые сутки после оплодотворения. Наименьшие размеры моллюсков без велума (паруса) были 170 μм. Жабры появлялись у моллюсков прошедших метаморфоз при длине 175–180 μм (Chanley, 1965; Sundberg, Kennedy, 1992). Осевшая молодь имеет размеры от 180 до 500 μм (Chanley, 1965; Fairbanks, 1963; Sundberg, Kennedy, 1992 и др.). Полностью сформированные ювенильные особи атлантической ранги с функционирующим сифоном отмечаются через 50 дней после оплодотворения или 42 дня после оседания. Их средняя длина составляет 1.35 мм (Sundberg, Kennedy, 1992). По-видимому, фаза планктонного существования может длиться от одной недели при оптимальных условиях, а при отсутствии таковых до нескольких месяцев.

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Атлантическая рангия оказывает негативное влияние на экосистему, в которую она проникла, так как она быстро занимает доминирующее положение, тем самым приводит к изменениям структурно-функциональных характеристик экосистемы в короткие сроки. В Вислинском заливе в годы максимального развития *R. cuneata* наблюдается снижение количественных характеристик хирономид, полихеты *Hediste diversicolor* (O.F. Möller, 1776) и двустворчатых моллюсков (конкурируют за пищу с *Limecola balthica* (Linnaeus, 1758) и *Mya arenaria* Linnaeus, 1758, возможно и с другими видами), и увеличение – инвазионной полихеты *Marenzelleria neglecta* Sikorski and Bick, 2004 и олигохет, что отрицательно сказывается на кормовой базе рыб-бентофагов. Обнаружено резкое уменьшение численности и биомассы рачкового зоопланктона (Науменко и др., 2014). После появления в Вислинском заливе *R cuneata* доля коловраток в биомассе значительно возросла, а ветвистоусых и веслоногих ракообразных – снизилась, что отрицательно

сказалось на кормовой базе рыб-планктофагов (Науменко и др., 2014; Semenova, Dmitrieva, 2013). Планктонные личинки атлантической рангии, вероятно, вступают в конкурентные отношения за пищевой ресурс с аборигенными видами зоопланктона. Отмечено, что *R. cuneata* избирательно выедает более ценные в энергетическом отношении зеленые и диатомовые водоросли, в результате чего цианобактерии получают конкурентное преимущество для своего развития (Semenova, Dmitrieva, 2013). Моллюски значительно влияют на самоочищение и увеличение прозрачности воды (Gusev et al., 2014). С появлением моллюсков снизилась концентрация хлорофилла «а» в 2 раза (в отдельные годы до 4 раз) и трофический статус водоема изменился с гипертрофного на эвтрофный (Александров и др., 2015). Атлантическая рангия, как и другие активные фильтраторы, способствует перемещению пула углерода из планктонного в бентосное сообщество. Установлено, что раковины моллюсков являются субстратом для прикрепления других инвазионных видов *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) и *Amphibalanus improvisus* (Darwin, 1854), экономический ущерб от которых известен. Этот факт значительно расширяет площадь, занимаемую другими интродуцентами в Вислинском заливе (Warzocha et al., 2016; Гусев, персональное сообщение).

R. cuneata является важным пищевым объектом эстуарных экосистем для рыб, крабов, брюхоногих моллюсков, водоплавающих птиц и гребневиков. Существует угроза при натурализации атлантической рангии в водоемах-реципиентах привнесения новых паразитов с непредсказуемыми последствиями для аборигенных видов (Рудинская, Гусев, 2012; Kornijów et al., 2018).

Атлантическая рангия засоряет водозаборные трубопроводы и тем самым наносит экономический ущерб. Впервые закупорка трубопроводов пожарных гидрантов атлантической рангией была зарегистрирована на нефтеперерабатывающем заводе в г. Делавэр (Counts, 1980). С февраля 2006 г. *R. cuneata* часто стали встречать в трубопроводах систем охлаждения промышленных предприятий г. Антверпен. Наличие слоя мягкого грунта – это обязательное условие для начала засорения водозаборных трубопроводов промышленных систем водяного охлаждения. Атлантическая рангия оседает на слой мягкого субстрата, который имеется в трубах. В процессе жизнедеятельности и роста моллюсков происходит увеличение площади мягкого субстрата, что создает условия для повышения плотности поселения рангии. Это приводит к уменьшению сечения трубопроводов и увеличению гидродинамического давления, что может привести к неисправности систем охлаждения и пожаротушения предприятий (Verween et al., 2006).

Контроль. Необходимо организовать мониторинг распространения *R. cuneata* в бореальной зоне Атлантического океана. В качестве мер сдерживания распространения атлантической рангии в другие бассейны необходимо вести контроль и обезвреживание балластных вод в портах, а также сбрасывать балластные воды в открытой части океана. Для борьбы с личинками возможно применение ультразвука. Основное условие для ограничения попадания моллюсков в трубопроводы систем забора воды – это отсутствие в них слоя мягкого грунта, что может быть достигнуто изменением тока воды в обратном направлении под высоким давлением. Для удаления взрослых особей и мертвых раковин из трубопроводов целесообразно применять механические способы борьбы. Добытые таким образом раковины *R. cuneata* можно использовать для производства дорожно-строительных материалов, химикатов, сельскохозяйственной извести, а также в качестве источника карбоната кальция и добавок в корм для птицы и скота (Рудинская, Гусев, 2012). Согласно данным Инженерного корпуса армии США (USACE, 1987) в 1980-х гг. ежегодный доход от добычи раковин атлантической рангии в озерах Пончартрейн и Морепас составил около 34 млн. долларов США. Применение моллюскоцидов не целесообразно, так как они уничтожат не только атлантическую рангию, но и местные виды двустворчатых моллюсков. Для борьбы с этим видом можно применять дренирование на небольших каналах или путем временного осушения трубопроводов.

Авторы: Гусев А.А., Фенёва И.Ю.

Литература

Александров С.В., Горбунова Ю.А., Рудинская Л.В. Влияние природных и антропогенных факторов на деэвтрофирование в эстуариях различного типа (на примере Вислинского залива и дельты Волги) // 5-я Международная конференция памяти Г.Г. Винберга, (12–17 октября 2015 г., Санкт-Петербург, Россия). СПб. С. 11.

Гусев А.А., Рудинская Л.В. Факторы, сдерживающие активную интродукцию и формирование устойчивой популяции североамериканского двустворчатого моллюска *Rangia cuneata* в Вислинском заливе // Четвертая научно-практическая конференция молодых ученых с международным участием «Современные проблемы и перспективы рыбохозяйственного комплекса» (11–14 ноября 2013 г., Москва, Россия). М.: Изд-во ВНИРО, 2013. С. 14–17.

Науменко Е.Н., Рудинская Л.В., Гусев А.А. Влияние видов-вселенцев на структуру зоопланктона и зообентоса в Вислинском заливе Балтийского моря // Региональная экология. 2014. №. 1–2(35). С. 21–28.

Рудинская Л.В., Гусев А.А. Вселение североамериканского двустворчатого моллюска *Rangia cuneata* (G.B. Sowerby I, 1831) (Bivalvia: Mactridae) в Вислинский залив Балтийского моря // Российский журнал биологических инвазий. 2012. Т. 5. №. 2. С. 115–128.

Bock G., Lieberum C., Schütt R, Wiese V. Erstfund der Brackwassermuschel *Rangia cuneata* in Deutschland (Bivalvia: Mactridae) // Schriften zur Malakozoologie. 2015. Bd. 28. S. 13–16.
Chanley P. Larval developnet of the brackish water mactrid clam, *Rangia cuneata* // Chesapeake Science. 1965. V. 6. № 4. P. 209–213.
Counts C.L. III *Rangia cuneata* in an industrial water system (Bivalvia:Mactridae) // Nautilus. 1980. Vol. 94. P. 1–2.
Fairbanks L.D. Biodemographic studies of the clam *Rangia cuneata* Gray // Tulane Studies in Zoology. 1963. V. 10. № 1. P. 3–47.
Gusev A.A., Rudinskaya L.V., Aleksandrov S.V. Energy budget model of the wedge clam *Rangia cuneata* in the Vistula Lagoon of the SE Baltic Sea // 54th Estuarine and Coastal Sciences Association international symposium "Coastal systems under change: tuning assessment tools" (12-16 May 2014, Sesimbra, Portugal). Sesimbra: 2014. P. 103–104.
Janas U., Kendzierska H., Dąbrowska A.H., Dziubińska A. Non-indigenous bivalve – the Atlantc rangia *Rangia cuneata* – in the Wisła Śmiała River (coastal waters of the Gulf of Gdańsk, the southern Baltic Sea) // Oceanological and Hydrobiological Studies. 2014. V. 43. № 4. P. 427–430.
Kerckhof F., Devleeschouwer M., Hamers N. De Amerikaanse brakwaterstrandscheip *Rangia cuneata* (G.B. Sowerby, 1832) aangetroffen in Frankrijk // De Strandvlo. 2017. V. 37. №. 4. P. 141–144.
Kerckhof F., Haelters J., Gollasch S. Alien species in the marine and brackish ecosystem: the situation in Belgian waters // Aquatic Invasions. 2007. V. 2. № 3. P. 243–257.
Kornijów R., Pawlikowski K., Drgas A., Rolbiecki L., Rychter A. Mortality of post-settlement clams *Rangia cuneata* (Mactridae, Bivalvia) at an early stage of invasion in the Vistula Lagoon (South Baltic) due to biotic and abiotic factors // Hydrobiologia. 2018. V. 811. P. 207–219.
Melchers M., Moolenbeek R.G. *Rangia cuneata* (Sowerby, 1831), de Amerikaanse Brakwater Strandschelp in het IJ bij Amsterdam // De Kreukel. 2008. V. 44. P. 107.
Möller T., Kotta J. *Rangia cuneata* (G. B. Sowerby I, 1831) continues its invasion in the Baltic Sea: the first record in Pärnu Bay, Estonia // BioInvasions Records. 2017. V. 6. № 2. P. 167–172.
Semenova A.S., Dmitrieva O.A. Impact of invasive species *Rangia cuneata* (Sowerby I, 1832) on the plankton community of the Vistula Lagoon (Baltic Sea) // 4th Invasion of alien species in Holarctic, (22-28 September 2013, Borok, Russian Federation). Yaroslavl: IBIW. 2013. P. 159.
Solovjova S. *Rangia cuneata* (G.B. Sowerby I, 1831) (Bivalvia: Mactridae) radimvietės Baltijos jūroje Lietuvos priekrantėje ir Kuršių mariose // 10-oji nacionalinė jūros mokslų ir technologijų Konferencija "Jūros ir krantų tyrimai 2017", 2017 balandžio 26–28 d. Palangos. Palanga: 2017. P. 200–203.
Sundberg K., Kennedy V.S. Growth and development in larval and post-metamorphic *Rangia cuneata* (Sowerby, 1831) // Journal of Shellfish Research. 1992. V. 11. № 1. P. 9–12.
U.S. Army Corps of Engineers (USACE). Clam shell dredging in Lakes Pontchartrain and Maurepas, Louisiana // Draft Environmental Impact Statement and Appendices: United States Army Corps of Engineers, New Orleans District. New Orleans, Louisiana. 1987. 251 p.
Verween A., Kerckhof F., Vincx M., Degraer S. First European record of the invasive brackish water clam *Rangia cuneata* (G.B. Sowerby I, 1831) (Mollusca: Bivalvia) // Aquatic Invasions. 2006. V. 1. № 4. P. 198–203.

Warzocha J., Szymanek L., Witalis B., Wodzinowski T. The first report on the establishment and spead of the alien clam *Rangia cuneata* (Mactridae) in the Polish part of the Vistula Lagoon (southern Baltic) // Oceanologia. 2016. V. 56. № 1. P. 54–58.

Wiese L., Niehus O., Faass B., Wiese V. Ein weiteres Vorkommen von *Rangia cuneata* in Deutschland (Bivalvia: Mactridae) // Schriften zur Malakozoologie. 2016. Bd. 29: S. 53–60.

Willing M.J. Two invasive bivalves, *Rangia cuneata* (B. Sowerby I, 1831) and *Mytilopsis leucophaeata* (Conrad, 1831), living in freshwater in Lincolnshire, Eastern England // Journal of Conchology. 2015. V. 42. № 2. P. 189–192.

52. *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846)

Венозная рапана / Veined rapa whelk

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia; Тип – Моллюски, Mollusca; Класс – Брюхоногие, Gastropoda; Отряд – Ценогастроподы, Caenogastropoda; Семейство – Мурициды, Muricidae; Вид – *Rapana venosa.*

Основные синонимы. Венозная рапана, veined rapa, rapa whelk, veined whelk, veined rapa whelk, *Purpura venosa* Valenciennes, 1846, *Rapana marginata* Valenciennes, 1846, *Rapana pechiliensis* Grabau & King, 1928, *Rapana thomasiana* Crosse, 1861, *Rapana pontica* Nordsieck, 1968.

Нативный ареал. Изначально этот вид обитал в заливе Петра Великого (Дальний Восток) и у берегов Японии. Нативным ареалом венозной рапаны считается западная часть Тихого океана, Охотское море, Японское море, Желтое море, Восточно-Китайское море и Бохайский залив.

Современный ареал. Инвазионная часть ареала включает: Чёрное и Азовское моря, всё Средиземное и Северное моря, Северо-Атлантическое побережье Франции, юго-восточное побережье Южной Америки, Уругвай и устье реки Рио-де-Ла-Плата, Аргентину (ICES, 2004). Мертвые раковины также были найдены в Новой Зеландии. Рапана заселила Чесапикский залив на восточном побережье США. Встречается в юго-восточной части Аляски и британской Колумбии. В Европе рапана встречается на территории следующих стран: Болгария, Бельгия, Албания, Франция, Греция, Ита-

Рис. 52.2. Распространение *Rapana venosa* в Евразии. 1 – нативная часть ареала; 2 – места обнаружения по GBIF (https://doi.org/10.15468/dl.uapheq); 3 – инвазионная часть ареала.

лия, Нидерланды, Румыния, Словения, Испания, Великобритания, Украина и Россия. В европейской части России весь период обитания рапаны в Чёрном море можно разделить на несколько этапов: 1) вселение и адаптация (до конца 1950-х гг.); 2) экспансия и становление популяции (1960–1970 гг.); стабилизация биологии и рост популяции (с 1980 по 1987 гг.) и перестройка структуры популяции (после 1987 г. по настоящее время) (Переладов, 2013).

Пути и способы инвазии. Есть предположение, что впервые в Чёрное море венозная рапана попала на днищах советских торпедных катеров, переброшенных в середине XX века из Японского моря. В дальнейшем ее личинки могли переноситься вместе с балластными водами судов. Рапана может распространяться фермерами вместе с продуктами марикультур. Попав в Чёрное море (сведения о первой находке – Драпкин, 1953), рапана к концу 1950-х гг. массово размножилась на устричной банке в Казачьей бухте (мыс Херсонес) в Севастополе (п-ов Крым), а к началу 60-х годов достигла Кавказского побережья, где начала уничтожать устриц на широко известной Гудаутской банке (в настоящее время г. Гудаута, Республика Абхазия) (Чухчин, 1961). В течение десятилетия рапана перебралась из Крымского и Кавказского региона в Азовское море. С 1959 по 1972 год её ареал расширился до северо-западного побережья Чёрного моря, к берегам Румынии (Grossu, 1964), Болгарии (Kaneva-Abadjieva, 1958) и Турции (Fischer-Piette, 1960). Рапана образовала самовоспроизводящиеся популяции в Адриатическом (Ghisotti, 1974) и Эгейском морях (Koutsoubas, Voultsiadou-Koukoura, 1991), а также обнаружена в Тирренском море, на Северном Атлантическом побережье Франции (Goulletquer et al., 2002), Северном море (Kerckhof et al., 2006) и юго-восточном побережье Южной Америки, в Уругвае и устье реки Рио-де-Ла-Плата (Giberto et al., 2004), а также в Аргентине (Pastorino et al., 2000). В дальнейшем из-за интенсивных морских перевозок территория обитания рапаны сильно расширилась и сейчас включает всё Средиземное и Северное море, а также Чесапикский залив на восточном побережье США, где первая находка датируется 1998 г. (Harding, Mann, 1999). Встречается в юго-восточной части Аляски (США) и Британской Колумбии (Канада).

Местообитание. Это морской вид. Встречается в прибрежной зоне морей, заливов, лагун и эстуариев рек. Венозная рапана предпочитает песчаное дно, где может закапываться в песок почти полностью, но встречается и на каменистых поверхностях. Этот вид мигрирует зимой в более теплые, глубокие воды. Рапана может переносить экстремальные условия – загрязнение воды, низкую соленость, дефицит кислорода.

Особенности биологии. *Rapana venosa* достигает половозрелости в возрасте 2 (черноморские рапаны) – 5 лет (дальневосточные рапаны)

(Chung et al., 2002). Рапаны – раздельнополые животные. Между самцами и самками не наблюдается явных внешних различий. Для спаривания рапаны собираются в группы по несколько десятков особей обоих полов. Нерест моллюсков начинается при температуре воды 18 °С и продолжается до тех пор, пока она не достигнет 27–28 °С, т.е. 11–15 недель (Harding, Mann, 2016). В Черном море нерестящиеся рапаны обнаруживаются с июня по октябрь. Оплодотворение внутреннее. После оплодотворения самки откладывают яйца в вытянутые капсулы с твердой оболочкой желтоватого цвета, которые в виде щетки прикрепляют к различным предметам, камням под водой, а также к раковинам моллюсков (Saglam, Duzgunes, 2007). В кладке содержится 100–500 капсул, в каждой капсуле от 200 до 1000 яиц. Длина одной капсулы варьирует от 15 до 42 мм. Развитие зародышей рапаны внутри капсулы продолжается около 20 дней, после чего из яиц выходят личинки-велигеры, которые свободно плавают в воде и питаются планктоном. Планктонная стадия продолжается еще 14–17 дней. Характерным признаком велигеров является велум – образование, напоминающее покрытые ресничками лопасти. Они служат для передвижения и питания. Велигер обладает зародышевой раковиной и ногой. Личинка претерпевает метаморфоз, заканчивающийся потерей велума, после чего молодой моллюск оседает и начинает вести донный образ жизни. После оседания моллюск, при достаточном обеспечении пищей, растет со скоростью более 1 мм в неделю и за 5 месяцев достигает длины 40–50 мм, а за год 60 мм. При недостатке пищевых ресурсов рапаны могут выдерживать длительный голод, в эксперименте – почти год (Переладов, 2013).

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Венозная рапана – вид хищных брюхоногих моллюсков. По причине отсутствия в Чёрном море естественных врагов, например, морской звезды, и подходящей низкой солености воды популяция моллюска сильно разрослась и нанесла большой ущерб его фауне (Katsanevakis et al., 2014). Рапана массово поедает промысловых моллюсков – мидию и устрицу. В частности, рапана нанесла последний удар по устричным банкам, некогда составлявшим славу Чёрному морю и существенно уменьшившимся из-за эпидемии раковинной болезни. Уже к середине 90-х годов учёные-биологи, ведущие ежегодный мониторинг бассейна Чёрного моря, вынуждены были признать, что популяция черноморской устрицы практически полностью уничтожена в результате совместного действия этих двух факторов.

В настоящее время мясо венозной рапаны активно используют в пищу, и его промышленно добывают (Aydin et al., 2016). Кроме того, раковины используют в сувенирной индустрии.

Контроль. Необходимо избегать непреднамеренного переноса и выпуска живых организмов. Предполагается, что этот вид очень часто вселяется с устричным спатом, и поэтому устрицы следует тщательно очищать и проверять перед выпуском в море. Интенсивный промысел этого вида существует в Чёрном море, что может способствовать контролю над численностью в этом регионе. Усилия по контролю или искоренению должны быть связаны с наиболее восприимчивыми жизненными стадиями. К сожалению, все возможные стратегии показывают слабые стороны. Коконы с яйцами, хотя и видимые, но часто распространены на больших площадях морского дна, что затрудняет их сбор вручную. Свободно плавающие личинки-велигеры слишком рассеяны, чтобы их отлов мог привести к контролю численности. Взрослые особи могут быть собраны с помощью ловушек, но чтобы свести к минимуму риск распространения вида необходимо вылавливать огромное количество рапан. Кроме того, эти усилия могут привести к неприемлемому по масштабам ущербу местным видам беспозвоночных животных. Одним из способов борьбы с венозной рапаной может быть проведение разъяснительной работы с местным населением. Так, в г. Одессе защитники природы через средства массовой информации призывали жителей вылавливать в заливе и уничтожать как можно больше этих моллюсков, а в штате Вирджиния (США) все местные рыбаки и фермеры получали небольшое вознаграждение за каждую пойманную ракушку. Биологические и химические методы борьбы мало изучены.

Авторы: Фенёва И.Ю., Косьян А.Р.

Литература

Драпкин Е.И. Новый моллюск в Чёрном море // Природа. 1953. № 9. С. 92–95.

Переладов М.В. Современное состояние популяции и особенности биологии рапаны (*Rapana venosa*) в северо-восточной части Чёрного моря // Труды ВНИРО. 2013. Т. 150. С.8–20.

Чухчин В.Д. Рапана (*Rapana bezoar* L.) на Гудаутской устричной банке // Труды Севастопольской Биологической Станции. 1961. № 14. С. 178–187.

Aydin M., Duzgunes E., Karadurmus U. Rapa Whelk (*Rapana venosa* Valenciennes, 1846) fishery along the Turkish coast of the Black Sea // Journal of Aquaculture Engineering and Fisheries Research. 2016. V. 2. № 2. P. 85–96.

Chung E.Y., Kim S.Y., Park K.H., Parl G.M. Sexual maturation, spawning and deposition of the egg capsules of the female purple shell, *Rapana venosa* (Gastopoda: Muricidae) // Malacologia. 2002. V. 9. P. 1–15.

Fischer-Piette E. *Rapana bezoar* I in the Black Sea coast of Turkey // Rapana bezoar I. sur la cote Turquie de la mer Noire / Hydrobiologie. Serie B5. 1960. № 1–2. P. 51.

Ghisotti F. *Rapana venosa* (Valenciennes), nuova ospite adriatica?) // Conchilie. 1974. V. 10. № 5–6. P. 125–126.

Giberto D.A., Bremec C.S., Acha E.M., Mianzan H.W. Large-scale spatial patterns of benthic assemblages in the SW Atlantic: the Rio de la Plata estuary and adjacent shelf waters // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2004. V. 61. P. 1–13.

Goulletquer P., Bachelet G., Sauriau Noel P.G.P. Open Atlantic coasts of Europe – a century of introduced species into French waters // Invasive Aquatic Species in Europe. Distribution, Impacts and Management / Ed. Leppakoski E.: Dordrecht, Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2002. P. 276–290.

Grossu A. Die Gastropodenfauna aus der nordlichen Kleinen Walachei (Sudkarpaten) und ihre biogeographischen Eigenschaften // Zoologische Abhandlungen – Abhandlungen und Berichte aus dem Staatlichen Museum fur Tierkunde in Dresden. 1964. V. 26. P. 14.

Harding J.M., Mann R. Observations on the biology of the veined rapa whelk, *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in the Chesapeake Bay // Journal of Shellfish Research. 1999. V. 18 № 1. P. 9–17.

Harding J.M., Mann R. Habitat. Disturbance Combined with Life History Traits Facilitate Establishment of *Rapana venosa* in the Chesapeake Bay // Journal of shellfish research. 2016. V. 35. № 4. P. 885–910.

ICES. Alien Species Alert: *Rapana venosa* (veined whelk) // ICES Cooperative Research Report No. 264 / Eds. R. Mann, A. Occhipinti, J.M. Harding. 2004. 14 p.

Kaneva-Abadjieva V. A new harmful snail along the Bulgarian Black Sea coast // Priroda. 1958. V. 7. № 3. P. 89–91.

Katsanevakis S., Wallentinus I., Zenetos A., Leppakoski E., Cinar M.E., Ozturk B., Grabowski M., Golani D., Cardoso A.C. Impacts of invasive alien marine species on ecosystem services and biodiversity: a pan-European review // Aquatic Invasions. 2014. V. 9. № 4. P. 391–423.

Kerckhof F., Vink R.J., Nieweg D.C., Post J.J.N. The veined whelk *Rapana venosa* has reached the North Sea // Aquatic Invasions. 2006. V. 1. № 1. P. 35–37.

Koutsoubas D., Voultsiadou-Koukoura E. The occurrence of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda: Thaididae) in the Aegean Sea // Bolletino Malacologico. 1991. V. 26. P. 201–204.

Pastorino G., Penchaszadeh P.E., Schejter L., Bremec C. *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Mollusca: Muricidae): a new gastropod in south Atlantic waters // Journal of Shellfish Research. 2000. V. 19. P. 897–899.

Saglam H, Duzgunes E. Deposition of egg capsule and larval development of *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae) from the south-eastern Black Sea // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 2007. V. 87. P. 953–957.

53. *Teredo navalis* Linnaeus, 1758

Шашень / Naval shipworm

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia; Тип – Моллюски, Mollusca; Класс – Двустворчатые, Bivalvia; Отряд – Миоида, Myoida; Семейство – Теребинида, Teredinidae; Вид – Шашень, *Teredo navalis*.

Основные синонимы. Шашень, шашель, деревеник, древоед, тередо, корабельный червь, древоточец, the naval shipworm, common shipworm, *Pholas teredo* O. F. Muller, 1776; *Teredo austini* Iredale, 1932; *Teredo batavus* Spengler, 1792; *Teredo beachi* Bartsch, 1921; *Teredo beaufortana* Bartsch, 1922; *Teredo japonica* Clessin, 1893; *Teredo marina* Jeffreys, 1860; *Teredo morsei* Bartsch, 1922; *Teredo navalis borealis* Roch, 1931; *Teredo navalis* var. *occlusa* Jeffreys, 1865; *Teredo novangliae* Bartsch, 1922; *Teredo pocilliformis* Roch, 1931; *Teredo sellii* van der Hoeven, 1850; *Teredo sinensis* Roch, 1929; *Teredo vulgaris* Lamarck, 1801.

Нативный ареал. Нативный ареал не известен.

Современный ареал. Тередо считается космополитом, происходит из северо-восточной части Атлантического океана. Завезён в Балтийское море, Средиземное море и восточную часть Тихого океана. В России распространен в Чёрном море и дальневосточных морях. В Балтийском и Баренцевом морях тередо встречаются редко (Hopkins, 2001; Thompson et al., 2005).

Пути и способы инвазии. Шашень распространяется на стадии свободноживущей личинки, вместе с плавающими кусками древесины и на корпусах судов.

Первый подтвержденный случай находки моллюска в северных европейских водах в кусках дерева произошел при исследовании сломавшейся

Рис.к 53.2. Распространение *Teredo navalis* в Евразии. Места находок по: 1 – GBIF.org (22 June 2018) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.0pzxli; 2 – литературным данным (см. текст).

голландской плотины в 1731 году (Kramp, 1945). В 1930-х и 1950-х годах несколько лет подряд находили моллюска в Балтийском море в Германии, Дании и Швеции. В 1993 г. вспышка численности моллюска произошла у берегов Мекленбург-Передняя Померания (Sordyl et al., 1998). Моллюска нашли у берегов Ла-Манша и Северного моря. Восточная граница поселения корабельных червей – остров Рюген (Германия) в Балтийском море.

Местообитание. Этот морской моллюск обитает в прибрежной зоне морей и океанов в зонах умеренного и тропического климата во всем мире. Тередо живут в дереве, просверливая ходы, увеличивающиеся в диаметре по мере роста моллюска; никогда не покидают своего жилища. Шашень обитает на подводных деревянных конструкциях, проделывает в них ходы, которые нарушают структуру дерева. Питается в основном древесиной, а также некоторыми водорослями. Симбиотические азотфиксирующие бактерии производят ферменты, помогающие моллюску в процессе переваривания древесной целлюлозы. Данный вид переносит соленость в пределах от 5 до 35‰ и температуру в пределах от 1 до 30 °С. Он также может жить без воздуха в течение приблизительно 6 недель, используя свои сохраненные запасы гликогена (Lane, 1959).

Особенности биологии. *Teredo navalis* – асинхронный гермафродит, может несколько раз менять пол. За год может произвести от 1 до 5 млн. яиц. Продолжительность жизни составляет 1–3 года. Различные части половой железы производят сначала мужские, а затем женские половые продукты. Когда моллюски достигают в длину нескольких сантиметров, они выделяют сперму в воду. В теплое время они меняют пол на женский через 8–10 недель, а в холодное время этот процесс может занять до 6 месяцев. Сперма попадает в туннель путем ее засасывания с помощью дыхательного сифона. Оплодотворенные яйца развиваются в жаберной полости. Вслед за фазой развития оплодотворенных яиц, та же железа начинает продуцировать партеногенетические яйца. В жаберной полости может развиваться более миллиона личинок. Разновременность сроков развития половых продуктов обеспечивает возможность перекрестного оплодотворения. Через 20–30 часов после оплодотворения формируется личинка трохофора, у которой через полтора – два дня развивается велум. Через 2–3 недели развития в материнской жаберной полости личинки на стадии велигера переходят к пелагической жизни в планктоне. Характерным признаком велигеров является велум – образования, напоминающие покрытые ресничками лопасти. Они служат для передвижения и питания. Велигер имеет точно такой же вид, как у всех других моллюсков. Через 2–3 недели личинка, отыскав кусок дерева оседает, прикрепляется к нему с помощью биссуса. В этот момент корабельный червь еще похож на обыч-

ного двустворчатого моллюска: раковина нормально развита и закрывает все тело, вперед высовывается длинная нога, а сзади из раковины слегка торчат короткие сифоны. Нога способна выделять биссус, с помощью которого велигер и закрепляется на дереве. Еще недели через две заканчивается метаморфоз. Тогда молодой моллюск более эффективно начинает прорывать в древесине туннели, в которых проводит всю свою жизнь. Дальнейшее развитие превращает тередо в «червя», не похожего на обычного моллюска (Coe, 1941; Grave, 1942; Kristensen, 1979).

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Вред, причиняемый моллюском, был широко известен еще в античном мире. Египтяне защищали корабли при помощи краски, китайцы строили корабли с двойной оболочкой, между которыми помещали козьи шкуры. Римляне пытались покрывать подводную часть галер металлом, позднее они открыли ядовитые соединения цинка и меди. Моллюск является очень разрушительным вредителем затопленной древесины. В Балтийском море сосны разрушались вследствие образования множества туннелей в течение 16 недель пребывания в воде, а дубы в течение 32 недель, Древесные породы на борту судов подвергаются также их нападению, затонувшие корабли уничтожаются. В 1730 г. в Нидерландах, моллюски серьезно повредили деревянные облицовки плотин. Поэтому для предотвращения эрозии дамб и возможных наводнений пришлось заменять деревянные облицовки каменными. При появлении моллюсков в заливе Сан-Франциско в 1920 году произошли большие разрушения пирсов и пристаней. В XVIII веке британский Королевский флот начал покрывать днища своих кораблей медью в попытке предотвратить ущерб, причиняемый этими моллюсками. Ни один из методов обработки древесины против моллюска не был полностью успешным. Опыты голландцев в XIX веке показали неэффективность льняного масла, металлической краски, порошкообразного стекла, карбонизации (то есть, сжигания внешних слоев древесины), а также любой из обычных биоцидов, таких как хромированный арсенат меди. В 1878 году было обнаружено, что креозот является эффективным сдерживающим фактором, хотя его применение давало хороший результат только на сосне, которая полностью пропитывалась креозотом. Единственным способом защиты судов от моллюска было замена древесины другими материалами (Katsanevakis et al., 2014).

Контроль. Для борьбы с видом в основном принимаются механические методы. Например, канадские лесозаготовительные компании используют взрывчатку рядом с плавучей древесиной, чтобы убить корабельных червей ударными волнами. В качестве альтернативы деревянные сваи могут быть покрыты полиэтиленом или поливинилом или заменены метал-

лическими, бетонными или твердыми пластиковыми конструкциями. Кроме того, рекомендуется химическая обработка корпусов судна. Европейские средневековые моряки использовали смолу, которую нужно было обновлять ежегодно. Сегодня химическая пропитка, вероятно, является наиболее эффективным средством сдерживания корабельного червя. Однако могут возникнуть нежелательные токсические побочные эффекты. Биологические методы борьбы, к сожалению, до сих пор не разработаны.

Авторы: Фенёва И.Ю., Дгебуадзе П.Ю.

Литература

Coe W.R. Sexual phases in wood-boring mollusks // Biological Bulletin. 1941. V. 81. P. 168–176.

Grave B.H. The sexual cycle of the shipworm, *Teredo navalis* // Biological Bulletin. 1942. V. 82. P. 438–445.

Hopkins C.C.E. Actual and potential effects of introduced marine organisms in Norwegian waters, including Svalbard // Research Report DN 2001-1. Directorate of Nature Management. 2001. 54 p.

Katsanevakis S., Wallentinus I., Zenetos A., Leppäkoski E., Çinar M.E., Oztürk B., Grabowski M., Golani D., Cardoso A.K. Impacts of invasive alien marine species on ecosystem services and biodiversity: a pan-European review // Aquatic Invasions. 2014. V. 9. № 4. P. 1–57.

Kramp P.L. Pćleorm og pćlekrebs // Dyr: Natur og Museum. 1945. V. 1944–1945. P. 22–55.

Kristensen E.S. Observations on growth and life cycle of the shipworm *Teredo navalis* L. (Bivalvia, Mollusca) in Isefjord, Denmark // Ophelia. 1979. V. 18. № 2. P. 235–242.

Lane C.E. Some aspects of the general biology of *Teredo* // In: Marine boring and fouling organisms / Ed Ray D.L. Seatle: University of Washington Press, 1959. P. 137–144.

Sordyl H., Bonsch R. Gercken J., Gosselck F., Kreuzberg M., Schulze H. Vorbreitung und Reproduction des Schiffsbohrwums *Teredo navalis* L. an der Kuste Mecklenburg-Vorpommerns // Deutsche Gewasserkundliche Mitteilungen. 1998. V. 42. № 4. P. 142–149.

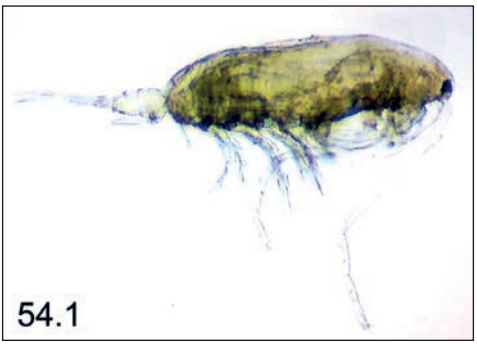
Thompson J., Parchaso F, Alpine A., Cloern F., Cole B., Mace O., Edmunds J., Baylosis J., Luoma S., Nichols F. The History and Effects of Exotic Species in San Francisco Bay // San Francisco Bay Project, USGS Water Resources Division. 2005. https://sfbay.wr.usgs.gov/benthic_eco/exotic_species/what.html. Проверено 29.10.2018.

РАКООБРАЗНЫЕ

54. *Acartia tonsa* Dana, 1849

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia. Тип – Членистоногие, Arthropoda. Класс – Hexanauplia. Отряд – Каланоида, Calanoida. Семейство – Acartiidae. Вид – *Acartia (Acanthacartia) tonsa*.

Основные синонимы. *Acartia* (Acanthacartia) *tonsa*; *Acartia giesbrechti* Dahl, 1894; +-*Acartia bermudensis* Esterly, 1911; *Acartia floridana* Davis, 1948; *Acartia gracilis* Herrick, 1887; *Acartia tonsa cryophylla* Bjornberg, 1963. Названий на русском и английском языках не имеет.


54.1

Нативный ареал. *A. tonsa* – первоначально известна из Западно-Атлантического и Индо-Тихоокеанского побережий. Признана видом-космополитом, распространенным в прибрежных и эстуарных акваториях субтропического и умеренного климата. Районом происхождения называют атлантические прибрежные воды и эстуарии Северной Америки (Cervetto et al., 1995).

Современный ареал. Кроме атлантических прибрежных вод Северной Америки *A. tonsa* зарегистрирована в бухтах, эстуариях, заливах и прибрежных водах Атлантического океана у берегов Европы: в Великобритании, Дании, Германии, Нидерландах и Франции. Найдена в бухтах и заливах Балтийского моря.

Обнаружена в составе зоопланктона Среднего, Южного и Северного Каспия, в Средиземном, Мраморном, Чёрном и Азовском морях (подробнее ниже).

Пути и способы инвазии. Впервые в водах Европы *A. tonsa* была зарегистрирована в 1927 г. у берегов Франции. Однако при ревизии старых проб ее обнаружили в материалах из залива Зюдерзее на северо-западе Нидерландов, где ранее ошибочно учитывали ее как *A. bifilosa*. В результате появление *A. tonsa* у берегов западной Европы датируется между 1912 и 1916 гг. (Brylinski, 1981). В дальнейшем *A. tonsa* регистрировали в бухтах, эстуариях, заливах и прибрежных водах в Германии, Нидерландах, Франции, Дании и Великобритании. В Балтике, где ее впервые находили в

Рис. 54.2. Инвазионная часть ареала *Acartia tonsa* в Евразии. Места находок: 1 – по GBIF (Acartia tonsa GBIF.org (12 July 2018) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.g920iz); 2 – по литературным и собственным данным (см. текст).

бухтах и заливах с 1925 г. по 1934 гг., расселение этого вида происходило также очень быстро (Николаев, 1951). Наиболее вероятно, что эта копепода была транспортирована в Европу с балластными водами кораблей, а усиление интенсивности движения морского транспорта в начале двадцатого столетия способствовало переносу *A. tonsa* в новые для нее регионы (Brylinski, 1981, Gubanova, 2000). В 1979–1980 гг. единичные экземпляры *A. tonsa* были отмечены на востоке южного Каспия, где первоначально вид был ошибочно определен как *A. clausi*. В 1983 г. копепода была обнаружена в составе зоопланктона Среднего, Южного и Северного Каспия в заметном количестве (Прусова и др., 2002). В Средиземном море *A. tonsa* впервые была зарегистрирована в середине 1980-х (Gaudy and Vinas, 1985), где ее нашли в районе Марселя. Несколько позже, в 1987 г. А. Фарабеголли обнаружил *A. tonsa* в Адриатическом море, отметив, что она не встречалась ни в одной из проб этого района за предыдущие 10 лет (Farabegoliet al., 1989). Первое сообщение об *A. tonsa* в Чёрном море появилось в 1994 г. (Belmonte et al., 1994). Она была найдена в пробах, собранных в сентябре 1990 г. у Карадага (Крым). Однако при ревизии старых проб было установлено, что *A. tonsa* уже в 1976 г. обитала в Севастопольской бухте наряду с *A. clausi*, превосходя ее по численности в летний сезон (Gubanova, 2000). Из-за близких размеров, морфологического сходства *A. tonsa* учитывалась ранее вместе с *A. clausi.* В пробах, собранных в бухте в летний период 1968 г., рачок не был обнаружен. Эти данные дают основание предположить, что *A. tonsa* появилась здесь в начале 1970-х годов. В дальнейшем вид был также зарегистрирован в Азовском и Мраморном морях. Таким образом, время обнаружения *A. tonsa* в определенном районе не всегда совпадает с моментом ее появления из-за того, что ее нередко учитывали вместе с морфологически близкими видами *A. clausi* и *A. bifilosa* (Brilinski, 1981). Вероятно, ее распространение в морях Европы происходило в следующей последовательности. *A. tonsa* появилась у берегов Европы в начале 20 века, по-видимому, между 1912 и 1916 г. Затем в семидесятые годы была занесена в Чёрное море. В восьмидесятые годы она вселилась в Средиземное и Каспийское моря.

Наиболее вероятно распространение этого вида с балластными водами кораблей (Brylinski, 1981; Farabegoli et al., 1989; Gubanova, 2000).

Местообитание. *A. tonsa* эвритермный, эвригалинный вид, приуроченный к прибрежным водам и эстуариям. В заливах и вблизи побережья эта копепода может достигать огромной численности, а в открытых водах не встречается, т.к. адаптирована к высокой концентрации пищи и не может поддерживать высокую скорость размножения при низких концентрациях корма (Paffenhofer, Stearnsb, 1988). *A. tonsa* толерантна к широкому ди-

апазону солености. В экспериментах было показано, что максимальная соленость, при которой она может выжить составляла 72‰, а минимальная – меньше 1‰. Оптимум варьировал между 15 и 22‰ (Cervetto, 1999). Широкому распространению вида способствовала, в первую очередь, его эвригалинность. Основной фактор, регламентирующий географическое распространение *A. tonsa* – температура воды. *A. tonsa* относится к теплолюбивому комплексу зоопланктона и в умеренных широтах наибольшей численности достигает летом и осенью. При температуре ниже 10 °С она практически перестает размножаться (Sullivan and McManus, 1986). Все регионы распространения в европейской Атлантике приурочены к бухтам, эстуариям, заливам, т.е. к районам с ограниченным водообменом и специфическими особенностями термогалинной структуры. Как правило, в этих районах температура несколько выше, а соленость ниже, чем в открытом море (Brilinski, 1981). В планктоне Балтийского моря *A. tonsa* появляется на короткое время в конце лета и максимальной численности достигает в августе. В Чёрном море этот вид встречается в планктоне, как правило, с мая по ноябрь.

Особенности биологии. *Acartia tonsa* – раздельнополое животное. Как и у подавляющего большинства копепод самки крупнее самцов. Размеры тела половозрелых самок 0.9–1.4 мм, самцов 0.8–1.3 мм. Спариванию этих копепод предшествует сложное половое поведение, в котором, важную роль играет хеморецепция. Самки копепод выделяют половые феромоны, которые позволяют самцам найти половозрелую самку. При спаривании крупные сперматофоры самцов при помощи пятой ноги переносятся на генитальный сегмент самки. Оплодотворенная самка *A. tonsa* выметывает яйца в воду. Из них вылупляются науплии, которые проходят 6 стадий развития (обозначаются обычно N I – N VI). Следующие 6 стадий – копеподитные (обозначаются C I – C VI). Половое созревание приходится на последнюю копеподитную стадию C VI. Особи на этой стадии больше не линяют. При неблагоприятных условиях среды, т.е. при понижении температуры и сокращении длины светового дня *A. tonsa* откладывает покоящиеся яйца, которые сохраняются в илах до наступления благоприятных условий. При температуре около 16 °С начинается выклев науплиев (Губанова, 2002). Обычно популяция возобновляется ежегодно, но покоящиеся яйца могут сохраняться и несколько лет, а затем развиваться до нормальных взрослых особей. *A. tonsa* может достигать огромной численности в бухтах и эстуариях. Одной из причин такой плодовитости является высокая численность самцов в период интенсивного развития популяции, когда они даже превосходили самок по численности. В результате большинство самок *A. tonsa* оказывались оплодотворенными. Так, в период размножения от 90% до

100% самок несли сперматофоры в Севастопольской бухте и от 50% до 100% – у берегов Германии (Brilinski, 1981; Губанова, 2002). Отметим, что обычно у морских копепод самки преобладают над самцами, вследствие более короткой продолжительности жизни самцов.

Влияние на другие виды, экосистемы и здоровье человека. Есть свидетельства о вытеснении аборигенных видов копепод при инвазии *Acartia tonsa*. Так, этот вид вытеснил *A. bifilosa* на юге-востоке Франции (David et al., 2007). В Бискайском заливе отмечено негативное влияние *A. tonsa* на *A. clausi* (Aravena, 2009). В Севастопольской бухте она заместила аборегенную *Paracartia latisetosa* (Губанова, 2003). Однако младшие стадии развития *A. tonsa* является кормом для личинок рыб (Vdodovich et al., 2017), что может улучшить условия жизни рыб, в том числе промысловых. Отметим также, что эта копепода используется в качестве корма в аквакультурах (Sorensen et al., 2007).

Контроль. В настоящее время общепризнано, что наиболее важным антропогенным вектором инвазии водных беспозвоночных служит водный транспорт. Глобальный характер этой серьезной экологической проблемы стал причиной появления специальных международных соглашений и программ. Важным шагом в борьбе за сохранение окружающей среды является Международная конвенция о контроле судовых балластных вод и осадков и управлении ими (BWMC), которая вступила в силу 8 сентября 2017 года. Конвенция предусматривает ряд норм, направленных на борьбу с переселением в балластной воде судов водных организмов, и в настоящее время является одним из наиболее важных международных юридических документов в области ограничения интродукций чужеродных видов и контроля их численности. План действий по контролю и предотвращению инвазий с водным транспортом должен состоять из взаимосвязанных мероприятий: 1) Организация мониторинга биологического разнообразия; 2) Создание национальной базы данных по видам-вселенцам и специализированных государственных информационных систем; 3) Разработка законодательных актов и нормативных документов; 4) Разработка технологий контроля и режимов сброса балластных вод судов как основного источника “биологического загрязнения” (Алимов и др., 2000).

Авторы: Губанова А.Д., Петросян В.Г.

Литература

Алимов А.Ф., Орлова М.И., Панов В.Е. Последствия интродукций чужеродных видов для водных экосистем и необходимость мероприятий по их предотвращению // В кн.: Виды-вселенцы в европейских морях России. Сборник научных трудов. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН. 2000. С. 12–23.

Губанова А.Д. Долговременные изменения видового состава и численности копепод рода *Acartia* Dana в Севастопольской бухте // В кн.: Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор) / Под ред. В.Н. Еремеева, А.В. Гаевской; НАН Украины, Институт биологии южных морей. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. С. 94–103.

Николаев И. О. О новых вселенцах в фауне и флоре Северного моря и Балтики из отдаленных районов // Зоол. журн. 1951. Т. 30. В. 6. С. 556–561.

Прусова И.Ю., Губанова А.Д., Шадрин Н.В., Курашова Е.К., Тиненкова Д.Х. *Acartia tonsa* (Copepoda, Calanoida): новый вид в зоопланктоне Каспийского и Азовского морей // Вестник зоологии. 2002. В. 36. № 5. С. 65–68.

Aravena G., Villate F., Uriarte I., Iriarte A., Ibanez B. Response of *Acartia* populations to environmental variability and effects of invasive congenerics in the estuary of Bilbao, Bay of Biscay // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2009. V. 83. P. 621–628.

Belmonte G., Mazzocchi M.G., Prusova I.Yu., Shadrin N.V. *Acartia tonsa*: a species new for the Black Sea fauna // Hydrobiologiya. 1994. V. 292/293. P. 9–15.

Brylinski J.M. Report on the presence of *Acartia tonsa* Dana (Copepoda) in the harbour of Dunkirk (France) and its geographical distribution in Europe // J. Plank. Res. 1981. V. 3. № 2. P. 255–260.

Cervetto G., Gaudy R., Pagano M. Influence of salinity on the distribution of *Acartia tonsa* (Copepoda, Calanoida) // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 1999. V. 239. P. 33–45.

David V., Sautour B., Chardy P. Successful colonization of the calanoid copepod *Acartia tonsa* in the oligomesohaline area of the Gironde estuary (SW France) – Natural or anthropogenic forcing?// Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2007. V. 71. P. 429–442.

Farabegoli A., Ferrari I., Manzoni C., Pugnetti A. Prima segnalazione nel Mare Adriatico del copepode calanoide *Acartia tonsa* // Nova Thalassia. 1989. V. 1. P. 207–208.

Gubanova A.D., 2000. Occurrence of *Acartia tonsa* Dana in the Black Sea. Was it introduced from the Metiterranean? // Mediterranean Mar. Sci. V.1. №1. P. 105–109.

Paffenhofer G. A., Stearnsb D. E. Why is *Acartia tonsa* (Copepoda: Calanoida) restricted to nearshore environments? // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1988. V. 42. P. 33–38.

Sorensen, T.F., Drillet, G., Engell-Sorensen, K., Hansen, B.W. and Ramlov, H. Production and biochemical composition of eggs from neritic calanoid copepods reared in large outdoor tanks (Limfjord, Denmark) // Aquaculture. 2007. V. 263. P. 84–96.

Sullivan B.K., McManus L.T. Factors controlling seasonal succession of the copepods *Acartia hudsonica* and *A. tonsa* in Narragansett Bay, Rhode Island: temperature and resting egg production // Mar. Ecol. 1986. Prog. Ser. 28. P. 121–128.

Vdodovich I.V., Khanaychenko A.N., Gubanova A.D., Kolesnikova E.A., Aganesova L.O. Identification of some common food items in the guts of fish larvae and juveniles in the Black Sea // Морской биологический журнал. 2017. V. 2. № 1. P. 3–10.

55. *Amphibalanus improvisus* (Darwin, 1854)

Морской желудь / Bay barnacle

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia. Тип – Членистоногие, Arthropoda. Класс – Челюстеногие, Maxillopoda. Отряд – Прикрепленные, Sessilia. Семейство – Балянусы, Balanidae. Вид – Морской желудь, *Amphibalanus improvisus*.

Основные синонимы. Балянус, Нежданный морской желудь (если следовать значению слова *improvisus*), Acorn barnacle, *Balanus amphitrite* var. *amphitrite* (Stubbings, 1967), *Balanus amphitrite vostokensis* (Тарасов, Зевина, 1957), *Balanus* var. *denticulata* (Stubbings, 1961), B*alanus amphitrite* var. *pallidus* (Stubbings, 1961), *Balanus improvisus* Darwin, 1854.

Нативный ареал. Единого мнения не имеется. Две основные точки зрения сходятся в том, что этот вид ведет свое происхождение из Америки, где исходно занимал прибрежные воды Атлантического побережья Северной, Центральной и Южной Америк: либо от умеренных до экваториальных широт (Foffonof et al., 2018); либо, если ориентироваться на ископаемые находки, от умеренных широт на юг через Карибское море до Южной Америки (Orensanz et al. 2002). Причина разногласий – давняя история расселения вида (с XVII в.), начальные этапы которого не были документированы. Даже для самого первого научного описания *Amphibalanus improvisus*, сделанного Чарльзом Дарвином в 1845 г. (т.е. полтора столетия спустя после предполагаемого начала антропогенного расселе-

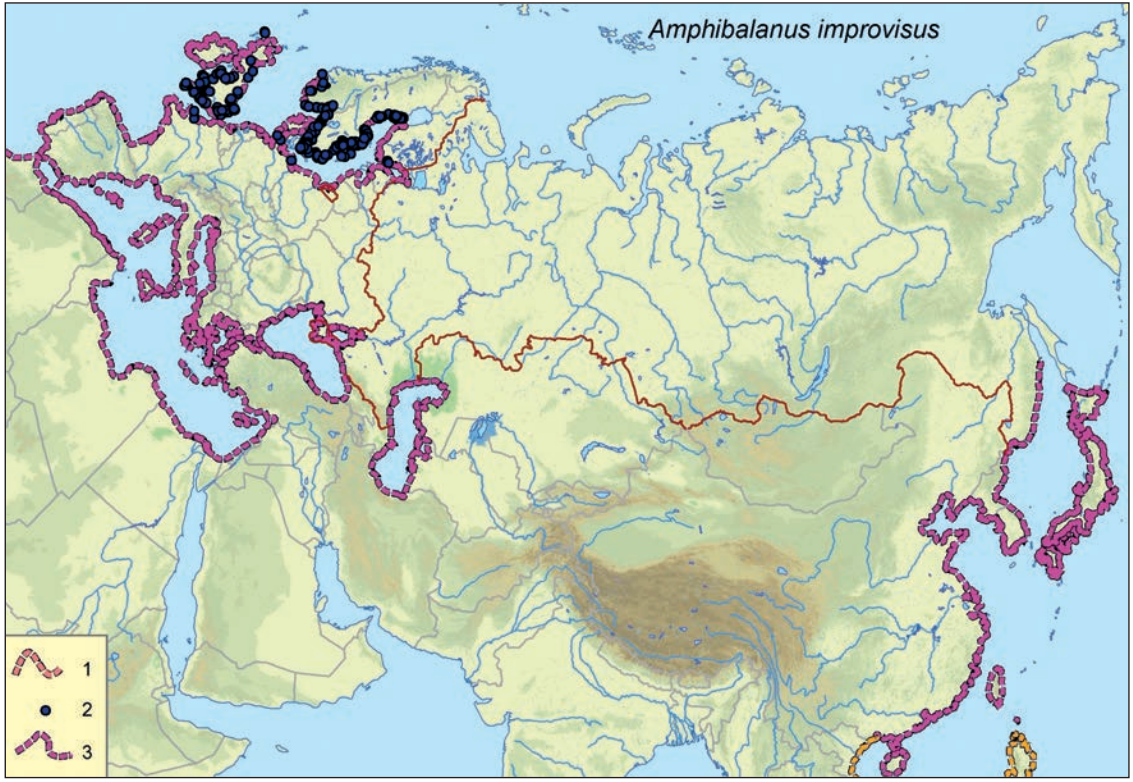


Рис. 55.2. Распространение *Amphibalanus improvisus* в Евразии и на севере Африки. 1 – происхождение не ясно, возможно нативен; 2 – места находок; 3 – инвазионная часть ареала. По: Foffonof et al., 2018 (информационная система NEMESIS, http://invasions.si.edu/nemesis) с дополнениями.

ния вида), был использован материал как из нативного, так и из приобретенного ареала: из Великобритании (Англии, Шотландии), Соединенных Штатов, стран Вест-Индии, Аргентины, Западной Колумбии и Эквадора (Carlton et al., 2011).

Современный ареал. *Amphibalanus improvisus* относится к видам-космополитам. Он колонизировал многие районы Мирового океана в зонах умеренного и тропического климата (Foffonof et al., 2018): прибрежные воды восточной Атлантики (Европа, Африка, в том числе Средиземноморские прибрежные воды этих континентов); Индо-Тихоокеанский регион; юго-запад Австралии; Новую Зеландию; побережья стран Японского моря, в том числе Российские акватории, Японские острова; проник во внутренние моря Евразии – Балтийское и Чёрное; населил и гигантское солоноватоводное озеро – Каспийское море. На севере вид доходит до 64 параллели (Leppakoski, Olenin, 2000). В силу невыясненных причин имеет разорванный ареал, например, практически не заселены или только начинают заселяться воды Индийского океана, имеется лишь несколько находок из многих тропических и субтропических регионов Тихого океана, как в Евразии, так и в Южной Америке, так, например, первая находка на побережье Панамы датируется только с 2008 г. (Foffonof et al., 2018).

В России морской желудь населяет прибрежные воды российского сектора Балтийского моря в Вислинском и Финском заливах (Калининградская и Ленинградская области), воды залива Петра Великого (Японское море) от Владивостока и на юг до границы Китаем. На юге Европейской части – в Азовском море, на российских акваториях Чёрного и Каспийского морей массово встречается в обрастании (Тарасов, Зевина, 1957) и на стадии личинки (Полтаруха, Корн, 2008).

Краткое описание истории формирования евразийской части приобретенного ареала приводим по: Зевина, Горин, 1971; Leppakoski, Olenin, 2000; Gomiou et al., 2002; Звягинцев, 2005; Carlton et al., 2011; Foffonof et al., 2018. Вероятно, инвазия в Европу началась в 1600-е гг., в разных регионах Западной Европы в XIX в. уже присутствовали натурализовавшиеся популяции балянуса. Примечательно, что первая находка в Балтийском море сделана в 1844 г. под Кенигсбергом (ныне Калининград), откуда предположительно началось расселение по Балтийскому бассейну, различные участки которого заселялись непоследовательно: большая часть современного Балтийского ареала сформировалась к 1870 гг., тогда как на Шведском побережье регистрация состоялась только в 1920-е годы, в Аландском море после 1950-х гг., в 1990 г. отмечено продвижение на север в район пролива Северный Кварк и Ботнический залив (64°с.ш.). Параллельно освоению Балтики в 1850–1870-х гг. формировался ареал в открытых прибрежных

водах Франции, Великобритании, Шотландии, Нидерландов. В Бельгии вид найден в Антверпене при раскопках поселения XVII в. (Kerckhof, Cattrijsse, 2001). Первое обнаружение в Чёрном море датируется 1844 г., Каспийского моря вид достиг к 1955 г., т.е. век спустя, благодаря судоходству по открывшемуся Волго-Донскому каналу.

После Второй мировой войны последовали находки в северо-западной части Тихого океана: в Японии (Токийский залив) в 1952 г.; на российском побережье в бухте Золотой Рог залива Петра Великого (Японское море) в 1968 г., откуда морской желудь расселился на юг от Владивостока до Восточно-Китайского моря, в 1984 г. найден в Амурском заливе. В российском Южном Приморье (зал. Петра Великого) в 1969 г. балянус массово встречался в искусственных местообитаниях – в обрастании гидротехнических сооружений (Зевина, Горин, 1971), в настоящее время он здесь повсеместно вносит вклад в формирование технического и судового обрастания (Звягинцев, 2005).

Пути и способы инвазии. Распространяется на стадии взрослого организма как обрастатель на корпусах судов, при импорте устриц, на стадии личинки – в балластных водах (Carlton, Zullo, 1969). На стадии личинки во время пребывания в планктоне может саморасселяться с течениями, теоретически на 30–70 км в год (Furman, Yule, 1991). В частности, со скоростью 30 км/год могло проходить расселение балянуса в 1844–1868 гг. из нынешнего Калининграда в окрестности г. Турку (Финляндия), расположенного между Финским и Ботническим заливами (Leppakoski, Olenin 2000).

Местообитание. Обитает в эстуариях и солоноватых водах, хотя переносит и высокую соленость до 40‰ (Foster, 1970; Furman, Yule, 1991), наиболее благоприятные соленостные условия – 6–30‰ (Luther, 1950; Dineen, Hines, 1992). Может оседать и жить в устьях рек совместно с пресноводными организмами (малощетинковыми червями, личинками водных насекомых, моллюсками – перловицами и беззубками, в том числе на их раковинах), если в период размножения и оседания личинок соленость в таких местообитаниях не менее 2‰ (Luther, 1950; Dineen, Hines, 1992). Массово селится на защищенных, прогреваемых, высокопродуктивных участках морских побережий (в том числе в портовых районах, на отепленных участках вблизи электростанций) в нижней литорали и сублиторали до глубины 6 м, может проникать до 161 м; живет при постоянном увлажнении и в супралиторали (Pilsbry, 1916; Luther, 1950; Vuorinen et al., 1986). Переносит органическое загрязнение и загрязнение нефтепродуктами (Тарасов, Зевина, 1957). На стадии оседания чувствителен к высокой скорости течения, колебаниям уровня воды (Тарасов, Зевина, 1957).

Температурные пределы выживания и размножения зависят от района обитания, в Балтийском море живет при температуре, 8–23 °С, приступает к размножению при прогреве воды до 14 °С (Leppakoski, Olenin, 2000), в Чёрном море пик численности личинок отмечается при 16–20 °С, при прогреве воды до 25 °С личинки балянуса из мероланктона выпадают (Шалаева, Лисицкая, 2001).

Балянус – обрастатель. Во взрослом состоянии ведет прикрепленный образ жизни, прикрепление к различным твердым субстратам – бревнам, камням, корпусам судов, навигационному оборудованию, другим животным с твердым экзоскелетом (моллюски, ракообразные), растениям – однократное, прочное и «пожизненное» (см. ниже). В отличие от дрейссены, митилопсиса, других моллюсков-обрастателей, с которыми часто обитает совместно, открепляться и менять свое местоположение балянус не может. Лишь непосредственно после оседания молодой рачок способен слегка развернуть домик, так, чтобы крышечка располагалась по направлению к свету (личинки обладают положительным фототаксисом) и к течению (Furman, Yule, 1991; Dineen, Hines, 1992). Балянус не только занимает различные донные местообитания, но своими живыми поселениями типа щеток и мертвыми остатками (твердыми известковыми раковинами и их фрагментами) структурирует донные местообитания для других гидробионтов, благодаря фильтрационному питанию улучшает качество воды и благодаря седиментации взвеси создает дополнительные пищевые ресурсы (Leppakoski, Olenin, 2000).

В природных донных местообитаниях, например, в Каспийском море достигает численности от нескольких десятков до 10000–11000 экз/м^2, там же на стационарных металлических конструкциях – численность может превышать 50000 экз/м^2 при биомассе 15 кг/м^2 (Тарасов, Зевина, 1957). Благодаря наличию планктонной личинки заселяет подвижные искусственные местообитания – корпуса судов каботажного и портового плавания, портовую инфраструктуру; проникает внутрь стационарных гидротехнических сооружений и промышленных объектов, обрастая водонесущее и теплообменное оборудование; селится на установках для аквакультуры (культивирование гребешка и грацилярии) и орудиях рыболовства (Кашин и др., 2000; Звягинцев и др., 2005).

В пелагиали водоемов вместе с другими обрастателями образует временную группировку личиночного мероланктона (Шалаева, Лисицкая, 2001).

Особенности биологии. Балянусы – гермафродиты, оплодотворение обычно перекрестное, в случае низкой численности поселений возможно самооплодотворение. Оплодотворенные яйца остаются в специальных

яйцевых сумках (овисаках), располагающихся в мантийной полости, иногда в течение нескольких месяцев вплоть до выхода из них планктонных личинок – науплиев. Личинки питаются планктоном, растут, линяют, проходя последовательно еще пять науплиальных стадий, что занимает от двух до пяти недель и достигают стадии циприсовидной личинки, у которой имеется хитиновая раковина (Lang, Marcy, 1982; Furman,Yule, 1991). Циприсы не питаются, держатся в придонном слое воды и, найдя подходящие условия, оседают, прикрепляясь к субстрату при помощи передних антенн, превращаются (метаморфоз) в ювенильных рачков и переходят к неподвижному донному образу жизни. Процесс оседания регулируется рядом факторов: светом, скоростью и направлением течения, качеством субстрата, алеллопатически, присутствием хищников (Furman, Yule, 1991; Dineen, Hines, 1992). Балянусы в зависимости от температурных и трофических условий могут размножаться несколько раз в году, однако в умеренных широтах, как правило, два раза или, например, в Балтийском море – один, причем в разных районах Балтики в разное время (Leppakoski, 1999).

Взрослый балянус защищен прочным известковым домиком (раковиной), у которого имеется подошва, неподвижно сросшаяся с субстратом, шесть неподвижных пластинок (табличек), формирующих стенку домика, и четыре подвижных, которые образуют крышечку. Пластинки крышечки раздвигаются благодаря работе специальных мышц, и через образовавшееся отверстие рачок, лежащий на дне раковины спинной стороной вниз, вытягивает наружу длинные грудные конечности – усоножки (отсюда название всей группы – усоногие), открывает их веером, а потом складывает. Благодаря таким движениям создается ток воды, проникающий внутрь домика и несущий туда растворенный кислород и пищевые частицы. Так морской желудь дышит и питается. Эти конечности покрыты щетинками различной густоты, формирующими ловчую сеть: на задних ногах щетинки более редкие, чем на передних, что обеспечивает фильтрацию частиц разных размеров. Морские желуди питаются детритом, бактериями, водорослями и другими планктонными организмами, в том числе ближайшими сородичами – веслоногими рачками. Отфильтровывают они и собственных личинок, однако циприсовидные личинки не перевариваются и выходят наружу неповрежденными.

Amphibalanus improvisus живет обычно 17–19 месяцев, максимально вырастая до 17 мм в диаметре (Fofonoffet al., 2018).

Хищников, питающихся взрослыми балянусами, формирующими очень плотные щетки немного (хищные брюхоногие моллюски, морские звезды), личинок могут отфильтровывать сами балянусы, а также другие фильтраторы, такие как двустворчатые моллюски. Питаться личинками может

и молодь рыб (Шалаева, Лисицкая, 2004) и планктоноядные рыбы (Skolka, Preda, 2010).

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Роль балянусов в экосистемах принципиально не отличается от таковой других массовых обрастателей с фильтрационным питанием, хотя и не столь выражена. В присутствии массовых поселений балянуса может происходить перераспределение потоков вещества и энергии из пелагической части экосистемы в донную (Olenin, Leppakoski, 2000), что подтверждается экспериментально (Kotta et al., 2006). Известны случаи конкурентных отношений балянуса с другими фильтраторами, в том числе и с другими видами усоногих рачков – в частности есть указания на то, что *Amphibalanus improvisus* вытесняет *A. eburneus* из искусственных местообитаний в Каспийском море (Zaitsev, Ozturk, 2001). Часто формирует обрастание на растениях, в том числе охраняемых видов, например, *Zostera marina*, промысловых моллюсках (Полтаруха и др., 2006). Плотность личинок этого вида часто превышает таковую других усоногих ракообразных с которыми он обитает совместно (Полтаруха и др., 2006), однако личинки *A.improvisus* рассматриваются как один из дополнительных пищевых ресурсов для планктоноядных рыб (Skolka, Preda, 2010).

Экономические и прочие последствия вселения балянуса расцениваются как негативные для судоходства, в том числе существует мнение, что балянусы отчасти виноваты в поражении русской эскадры в Цусимском сражении (http://museumimb.ru/sea-acorns.html); торговый флот различных стран ежегодно терпит убытки от обрастания, формируемого, в том числе и *A. improvisus*, ставшим одним из наиболее многочисленных представителей усоногих ракообразных в различных регионах (Carlton, 1979). Последнее примечание дает основание полагать, что со стороны этого вида имеется существенный вклад в формирование ущерба судоходству, рыболовству, сектору энергетики, особенно в тех регионах, где аборигенных усоногих ракообразных нет, например, в Балтийском и Каспийском морях. Вид доминирует в обрастании транспортных судов, следующих по дальневосточным региональным маршрутам: Россия – северная, центральная и юго-западная Япония; Россия – Вьетнам; судов Беринговоморской транспортной линии, рыболовецких судов, работающих в япономорском, охотоморском и Южно-Курильском промысловых районах (Полтаруха и др., 2006).

Имеются сведения о расчетах экономических потерь. Например, в Швеции ущерб от обрастания корпусов судов балянусом оценивается в 23–56, а потери от обрастания систем водоснабжения электростанций в 1.5–5.5 млн. долларов США ежегодно (Gren et al., 2009); в Каспии и в рос-

сийских портах, расположенных в Японском море *A. improvisus* доминирует в обрастании портовых сооружений (Кашин и др., 2000; Zaitsev, Ozturk, 2001; Звягинцев, 2005), в Финляндии и в России на Дальнем Востоке этот вид составляет основу обрастания на электростанциях, использующих морскую воду (Vuorinen et al., 1986; Звягинцев, 2005).

Балянусы снижают рекреационную ценность побережий из-за острых травмоопасных щеток, которые они формируют на прибрежных камнях вблизи пляжей (Leppakoski, Olenin, 2000).

Контроль. Поскольку у балянуса имеется планктонная личинка и отсутствуют покоящиеся стадии, для контроля его расселения в искусственных системах возможно использование всего арсенала методов, опробованных на речной и бугской дрейссенах и предназначенных как для прямого уничтожения обрастания (наименее эффективный подход, чреватый побочными эффектами), так и для профилактики его развития (см. соответствующие очерки) с поправкой на химизм морской воды и существенно иной характер более прочного прикрепления балянуса к субстрату, чем у двустворчатых моллюсков.

В настоящее время основной превентивный подход для защиты от заселения балянусом поверхностей оборудования промышленных объектов и судоходства – использование специальных противообрастательных и противокоррозионных покрытий в период массового появления личинок в планктоне. Предупредить развитие обрастания на объектах энергетики может химическая обработка воды, в частности гипохлоритом натрия в концентрации 0.1–0.5 мг/л активного хлора (Vuorinen et al., 1986). Тот же источник рекомендует использование термического метода и создание условий дефицита кислорода.

Авторы: Орлова М.И., Фенёва И.Ю.

Литература

Звягинцев А.Ю. Морское обрастание в северо-западной части Тихого океана. Владивосток: Дальнаука. 2005. 432 с.

Зевина Г.Б., Горин А.Н. Инвазия *Balanus improvisus* и *B. eburneus* в Японское море. // Зоологический журнал. 1971 № 50. С. 771–773.

Кашин И А., Звягинцев А.Ю., Масленников С.И. Обрастание гидротехнических сооружений в западной части залива Петра Великого Японского моря// Биология моря. 2000. Т. 26. № 2. С. 86–94.

Полтаруха О.П., Корн О.М. Атлас-определитель личинок усоногих раков (Cirripedia, Thoracica) прибрежных вод России. Москва: КМК. 2008. 152 с.

Полтаруха О.П., Корн О.М., Пономаренко Е.А. Свободноживущие усоногие ракообразные и фасетотекты // Биота Российских вод Японского моря, т. 5 (п/ред. А.В. Андрианова). Владивосток: Дальнаука, 2006. 154 с.

Тарасов Н.И., Зевина Г.Б. Усоногие раки (Cirripedia, Thoracica) морей СССР. Фауна СССР. Ракообразные. Т. 6. Ч. 1. М.–Л.: Наука, 1957. 268 с.

Шалаева Н.И., Лисицкая Е.В. Распределение и сезонная динамика личинок усоногих раков (Cirripedia, Thoracica) в Балаклавской бухте Чёрного моря// Экология моря. 2001. В. 58. С. 41–44.

Carlton J.T. History, biogeography, and ecology of the introduced marine and estuarine invertebrates of the Pacific Coast of North America. Ph.D. dissertation, University of California, Davis. 1979. P. 1–904.

Carlton J.T., Newman W. A., Pitombo, F.B. Barnacle invasions: Introduced, cryptogenic, and range expanding *Cirripedia* of North and South America. Dordrecht: Springer, 2011. P. 159–213.

Carlton J.T., Zullo V.A. Early recors of barnacle Balanus improvises in the Pacific coast of North America // Occ. Pap. Calif. Acad. Sci. 1969. №75. P. 1–6.

Dineen J.F., Hines A.H. Interactive effect of salinity and adult extract upon settlement of the estuarine barnacle *Balanus improvisus* Darwin, 1854.// J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1992. №156. P. 239–252.

Fofonoff P.W., Ruiz G.M., Steves B., Simkanin C., & Carlton J.T. National Exotic Marine and Estuarine Species Information System (NEMESIS) 2018. Режим доступа http:// invasions.si.edu/nemesis (проверено 26.08.2018).

Foster B. A. Responses and acclimation to salinity in the adults of some balanomorph barnacles // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B. 1970. V. 256. P. 377–400.

Furman E.R., Yule A.B. *Balanus improvisus* Darwin in British estuaries: gene-flow and recolonisation. Denmark. Fredensborg: Olsen and Olsen. 1991. P. 273–276.

Gomiou M.T., Alexandrov B., Shadrin N., Zaitsev Y. The Black Sea- a recipient, donor, and transit area for alien species, In: Leppakoski E., Gollasch S., Olenin S.(Eds.). Invasive aquatic species of Europe: Distribution, impacts, and management. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. 2002. P. 341–350.

Gren I.-M., Isacs L., Carlsson M. Costs of alien invasive species in Sweden// Ambio. 2009. № 38. P. 135–140.

Kerckhof F., Cattrijsse A. Exotic Cirripedia (Balanomorpha) from buoys off the Belgian Coast // Senckenbergiana Maritima. 2001. V.31. P. 245–254.

Kotta J., Kotta I., Simm M., Lankov A., Laringson V., Pollumae S.A., Ojaveer H. Ecological consequences of biological invasions: three invertebrate case studies in the north-eastern Baltic Sea // Helgoland Journal of Marine Research. 2006. № 60. 106–112.

Lang W.H., Marcy M. Some effects of early starvation on survival and development of barnacle nauplii *Balanus improvisus* // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 1982. № 60. P. 63–70.

Leppakoski E., Olenin S. Non-native species and rates of spread: lessons from the brackish Baltic Sea // Biological Invasions. 2000. V.2. 151–163.

Luther A. On the invasion and distribution of *Balanus improvisus* along the Swedish coast // Fauna och Flora. 1950. № 45. P. 155–160.

Orensanz J.M., Bortolus A., Casa G., Darrigran G., Elias R., Lopez Gappa J.J., Obenat S., Pascula M., Pastorino G., Penchaszadeh P., Piriz M.L., Scarabino F., Schwindt E., Spivak E.D., Vallarino E.A. No longer the pristine confines of the world ocean: a survey of exotic marine species in the southwestern Atlantic// Biological Invasions. 2002. №4. P.115–143.

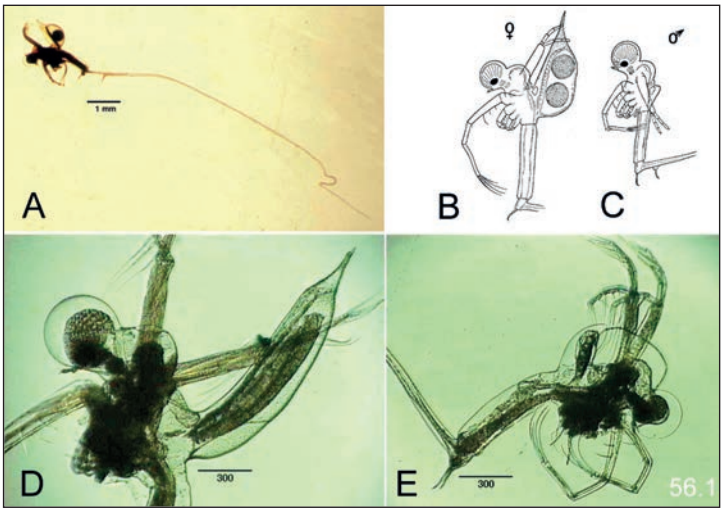
Pilsbry H.A. The sessile barnacles contained in the collections of the U.S. National Museum, including a monograph of the American species // United States National Museum Bulletin. 1916. № 93. P. 1–366.

Skolka M., Preda C. Alien invasive species at the Romanian Black Sea coast: present and perspectives // Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle «Grigore Antipa». 2010. № 53: P. 443–467.
Stubbings H. G. Cirripedia Thoracica from tropical West Africa. Atlantide Report. 1961. № 6. P. 7–41.
Stubbings H.G. The cirriped fauna of tropical West Africa // Bulletin of the British Museum (Natural History) (Zoology). 1967. № 15. P. 227–319.
Vuorinen I., Laihonen P., Lietzén, E. Distribution and abundance of invertebrates causing fouling in power plants on the Finnish coast // Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica. 1986. №62. P. 123–125.
Zaitsev Y., Ozturk B. Exotic species in the Aegean, Marmara, Black, Azov, and Caspian Seas // Turkish Marine Research Foundation Publication. 2001. P. 1–265.

56. *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891)

Церкопагис Пенго / Fishhook waterflea

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia. Тип – Членистоногие, Arthropoda. Класс – Жаброногие, Branchiopoda. Отряд – Онихоподы, Onychopoda. Семейство – Церкопагиды, Cercopagididae. Вид – Церкопагис Пенго, *Cercopagis pengoi*.



Синонимы: *Cercopagis* (*Apagis*) *ossiani* (Mordukhai-Boltovskoi, 1968), spiny water flea.

Нативный ареал: Каспийское море.

Современный ареал. Каспийское море, бассейн Чёрного моря, водохранилища на реках Дон (Цимлянское водохранилище и др.) и Днепр (Каховское водохранилище), Нижне-Волжские водохранилища, Азовское море, Балтийское море; обнаружен в Аральском море; известен из Белославского (Гебедженского) озера в Болгарии; заселил Великие озёра Северной Америки – Онтарио, Мичиган, Эри, Гурон и др.

Пути и способы инвазии. Распространение с балластными водами судов. В Азовском море найден в 1879 г.; другие акватории, в том числе Чёрное море, водохранилища на Дону (Цимлянское водохранилище и др.) и на Днепре (Каховское водохранилище) начал заселять с середины двадцатого столетия (Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987). В Балтийском море

Рис. 56.2. Распространение церкопагиса Пенго (*Cercopagis pengoi*) в Европе. 1 – нативная часть ареала. Инвазионная часть, присутствие: 2 – в морях; 3 – в водохранилищах, озерах, эстуариях.

впервые обнаружен в июле 1992 г. в эстонских прибрежных водах в северо-восточной части Рижского залива и в Пярнусской бухте (Ojaveer, Lumberg, 1995). Затем в течение нескольких лет успешно распространился по всей акватории Балтики: с 1995 г. в Финском заливе, с 1997 г. у побережья Швеции и в центральной открытой части Балтики, с 1999 г. в Гданьской впадине и Слупском желобе, а также Гданьском, Вислинском и Куршском заливах (Науменко, Полунина, 2000; Телеш и др., 2000; Panov et al., 1996, 1999; Telesh, Ojaveer, 2002). В системе Великих озёр Северной Америки впервые обнаружен в оз. Онтарио в 1998 г. (MacIsaac et al., 1999); в дальнейшем распространился в оз. Мичиган, а также озёра Гурон, Эри и др. (Therriault et al., 2002).

Местообитание. Обитает в пелагиали морей, солоноватоводных и пресноводных водоемов, в эстуариях, озерах, проточной воде, прибрежных водах. Эвригалинный и эвритермный вид, развивается в планктоне в водах с соленостью до 14‰ при температурах от 8 до 18°С.

Особенности биологии. Церкопагис Пенго – крупный (до 2.5 мм) планктонный рачок с характерным морфологическим признаком – длинным каудальным придатком (хвостовой иглой), имеющим двойной петлеобразный изгиб в дистальной части. Длина хвостовой иглы в 3–7 раз превышает длину тела рачка. На примере изучения морфологии и биологии *Cercopagis pengoi* в Финском заливе Балтийского моря показано, что особи в инвазийных популяциях характеризуются не только повышенной плодовитостью, но и более крупными размерами тела (самки 1.4–2.5 мм, самцы 1.2–2.1 мм), чем особи в нативном водоеме (самки 1.2–2.0 мм, самцы 1.1–1.4 мм). Кроме того, инвазионные популяции церкопагиса отличаются от родительских особой структурой (преобладанием гамогенетических самок и относительно высокой долей самцов), большим пулом покоящихся яиц и большей пластичностью по отношению к колебаниям температуры и солености воды (Телеш и др., 2000). Все эти признаки способствуют выживанию вида в новых местообитаниях и успешной адаптации вселенца к условиям расширяющегося ареала.

Благодаря партеногенетическому размножению летом популяция *Cercopagis pengoi* быстро наращивает численность. В неблагоприятных условиях в популяции появляются самцы и гамогенетические самки, которые после копуляции откладывают зимние яйца. В яичнике партеногенетической самки *Cercopagis* находятся 30–40 хорошо различимых яйцевых клеток. Хитиновая выводковая камера выполняет функцию вынашивание молоди. Отрождение молоди происходит при линьке выводковой камеры. У молодых рачков она находится в зачаточном состоянии, а у самцов в виде рудимента – небольшого образования, в котором помещается

сердце. Плодовитость партеногенетических самок *Cercopagis* в разных водоемах варьирует. В нативном ареале (Каспийское море) средняя плодовитость *C. pengoi* составляет 13 зародышей (Rivier, 1998). Максимальная плодовитость (24 зародыша) отмечена в Финском заливе Балтийского моря; это значение соответствует максимальной плодовитости партеногенетических самок не только всех видов рода *Cercopagis*, но и всех представителей семейства Cercopagididae (Телеш и др., 2000).

Половое размножение обычно происходит в конце вегетационного сезона. Покоящееся яйцо содержит запас питательного материала и окружено толстыми хитиновыми оболочками. У большинства гамогенетических самок образуется два покоящихся яйца, редко одно или три. Яйцо опускается на дно водоема, и весной из него выходит самка первого поколения, которая, как правило, дает партеногенетическое потомство. У *Cercopagis* может быть несколько порций покоящихся яиц. Одновременно с наличием зрелых покоящихся яиц в выводковой камере, в яичнике можно наблюдать хорошо различимый зародышевый слой. При расселении рачков в другие водоемы период их полового размножения может удлиняться, что способствует более быстрому освоению новых местообитаний.

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Рачки *C. pengoi* служат пищей для взрослых планктоноядных рыб – сельди, салаки, шпрот и др., нередко доминируя в составе пищевого комка (Antsulevich, Vdlipakka, 2000; Gorokhova et al., 2004). Экспериментально определено содержание органического углерода в теле *C. pengoi*, что позволяет существенно повысить точность расчета биомассы церкопагиса и прогностическую оценку его роли в кормовой базе рыб (Telesh, 2017). Многолетние наблюдения показывают, что появление в экосистеме водоема этого крупного хищного ракообразного вызывает изменения в функционировании сообщества зоопланктона и усложнение трофической цепи, что способствует устойчивости пелагической экосистемы к внешним воздействиям (Науменко, 2018). В то же время, церкопагис конкурирует с ранними стадиями личинок рыб и другими хищными планктонными организмами за пищу – растительноядный зоопланктон. Разработан метод расчета пресса хищного питания церкопагиса на зоопланктон (Телеш и др., 2001), который позволил количественно оценить структурирующую роль этого вселенца в пелагических сообществах разных водоемов (Телеш, 2006; Laxson et al., 2003). Показано, что массовое развитие *C. pengoi* может привести к усиленному «цветению» планктонных водорослей вследствие элиминации этим хищником рачков-фильтраторов, потребляющих фитопланктон, и как следствие – к вторичному загрязнению водоема и ухудшению качества вод. Кроме того, *Cercopagis* может вызывать аллергию при контакте с кожей челове-

ка, закупоривает рыболовные сети и может скапливаться на рыболовном оборудовании, нанося вред промыслу (Panov et al., 1996).

Контроль. Строго контролируемый сброс балластных вод, очистка корпусов рыболовецких судов и рыболовных снастей высушиванием в течение не менее 5 дней или промывкой горячей (> 40°C) водой под напором – основные профилактические меры против расселения церкопагиса и его негативного воздействия на рыболовство. Однако контролировать распространение *C. pengoi* после его вселения и натурализации в водоеме-реципиенте очень сложно, и существующие методы не позволяют влиять на дальнейшее расширение ареала этого вида. В настоящее время механические и химические методы борьбы с этим вселенцем не используются, т.к. необходимость их применения не обоснована, а биологический контроль с помощью паразитов и/или хищников более высокого порядка остается пока еще недостаточно хорошо документированным.

Автор: Телеш И. В.

Литература

Мордухай-Болтовской Ф.Д., Ривьер И.К. Хищные ветвистоусые Podonidae, Polyphemidae, Cercopagidae и Leptodoridae фауны мира. Л.: Наука. 1987. 182 с.

Науменко Е.Н. Сезонная и многолетняя динамика численности популяции вселенца *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) в Вислинском (Калининградском) заливе Балтийского моря // Российский журнал биологических инвазий. 2018. № 1. С. 29–38.

Науменко Е.Н., Полунина Ю.Ю. *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) (Crustacea, Cladocera) – новый вселенец в Вислинский залив Балтийского моря // Виды-вселенцы в Европейских морях России. Труды ММБИ КНЦ РАН, Апатиты. 2000. С. 121–130.

Телеш И.В. Влияние биологических инвазий на разнообразие и функционирование сообществ зоопланктона в эстуарных экосистемах Балтийского моря (обзор) // Известия Самарского НЦ РАН. 2006. Т. 8. № 3. С. 220–232.

Телеш И.В., Большагин П.В., Панов В.Е. Количественная оценка воздействия вида-вселенца *Cercopagis pengoi* (Crustacea: Onychopoda) на структуру и функционирование планктонного сообщества в Финском заливе Балтийского моря // Доклады Академии наук. 2001. Т. 377. № 3. С. 427–429.

Телеш И.В., Литвинчук Л.Ф., Большагин П.В., Крылов П.И., Панов В.Е. Особенности биологии Понто-Каспийского вида *Cercopagis pengoi* (Crustacea: Onychopoda) в Балтийском море // Виды-вселенцы в Европейских морях России. Труды ММБИ КНЦ РАН, Апатиты. 2000. С. 130–151.

Antsulevich A., Välipakka P. *Cercopagis pengoi* – new important food object of the Baltic herring in the Gulf of Finland // International Review of Hydrobiology. 2000. V. 85. P. 609–619.

Gorokhova E., Fagerberg T., Hansson S. Predation by herring (*Clupea harengus*) and sprat (*Sprattus sprattus*) on *Cercopagis pengoi* in a western Baltic Sea bay // ICES Journal of Marine Science. 2004. V. 61. P. 959–965.

Laxson C.L., McPhedran K.N., Makarewicz J.C., Telesh I.V., MacIsaac H.J. Effects of the non-indigenous cladoceran *Cercopagis pengoi* on the lower food web of Lake Ontario // Freshwater Biology. 2003. V. 48. P. 2094–2106.

MacIsaac H.J., Grigorovich I.A., Hoyle J.A., Yan N.D., Panov V.E. Invasion of Lake Ontario by the Ponto-Caspian cladoceran predator *Cercopagis pengoi* // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1999. V. 56. P. 1–5.

Ojaveer H., Lumberg A. On the role of *Cercopagis* (*Cercopagis*) *pengoi* (Ostroumov) in Pärnu Bay and the NE part of the Gulf of Riga ecosystem // Proceedings of the Estonian Academy of Sciences, Ecology. 1995. V. 5. P. 20–25.

Panov V.E., Krylov P.I., Telesh I.V. The Caspian predatory cladoceran *Cercopagis pengoi* invades the Gulf of Finland // BFU Research Bulletin. 1996. V. 2. P. 80–81.

Panov V.E., Krylov P.I., Telesh I.V. The St. Petersburg harbour profile // Gollasch S. and Leppakoski E. (eds), Initial risk assessment of alien species in Nordic coastal waters. Nord 1999: 8. Copenhagen: Nordic Council of Ministers. 1999. P. 225–244.

Rivier I.K. The Predatory Cladocera (Onychopoda: Podonidae, Polyphemidae, Cercopagidae and Leptodoridae) of the world // Leiden, The Nertherlands: Backhuys Publishers. 1998. 213 p.

Telesh I.V. Small details of big importance: Carbon mass determination in the invasive cladoceran *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) by the high temperature combustion method // NeoBiota. 2017. V. 33. P. 19–32.

Telesh I.V., Heerkloss R. Atlas of Estuarine Zooplankton of the Southern and Eastern Baltic Sea. Part II: Crustacea. Hamburg: Verlag Dr. Kovač, 2004. 118 p.

Telesh I.V., Ojaveer H. The predatory water flea *Cercopagis pengoi* in the Baltic Sea: invasion history, distribution and implications to ecosystem dynamics // Leppäkoski E., Gollasch S. and Olenin S. (eds), Invasive Aquatic species of Europe – distribution impacts and management. Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academic Publishers. 2002. P. 62–65.

Therriault T.W., Grigorovich I.A., Kane D.D., Haas E.M., Culver D.A., MacIsaac H.J. Range expansion of the exotic zooplankter *Cercopagis pengoi* (Ostroumov) into western Lake Erie and Muskegon Lake // Journal of Great Lakes Research. 2002. V. 28. P. 698–701.

57. *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894)

Креветка-убийца / Killer Shrimp

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia. Тип – Членистоногие, Arthropoda. Класс – Высшие раки, Malacostraca. Отряд – Бокоплавы, Amphipoda. Семейство – Гаммариды, Gammaridae. Вид – Креветка-убийца, *Dikerogammarus villosus.*

Основные синонимы. Дикерогаммарус мохнатый, бокоплав-убийца, *Gammarus villosus.* Не является креветкой в буквальном смысле, поскольку относится к бокоплавам. Отличается от всех видов рода *Dikerogammarus* вооружением щетинками гнатоподов и переоподов, количеством шипов на бугорках урозомы, которых обычно больше двух.

Нативный ареал. Понто-Каспийский бассейн (низовья и эстуарии рек в Болгарии, Румынии, Молдове, на юге России и Украины).

Современный ареал. Почти все крупные реки Западной Европы (Рона, Луара, Сена, Мозель, Маас, Рейн, Майн, Дунай, Везер, Эльба, Одер, Буг, Висла, Днестр, Днепр, Дон, Кубань, Волга,) и бассейн Балтийского моря. Встречается в следующих странах: Австрия, Беларусь, Бельгия, Болгария, Великобритания, Венгрия, Германия, Италия, Молдова, Нидерланды, Польша, Россия, Румыния, Сербия, Словакия, Украина, Франция, Чехия, Швейцария. На значительной части перечисленного – чужеродный.

В России расселился вверх по Волге: в Саратовское и Куйбышевское водохранилища (Яковлев, Яковлева, 2010) и Волгоградское (Филинова, Сонина, 2012), по Дону, в том числе в приплотинную часть Цимлянского водохранилища и выше его у г. Калач-на-Дону (Любина, Саяпин, 2008), в Крыму (Симферопольское, Бахчисарайское и Чернореченское водохранилища) и Калининградской области (Калининградский морской канал) (Gusev et al., 2017).

Пути и способы инвазии. Распространяется с балластными водами судов, благодаря созданию канально-речной сети, и в результате преднамеренной интродукции (Jazdzewski, 1980). За несколько десятилетий бокоплав *D. villosus* распространился с рыболовными судами из низовий

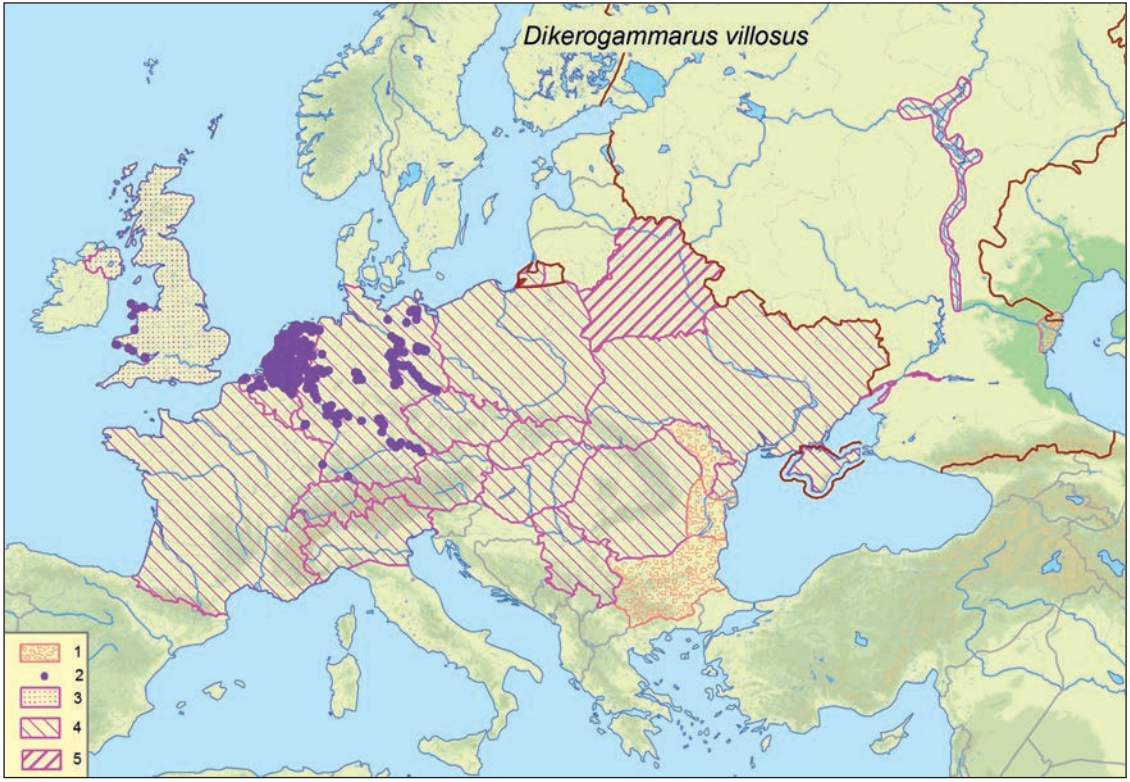


Рис. 57.2. Ареал креветки-убийцы *Dikerogammarus villosus.* 1 – нативная часть. Инвазионная часть: 2 – места находок по GBIF (Occurrence records-https://doi.org/10.15468/dl.rwrf8q). Страны, в России – регионы, где: 3 – редок, 4 – присутствует, 5 – распространен широко.

Дуная (Болгария, Румыния) по всей Европе, что привело к сокращению численности и даже к исчезновению многих местных видов гидробионтов. Его распространение в Центральной и Западной Европе изначально произошло в результате активной миграции и транспортировки с помощью лодок и судов через южный коридор, который включает в себя реки Дунай (бассейн Черного моря) и Рейн (бассейн Северного моря), соединенные через канал Майн-Дунай.

Первые записи об этом виде из среднего Дуная в Венгрии датируются 1920–1930 гг., в 1989 г. вид был отмечен в австрийской части реки Дунай, а 3 года спустя – в Германии около Штраубинга и Регенсбурга (Nesemann et al., 1995). К 1994 г. – после открытия канала Майн-Дунай – *D. villosus* вторгся в реки Майн и Рейн (Bij de Vaate, Klink, 1995). Этот вид очень быстро распространился на запад, заселив французские реки Мозель (1996 г.), Сона (1997 г.), Рона (1998 г.), Маас (1998 г.), Сена (2000 г.), и на восток через канал Миттеленд в немецкие реки: Везер (1998), Эльбу (1999) и Одер (2000) и чешскую реку Влтава (2008 г.) (Devin et al., 2001; Bij de Vaate et al., 2002; Jazdzewski et al. 2002; Bollache et al., 2004; Berezina, Duris, 2008).

Особи *D. villosus* могут совершать не только пассивные миграции с судами или течениями, но способны и сами активно преодолевать значительные расстояния против течения. В водах западной и южной Европы средняя скорость распространения *D. villosus* против течения достигала 30–40 км/год, по течению 30–60 (112) км/год (Josens et al., 2005; Leuven et al., 2009), а максимальная скорость распространения составляла до 461 км/год (Leuven et al., 2009). В р. Эльба бокоплав был отмечен вблизи Магдебурга в 1998 г. (Tittizer et al., 2000), через год прошел 500 км вниз по течению, к 2001 г. обитал во всей немецкой части реки (Krieg, 2002), и в 2003–2004 гг. был наиболее обилен в устье (Koop et al., 2008). В этот же период распространился почти по всему участку Одера (Grabowski et al., 2007), проник в реки Висла (Bacela et al., 2008) и Буг в Польше (Konopacka, 2004). Пройдя через р. Одер, к 2002 г. *D. villosus* достиг солоноватой Щецинской лагуны Балтийского моря в Польше (Gruszka, Wozniczka, 2008). В августе 2010 г. впервые обнаружен в Гданьском заливе Балтийского моря вблизи устья р. Вислы (Dobrzycka-Krahel, Rzemykowska, 2010).

В начале 2000-х годов, *D. villosus* был обнаружен в ряде европейских озер, в том числе, в Боденском озере (2002) в Германии (Mayer et al., 2007); в озерах Женевском (2002), Бьенн (2005) и Цюрих (2006) в Швейцарии (Lods-Crozet, Reymond, 2006); оз. Гарда (2003) в Италии (Casellato et al., 2006) и оз. Лак-дю-Бурже (2007) во Франции (Grabowski et al., 2007).

Вдоль юга Балтийского побережья от устья Вислы, где обнаружен в августе 2010 г., продвинулся на восток более, чем на 70 км, достигнув

польской части Вислинского залива в мае 2011 г. и входа в Калининградский морской канал в июне 2015 г. (Gusev et al., 2017). В ближайшее время возможно интенсивное распространение *D. villosus* в Вислинском заливе и затем в речные системы Калининградской области.

Считается, что на юге России (реки Кубань, Нижний Дон, низовья Волги) *D. villosus* – нативен. В р. Дон в 2000–2001 гг. он обнаружен в приплотинной части Цимлянского водохранилища и выше его у г. Калач-на-Дону, который расположен недалеко от входа в Волго-Донской судоходный канал (Любина, Саяпин, 2008). В Саратовском и Куйбышевском водохранилищах этот вид отмечается с 2001 г. (Яковлев, Яковлева, 2010), в Волгоградском водохранилище – с 2006 г. (Филинова, Сонина, 2012). В 2009–2010 гг. он впервые обнаружен в притоках Саратовского и Куйбышевского водохранилищ (Курина, 2017).

Местообитание. Обитатель пресных и солоноватых водоемов, переносит колебания в широком диапазоне температуры (0–30 °С), солености (до 20‰) и низкие концентрации кислорода. Заселяет озера, реки и каналы, неприхотлив к субстрату. Пригодны камни, песок, макрофиты. Предпочитает обитать и охотиться рядом с поселениями дрейссены *Dreissena polymorpha.* В водоемах ручьевого типа бассейна нижнего Дона стал субдоминантом донных сообществ (Саяпин, 2003).

Особенности биологии. Половой диморфизм самцов и самок хорошо выражен. Самцы крупнее самок и достигают до 30 мм. *D. villosus* может размножаться 2–4 раза в год (зависит от температур). Размножение как правило начинается весной при температуре воды более 13 °С, но самки, несущие яйца, встречаются и при более низких температурах. Спаривание продолжается обычно несколько дней. На его последнем этапе самец передними брюшными ножками переносит сперму в выводковую сумку, куда через 1.5–4 ч самка откладываются яйца, которые здесь же оплодотворяются (Иоффе, Максимова, 1968; Devin et al., 2003; Kley, Maier, 2003; Pöckl, 2007 и др.).

Репродуктивная способность *D. villosus* очень высокая. На австрийском участке р. Дунай средняя плодовитость составляла 43 яйца на одну самку при длине тела 12–18 мм (максимально – 194 яйца, Pöckl, 1993; 2007), а у самок из р. Дон – от 11 до 211 яиц на одну самку при длине её тела от 7.1 до 19.0 мм (Иоффе и Максимова, 1968). Длина тела вылупившейся из яйца особи составляет 1.8 мм. Внешне молодь похожа на взрослых особей. Самки достигают половозрелости в течение четырех-восьми недель после рождения при температуре 20–25 °С, их размер при этом около 6 мм.

Будучи всеядным, *D. villosus* может выступать в роли детритофагов, сестонофагов, растительноядных и хищников. Он крупнее других боко-

плавов (амфипод), достигает 30 мм в длину и считается эффективным хищником (Dick et al., 2002).

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Крупные самцы отличаются своим агрессивным поведением и прожорливостью, убивая других беспозвоночных (включая других видов бокоплавов), зачастую не доедая своих жертв (Dick, Platvoet, 2000; Dick et al., 2002). Может поедать также икру и личинок рыб. Его хищничество приводит к изменениям в составе водных сообществ и снижению их биоразнообразия. Так, в эксперименте одна крупная особь *D. villosus* уничтожала от 9 до 15 изопод в сутки, при численности последних 10–40 экз./дм^2, причем рационы этого хищника возрастали с ростом численности жертв (Bollache et al., 2008). В Нидерландах его обитание приводило к сокращению популяций (вплоть до вымирания) других бокоплавов: *Gammarus duebeni* и *Gammarus tigrinus*. В бассейне р. Дуная этот вид вытеснил двух родственных видов дикерогаммарусов: *D. bispinosus* и *D. haemobaphes*. В реках Баварии отмечено, что особи *D. villosus* выгоняют других бокоплавов (*Gammarus pulex*) из их убежищ, и те становятся легкой добычей для инвазионного вида рыб – бычков-кругляков (*Neogobius melanostomus*).

Контроль. К профилактическим мерам предотвращения трансконтинентального распространения этого вида относят сокращение сброса и обработку балластных вод, очистку корпусов судов и рыболовных снастей. Для ограничения внутриконтинентального распространения пока не было предложено эффективных решений. Механические, химические и биологические методы борьбы не изучены. Биотический контроль (паразитами и/или видами хищников) остается плохо документированным.

Авторы: Березина Н.А., Фенёва И.Ю.

Литература

Иоффе Ц.И., Максимова Л.П. Биология некоторых ракообразных, перспективных для акклиматизации в водохранилищах // Известия ГосНИОРХ. 1968. Т. 67. С. 87–104.

Курина Е.М. Чужеродные виды амфипод (Amphipoda, Gammaridea) в составе донных сообществ Куйбышевского и Саратовского водохранилищ: особенности распространения и стратегий жизненных циклов // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2017. № 2. С. 69–80.

Любина О.С., Саяпин В.В. Амфиподы (Amphipoda, Gammaridea) из различных географических районов // Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2008. 182 с.

Саяпин В.В. Бокоплавы (Crustacea, Amphipoda) как составляющий компонент биологических ресурсов Нижнего Дона // Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Краснодар: Кубан. гос. аграр. ун-т., 2003. 24 с.

Филинова Е.И., Сонина Е.Э. Гаммариды пойменных участков Волгоградского водохранилища // Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных вод: Международная школа-конференция Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (5–9 ноября 2012 г., Борок) // Кострома: ООО «Костромской печатный дом», 2012. С. 303–306.

Яковлева А.В., Яковлев В.А. Современная фауна и количественные показатели инвазионных беспозвоночных в зообентосе верхних плесов Куйбышевского водохранилища // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 2. С. 97–111.

Bacela K, Grabowski M, Konopacka A. Dikerogammarus villosus (Sowinsky, 1894) (Crustacea, Amphipoda) enters Vistula – the biggest river in the Baltic basin // Aquatic Invasions. 2008. V. 3. № 1. P. 95–98.

Berezina N.A., Ďuris Zdeněk. Finding on the invasive amphipod *Dikerogammarus villosus* in the Vltava River (Czech Republic)// Aquatic invasions. 2008. V. 3. № 4. P. 455–460.

Bollache L., Devin S., Wattier R., Chovet M., Beisel J.N., Moreteau J.C., Rigaud T. Rapid range extension of the Ponto-Caspian amphipod *Dikerogammarus villosus* in France: potential consequences // Archiv fur Hydrobiologie. 2004. V. 160. P. 57–66.

Bollache L., Dick J.T.A., Farnsworth K.D., Montgomery W.I. Comparison of the functional responses of invasive and native amphipods // Biology Letters. 2008. V. 4. № 2. P. 166–169.

Bij de Vaate A., Jazdzewski K., Ketelaars H.A.M., Gollasch S., Van der Velde G. Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrates species in Europe // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2002. V. 59. P. 1159–1174.

Bij de Vaate A., Klink A.G. *Dikerogammarus villosus* Sowinsky (Crustacea: Gammaridae) a new immigrant in the Dutch part of the Lower Rhine // Lauterbornia. 1995. H. 20. P. 51–54.

Casellato S., La Piana G., Latella L., Ruffo S. *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) (Crustacea, Amphipoda, Gammaridae) for the first time in Italy // Italian Journal of Zoology. 2006. V. 73. № 1. P. 97–104.

Devin S., Beisel J.N., Bachmann V., Moreteau J.C. *Dikerogammarus villosus* (Amphipoda: Gammaridae): Another invasive species newly established in the Moselle River and French hydrosystems // Annales de Limnologie-International Journal of Limnology. 2001. V. 37. № 1. P. 21–27.

Devin S., Piscart C., Beisel J.N., Moreteau J.C. Ecological traits of the amphipod invader *Dikerogammarus villosus* on a mesohabitat scale // Archiv fur Hydrobiologie. 2003. V. 158. № 1. P. 43–56.

Dick J.T.A., Platvoet D. Invading predatory crustacean *Dikerogammarus villosus* eliminates both native and exotic species // Proceedings of the Royal Society of London – Series B: Biological Sciences. 2000. V. 267. P. 977–983.

Dick J.T.A., Platvoet D., Kelly D.W. Predatory impact of the freshwater invader, *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda) // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2002. V. 59. № 7. P. 1078–1084.

Drobrzycka-Krahel A., Rzemykowska H. First records of Ponto-Caspian gammarids in the Gulf of Gdansk (southern Baltic Sea) // Oceanologia. 2010. V. 52. № 4. P. 727–735.

Grabowski M., Jaïdïewski K., Konopacka A. Alien Crustacea in Polish waters – Amphipoda // Aquatic Invasions. 2007. V. 2. № 1. P. 25–38.

Gruszka P., Woźniczka A. *Dikerogammarus villosus* (Sowinski, 1894) in the River Odra estuary – another invader threatening Baltic Sea coastal lagoons // Aquatic Invasions. 2008. V. 3. № 4. P. 395–403.

Gusev A.A., Guseva D.O., Sudnik S.A. New record of the Ponto-Caspian gammarid *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) in the southeastern part of the Baltic Sea (Kaliningrad oblast, Russia) // Russian Journal of Biological Invasions. 2017. V. 8. № 3. P. 218–225.

Jazdzewski K. Range extension of some gammaridean species in European inland waters caused by human activity // Crustaceana Suppl. 1980. № 6. P. 84–107.

Jazdzewski K., Konopacka A., Grabowski M. Four Ponto-Caspian and one American gammarid species (Crustacea: Amphipoda) recently invading Polish waters // Contribution to Zoology. 2002. V 71. № 4. P. 115–122.

Josens G., Vaate A., Usseglio-Polatera P., Cammaerts R., Chйrot F., Grisez F., Verboonen P., Bossche J.P. Native and exotic Amphipoda and other Peracarida in the River Meuse: new assemblages emerge from a fast-changing fauna // Hydrobiologia. 2005. V. 542. № 1. P. 203–220.

Kley A., Maier G. Life history characteristics of the invasive freshwater gammarids *Dikerogammarus villosus* and *Echinogammarus ischnus* in the river Main and the Main-Donau canal // Archiv fur Hydrobiologie. 2003. V. 156. P. 457–469.

Krieg H.J. Biomonitoring der Amphipodenfauna in der Oberen, Mittleren und Unteren Elbe // ARGE ELBE (Arbeitsgemeinschaft für die Reinhaltung der Elbe). 2002. http://www.arge-elbe/wge/Download/Dtexte.html.

Konopacka A. Inwazyjne skorupiaki obunogie (Crustacea, Amphipoda) w wodach Polski // Przegląd Zoologiczny. 2004. V. 48. P. 141–162.

Leuven R.S.E.W., Van der Velde G., Baijens I., Snijders J., van der Zwart C., Lenders H.J.R., Bij de Vaate A. The river Rhine: a global highway for dispersal of aquatic invasive species // Biological Invasions. 2009. V. 11. P. 1989–2008.

Lods-Crozet B., Reymond O. Bathymetric expansion of an invasive gammarid (*Dikerogammarus villosus*, Crustacea, Amphipoda) in Lake Léman // Journal of Limnology. 2006. V. 65. P. 141–144.

Mayer G., Maas A., Waloszek D. Comparison between the mouthparts of *Gammarus roeseli* and *Dikerogammarus villosus* – an attempt to understand the success of an invader to Lake Constance // In: Abstracts of the XIII International Colloquium on Amphipoda, Tihany, Hungary, 20-25 May 2007 [ed. by Musky, I. B.]. P. 28–29.

Nesemann H., Pöckl M., Wittmann K.J. Distribution of epigean Malacostraca in the middle and upper Danube (Hungary, Austria, Germany) // Miscellanea Zoologica Hungarica. 1995. V. 10. P. 49–68.

Pöckl M. Reproductive potential and lifetime potential fecundity of the freshwater amphipods *Gammarus fossarum* and *G. roeseli* in Austrian streams and rivers // Freshwater Biology. 1993. V. 30. № 1. P. 73–91.

Pöckl M. Strategies of a successful new invader in European fresh waters: fecundity and reproductive potential of the Ponto-Caspian amphipod *Dikerogammarus villosus* in the Austrian Danube, compared with the indigenous *Gammarus fossarum* and *G. roeseli* // Freshwater Biology. 2007. V. 52. P. 50–63.

Tittizer T., Schxll F., Banning M., Haybach A., Schleuter M. (Aquatische Neozoen im Makrozoobenthos der Binnenwasserstrassen Deutschlands // Lauterbornia. 2000. V. 39. P. 1–72.

58. *Eriocheir sinensis* (Milne-Edwards, 1853)

Китайский мохнаторукий краб / Chinese mitten crab

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia; Тип – Членистоногие Arthropoda. Класс – Высшие раки, Malacostraca. Отряд – Десятиногие, Decapoda. Семейство – Varunidae. Вид – Китайский мохнаторукий краб, *Eriocheir sinensis.*

58.1

Основные синонимы. Chinese freshwater edible crab, Shanghai crab, Chinese river crab *Eriocheir sinensis f. acutifrons* Panning, 1939, *Eriocheir sinensis f. rostrata* Panning, 1933, *Eriocheir sinensis f. rotundifrons* Panning, 1939, *Eriocheir sinensis f. trilobata* Panning, 1939, *Grapsus nankin* G.-H. Lin, 1926.

Нативный ареал. Китай: Побережье Желтого моря от провинции Фуцзян на юге до р. Ялуцзян (40° с.ш – граница Китая и КНДР) на севере. Одно из самых известных мест обитания – пресноводное оз. Янчэнху.

Современный ареал. На востоке этот вид встречается на территории от Владивостока до юга Китая, включая Тайвань (Peters, 1933, Panning, 1938). Осенью 2016 г. найден в Хабаровске.

В 1912 г. краб был случайно завезён с балластными водами в Европу из Китая. Расселился в Германии. Этого краба находили на расстоянии 700 км от устья р. Эльбы вверх по течению. В настоящее время ареал *E. sinensis* простирается от Германии к странам Балтии (Польша, Швеция и Финляндии) и к югу – у морских берегов, в эстуариях крупных рек (Эмс, Эльба, Везер, Рейн, Темза, Вид) и связанных с ними озерах в Нидерландах, Бельгии, Франции, Португалии, вплоть до Средиземного моря. Из Средиземного моря он проник в Чёрное море. В России, кроме дальневосточных регионов краба находят у балтийских берегов Калининградской области, в Финском заливе близ Выборга и в Невской губе. Обнаружен в Ладожском и Онежского озерах, реках Вуокса, Нева и Северная Двина, в Белом море. В волжском бассейне он встречается близ г. Саратова и в Рыбинском водохранилище (подробней см. ниже).

Рис. 58.2. Распространение *Eriocheir sinensis* в Евразии. 1 – нативная часть ареала, 2 – места находок, 3 – регионы обитания в России, 4 – другие страны, где присутствует.

Этот вид был завезён в Северную Америку, где отмечен у залива Сан-Франциско (США), в районе Великих озер, близ города Квебек (Канада) и южнее – в Чесапикском заливе близ г. Балтимор (США).

Пути и способы инвазии. Непреднамеренная интродукция. Эти крабы переносятся с балластными водами судов и также присутствуют в обрастаниях корпусов судов (Gollasch, Rosenthal, 2006). Живые китайские мохнаторукие крабы импортируются для аквариумных целей (Gollasch, 2006). Их иногда находят внутри пустых раковин балянусов. Мохнаторукие крабы могут нелегально импортироваться на рынки, т.к. их мясо считается деликатесом.

Китайский мохнаторукий краб относится к катадромным организмам и может мигрировать из моря в реки и озера на огромные расстояния. Впервые за пределами естественного ареала *E. sinensis* был отмечен в 1912 г. в реке Аллер, притоке р. Везер (северо-запад Германии), а 1926–1928 гг. – у немецкого и польского побережья Балтики. В последующие годы краб широко расселился вдоль берегов Северного моря. Французской акватории Средиземного моря он достиг в 1959–1968 гг., создав псевдопопуляцию. В Чёрном море первое появление китайского краба отмечено в 1998 г.

Вероятно, через Кильский канал краб дошел до Балтийского побережья немецкой территории (1926 г.) и до Балтийского побережья польской территории (1928 г., Ojaveer et al., 2007). В Финском заливе, у побережья Финляндии и под Выборгом он был отмечен в 1933 г. Однако, в устье р. Вислы, в Мазурских озерах, в Гданьском и Вислинском заливах этот вид был найден только в 1980-х гг. Вероятно, что с этого же времени китайский мохнаторукий краб обитает и у балтийских берегов Калининградской области. В Невской губе *E. sinensis* впервые был отмечен осенью 1982 г. при отсыпке грунтовой дамбы между поселком Горская и г. Кронштадт (Петряшев В.В., устное сообщение, 1982; Berezina et al., 2011). После этого 18 лет достоверных случаев поимки этого краба в данном районе не было. С 2000-х гг. находки *E. sinensis* в районе г. Санкт-Петербурга участились. Так, в 2000 г. он был пойман в районе поселков Зеленогорск и Ушково, в 2002 г. – в Санкт-Петербургском морском порту и в р. Красненькая (район порта), в 2003 г. – у поселка Горская (у северной части защитных сооружений от наводнений). В этот же период рыбаки-любители находили этого краба и непосредственно в р. Нева. В 1993 г. китайский мохнаторукий краб был пойман у Пухтинских островов в Онежском озере, а в 2006 г. – в Кондопожской губе и Повенецком заливе этого озера. В середине 1990-х гг. он был отмечен в р. Вуокса, впадающей в Ладожское озеро, в 2005 г. в Тайполовском заливе Ладожского озера. В 1998 г. *E. sinensis* был

обнаружен в р. Северная Двина в 20 км от устья (у г. Архангельска), а несколько позже и в дельте этой реки (история расселения по: Березина, Петряшев, 2012). По мнению профессора Петрозаводского госуниверситета Л.П. Рыжкова (устное сообщение, 2006 г.), в Карелию китайский мохнорукий краб мог проникнуть с балластными водами или на днище одного из судов, пришедших из Белого моря.

В бассейне р. Волга китайский мохнаторукий краб впервые был обнаружен в 1970-е гг. в районе г. Саратов; в последующие годы в 1995 и 1996 гг. также в районе Саратова, а в 1995 г. – в Рыбинском водохранилище (Slynko et al., 2002).

В Северную Америку краб проник с Тихоокеанского побережья и, начиная с 1992 г., широко расселился в регионе залива Сан-Франциско – штат Калифорния, США (Cohen, Carlton, 1995). С 1965 по 1994 г. крабов находили в районе Великих озер. В 2004 г. этого краба обнаружили в р. Святого Лаврентия близ г. Квебек (Канада), а в 2005 г. – в Чесапикском заливе близ г. Балтимор, штат Мэриленд (США).

Для вселения *E. sinensis* в новые районы необходимы эстуарии с площадью не мене 200 км^2, а скорость течения воды в реках не должна превышать 1.5 м/с (Березина, Петряшев 2012). Китайские мохнаторукие крабы обычно мигрируют на 350–450 км от мест развития личинок, а с балластными водами судов перевозятся на тысячи километров. Благоприятные условия для развития пелагических личинок зоеа существуют у балтийских берегов Германии и Дании, куда крабы могут мигрировать от мест предыдущего обитания. У берегов европейской части России стабильные, естественно пополняющиеся популяции *E. sinensis* могут сформироваться в Калининградской области, в нижнем течении Северной Двины и сопредельных районах Белого моря (Berezina et al., 2011). В остальных регионах, в частности, в бассейнах рек Невы, Волги и в Каспийском море, из-за значительной удаленности от мест размножения, могут существовать только псевдопопуляции этого краба, поддерживаемые за счет импорта мегалоп и молодых крабов, привносимых с балластными водами судов (Березина, Петряшев, 2012).

Местообитание. Твердые поверхности литорали и сублиторали – камни, макрофиты, прибрежные дюны, песок. Реки, озера, эстуарии, моря. Это эвригалинный и эвритермный вид. Он переносит даже температуру близкую к температуре замерзания воды и низкие концентрации кислорода. Обитает в зонах как умеренного, так и тропического климата. Устойчив к загрязнению среды.

Особенности биологии. *E. sinensis* живет в пресной воде, но для размножения мигрирует в солоноватые воды. Сначала мигрируют самцы, вслед

за ними – самки. Размножаются они поздней осенью или зимой в эстуариях и могут произвести от 250 тысяч до одного миллиона яиц. Оплодотворенная икра обволакивается клейким веществом и находится во время эмбрионального развития внутри оболочки под абдоменом, что обеспечивает ей защиту. Икринки развиваются за счет находящихся в них питательных веществ. Самки в зимний период вынашивают икру глубоко под водой. Вскоре после размножения взрослые крабы погибают. Личинки появляются летом. После вылупления в солоноватой или морской воде личинки в течение одного-двух месяцев ведут планктонный образ жизни. В этот период они проходят семь стадий развития. На этих стадиях начинается перемещение личинок из солоноватых вод в пресные. Продолжительность развития первой непитающейся стадии презоэа составляет минуты, реже часы. После линьки презоэа превращается в зоэа и проходит пять стадий зоэа. После пятой стадии зоэа переходит на стадию глаукотоэ длиной 3–4 мм, которая после метаморфоза развивается до ювенильного краба, который оседает на дно и мигрирует дальше вверх по реке. Достигает половой зрелости краб на 4–5-й годы. Поскольку процесс размножения у крабов очень сложный, то они спариваются только один раз, к концу своей жизни.

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Краб наносит вред аквакультурам, повреждая рыбу в садках, или конкурирует с ней за корм. Он поедает икру лосося, уничтожает растительную пищу местных рыб, разрывает сети и объедает пойманных в сети рыб. Забивает фильтры на водозаборах. Наибольшую тревогу вызывает появление глубоких, до полуметра длиной, нор краба, которые при его массовом размножении полностью разрушают подводные участки берегов и песчаные банки. В Финском заливе, например, это может привести к опасному изменению гидрологического режима и обрушению берегов, особенно вблизи пунктов сброса теплых вод Ленинградской АЭС. Зачастую крабы *E. sinensis* запутываются в рыболовные сети и таким образом вылавливаются. Краб разносит опасную болезнь – рачью чуму. Заражение происходит через зооспоры грибка *Aphanomyces astaci* из семейства оомицеты, которые с помощью двух жгутиков передвигаются от переносчика к хозяину. При заражении нового хозяина зооспора отбрасывает оба жгутика, образует цисту на хозяине и пытается проникнуть во внешний слой кожи. Крабы при этом могут передавать этот патогенного грибка пресноводным ракам (*Astacus astacus* и *A. leptodactilus*), распространяя *A. astaci* и нанося вред аквакультурам этих раков и их природным популяциям.

В Восточной Азии, краб выступает промежуточным хозяином паразита человека – лёгочной двуустки. Мясо краба считается деликатесом. В Китае у крабов этого вида в последние годы наблюдается эпидемия заболевания тремором, вызываемого бактериями из рода *Spiroplasma*. Также, микроспоридии, развивающиеся в эпителиальных клетках гепатопанкреаса, могут приводить к болезни гепатопанкреатического некроза крабов и их высокой смертности (40–50%).

Контроль. Методы минимизации распространения после вселения вида весьма ограничены. Миграционные барьеры и программы искоренения вида показывают ограниченный успех (Gollasch, 2011). Однако некоторые руководящие принципы и регулирующие инструменты могут применяться в тех областях, где вид пока отсутствует. В частности, это относится к мерам управления балластными водами – сокращение сброса балластных вод и очистка корпусов судов. К сожалению, механические, химические и биологические методы борьбы с китайским мохнаторуким крабом не изучены, а контроль с использованием паразитов и/или хищников остается плохо документированным.

Авторы – Березина Н.А., Фенёва И.Ю.

Литература

Березина Н.А., Петряшев В.В. Инвазии высших ракообразных (Crustacea: Malacostraca) в водах Финского залива (Балтийское море) // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 1. С. 2–18.

Berezina N.A., Petryashev V.V., Razinkovas A., Lesutiene J. Alien malacostraca in the eastern Baltic Sea: pathways and consequences. (Bella S. Galil, Paul F. Clark and James T. Carlton (eds). In the Wrong Place // Alien Marine Crustaceans: Distribution, Biology and Impacts Invading Nature – Springer Series in Invasion Ecology, 2011. V. 6. Pt. 3. P. 301–322.

Cohen A.N., Carlton J.T. Biological study: Non-Indigenous aquatic species in a United States estuary: a case study of the biological invasions of the San Francisco Bay and Delta // US Fisheries and Wildlife and National Sea Grant College Program Report PB96-166525, Springfield, Virginia, USA. 1995. 273 p.

Gollasch S., Rosenthal H. The Kiel Canal. In: Gollasch S., Galil B.S. and Cohen A. (eds.) Bridging Divides // Maritime Canals as Invasion Corridors. 2006. 315 p.

Gollasch S. NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet – *Eriocheir sinensis*. – From: Online Database of the European Network on Invasive Alien Species – NOBANIS (www.nobanis.org), 2011. Date of access 19.06.2018.

Ojaveer H., Gollasch S., Jaanus A., Kotta J., Laine A., Minde A., Normant M., Panov V. Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* in the Baltic Sea – a supply-side invader? // Biol. Invasions. 2007. V. 9. Is. 4. P. 409–418.

Panning A. The chinese Mitten Crab. Smithsonian Rep., 1938. P. 361–375.

Peters N.B. Lebenskundlicher Teil // Peters N. and Panning A. (eds.), Die chinesische Wollhandkrabbe (*Eriocheir sinensis* H. Milne-Edwards) in Deutschland. Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft mbH, 1933. P. 59–156.

Slynko Y.V., Korneva L.G., Rivier I.K., Shcherbina K.H., Papchenkov V.G., Orlova M.I., Therriault T.W. Caspian-Volga-Baltic invasion corridor // In: Leppäkoski E., Olenin S. and Gollasch S. (eds). Alien species in European waters. Dordrecht-Boston-London: Kluwer Publishers, 2002. P. 339–411.

59. *Gammarus tigrinus* Sexton, 1939

Тигровый гаммарус / Tiger shrimp

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia. Тип – Членистоногие, Arthropoda. Класс – Высшие раки, Malacostraca. Отряд – Бокоплавы, Amphipoda. Семейство – Гаммариды, Gammaridae. Вид – Гаммарус тигровый, *Gammarus tigrinus.*

Основные синонимы. Синонимов нет. Самцов тигрового гаммаруса легко отличить по длинным «кудрявым» щетинкам на антеннах 2 и переоподах. Уропод 3 длинный и сетчатый. Самки не такие волосатые. Тело живых взрослых животных обычно имеет характерные темные поперечные («тигровые») полосы.

Нативный ареал. Эстуарии атлантического побережья Северной Америки.

Современный ареал. От восточных берегов США и Канады расселился на атлантическое побережье Европы: Северное и Балтийское моря, западное побережье Великобритании (Шотландия, Кельтское море), Испании и Франции (Бискайский залив). Страны: Финляндия, Эстония, Латвия, Литва, Польша, Великобритания, Бельгия, Франция, Нидерланды, Германия, Россия. В России – Калининградский (Вислинский) залив, Финский залив вдоль северного и южного побережий российской акватории, включая Выборгский залив, Лужская и Копорская губы, эстуарий р. Невы.

Пути и способы инвазии. В эстуарии р. Невы *G. tigrinus* отмечен впервые в 2005 г. и, скорее всего, был привезен с балластными водами судов из других районов Балтийского моря (Berezina, 2007), где отмечался уже с 1975 г. Этот рачок быстро освоил весь эстуарий в 2006–2009 гг. Примерная скорость расселения *G. tigrinus* вдоль побережья составила около 100 км в год. В 2011–2018 гг. *G. tigrinus* был отмечен в Лужской и Копорской губах (в южной части) и, по-прежнему, вдоль северного побережья Российской акватории Финского залива, включая Выборгский залив. В пресной Невской губе *G. tigrinus* встречается локально – на юге у дамбы комплекса защиты г. Санкт-Петербурга от наводнений.

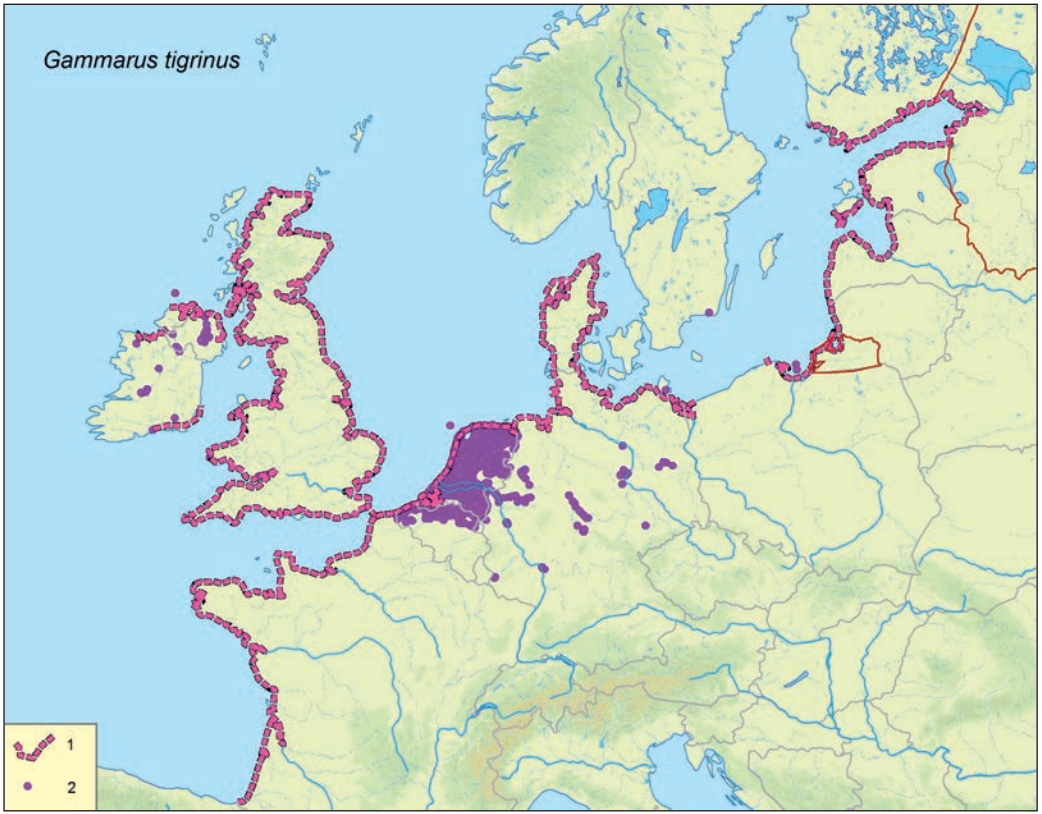


Рис. 59.2. Инвазионная часть ареала *Gammarus tigrinus* 1 – берега морей, в которых обитает вид; 2 – места находок по GBIF (Occurrence records – https://doi.org/10.15468/dl.mi1cmc).

Распространяется с балластными водами судов. Перевозился намеренно как корм для рыб и вселялся человеком случайно. *G. tigrinus* был впервые описан в 1931 г. в Великобритании. Он был найден в 1955 г. в пресных водах Северной Ирландии, куда попал предположительно с балластом военно-морских кораблей в период Первой мировой войны. Широкое распространение *G. tigrinus* получил во внутренних европейских водоемах после того, как его в 1957 г ввезли в качестве кормового объекта для рыбы из солоноватого озера в Великобритании в сильно загрязненные реки Верра и Везер в Германии, где нативные виды амфипод исчезли, а в 1960 г. из пресного оз. Лох-Ней в Северной Ирландии в оз. Эйсселмер (Ijsselmeer) в Нидерландах. Интродукция *G. tigrinus* в Нидерландах, по-видимому, произошла из-за неосмотрительного выпуска особей этого вида, привезенных из Северной Ирландии для лабораторных экспериментов. Хотя балластные воды также рассматривали в качестве возможного вектора, североирландское происхождение голландской популяции *G. tigrinus* было позднее подтверждено молекулярно-генетическими исследованиями (Kelly et al., 2006). Изучение путей инвазии между источником и интродуцированными популяциями *G. tigrinus* с использованием молекулярно-филогеографического подхода показало, что наиболее расходящиеся клады встречаются на Британских островах и в континентальной Европе, и происходят они из устьев р. Святого Лаврентия (Сент-Лоуренс) и канала Чесапик-Делавэр. Его распространение в Нидерландах наблюдалось на протяжении многих лет, и второе вторжение этого вида сюда произошло из немецких рек примерно в 1991 г. В 1991 г. *G. tigrinus* был найден в р. Мозель (Германия) между Шенгеном и Вассербилигом. Первая находка в Бельгии около Антверпена датируется 1995 г. Он был обнаружен в Бретани (Франция) впервые в 2005 г, где затем широко распространился. Скорость расселения *G. tigrinus* зависит от интенсивности судоходства – в реках Бретани составила 17.7 км в год, а в р. Рейн – 40 км в год. Появление *G. tigrinus* в Американских Великих озерах, где он впервые был обнаружен в 2001 г., также считается результатом человеческого вмешательства, и, возможно, привоза с судами из Европы.

В Балтийском море *G. tigrinus* был впервые обнаружен в Шлей-фьорде (1975), а в 1994 г. – в районе Мекленбурга и устья Одера. Вскоре он распространился по всему побережью Балтийского моря в северо-восточной Германии. В 1994 г. он также был зарегистрирован в польских водах: в Щецинской и Вислинской лагунах (Grabowski et al., 2007), хотя, по-видимому, он присутствовал в пресных водоемах Польши уже с 1988 г. В начале 2000-х гг. этот вид достиг Пуцкого и российской части Вислинского (Калининградского) заливов (Ezhova et al., 2005). В 2002 г. Калининградс-

кий залив был восточной границей его ареала в Балтийском море. Тем не менее, уже в 2003 г. *G. tigrinus* был найден в Рижском заливе и у берегов Финляндии в Финском заливе, а затем в 2004 г. – в Куршском заливе и 2005 г. – в эстуарии р. Невы (Березина, Петряшев, 2012).

Местообитание. Этот вид эвригалинный. Встречается при солености до 25‰ (Kelly et al., 2006). В Европе *G. tigrinus* стал членом бентического сообщества во многих пресноводных системах. Вид известен из немецких пресных вод с высоким содержанием ионов калия и соли (> 380 ммоль$^{-1}$), что делает его более успешным в загрязненных солью реках, чем других амфипод, в том числе его конкурента *Gammarus pulex*. Он также относительно толерантен к низким концентрациям кислорода, высокой щелочности, к высоким температурам до 32–34 °C, pH в диапазоне 6–10 и эвтрофикации. Обитает в пресных условиях: реках и мелководных озерах в литорали, но может колонизировать места с глубиной до 20 м. В озере Гурон он встречается на мелководных участках с илистым песком или среди макрофитов. В Польше *G. tigrinus* поселяется в искусственно осолоненных (из-за стоков угольных шахт) притоках крупных рек (Верхняя Висла), где достигает высокой численности (Lewin et al., 2018). Таким образом, были созданы новые местообитания для этого вида, что увеличивает успех его инвазии в Европе.

Особенности биологии. *G. tigrinus,* как и все бокоплавы, раздельнополый. Взрослые самцы немного крупнее самок (12–14 мм и 10–12 мм, соответственно). Размножение подробно изучалось в Нидерландах М.Р. Чамберсом (Chambers, 1977). Половой зрелости самки тигровых гаммарусов достигают при размере чуть более 4 мм, когда у них уже формировались яйцеклетки. Такого размера они достигают за 40 дней при температуре 10 °C и за 27 дней при 20 °C. При летних температурах самки становятся половозрелыми примерно за 4 недели, и у них обычно отмечается три нерестовых пика (июль, август, октябрь) за год. Количество яиц в выводковой сумке зависит от размера самки и может максимально достигать 95 яиц на самку, а средний размер кладки – 20 яиц/самку (Grabowski et al., 2007).

Самки начинают откладывать яйца в марте или апреле, а размножение прекращается в октябре-ноябре. Спаривание продолжается обычно несколько дней. Самцы схватывают самок в характерной прекопуляционной позе и держат, пока не произойдет оплодотворение. Самец располагается на спинной стороне самки, удерживаясь подклешнями за передний край ее первого и за задний край ее пятого свободного грудного сегмента в ожидании ее линьки. После линьки самки самец передвигается под ее брюшную сторону, складывает вместе свои передние брюшные ножки, несколько раз просовывает их между задними пластинками ее выводко-

вой сумки и в то же время выделяет из половых отверстий сперму. При помощи передних брюшных ножек сперма переносится в выводковую сумку, куда через 1.5–4 ч откладываются яйца, которые здесь же оплодотворяются.

Находящиеся еще в яйцевых оболочках зародыши бокоплавов на стадии органогенеза изогнуты на брюшную сторону. У молодых рачков присутствуют все грудные конечности, т.е. стадии манка у бокоплавов нет. Молодые рачки (неонаты) обычно через 9–20 суток покидают выводковую сумку матери. Длительность инкубационного периода зависит от температуры. При 21 °С продолжительность развития зародышей в выводковой сумке составляет 9 дней, а при 10 °С – 20 дней.

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. *G. tigrinus* часто доминирует в сообществах и плотность населения может быть чрезвычайно высокой, более 20 000 экз./м^2 (Chambers, 1977). При высоких плотностях он может повреждать рыболовные снасти. Несколько видов рыб, в том числе речной окунь, трёхиглая колюшка и угорь, питаются тигровым граммарусом. *G. tigrinus* является промежуточным хозяином для паразита угря *Paratenuisentis ambiguus* (Van Cleave, 1921) и вторым промежуточным хозяином для дигенеи *Maritrema subdolum* Jägerskiöld, 1909.

Вид всеядный. В условиях Финского залива, частота встречаемости животной и растительной пищи у тигрового гаммаруса менялась с размерами тела рачков, а детрит присутствовал в кишечниках всех изученных особей. Детрит и растительная пища (водоросли) – основа питания молоди амфипод *G. tigrinus,* составляя более 80% всех пищевых компонентов. Взрослые особи (>7 мм) помимо детрита и растительных остатков включали в рацион и животную пищу – мелких ракообразных, олигохет, личинок насекомых. Встречаемость животной пищи в рационе амфипод возрастет с увеличением длины тела. Так, у 78% особей *G. tigrinus* длиной тела 7–12 мм в кишечниках отмечена растительная пища, а 48–60% особей крупнее 13 мм питались в основном беспозвоночными: олигохетами, хирономидами и ракообразными. При этом по результатам анализа стабильного изотопа азота (δ^{15}N**)** взрослые амфиподы *G. tigrinus* имели смешанный характер питания на всем протяжении жизни. В случае хищничества вселенец *G. tigrinus* особенно агрессивен по отношению к местным амфиподам.

Конкурируя за пищу, *G. tigrinus* может вытеснять местные виды гаммарид и даже мизид. Так, в Вислинском заливе (Балтийское море) тигровый гамарус заменил аборигенные виды гаммарусов *G. duebeni* и *G. zaddachi*. При взаимодействии с видами со сходными жизненными стратегиями проявляется действие принципа конкурентного исключения. Явления эколо-

гического разобщения характерны для взаимодействий олигогалинных и пресноводных амфипод, в результате чего амфиподы пресноводного комплекса переселяются в верхние участки рек. При взаимодействиях солоноватоводного *G. tigrinus* и пресноводного *G. pulex* вытеснение первого вида вторым происходило в пресных водах с низкой минерализацией, а второго вида первым – в олигогалинных и пресных водах с высокой минерализацией. Кроме того, паразиты могут опосредовать взаимное хищничество среди местных и вторгающихся видов, и, тем самым, облегчить процесс вторжения. Например, у местной амфиподы *Gammarus duebeni celticus* выявлен паразит – микроспоридии *Pleistophora sp.* с частотой заражения 0–90%. Однако этот паразит не заражает вселенца *G. tigrinus* и проявляет загадочную вирулентность. Паразит не вызывает гибели хозяина в популяциях одного вида, но при взаимодействии коренных и вторгающихся видов амфипод, способствует вытеснению первых (MacNeil et al., 2003).

Контроль. Для успешного выявления и контроля этого вида в российских водоемах должен быть организован эффективно функционирующий экологический мониторинг видов-вселенцев, контроль балластных вод и случайного ввоза животных (живых образцов). С 1998 г. Зоологическим институтом РАН начаты и продолжаются в настоящее время ежегодные исследования видов-вселенцев в российской части Финского залива.

Увеличение доли видов-вселенцев в Балтийском море в XX–XXI вв., прежде всего, обусловлено как природной видовой бедностью водоема, так и его текущим антропогенным эвтрофированием. Увеличивающийся уровень биогенов азота и фосфора и первичной продукции экосистемы делает ее более продуктивной и способствует успеху видов-вселенцев.

Авторы: Березина Н.А., Петросян В.Г.

Литература

Березина Н.А., Петряшев В.В. Инвазии высших ракообразных (Crustacea: Malacostraca) в водах Финского залива (Балтийское море) // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2012. № 1. С. 2–18.

Berezina N.A. Expansion of the North American amphipod *Gammarus tigrinus* Sexton, 1939 to the Neva Estuary (easternmost Baltic Sea) // Oceanologia. 2007. V. 49. № 1. P. 129–135.

Chambers M.R. The population ecology of *Gammarus tigrinus* (Sexton) in the reed beds of the Tjeukemeer // Hydrobiologia. 1977. V. 53. № 2. P. 155–164.

Ezhova E., Żmudziński L., Maciejewska K. Long-term trends in the macrozoobenthos of the Vistula Lagoon, southeastern Baltic Sea: species composition and biomass distribution // Bulletin of the Sea Fisheries Institute. 2005. V. 164. № 1. P. 55–73.

Grabowski M., Bacela K., Konopacka A. How to be an invasive gammarid (Amphipoda: Gammaroidea) – comparison of life history traits// Hydrobiologia. 2007. № 590. P. 75–84.

Kelly D.W., Muirhead J.R., Heath D.D., MacIsaac H.J. Contrasting patterns in genetic diversity following multiple invasions of fresh and brackish waters // Molecular Ecology. 2006. V. 15. № 12. P. 3641–3653.

Lewin I, Halabowski D., Rymarski Z. The first records of the occurrence of a North American invader *Gammarus tigrinus* Sexton, 1939 in the tributaries of the upper Vistula River // Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems. 2018. https://doi.org/10.1051/kmae/2018021.

MacNeil C., Dick J.T.A., Hatche M.J., Terry R.S., Smith J.E., Dunn A.M. Parasite-mediated predation between native and invasive amphipods // Proceedings of the Royal Society. 2003. V. 270. P. 1309–1314.

60. *Monocorophium acherusicum* (Costa, 1853)

Систематическое положение: Царство – Животные. Animalia. Тип – Членистоногие, Arthropoda. Класс – Высшие раки, Malacostraca. Отряд – Бокоплавы, Amphipoda. Семейство – Корофииды, Corophiidae. Вид – *Monocorophium acherusicum.*

Основные синонимы. Названий на русском и английском языках нет; *Podocerus cylindricus* Say, 1818; *Audouinia acherusica* Costa in Hope, 1851; *Corophium acherusicum* Costa, 1853; *Corophium cylindricum* (Say, 1818) (в Smith, 1873 согласно Stebbing, 1914); *Corophium contractum* Stimpson, 1855 (согласно Stebbing, 1914); *Corophium bonelli* H. Milne Edwards, 1830 и *Corophium crassicorne* Bruzelius, 1859 (в Совинский, 1880 согласно Cranford, 1937), *Corophium bonnellii* (H. Milne Edwards, 1830) (в Barnard, 1932 согласно Cranford, 1937); *Corophium quadriceps* Dana, 1852 (согласно Stebbing, 1914); *Corophium crassicorne* Bruzelius, 1859 (в Hoek, 1879 согласно Cranford, 1937).

Нативный ареал. По последним данным предполагается, что нативным ареалом этой амфиподы является атлантическое побережье Северной Америки, включая находки в Кубе и Пуэрто-Рико (Stebbing, 1906; Shoemaker, 1934). Криптогенным вид считается на атлантическом побережье Европы и Африки, а в остальных местах обитания – инвазионным (Albano et al., 2018). Вид был впервые упомянут в 1851 г. (Costa in Hope, 1851) и затем описан в 1853 г. по материалам, собранным в оз. Фузаро, отделенного от Тирренского моря узкой полосой суши (провинция Неаполь, Италия, бассейн Средиземного моря) (Costa, 1853). Однако предполагается, что первые находки этого виды были сделаны на атлантическом побережье Северной Америки, которые были в то время идентифицированы как *Podocerus cylindricus* Say, 1818 (Shoemaker, 1934).

Современный ареал. Вид – космополит. Распространен в умеренных, субтропических и тропических регионах. Обитает в бассейнах Атлантического, Тихого и Индийского океанов. На атлантическом побережье Се-

Рис. 60.2. Распространение *Monocorophium acherusicum* в Евразии. Места находок по: 1 – GBIF (Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.5fmj0z), 2 – Albano et al., 2018 с дополнениями (см. текст).

верной Америки *M. acherusicum* отмечен в Канаде, США и Мексике. В Европе на атлантическом побережье он встречается на территории от Испании до Великобритании (Шотландии). Зарегистрирован у берегов Дании в проливах Большой и Малый Бельт, дальше в Балтийское море вид не заходит. *M. acherusicum* населяет бассейн Средиземного моря, в том числе Чёрное море (Турция, Россия, Болгария). Обнаружен на островах Атлантического океана – Азорских, Канарских, Фолклендских, Куба и Пуэрто-Рико. У атлантического побережья Африки он обитает от Марокко до Сенегала, в Кот-д'Ивуаре, Намибии и ЮАР, у атлантического побережья Южной Америки – в Венесуэле, Бразилии и Аргентине. В пределах Индийского океана встречается в ЮАР, Танзании, Пакистане, Индии, Австралии и на островах Крусадай и Маврикий. В Тихом океане зарегистрирован у берегов Австралии, Новой Зеландии, Чили, Перу, Таиланда, Китая, Кореи, Японии, России, Канады, США, Мексики и Гавайских островов. Находки этого вида на Аляске и в других районах на широтах выше 60° с.ш. в настоящее время считаются сомнительными.

В России он отмечен у побережья Крыма. На востоке страны известен у берегов Японского моря, включая залив Петра Великого, и на восточном шельфе Сахалина (подробней ниже).

Пути и способы инвазии. *M. acherusicum* относится к группе амфипод, строящих трубки (tube-building amphipod). Распространение вида осуществляется в основном балластными водами (Albano et al., 2018).

Первые находки в криптогенной части ареала были сделаны на атлантическом побережье Евразии и Средиземном море, во второй половины XIX в. и первой половине XX в. В Атлантическом океане у берегов Европы вид был обнаружен в водах: Нидерландов – 1879 г. (Hoek, 1879), Франции – 1887 г. (Chevreux, 1900), Испании и Португалии (Chevreux, 1911), Великобритании (Шотландия) – 1913 г. (Walker, 1914) и в Средиземном море: Италии – 1851 г. (Costa in Hope, 1851), России – 1878 г. (Совинский, 1880), Турции – 1892–1893 гг. (Совинский, 1887), Алжира и Туниса – 1908 г. (Chevreux, 1908), Египта и Франции – 1911 г. (Chevreux, 1911). Формирование инвазионной части ареала шло по разным направлениям и, судя по всему, интродукции были неоднократными. Первая регистрация в инвазионной части ареала установлена в Тихом океане и датируется серединой XIX в.: Япония – 1855 г. (Stimpson, 1855), затем в Китае (Гонг Конг) – 1906 г. (Stebbing, 1906). В это время вид также проникает в Суэцкий канал (Египет), где его обнаруживают у г. Суэц в 1909 г. (Walker, 1909).

Во второй половине XX в. и начале XXI в. освоение прибрежных акватории Евразии продолжилось. Первые находки *M. acherusicum* в новых регионах датируются следующим образом. Тихий океан у берегов Евра-

зии: Россия – 1970 г. (Зевина и др., 1975), Южная Корея – 1981 г. (Hong, 1983), Таиланд – 1994 г. (Angsupanich, Kuwabara, 1999). Атлантический океан у берегов Европы: Ирландия – 2007 г. (Daniels et al., 2009), Германия – 2009 г. (Schückel et al., 2010), Дания (проливы Большой и Малый Бельт) – 2012 г. (HELCOM, 2012) и в Средиземном море: Греция – 1976 г. (Stefanidou, Voultsiadou-Koukoura, 1995), Болгария – 2012 г. (Uzunova, 2012). Индийский океан: Индия – 1970 (Sivaprakasam, 1970), Пакистан – 1976 г. (Ahmad, 1976 цит. по: Kazmi, Khatoon, 2016). Дальнейшее распространение *M. acherusicum* возможно вдоль тихоокеанского побережья Евразии на север от Японского моря, а также вероятно проникновение в Азовское море.

Впервые о находке *M. acherusicum* в России в районе Карадага у Керченского полуострова (Чёрное море) упоминают Н.М. Милославская и В.Л. Паули (1931). Однако есть мнение (Cranford, 1937 и др.), что еще раньше (в 1878 г.) эта амфипода была поймана в Севастопольской бухте В. Совинским (1880). С последней трети XX в. вплоть до настоящего времени находки у побережья Крыма не редкость (Маккавеева, 1972; Евстигнеева и др., 2015 и др.). В Японском море у берегов России вид был впервые обнаружен в 1970 г. (Зевина и др., 1975). После этого он активно распространился в акватории залива Петра Великого (Будникова, 2001; Белогурова, Звягинцев, 2006 и др.) и найден на восточном шельфе Сахалина (Будникова, Савко, 2002). Авторы (А.А. Гусев, Д.О. Гусева) обнаружили эту амфиподу в бухте Большой Камень, Уссурийский залив, Залив Петра Великого в 2017 г.

Местообитание. *M. acherusicum* населяет эстуарные экосистемы и встречается в обрастаниях как на мягких грунтах, так и на твердых (Bousfield, 1973). в приливо-отливных районах всех континентов, кроме Антарктиды. Населяет глубины от 0 до 20 м, иногда их можно обнаружить на глубинах до 90 м (Chevreux, 1911; Tasso et al., 2018 и др.). Живут при температуре воды от 0 °C до 30 °C и солености 5–38‰, однако предпочитают соленость выше 20‰ (Lee et al., 2003; Peterson, Vaysierres, 2010 и др.).

Особенности биологии. *M. acherusicum* – это небольшие амфиподы с размерами тела до 4–6 мм (Bousfield, 1973; Onbe, 1966). Продолжительность жизни до 12 месяцев (Joeng et al., 2006). Эти амфиподы строят трубки, в которых живут, выделяя похожие на шелк нити, к которым прикрепляются частицы детрита и осадка (Barnard et al. 1988). Трубки прикреплены к грунту или любым иным поверхностям, включая вертикальные: утесы, камни, сваи, понтоны, поплавки, буи, веревки, сети, корпуса судов, ракушки, высшая водная растительность, гидроиды, водоросли и губки (Barnard, 1958; Crawford, 1937; Onbe, 1966 и др.). *M. acherusicum* ведут малоподвижный образ жизни в дневное время, но способны плавать и пе-

реходить к планктонному образу жизни в ночное время, после сильного шторма или усиленного речного стока (Grabe, 1996). Амфиподы выходят из своего укрытия в поисках пищи и для спаривания. Они довольно активно мигрируют, так как одними из первых появляются на новых субстратах (Barnard, 1958). Питаются фитопланктоном и органическим детритом и, возможно, способны поедать донные микроводоросли с поверхности грунта и пастись на нитчатых эпифитных водорослях, которые развиваются на морских водорослях (Bousfield, 1973). Основными хищниками являются рыбы (Amundred et al., 2015; Onbe, 1966), возможно, крабы и креветки.

M. acherusicum – раздельнополые животные (Bousfield, 1973). Самки, как правило, крупнее самцов и могут достигать длины 6 мм против 4.5 мм у самцов (Onbe, 1966; Bousfield, 1973). В умеренном климате размножение сезонное с мая по сентябрь (Bousfield, 1973) или круглогодичное в южных районах, но более частое и начинается с меньших размеров тела самки (летом 2.2 мм, зимой 3.0 мм). Количество яиц и эмбрионов в выводковой камере самок с одной стороны связано с размером тела, 2–4 яйца у самых маленьких самок и 60–-70 яиц у крупных самок длиной 6 мм, с другой, с высокой индивидуальной вариабельностью. Молодь, выходящая из выводковой камеры самок, по своему строению полностью похожа на взрослые особи и способна к самостоятельной жизни. На процесс размножение оказывает значительное влияние температура воды. Так при высоких температурах летом процесс размножения снижается, а в холодный сезон года в умеренной зоне – прекращается (Onbe, 1966).

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. *M. acherusicum* широко распространенный вид-обрастатель. Создавая высокие плотности поселений на искусственных субстратах, он разрушительно влияет на трубопроводы, корпуса судов, доковые сооружения и объекты аквакультуры (Crawford, 1937; Barnard, 1958; Onbe, 1966). Он является важным потребителем фитопланктона, бентических и эпифитных микроводорослей, а с другой стороны – значимым объектом питания прибрежных рыб. Является экосистемным инженером, создает среду обитания, которую используют другие организмы. В пределах плотных поселений корофиумов затруднено проникновение в толщу грунта представителей инфауны (Barnard, 1958). В Японии обрастание *M. acherusicum* негативно повлияло на культуры водорослей и устриц (Onbe, 1966). Высокая плотность корофиид может оказать воздействие на стабильность донных отложений и увеличить скорость их эрозии в устьях рек (Talman et al., 1999).

Контроль. Поскольку вид распространяется с балластными водами и на корпусах судов, то для сдерживания распространения корофиид необходимо вести мониторинг в портах Японского, Охотского, Чёрного и Азов-

ского морей, контроль и обезвреживание балластных вод, а также сбрасывать балластные воды в открытой части океана. Необходимо контролировать прибрежный туризм, чтобы предотвратить случайные интродукции на свободные от *M. acherusicum* прибрежные территории. Среди важных аспектов управления и контроля – создание карт размещения *M. acherusicum и* разработка специальной программы мониторинга. В настоящее время методы биологической и химической борьбы с данным видом не разработаны.

Авторы: Гусев А.А., Гусева Д.О., Петросян В.Г.

Литература

Белогурова Л.С., Звягинцев А.Ю. Динамика мейо- и макрофауны обрастания в условиях хронического антропогенного загрязнения (бухта Золотой Рог, Японское море) // Известия ТИНРО. 2006. Т. 144. С. 331–350.

Будникова Л.Л. Бентосные амфиподы (Crustacea: Amphipoda) в юго-западной части залива Петра Великого // Экологическое состояние и биота юго-западной части залива Петра Великого и устья реки Туманной. Владивосток: Дальнаука, 2001. Т. 2. С. 98–109.

Будникова Л.Л., Савко Т.Ю. Состав и распределение амфипод (Amphipoda-Gammaridea) на мягких грунтах возле острова Фуругельма (Японское море, залив Петра Великого) // Известия ТИНРО. 2002. Т. 130. С. 481–494.

Евстигнеева И.К., Гринцов В.А., Лисицкая Е.В., Макаров М.В., Танковская И.Н. Биоразнообразие сообществ макрофитов бухты Казачья (Севастополь, Чёрное море) // Бюллетень московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. 2015. Т. 120. В. 6. С. 51–64.

Зевина Г.Б., Каменская О.Е., Кубанин А.А. Вселенцы в обрастаниях Японского моря // Комплексные исследования природы Океана. М.: Изд-во МГУ, 1975. Т. 5. С. 240–249.

Маккавеева Е.Б. Биоценоз неприкрепленной формы филлофоры // Экологические исследования донных организмов. Биология моря. Киев: Наукова Думка, 1972. В. 26. С. 109–125.

Милославская Н.М., Паули В.Л. Таблицы для определения бокоплавов (Amphipoda, Gammaroidea) Чёрного и Азовского морей // Труды Карадагской биологической станции. 1931. В. 4. С. 53–87.

Совинский В. Об амфиподах Севастопольской бухты // Записки Киевского Общества Естествоиспытателей. 1880. Т. 6. Ч. 1. В. 1. С. 87–136.

Совинский В. Высшие ракообразные (Malacostraca) Босфора, по материалам собранным доктором А.А. Остроумовым в 1892 и 93 гг. // Записки Киевского Общества Естествоиспытателей. 1897. Т. 15. В. 2. С. 447–519.

Ahmed J. On some amphipods of Karachi coast // Record Zoological Survey of Pakistan. 1976. V. 8. P. 27–36.

Albano M.J., Rumbold C., Chiesa I.L., Vazquez G., Spivak E.D., Obenat S.M. DNA barcode, taxonomic a ecological identification of the invasion amphipod *Monocorophium acherusicum* (Costa, 1851) // New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research. 2018. Published online: 10 May 2018. P. 1–18. https://doi.org/10.1080/00288330. 2018. 1469514.

Amundrud S.L., Srivastava D.S., O'Connor M.I. Indirect effects of predators control herbivore richness and abundance in a benthic eelgrass (*Zostera marina*) mesograzer community // Journal of Animal Ecology. 2015. V. 84 № 4. P. 1092–1102.
Angsupanich S., Kuwabara R. Distribution of macrobenthic fauna in Phawong and U-Taphao canals flowing into a lagoonal lake, Songkhla, Thailand // Lakes & Reservoirs: Resaerch and Management. 1999. V. 4. № 1–2. P. 1–13.
Barnard J.L. Amphipod crustaceans as fouling organisms in Los Angeles-Long Beach Harbors, with reference to the influence of seawater turbidity // California Fish and Game. 1958. V. 44. № 2. P. 161–170.
Barnard J.L., Thomas J.D., Sandved K.B. Behavior of gammaridean Amphipoda: *Corophium*, *Grandidierella*, *Podocerus*, and *Gibberosus* (American Megaluropus) in Florida // Crustaceana. 1988. V. 13. Suppl. P. 234–244.
Barnard K.H. Amphipoda // Discovery Reports. 1932. V. 5. 326 p.
Bousfield E.L. Shallow water gammaridean Amphipoda of New England. Ithaca: Cornell Univ. Press, 1973. 312 p.
Chevreux E. Amphipodes provenant des campagnes de "l'Hirondelle" 1885-1888 // Resultats des campagnes scientifiques du Prince Albert I de Monaco. 1900. Fascicule 16. 195 p.
Chevreux E. Sur trois nouveaux amphipodes mediterraneens appartenant au genre *Corophium* Latreille // Bulletin de la Société Zoologique de France. 1908. V. 33. P. 69–75.
Chevreux E. Campagnes de la "Melita". Les amphipodes d'Algérie et de Tunisie // Mémoires de la Société Zoologique de France. 1911. V. 23. № 3–4. P. 145–285.
Costa A. Relazione sulla memoria del Dottor Achille Costa, di Ricerche su' Crostacei Amphipodi del Regno di Napoli // Rendiconto della Societá Reale Borbonica. Accademia delle Scienze. 1853. Nouva Serie. An. 2. P. 167–178.
Crawford G. A review of the amphipod genus *Corophium*, with notes on the British species // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 1937. V. 21. № 2. P. 589–630.
Daniels L.C., Holmes J.M.C., Wilson J.G. *Paradoxostoma angliorum* (Crustacea: Ostracoda) and *Monocorophium acherusicum* (Crustacea: Amphipoda), new to Ireland from Malahide Marina, Co. Dublin // The Irish Naturalist' Journal. 2009. V. 30. Part 1. P. 32–34.
Grabe S.A. Composition and seasonality of nocturnal peracarid zooplankton from coastal New Hampshire (USA) waters, 1978-1980 // Journal of Plankton Research. 1996. V. 18. № 6. P. 881–894.
HELCOM. Checklist of Baltic Sea Macro-species // Baltic Sea Environment Proceedings. 2012. №. 130. 203 p.
Hoek P.P.C. Carcinologisches, Grossthentheils gearbeitet in der zoologischen Station der niederlandischen zoologischen Gesellschaft // Tijdschrift der Nederlandsche Dierkundige Vereeniging. 1879. V. 4. P. 97–161.
Hong J.S. Tree tube-building amphipods from experimental plates in Deukryang Bay in the Southern coast Korea // Korean Journal of Zoology. 1983. V. 26. № 2. P. 135–153.
Hope F.G. Catalo dei Crostacei Italiani e di Molti Altri del Mediterraneo. Napoli: Stabilimento Tipografico di Fr. Azzolini, 1851. № 10. 48 p.
Joeng S.-J., Yu O.-H., Suh H.L. Secondary production of *Monocorophium acherusicum* (Amphipoda, Corophiidae) in a seagrass bed (*Zostera marina*) // Journal of Fishiries Science and Technology. 2006. V. 39. Spec. Iss. P. 236–241.
Kazim Q.B., Khatoon N.A compendium of crustaceans of Pakistani waters living in partnership. Concise compilation of symbiotic crustaceans of Pakistan with all necessary

information (with a chapter on IIOE samples). Saarbrücken: LAP LAMBERT Academic Publishing, 2016. 350 p.
Lee J.-S., Lee K.-T., Kim D.-H., Kim Ch.-K., Lee J.-H., Park K.-H., Park G.-S. Application of indigenous benthic amphipods as sediment toxicity testing organisms // Ocean Science Journal. 2005. V. 40 № 1. P. 17–24.
Onbe T. Observations on the tubicolous amphipod, *Corophium acherusicum*, in Fukuyama harbor area // Journal of the Faculty of Fisheries and Animal Husbandry of Hiroshima University. 1966. V. 6. № 2. P. 323–338.
Peterson H.A., Vayssieres M. Benthic assemblage variability in the upper San Francisco estuary: A 27-year retrospective // San Francisco Estuary and Watershed Science. 2010. V. 8. № 1. P. 1–27.
Schückel U., Schückel S., Beck M., Liebezeit G. New range expansion of *Caprella mutica* Schurin, 1935 (Malacostraca: Caprellidae) to the German coast, North Sea // Aquatic Invasions. 2010. V. 5. Suppl. 1. P. 85–89.
Shoemaker C.R. The amphipod genus *Corophium* on the east coast of America // Proceedings of the Biological Society of Washington. 1934. V. 47. P. 23–32.
Sivaprakasam T.E. Amphipoda from the east coast of India. 2. Gammaridea and Caprellidea // Journal of the Bombay Natural History Society. 1970. V. 67. № 2. P. 153–170.
Smith S.I. Crustacea // Report on the South coast of New England in 1871 and 1872. 1873. Part 1. P. 545–580.
Stebbing T.R.R. Amphipoda. I. Gammaridea // Das Tiereich. 1906. Lieferung 21. 806 ss.
Stebbing T.R.R. Crustacea from the Falkland Islands collected by Mr. Rupert Vallentin // Proceedings of the Zoological Society of London. 1914. Part. 2. P. 341–378.
Stefanidou D., Voultsiadou-Koukoura E. An account of our knowledge of the amphipod fauna of the Aegean Sea // Crustaceana. 1995. V. 68. № 5. P. 597–615.
Stimpson W. Descriptions of some of the new marine invertebrate from the Chinese and Japanese Seas // Proceedings of the Academy of Natural Sciences, Philadelphia. 1855. V. 7. № 10. P. 375–384.
Talman S., Bite S.J., Holloway M., McArthur M., Ross D.J., Storey M. Impacts of some introduced marine species found in Port Phillip Bay / Eds. C.L. Hewitt, M.L. Campbell, R.E. Thresher, R.B. Martin Marine biological invasions of Port Phillip Bay, Victoria // Center for Research on Introduced Marine Pests, CSIRO Marine Research. Hobart: 1999. Technical Report No 20. P. 261–274.
Tasso V., El Haddad M., Assadi C., Canales R., Aguirre L., Vélez-Zuazo X. Macrobenthic fauna from an upwelling coastal area of Peru (Warm Temperate South-eastern Pacific province – Humboldtian ecoregion) // Biodiversity Data Journal. 2018. V. 6. P. 28–37.
Uzunova S. Checklist of marine Amphipoda (Crustacea, Malakostraca) from the Bulgarian Black Sea area // Известия на Съюза на Учените – Варна. 2012. Серия «Морские Науки». P. 72–79.
Walker A.O. Amphipoda Gammaridea from the Indian Ocean, British East Africa, and the Red Sea // Transactions of the Linnean Society of London. 1909. V. 12. № 18. P. 323–344.
Walker A.O. Species of Amphipoda taken by “Runa”, July and August 1913, not in Norman’s Final Shetland Dredging Report, 1868 // Annals and Magazine of Natural History. 1914. Ser. 8. V. 13. P. 558–561.

61. *Oithona davisae* Ferrari & Orsi, 1984

Систематическое положение Царство – Животные, Animalia. Тип – Членистоногие, Arthropoda. Класс – Hexanauplia. Отряд – Циклопоиды, Cyclopoida. Семейство – Oithonidae. Вид – *Oithona davisae.*

Основные синонимы. *Oithona brevicornis* f. *minor* Nishida & al., 1977. Названий на русском и английском языках не имеет.

Нативный ареал. Впервые эта копепода описана из залива Сан-Франциско в 1984 г., хотя общепринято, что её нативный ареал – прибрежные воды Восточной Азии, где до 1984 г. *O. davisae* путали с другими морфологически близкими видами *O. brevicornis* Gisbrecht, 1891 и *O. aruensis* Früchtl, 1923.

Современный ареал. Как чужеродный вид *O. davisae* регистрировали у берегов Калифорнии, вдоль побережья Чили, в Северном море (у берегов Дании), Бискайском заливе, в Средиземном и Чёрном морях (Altukhov et al., 2014; Gubanova et al., 2015; Uriarte et al., 2016; Fofonoff et al., 2018 и др.).

Пути и способы инвазии. Обнаружение и определение *O. davisae* в Чёрном море происходило в несколько этапов. В декабре 2001 г. в районе Севастопольского порта нашли несколько экземпляров новой для моря циклопоидной копеподы, которая была идентифицирована как *Oithona brevicornis* (Загородняя, 2002). В последующие четыре года новый вид в этом районе не находили. Только в октябре 2005 г., в рамках многолетних регулярных наблюдений зоопланктона Севастопольской бухты, было найдено два экземпляра чужеродного вида копепод определенного также как *O. brevicornis*. Позже было установлено, что в Чёрном море обитает другой морфологически близкий вид – *O. davisae* (Temnykh and Nishida, 2012). Это инициировало повторный анализ проб за 2005–2012 гг. В результате

Рис. 61.2. Инвазионная часть ареала *O. davisae* в Европе. 1 – места находок по литературным данным (см. текст).

было установлено, что в Севастопольской бухте обитает *O. davisae,* ранее ошибочно определенная, как *O. brevicornis.* Вид, найденный в 2001 г., ревизовать не представилось возможным в связи с небольшим количеством особей. Вполне вероятно, что тогда действительно была обнаружена *O. brevicornis*, которая не смогла приспособиться к условиям Чёрного моря и не натурализовалась здесь.

Численность нового вселенца увеличивалась стремительно. Так, через два месяца с момента обнаружения в декабре 2005 г. она превышала 2000 экз. $м^{-3}$, а в сентябре 2006 г. составляла около 50 тыс. экз. $м^{-3}$. С 2006 г. она становится доминирующим видом копепод в летне-осенний период в Севастопольской бухте. А с 2009 г. *O. davisae* стала распространяться вдоль побережья Чёрного моря: она найдена у его западных (Болгария, Румынии), восточных (Грузия) и южных (Турция) берегов (Altukhov et al., 2014; Mihneva, Stefanova, 2013). Переносится с балластными водами судов.

Местообитание. Обитает в морских, солоноватых и пресных водах. Часто встречается в эсутариях. Хорошо приспособлена к жизни в эвтрофных условиях. Относится к теплолюбивым видам, развиваясь в значительных количествах в тёплый период года. Она относится к эвригалинным видам и способна обитать в широком диапазоне солености от 3 до 40‰ (Svetlichny and Hubareva, 2014). Встречается в планктоне круглый год, но наибольшей численности достигает в теплое время года. На этом основании ее относят к теплолюбивым видам. В частности, в Севастопольской бухте в холодный сезон года численность популяции *O. davisae* была очень низкой и резко возрастала летом и осенью при температуре 20–28 °С (Altukhov et al., 2014; Svetlichny et al., 2016). В других районах Чёрного моря и Мирового океана сезонная динамика этого вида имела аналогичный характер, и увеличение численности отмечалось при сходном температурном режиме.

Особенности биологии. *Oithona davisae* – раздельнополые животные. Самки крупнее самцов. Размер взрослых самок варьирует от 0.54 до 0.62, а самцов от 0.47 до 0.53 мм. Поведение при спаривании этих морских рачков подробно описано Учима и Мурано (Uchima, Murano, 1988). Оно состоит из нескольких этапов. Вначале самец находится в случайном поиске. Когда он приближается к половозрелой самке, которая выделяет феромоны (что свидетельствует о том, что она готова к спариванию), движения самца становятся спиралевидными. Самка в свою очередь способна регистрировать этот спиралевидный сигнал. Партнеры сближаются, и далее идет копулятивное схватывание, когда самец с помощью своих первых антенн захватывает четвертые плавательные ноги самки. В этом положении уросома самца вибрирует, чтобы позволить сперматофору выйти из

полового отверстия. На следующем этапе происходит передача сперматофора самке и его прикрепление к ее генитальному сегменту. *O. davisae* вынашивает яйца в двух яйцевых мешках, прикрепленных к основанию абдомена. Из яиц вылупляются науплии, которые проходят 6 стадий развития (обозначаются обычно N I – N VI). Следующие 6 стадий – копеподитные (обозначаются C I – C VI). Половое созревание приходится на последнюю копеподитную стадию C VI. Особи на этой стадии больше не линяют.

Широкому распространению *O. davisae* в Мировом океане способствовали особенности ее биологии, благодаря которым *O. davisae* имеет ряд конкурентных преимуществ по сравнению с другими видами. Так, самцы *O. davisae* способны различать неоплодотворенных самок от спаренных, причем, присутствие неоплодотворенных самок вызывало увеличение скорости плавания и активности самцов (Heuschele and Kiorboe, 2012). Холодный сезон года популяция *O. davisae* переживает на стадии оплодотворенных самок, двигательная и дыхательная активность которых снижена. При этом предварительно оплодотворенные самки *O. davisae* могут сохранять сперму в сперматеке до весны (Svetlichny et al., 2016). Выклев науплиев и рост численности её популяции начинается в середине мая, при температуре воды 16–20 °C. Такая стратегия приводит к взрывообразному увеличению численности популяции при наступлении благоприятных условий. Кроме того, в лабораторных экспериментах было показано, что концентрация пищи, приводящая к насыщению науплиев *O. davisae*, была ниже, чем у каланоидных науплиев (Saiz et al., 2012). Поэтому *O. davisae* может достигать максимальной скорости роста и развития в природе при более низкой концентрации пищи, чем каланоиды. Таким образом, особенности биологии *O. davisae* способствовали ее быстрому расселению в Мировом океане, натурализации в новых для нее местах обитания и успешной конкуренции с аборигенными видами.

Влияние вида на другие виды, экосистемы и человека. Многочисленные исследования показали, что науплии и копеподитные стадии мелких копепод, в частности, *O. davisae* служат важным источником пищи личинок рыб и других планктоноядных хищников. Поэтому в результате инвазии и массового развития *O. davisae* не только значительно увеличилась численность кормового зоопланктона в прибрежных экосистемах Чёрного моря, но и повысились доступность корма и обеспеченность его мелкоразмерной фракцией для ранних стадий личинок рыб. Так, несмотря на межгодовые колебания видового состава и количества личинок рыб, в 2006–2014 гг. отмечалась устойчивая тенденция увеличения их общей численности. Причем, начиная с 2009 г. зарегистрировано возрастание чис-

ленности личинок промысловых рыб и их доли в суммарном ихтиопланктоне. Таким образом, с точки зрения продуктивности рыбного хозяйства интродукция этой копеподы привела к позитивным изменениям. С другой стороны, в результате инвазии *O. davisae* в планктоне прибрежных районов Чёрного моря произошла серьезная трансформация. Так, до интродукции этого вида в сообществе копепод доминировали виды рода *Acartia,* которые составляли около 80% среднегодовой численности копепод. В 2006 г. их вклад резко сократился до 34%, а доминирующим видом стала *O. davisae.* При этом в процессе натурализации *O. davisae* наблюдалось существенное и статистически достоверное снижение численности популяции более раннего вселенца в Чёрное море *Acartia tonsa* (Губанова и Гарбазей, 2018). Увеличение численности *O. davisae* и расширение области ее обитания приводит к изменению структуры нативных сообществ, изменению трофических связей и особенностей их функционирования.

Контроль. В настоящее время наиболее важным антропогенным вектором инвазии водных беспозвоночных считается водный транспорт, т. е. перенос организмов в составе сообществ обрастаний корпусов судов и с водным балластом в составе временных планктонных сообществ и сообществ осадков в балластных камерах (Алимов и др., 2000). План действий по контролю и предотвращению инвазий с водным транспортом должен состоять из ряда взаимосвязанных мероприятий: организации мониторинга биологического разнообразия; создания национальной базы данных по видам-вселенцам; разработка законодательных актов и нормативных документов; разработка технологий контроля и режимов сброса балластных вод судов, как основного источника “биологического загрязнения” (Алимов и др., 2000).

Авторы: Губанова А.Д., Загородняя Ю. А., Фенёва И.Ю.

Литература

Алимов А.Ф., Орлова М.И., Панов В.Е. Последствия интродукций чужеродных видов для водных экосистем и необходимость мероприятий по их предотвращению // Виды-вселенцы в европейских морях России. Сборник научных трудов. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН. 2000. С. 12–23.

Губанова А.Д, Гарбазей О.А., 2018. Влияние вида-вселенца *Oithona davisae* на структуру сообщества копепод Севастопольской бухты. Материалы третьей международной конференции «Актуальные проблемы планктонологии», 24-28 сентября 2018 г., г. Зеленоградск: АтлантНИРО, 2018. С. 64–65.

Загородняя Ю.А. *Oithona brevicornis* в Севастопольской бухте – случайность или новый вселенец в Чёрное море? // Экология моря. 2002. Вып. 61. С. 43.

Altukhov D.A., Gubanova A.D., Mukhanov V.S. New invasive copepod *Oithona davisae* Ferrari and Orsi, 1984: Seasonal dynamics in Sevastopol Bay and expansion along the Black Sea coasts // Marine Ecology. 2014. V. 35 (Suppl. 1). P. 28–34.

Fofonoff P.W., Ruiz G.M., Steves B., Simkanin C., Carlton J.T. National Exotic Marine and Estuarine Species Information System // http://invasions.si.edu/nemesis/. 2018. Access Date: 16 Oct 2018.

Gubanova A., Khanaychenko A., Tokarev Y., Altukhov D., Vdodovich I., Popova E., Klimova T., Garbaze O. Small cyclopoid copepod *Oithona davisae* invasion into the Black Sea as a factor of the changes in zooplankton and ichthyoplankton in Crimean coastal waters. Integrated Marine Research in the Mediterranean and the Black Sea : PERSEUS Final Scientific Conference (7-9 Dec., 2015, Brussels). // Eds.: E. Papathanassiou, N. Streftaris, L. Giannoudi (Brussels). 2015. P. 273–274.

Heuschele, J. and Kiorboe, T. The smell of virgins. Mating status of females affects male swimming behavior in *Oithona davisae* // Journal of Plankton Research. 2012. V. 34. P. 929–935.

Mihneva V., Stefanova K. The non-native copepod *Oithona davisae* (Ferrari F.D. and Orsi, 1984) in the Western Black Sea: seasonal and annual abundance variability // BioInvasions Records. 2013. V. 2. № 2. P. 119–124.

Saiz E., Griffell K., Calbet A. et al. Feeding rates and prey: predator size ratios of the nauplii and adult females of the marine cyclopoid copepod *Oithona davisae* // Limnology and Oceanography. 2014. V. 59. Is. 6. P. 2077–2088.

Svetlichny L., Hubareva E. Salinity tolerance of alien copepods *Acartia tonsa* and *Oithona davisae* in the Black Sea // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 2014. V. 461. P. 201–208.

Svetlichny L., Hubareva E. Salinity tolerance of alien copepods *Acartia tonsa* and *Oithona davisae* in the Black Sea // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 2014. V. 461. P. 201–208.

Svetlichny L., Hubareva E., Khanaychenko A., Gubanova A., Altukhov D., Besiktepe S., Adaptive Strategy of Thermophilic *Oithona davisae* in the Cold Black Sea. Environment // Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2016. V. 16. P. 77–90.

Temnykh A., Nishida Sh. New record of the planktonic copepod *Oithona davisae* Ferrari and Orsi in the Black Sea with notes on the identity of “Oithona brevicornis” // Aquatic Invasions. 2012. V. 7. P. 425–431.

Uriarte I., Villate F., Iriarte A. Zooplankton recolonization of the inner estuary of Bilbao: influence of pollution abatement, climate and non-indigenous species // Journal of Plankton Research. 2016. V. 38. P. 718–731.

Uchima M., Murano M. Mating behavior of the marine copepod *Oithona davisa* // Marine Biology. 1988. V. 99. № 1. P. 39–45.

62. *Paralithodes camtschaticus* Tilesius, 1815

Камчатский краб / Red king crab

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia. Тип – Членистоногие, Arthropoda. Класс – Высшие раки, Malacostraca. Отряд – Десятиногие, Decapoda. Семейство – Каменные крабы (крабойды), Lithodidae. Вид – Камчатский краб, *Paralithodes camtschaticus.*

Основные синонимы. Kamchatka king crab, Alaska crab, *Paralithodes camtschatica* (Tilesius, 1815).

Нативный ареал. *P. camtschaticus* первоначально обитал в северной части Тихого океана. Крабы встречаются в Корее, распространены вдоль восточного побережья Сибири и побережий Камчатского полуострова. В северо-восточной части Тихого океана и Берингова моря краб распространяется по всей цепочке Алеутских островов, к северу от залива Нортон-Саунд у западного побережья Аляски (США) и на юго-востоке до Большого залива на острове Ванкувер, Канада.

Современный ареал. Инвазионная часть ареала – Баренцево море. Вдоль побережья Кольского полуострова до северной части Норвегии. В российских водах камчатский краб распространился по всему южному шельфу Баренцева моря до о. Колгуев, Гусиной банки и Горла Белого моря (Беренбойм, 2003).

Пути и способы инвазии. В середине XX в. краб преднамеренно интродуцирован в Баренцево море на побережье Западного Мурмана в рамках государственной программы, направленной на развитие рыбной промышленности СССР. Основной завоз большого количества молоди и самок с икрой на плеоподах из залива Петра Великого, Японского моря и Охотского морей с побережья Западной Камчатки проходил в 1961–1969 гг., причём большую часть из них доставляли авиатранспортом. В 1990-х гг. краб достиг высокой численности в районе интродукции и расселился на запад в Варангер-фьорд, далее в северные фьорды Норвегии (Sundet, 2014) и на восток вдоль побережья Кольского полуострова (Беренбойм, 2003). Распространение крабов на восток и запад, скорее всего, осуществляется за

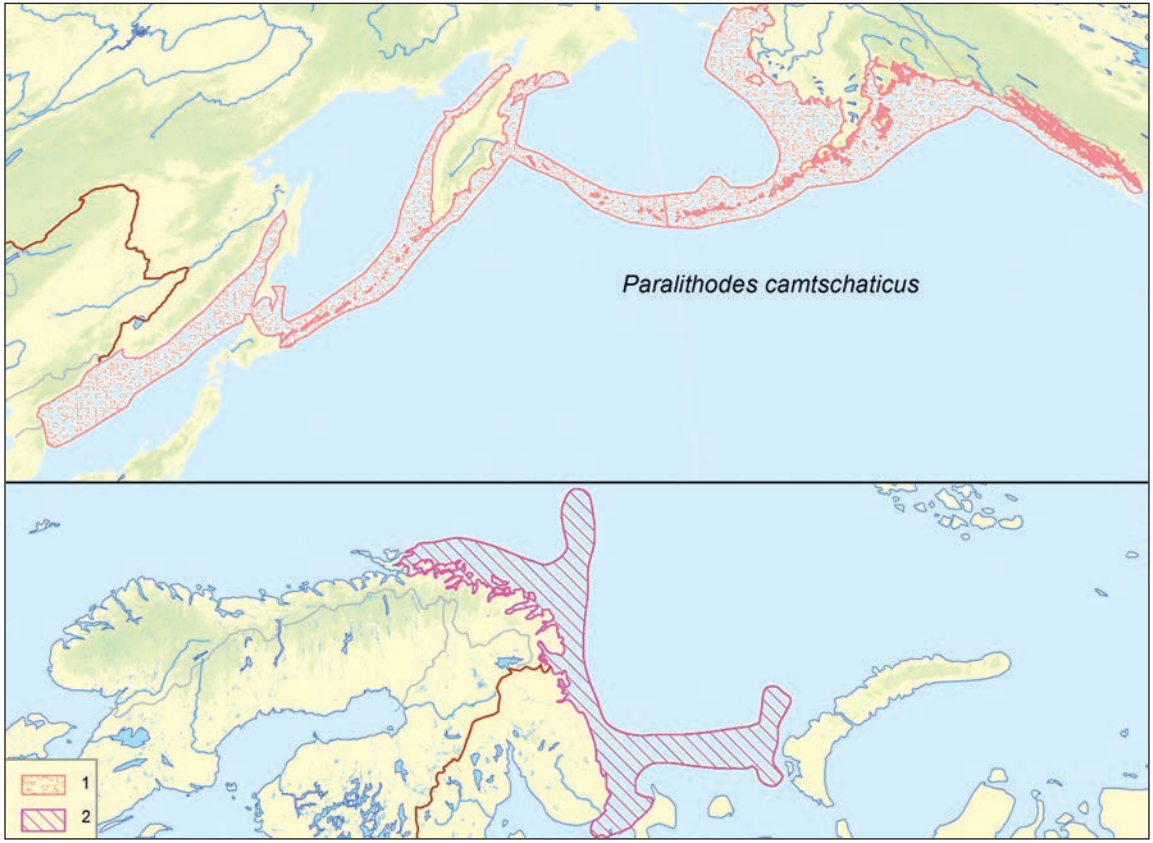


Рис. 62.2. Распространение *P. camtschaticus* в Северной Евразии. 1 – нативная часть ареала, 2 – инвазионная часть.

счет разных механизмов: на запад мигрируют взрослые особи, а личинки распространяются за счет локальных циркуляций (Беренбойм, 2003; Стариков и др., 2015). Расселение на восток осуществляется в основном, за счет личинок, переносимых Мурманским прибрежным течением (Pinchukov, 2009). Известны 3 находки взрослых самок в Кандалакшском заливе Белого моря (Стариков и др., 2015; Стесько, Манушин, 2017; Spiridonov, Zalota, 2017). Однако распространение и успешное выживание этого вида во внутренней части Белого моря маловероятно в связи с отрицательной температурой всей водной толщи в зимние месяцы (Стариков и др., 2015).

Местообитание. Краб встречается на разных глубинах – от прибрежных вод до глубин свыше 100 м, поселяясь на различных субстратах. Личинки камчатского краба, в основном, оседают на водорослях и прибрежной зоне. Годовалые особи обитают на каменистом субстрате с выраженным микрорельефом, который создает убежища от хищников (Переладов, 2003). Для неполовозрелых крабов характерно образование агрегаций (поддинг). Взрослые особи предпочитают илисто-песчаные субстраты с богатой инфауной, но в период их нахождения в береговой зоне могут быть обнаружены и в ряде других биотопов, включая вертикальные скалистые стенки (Переладов, 2003). Lithodidae, к которым относится камчатский краб, избегают вод с отрицательной температурой; предпочитая температуру 2–7 °С, однако крабы могут встречаться и в диапазоне температур от -2 до +18 °С (Павлов, 2003).

Камчатские крабы совершают сезонные миграции (Виноградов, 1945). Весной взрослые особи спариваются и размножаются в прибрежных водах. Осенью они мигрируют на глубины более 100 м. В Баренцевом море, крабы по своему миграционному поведению отличаются от крабов из их естественного ареала: размах миграции меньше, чем на западнокамчатском шельфе, и часть самцов может оставаться на глубине в течение всего года. В некоторых фьордах Баренцева моря, особенно отделенных порогами, самцы и самки ведут относительно оседлый образ жизни, размножаясь в глубоководной части (Матюшкин, 2003)

Особенности биологии. Окраска: красновато-коричневая с рыжим, кирпичным, оливковым и изредка зеленоватым оттенком. Редко встречаются фиолетовые и ярко-голубые особи. В отличие от настоящих крабов (Brachyura) крабойды, к которым относится камчатский краб, имеют не 10, а 8 наружных конечностей (включая клешни). Ширина панциря крупных самцов может достигать 25 см, размах ног свыше одного метра, а вес – более 7 кг. Продолжительность жизни 20–25 лет.

Спектр питания крабов включает в себя обширный набор объектов: беспозвоночные, водоросли, детрит и мертвую рыбу (Britayev et al., 2010).

Было показано, что камчатские крабы предпочитают поедать двустворчатых моллюсков и иглокожих (Jørgensen, Spiridonov, 2013).

Самки спариваются 1 раз в год в апреле-мае после миграции на мелководные участки шельфа. Перед спариванием самец удерживает самку за клешни в течение 3–7 дней, до тех пор, пока самка не перелиняет (Павлов, 2003). В это время крабы ничего не едят. Вынашивание икры продолжается до одного года, а выпуск личинок происходит только следующей весной. Плодовитость крупной самки камчатского краба составляет от 200 000 до 500 000 икринок. В течение 3 лет ювенильные крабы линяют несколько раз. Достигнув размера 3–4 см, они покидают биотопы на мелководье, начинают мигрировать и переходят в разряд молоди краба. Самки камчатского краба достигают половозрелости через семь лет, самцы – за десять лет.

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Поскольку камчатский краб является всеядным и эффективным хищником, формирование популяции этого вида-вселенца в Баренцевом море увеличило и значительно диверсифицировало пресс хищничества десятиногих ракообразных на бентосные организмы по сравнению с ситуацией, существовавшей до вселения. На сегодняшний день нет свидетельств отрицательного влияния натурализовавшегося в Баренцевом море камчатского краба на местные виды декапод (Залота, 2017). В целом вселение краба должно было привести к увеличению количества трофических связей в экосистеме той части Баренцева моря, где обитает камчатский краб, и изменению отклика экосистемы на действия климатических и других факторов (например, рыболовный промысел). Воздействие камчатского краба на экосистему в масштабах всего инвазионного ареала может выражаться в величине потребления продукции бентоса и других источников пищи и должно обязательно учитываться, но выделить его последствия в «чистом виде» вряд ли когда-нибудь удастся (Залота, 2017).

Более локальные эффекты хищничества камчатского краба могут наблюдаться в закрытых фьордах или бухтах. В таких местообитаниях молодые крабы присутствуют круглый год, а миграционная активность взрослых особей может быть ограничена, что в совокупности усиливает локальное воздействие вида-вселенца (Переладов и др., 2013; Деарт и др., 2017; Britayev et al., 2010; Jørgensen, Spiridonov, 2013; Hjelset, 2014; Oug et al., 2018). Предпочтение камчатскими крабами тех или иных объектов пищи может приводить к снижению численности их популяций.

Ряд видов баренцевоморских пиявок, паразитирующих на рыбах, используют панцирь крабов, как субстрат для коконов с яйцами. Появление нового промежуточного хозяина, каким является краб для коконов пия-

вок, могло привести и к общему увеличению экстенсивности и интенсивности заражения рыб пиявками (Дворецкий, Дворецкий, 2012).

Интродукция камчатского краба существенно изменила характер природопользования в прибрежной зоне Кольского полуострова и северной Норвегии. На севере Норвегии, где широко используются ставные сети, краб повреждает рыболовные снасти, что мешает рыболовству. Однако камчатский краб употребляется в пищу людьми и является дорогостоящим деликатесом.

Контроль. Несмотря на то, что до сих пор существуют разногласия среди специалистов об общем воздействии камчатского краба на экосистемы Баренцева моря и необходимых мерах контроля (Britayev et al., 2010; Falk-Petersen et al., 2011; Jшrgensen, Spiridonov, 2013), общепринятое положение, закрепленное в Конвенции о биологическом разнообразии, состоит в том, что вселение и распространение чужеродных видов необходимо контролировать и предотвращать.

Для контроля и борьбы с негативным влиянием камчатского краба в местах вселения необходим постоянный мониторинг. Данные для мониторинга самой популяции камчатского краба пополняются благодаря промыслово-биологическим исследованиям рыбохозяйственных институтов ПИНРО и ВНИРО и ежегодной оценке запаса этого вида. Однако эти исследования охватывают не всю прибрежную зону, имеющую критическое значение для оценки воздействия вида-вселенца. Полигонами ландшафтно-биоценотического мониторинга могут являться губы и заливы, в которых бентосные съемки проводились до вселения камчатского краба и были повторены в первой половине 2000-х гг. (Britayev et al., 2010).

Еще в 1994 г. в Баренцевом море был организован совместный российско-норвежский экспериментальный промысел камчатского краба. В Норвегии полноценный коммерческий вылов начался в 2002 г., а в российских водах в 2004 г. (Sundet, Hoel, 2016). В России вылов производится крупными судами за пределами 200-мильной зоны, в то время как в Норвегии работают, в основном, небольшие суда у побережья (Sundet, 2014).

Однако роль промысла может состоять и в предотвращении расселения инвазивного вида туда, где его появление крайне нежелательно. Так, в Норвегии путем разрешения вылова камчатского краба к западу от 26° в.д. без всяких ограничений, пытаются не допустить расселения чужеродного вида в район Лофотенских о-вов (Sundet, Hoel, 2016). При таком подходе есть надежда, что этот ресурс можно сохранить и в то же время избежать дальнейшего распространения краба на юго-запад Норвегии. Сход-

ные задачи решает институт ПИНРО, проводя мониторинг краба в Воронке и Горле Белого моря (Стесько, Манушин, 2017).

Авторы: Залота А.К., Фенёва И.Ю.

Литература

Беренбойм Б.И. Миграция и расселение камчатского краба в Баренцевом море // Камчатский краб в Баренцевом море. 2-е изд. Б.И. Беренбойм (Отв. ред.). Мурманск: Изд-во ПИНРО. 2003. С. 65–69.

Виноградов Л.Г. Годичный цикл жизни и миграции краба в северной части западнокамчатского шельфа // Известия ТИНРО. 1945. Т. 19. С. 3–54.

Дворецкий А.Г., Дворецкий В.Г. Эпифауна крабов-литодид в Баренцевом море. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 2012. 410 с.

Деарт Ю.В., Антохина Т.И., Спиридонов В.А., Ржавский А.В. Динамика гидрологического режима и распределение макрозообентоса в губе Зелёной (Восточный Мурман) Баренцева моря. // Труды VI Международной научно-практической конференции “Морские исследования и образование (MARESEDU-2017)”, 2017. С. 447–451.

Залота А.К. Чужеродные виды десятиногих ракообразных (Crustacea Decapoda) в морях России и сопредельных водах // Диссертация. Москва. 2017. 234 с.

Матюшкин В.Б. Сезонные миграции камчатского краба в Баренцевом море // Камчатский краб в Баренцевом море: 2-е изд. Б.И. Беренбойм (Отв. ред.). Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2003. С. 70–78.

Павлов В.Я. Жизнеописание краба камчатского *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1885). Москва: Изд-во Москва, 2003. 110 с.

Переладов М.В. Некоторые особенности распределения и поведения камчатского краба (*Paralithodes camtschatica*, Tilesius), на прибрежных мелководьях Баренцева моря. // Сб. научн. тр.: Донные экосистемы Баренцевом моря. М.: ВНИРО, 2003. Вып. 142. С. 103–119.

Переладов М.В., Спиридонов Вас.А., Аносов С.Е, Бобков А.А., Британев Т.А., Деарт Ю.В., Лабутин А.В., Симакова У.В., Спиридонов Вик.А. Исследование лагун Линьялампи и Сисяярви (Варангер-фьорд, юго-западная часть Баренцева моря): общая характеристика, донные сообщества и влияние на них интродуцированного камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) // Морская биология, геология, океанология – междисциплинарные исследования на морских стационарах. Мат. научн. конф., посвящённой 75-летию Беломорской биологич. Станции МГУ (Москва, МГУ им. М.В. Ломоносова, 27 февраля– 1 марта 2013 г.). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. С. 241–245.

Стариков Ю.В., Спиридонов В.А., Наумов А.Д., Зуев Ю.А. Первая находка и возможности формирования популяции камчатского краба *Paralithodes Camtschaticus* (Crustacea decapoda lithodidae) в Белом море // Российский журнал биологических инвазий. 2015. № 1. С. 79–95.

Стесько А.В., Манушин И.Е. О распространении камчатского краба в Горле Белого моря // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2017. №1. С. 83–89.

Britayev T.A., Rzhavsky A.V., Pavlova L.V., Dvoretskij A.V. Studies on impact of the alien red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) on the shallow water benthic communities of the Barents Sea // Journal of Applied Ichtyology. 2010. V. 26. № 2. P. 66–73.

Falk-Petersen J., Renaud P., Anisimova N. Establishment and ecosystem effects of the alien invasive red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in the Barents Sea – a review // ICES J Mar Sci, 2011. V. 68. P. 479–488.

Hjelset A.M. Fishery-induced changes in Norwegian red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) reproductive potential // ICES Journal of Marine Science. 2014. Vol. 71. P. 365–373.

Jørgensen L.L., Spiridonov V. Effect from the king- and snow crab on Barents Sea benthos // Results and conclusions from the Norwegian-Russian Workshop in Tromsø 2010. Fisken og Havet. Nr 8/2013. Institute of Marine Research, Bergen, Norway. 41 p.

Oug E., Sundet J.H., Cochrane S.K.J. Structural and functional changes of soft-bottom ecosystems in northern fjords invaded by the red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) // Journal of Marine Systems. 2018. V. 180. P. 255–264.

Pinchukov M.A. Spreading pattern of the red king arb in the Barents Sea (results of taggin in 1993–2007) // The 14th Russian.–Norwegian Fishery Scientific. Symposim "The Kamchatkan (Red King) Crab in the Barents Sea and Its Effects on the Barents Sea Ecosystem," Moscow, August 11–13, 2009, Abstracts of Papers. Moscow: VNIRO Publishing, 2009. P. 40–41.

Spiridonov V.A., Zalota. A.K. Understanding and forecasting dispersal of non-indigenous marine decapods (Crustacea: Decapoda) in East European and North Asian waters. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 2017. V. 97. Is. 3 P. 591–611.

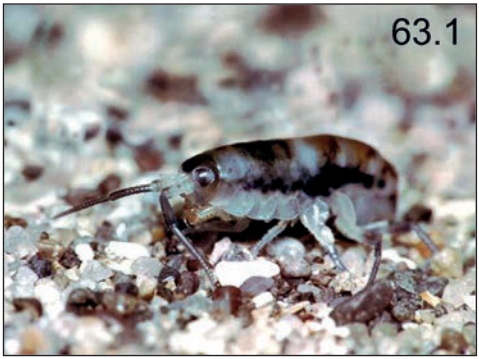
Sundet J.H. Red king crab in the Barents Sea // King crabs of the World. Biology and Fisheries Management. B.G. Stevens (ed.) CRC Press: Boca Raton, Fl., 2014. P. 485–500.

Sundet J.H., Hoel A.H., The Norwegian management of an introduced species: the Arctic red king crab fishery // Mar. Policy, 2016, http://dx.doi.org/10.1016/j.marpol.2016.04.041i *Platorchestia platensis* (Krøyer, 1845)

63. *Platorchestia platensis* (Krøyer, 1845)

Пляжная блоха / Beach Flea

Систематическое положение: Царство – Животные, Animalia. Тип – Членистоногие, Arthropoda. Класс – Высшие раки, Malacostraca. Отряд – Бокоплавы, Amphipoda. Семейство – Морские блохи. Talitridae. Вид – Пляжная блоха, *Platorchestia platensis*.



Основные синонимы. Обычная песчаная блоха, пляжный прыгун, common sand flea, beach-hopper, *Orchestia platensis* Krøyer, 1845, *Orchestia incisimana* Chevreux, 1888, *Orchestia agilis* S.I. Smith, 1871. В настоящее время *Platorchetia platensis* (космополит) считается комплексом видов, который включает еще 8 видов: *Platorchestia parapacifica* Kim, Jung and Min, 2013 (Южная Корея), *Platorchestia ashmoleorum* Stock, 1996 (остров Святой Елены), *Platorchestia monody* Mateus, Mateus and Afonso, 1986 (среднеатлантические острова, побережья Бразилии, Израиля и Южной Кореи), *Platorchestia munmui* Jo, 1988 (Южная Корея), *Platorchestia joi* Stock and Biernbaum, 1994 (тихоокеанское побережье России, Япония, Тайвань и Южная Корея), *Platorchestia pacifica* Miyamoto and Morino, 2004 (тихоокеанское побережье России, Япония и Тайвань), *Platorchestia paraplatensis* Serejo and Lowry, 2008 (Австралия) и *Platorchestia ano* Lowry and Bopiah, 2013 (Республика Тонга).

Нативный ареал. Неизвестен. *Platorchetia platensis* s. l. описана в 1845 г. по материалам, собранным в заливе Ла-Плата (залив Рио-де-ла-Плата) у г. Монтевидео на побережье Уругвая.

Современный ареал. Космополит. Распространена в зонах умеренного, субтропического и тропического климата, встречается также и в Субантарктике. Обитает на побережьях бассейнов Атлантического, Тихого и Индийского океанов. На атлантическом побережье Северной Америки встречается в Канаде, США и Мексике, на атлантическом побережье Южной Америки – в Бразилии, Уругвае и Аргентине. Населяет острова

Рис. 63.2. Распространение *Platorchestia platensis* в Евразии. Места находок: 1 – по GBIF (Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.vy38ro). 2 – по литературным данным (см. текст).

Атлантического океана: Антильские, Бермудские, Азорские, Канарские, Мадейра, Виргинские, Тринидад, Гранд-Терре, Тристан-да-Кунья. В субантарктической зоне Атлантического океана обнаружена на острове Кинг-Джордж (Ватерлоо). Обитает на атлантическом побережье Европы в бассейне Северного (Англия, Швеция, Норвегия, Бельгия, Нидерланды, Дания, Германия) и Балтийского (Швеция, Германия, Польша) морей. На берегах бассейна Средиземного моря найдена в Испании, Франции, Монако, Италии, Греции, Израиле, Египте, Тунисе, Алжире и Марокко. В Чёрном море встречается на турецком побережье и на полуострове Крым. На атлантическом побережье Африки обнаружена в Марокко, Демократической республике Конго, Анголе и ЮАР. В Индийском океане населяет побережья Индии, Кении, Индонезии, Мальдивской Республики, острова Маврикий, Сейшельские и Филиппинские. Встречается также на побережьях Персидского залива (Иран, Кувейт). В бассейне Тихого океана в северном полушарии вид отмечен в Японии, России, Китае, Южной Корее, а также на Гавайских островах, в южном полушарии – в Республике Фиджи, Французской Полинезии, Королевство Тонга.

В России 2 очага, по-видимому, трех форм: *Platorchestia platensis* s.str. у берегов Крыма, *P. platensis*, *P. joi* и *P. pacifica* на тихоокеанском побережье России.

У восточных берегов России впервые отмечена в 1940–1955-е гг. на побережье Японского моря, юго-западном побережье Сахалина, на Курильских островах (Булычева, 1957).

Пути и способы инвазии. С 1840–1860-х гг. пляжную блоху отмечали на восточных побережьях Атлантического океана: сначала в южном полушарии, позже в северном. На западном побережье этого океана она встречалась в 1860–1890-х гг. в Средиземном море – сначала в Италии, немного позже в современном Израиле, Франции, Египте, Испании и Алжире (Costa, 1867; Lortet, 1883; Chevreux, 1893); у берегов Турции с 1965–1970 гг. (Geldiay et al., 1970). Через 5–10 лет (1974–1976 гг.) блоха проникла в Чёрное море близ г. Синоп в Турции (Kocataş, Katağan, 1980), а в 1998 г. была найдена в Крыму (у Севастополя, Ласпи, Карадаг) (Гринцов, 2003).

С 1895–1905 гг. она появилась в Индийском океане (Walker, 1905), одна из последних находок в котором в 2014 г. на острове Маврикий (Balloo, Appadoo, 2017). Примерно в те же годы (1890–1900 гг.) блоха была обнаружена на побережьях Тихого океана – впервые на Гавайских островах, в том числе на озере, расположенном на высоте около 1000 м (Stebbing, 1900). У восточных берегов России впервые была отмечена в 1940–1955-е гг. на побережье Японского моря, юго-западном побережье Сахалина, на Курильских островах (Булычева, 1957).

Первая треть XX в. – начало проникновения в Балтийской море: в 1931 г. пляжная блоха была отмечена в проливе Эресунн (выход из Северного моря в Балтийское), в 1940-х гг. обитала в проливах Каттегат, Эресунн и на самом юго-западе Балтийского моря (Dahl, 1946; Schellenberg, 1942), в 1997–1998 гг. она была найдена в районе г. Росток, (Германия) (Zettler, 1999), а в 2005 г. – на побережье Путской косы (Польша) (Spicer, Janas, 2006).

Дальнейшее распространение *P. platensis* возможно вдоль восточного побережья Балтийского моря (включая Калининградскую область), на север Северного моря. Ожидается продолжение колонизации Чёрного моря. Потенциально возможно проникновение в Азовское море.

Есть мнение о распространении пляжной блохи с балластными водами судов (Karlbrink, 1969), но мы придерживаемся гипотезы о интродукции вида с сухим балластом (Carlton, Eldredge, 2009; Wolff, 2005). Пляжная блоха распространена вдоль всего атлантического побережья Северной Америки, а в других регионах встречается локально. Часто обнаруживается в бывших Британских колониях. Наиболее вероятным способом распространения на начальных этапах можно считать перемещение на судовых шлюпках. В эпоху Великих Географических открытий и после нее на судовых шлюпках пляжные блохи добирались до берега и оставались там, пока путешественники пополняли запасы провианта и брали пресную воду. Пляжные блохи могли попадать в шлюпки и оставаться там. В судовых шлюпках всегда оставалась вода и часть провианта, таким образом, создавались оптимальные условия для переживания этого бокоплава и переселения его в новые места при последующих выходах людей на берег. Также пляжные блохи могли перепрыгивать на палубу судна (или их переносили с провиантом), а имеющиеся деревянные щели на палубе при этом служили для них прекрасным местом обитания. С палубы судна, зашедшего в порт, пляжные блохи могли «сходить» и расселиться в окрестностях порта. В настоящее время наиболее вероятными способами распространения этих бокоплавов можно считать аквариумистику и террариумистику, т.к. их используют в качестве живого корма; насыпные суда и баржи, перевозящие мокрый песок и гравий; приморский спортивный туризм, например, серфинг, виндсерфинг, любительское морское рыболовство, дайвинг и др.

Местообитание. *P. platensis* небольшие бокоплавы с размерами до 10–15 мм, которые ведут полуназемный образ жизни. Населяют супралитораль морских побережий (влажный песок и гравий, прячутся под камнями или в разлагающихся макрофитах – фукус, зоостера и др.). Пляжные блохи способны плавать, однако стараются избегать воды и, если были вынесены прибрежными течениями на глубину, стараются подняться вверх

на плавающие подвижные объекты. В светлое время суток ведут скрытный образ жизни. Передвигаются и питаются в темное время. Потребляют жесткую растительную и животную пищу, выброшенную или оставленную на берегу (Булычева, 1957; Köhn, Gosselck, 1989 и др.).

Хорошо выносят пониженную соленость, обычно обитают при солености от 0.5 до 30.0‰, однако способен выдерживать соленость до 51‰. Переносят температуры от 0 °С до 33 °С, но при более высоких температурах погибают. Оптимальный для них диапазон pH находится в пределах 5.0–9.0. От высыхания покровов пляжных блох предохраняют слизистые выделения особых кожных желез (Dahl, 1946; Persson, 2001; Köhn, Gosselck, 1989 и др.).

Особенности биологии. *P. platensis* размножаются только на суше. Они раздельнополы, однако способны изменять пол. В связи с этим соотношение полов в разных популяциях может сильно варьировать. Нередко встречаются гермафродиты, причем их число высоко с поздней осени до начала весны и, как правило, в июне и июле их нет. Репродуктивный период приходится на теплое время года, и он довольно продолжительный – с апреля–мая по ноябрь–декабрь, что дает конкурентные преимущества данному виду. В период размножения у самок образуется на груди выводковая камера, в которой вынашиваются развивающиеся яйца. Из камеры выходит молодь, строением не отличающаяся от взрослых. Важным отличием бокоплавов от большинства близких к ним отрядов следует считать присутствие у вышедших из яиц молодых рачков всех грудных конечностей. Таким образом, стадии манка у бокоплавов нет. Вышедшие из выводковой сумки молодые рачки растут довольно быстро и равномерно, периодически линяя. В течение периода размножения каждая самка дает по несколько пометов. Поскольку некоторые из молодых рачков в тот же сезон успевают достигнуть половой зрелости и в свою очередь дать потомство, численность бокоплавов может очень быстро возрастать. *P. platensis* отличается более высокой скоростью популяционного роста от других талитрид благодаря более высокой плодовитости, более быстрому развитию и более продолжительному периоду размножения (Dahl, 1946). Кроме того, этот вид более прыгучий, чем его конкуренты, что позволяет ему лучше избегать хищников. Самки вынашивают от 4 до 47 яиц. Яйценосные самки встречаются с апреля. В этом месяце число яиц максимально. Максимум яйценосных самок *P. platensis* наблюдается в июне–июле. Кроме того, есть еще один или два пика осенью. Поколение, которое появилось весной или ранним летом (1-ое поколение), становится половозрелым и вступает в размножение в год своего рождения. Некоторые самки этого поколения претерпевают зимой фазу покоя и размножаются еще раз следующей вес-

ной. Самки 2-го, зимующего поколения, которые родились летом-осенью, растут медленнее особей 1-го поколения и достигают половой зрелости только в марте–апреле следующего года. Они могут дать 2–3 генерации за сезон и погибают следующим летом. Продолжительность жизни *P. platensis* составляет 8–10 месяцев. При температуре от 20° до 24 °C эмбриональное развитие до выклева длится 7 дней. При 17°C – 9–10 дней. В целом, для существования вида необходима температура около 20 °C. При температуре около 14 °C очень высока смертности молоди. Вероятно, весь жизненный цикл вида контролируется температурой окружающей среды (Dahl, 1946; Persson, 2001; Köhn, Gosselck, 1989 и др.).

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. *P. platensis* оказал негативное влияние на местный европейский вид талитрид *Orchestia gammarellus* (Pallas, 1766) в проливе Эресунн (Persson, 2001), от которого отличается более высокой скоростью популяционного роста благодаря высокой плодовитости, быстрому развитию и продолжительному периоду размножения, что дает конкурентные преимущества (Dahl, 1946). Амфиподы *P. platensis* могут приводить к изменениям в процессах разложения органических веществ на береговой линии. При инвазии *P. platensis* сообщество береговой линии может измениться и процесс разложения органических веществ ухудшается, что загрязняет среду. Они играют значительную роль в процессах очищения пляжей от выбросов морских трав. *P. platensis* могут был использованы как объект биомониторинга содержания тяжелых металлов. Было показано, что пляжных блох можно использовать как корм для аквариумных рыб и объект содержания и разведения в террариуме. Служит объектом питания прибрежных рыб, птиц, млекопитающих и крупных беспозвоночных животных (крабы) (Behbehani, Croker, 1982; Feike et al., 2002; Köhn, Gosselck, 1989 и др.).

Контроль. Поскольку вид распространяется с сухим балластом, нужно контролировать и проводить мониторинг на территориях российских портов в бассейнах Балтийского и Чёрного морей. Необходимо контролировать прибрежный туризм, чтобы вид не был случайно занесен на другие пляжи Балтийского, Чёрного и Азовского морей. Одним из важных аспектов управления и контроля является создание карт пространственного распределения *Platorchestia platensis* и разработка специальной программы мониторинга. В настоящее время методы биологической и химической борьбы с данным видом не разработаны.

Авторы: Гусев А.А., Фенёва И.Ю., Гусева Д.О.

Литература

Булычева А.И. Морские блохи морей СССР и сопредельных вод (Amphipoda – Talitroidea) // Определители по фауне СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1957. Т. 65. 186 с.

Гринцов В.А. О нахождении на побережье Крыма нового для Украины вида амфипод *Orchestia pletensis* (Amphipoda, Talitridae) // Вестник Зоологии. 2003. Т. 37. №. 3. С. 42.

Balloo N., Appadoo Ch. Effect of acidified seawater and high temperature on the survival and behavior of supralittoral and sublittoral amphipods (Crustacea) // WIO Journal of Marine Science. 2017. V. 16. № 2. P. 1–11.

Behbehani M.I., Croker R.A. Ecology of beach in Northern New England with special reference to *Orchestia platensis* // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 1982. V. 15. № 6. P. 611–620.

Carlton J.T., Eldredge L.G. Marine bioinvasions of Hawai'i. The introduced and cryptogenetic marine and estuarine animals and plants of the Hawaiian Archipelago // Bishop Museum Bulletins in Cultural and Environmental Studies. Honolulu: Bishop Museum Press, 2009. V. 4. 203 p.

Chevreux E. Notes sur quelques amphipodes méditerranéens, de la famille des Orchestidć // Extrait de Bulletin de la Société Zoologique de France. 1893. T. 18. P. 124-128.

Costa A. Saggio della collezione de'Crostacei del Mediterraneo, spedilo alla Esposizione di Parigi // Annuario del Museo Zoologico della R. Universita di Napoli. Napoli: Tipografia di Antonio Cons, 1867. An. 4. P. 38–46.

Dahl E. The Amphipoda of the Sound, Part I Terrestrial Amphipoda // Acta Universitatis Lundensis. 1946. V. 42. P. 1–53.

Feike M., Fechier A., Mädel M. Einfluss von *Platorchestia platensis* (Kröyer) auf die Abbaugeschwindigkeit von *Zostera marina* L. und den Kohlenstofffluss in das Sediment // Rostocker Meeresbiologische Beiträge. 2002. H. 11. S. 57–64.

Geldiay R., Kocataş A., Krapp-Schickel G. Some littoral amphipods from the Gulf of Izmir (Aegean Sea, Turkey, Mediterranean) // Memorie del Museo Civico di Storia Naturale de Verona. 1970. V. 18. P. 369–387.

Karlbrink F. Distribution and dispersal of Talitridae (Amphipoda) in southern Sweden // Oikos. 1969. V. 20. № 2. P. 327–334.

Köhn J., Gosselck F. Bestimmungsschlüssel der Malakostraken der Ostsee. Identification key fort he Malacostraca of the Baltic Sea // Mitteilungen aus dem Zoologishen Museum in Berlin. 1989. Bd. 65. №. 1. S. 3–114.

Kocataş A., Katağan T. Türkiye Karadeniz sahillerinin bentik Amphipodlari // VII. Bilim Kongresi (Tebliği 6-10 Ekim 1980, Kuşadasi-Aydin), 1980. Kuşadasi-Aydin. P. 285–296.

Lortet L. Crustacés // Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon. 1883. T. 3. P. 190.

Schellenberg A. Krebstiere oder Crustacea IV: Flohkrebse oder Ampipoda // Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile nach ihrem Merkmalen und nach ihren Lebensweise. 1942. T. 40. 252 p.

Persson L.-E. Dispersal of *Platorchestia platensis* (Kröyer) (Amphipoda: Talitridae) along Swedish coasts: A slow but successful process // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2001. V. 52. № 2. P. 201–210.

Spicer J.I., Janas U. The beachflea *Platorchestia platensis* (Kröyer, 1845): a new addition to the Polish fauna (with a key to Baltic talitrid amphipods) // Oceanologia. 2006. V. 48. №2. P. 287–295.

Stebbing T.R.R. Crustacea, Amphipoda // Fauna Hawaiiensis or the zoology of the Sandwich (Hawaiian) Isles, Ed. D. Sharp. Cambridge: Cambridge University Press, 1900. Vol. 2. Pt. 5. P. 527–530.

Walker A.O. Marine Crustacea. XVI // Fauna and Geography of the Maldive and Laccadive Archipelagoes. 1905. V. 2. Pt. 4. Suppl. 1. P. 923–932.
Wolff W.J. Non-indigenous marine and estuarine species in the Netherlands // Zoologische Mededelingen Leiden. 2005. V. 79. № 1. P. 1–116.
Zettler M.L. Untersuchungen zum Makrozoobenthos des Breitlings (südliche Ostsee) unter besonderer Berücksichtigung der Crustacea // Rostocker Meeresbiologische Beiträge. 1999. H. 7. S. 79–90.

64. *Pontogammarus robustoides* G.O. Sars, 1894

Понтогаммарус выносливый / названия вида на английском языке нет

Систематическое положение: Царство – Животные, Animalia. Тип – Членистоногие, Arthropoda. Класс – Высшие раки, Malacostraca. Отряд – Бокоплавы, Amphipoda. Семейство – Pontogammaridae. Вид – Понтогаммарус выносливый, *Pontogammarus robustoides.*

Основные синонимы. Понтокаспийский бокоплав, понтогаммарус. На английском языке есть названия рода или группы (Sideswimmer, scud, freshwater shrimp), но не вида; *Gammarus robustoides*.

Нативный ареал. Прибрежные зоны Чёрного, Каспийского и Азовского морей; низовья крупных рек Понто-Каспийского бассейна (Волга, Дон, Днепр, Днестр, Дунай, Кубань, Терек, Кура, Буг, Прут); озера вблизи Мраморного моря.

Современный ареал. Нижнее течение и эстуарии рек Волга, Дон, Буг, Днепр, Днестр, Дунай, Прут, Терек, Кура, Кубань и т. д. Как интродуцент во многих озерах и водохранилищах в бассейнах европейских рек: Эльба, Одер, Висла, Неман и в различных внутренних водоемах стран Балтии; в заливах Балтийского моря (Вислинский, Куршский, Нарвском, Рижский и Финский) и устьях крупных рек, впадающих в него; в Ладожском озере, в низовьях Камы.

В итоге: в перечень стран, где понтогаммарус нативен, входит Украина, юг России, Румыния, Болгария, Турция и Грузия. Инвазионная часть ареала – в Германии, Польше, Литве, Латвии, Эстонии (Herkul et al., 2009), Белорусии, в Калининградской области, центральной и северо-западной частях России (CABI, 2018).

Рис. 64.2. Современное распространение *Pontogammarus robustoides* в Евразии. Нативная часть ареала: 1 – побережья морей, низовья рек, 2 – страны, где присутствует. Инвазионная часть ареала: 3 – места обнаружения по базе GBIF (Occurrence records https://doi.org/10.15468/dl.wkpg17), 4 – регионы обнаружения в России. Страны, где: 5 – присутствует, 6 – распространен широко.

Пути и способы инвазии. Расселение амфиподы *Pontogammarus robustoides* – результат человеческой деятельности (преднамеренная интродукция, перемещение с балластными водами судов, саморасселение из-за загрязнения или климатических изменений) и естественного распространения по водотокам. Толерантность к сильному загрязнению и к низкой минерализации воды, способность быстро наращивать плотность до высокого уровня и адаптироваться к различным уровням солёности обеспечивают высокий инвазионный потенциал этого вида. История амфиподы *P. robustoides* в бассейне Балтийского моря прослеживается с начала 1960-х гг., когда она была интродуцирована из бассейна Чёрного моря (Днепровского и Симферопольского водохранилищ*)* в Каунасское водохранилище (на р. Неман), и затем в различные внутренние водоемы Литвы, Латвии, Польши (Мазурские озера) и северо-запада России (Arbaciauskas, 2002).

К концу XX века этот вид расселился по течению крупных европейских рек (Эльба, Одер, Висла, Неман), проникнув и во многие озера и водохранилища в бассейне этих рек. Предположительно *P. robustoides* мог достичь системы Одер, а также северо-восточной Германии через так называемый «центральный инвазионный коридор», проходящий от р. Днепр через Вислу до Одера, а затем до Миттеллэндского канала (Bij de Vaate et al., 2002). В настоящее время этот понтогаммарус обычный и массовый компонент донных зооценозов в Вислинском и Куршском заливах Балтийского моря. В 1999 г. *P. robustoides* был обнаружен в Финском заливе: эстуарии р. Невы и вдоль эстонского побережья, в Нарвском заливе. Также, в период 1999–2005 гг. этот вид обнаружен на большинстве исследованных участков в нижнем течении и устье латвийских рек, впадающих в Балтийское море. В 2009 г. обнаружена в прибрежной зоне Рижского залива. Из Финского залива проник в Ладожское озеро. В 2011 г. *P. robustoides* в массе обнаружен в губах (Копорской и Лужской) и вдоль открытого побережья юго-восточной части Финского залива (Березина, Петряшев, 2012). Локальному распространению этого понтогаммаруса способствовало судоходство и самостоятельные миграции через прибрежные балтийские воды.

В августе 2001 г. он обнаружен на Волжско-Камском плесе Куйбышевского водохранилища (Яковлева, Яковлев, 2010). Скорость расширения ареала вида в р. Волга составляет около 2 км в год.

Местообитание. *P. robustoides* – вид характерный для солоноватых и опресненных заливов, прибрежных озер и лагун, эстуариев рек. Может жить в пресной воде. Диапазон солености в нативном Понто-Каспийском регионе для этого вида варьирует от пресной воды до 13‰, а в Балтийском море он отмечен в водах до 8‰. В лабораторных экспериментах он выживал в морской воде солености до 34‰.

Из-за своей ограниченной способности плыть против течения, он населяет стоячие воды, в том числе, каналы, водохранилища и озера. Предпочитает участки с каменистым, песчаным или илистым дном, часто поселяясь у корней наземных растений. *P. robustoides* наиболее многочисленный в верхней прибрежной зоне (верхней литорали) на глубинах около 3 м. Однако, когда температура воды опускается ниже 5 °C, мигрирует в более глубокие места. Выдерживает температуру более 30 °C. Установлено, что смертельная минимальная концентрация кислорода для *P. robustoides* составляет 0.2–0.4 мг/л.

Особенности биологии. Жизненный цикл *P. robustoides* проходит без личиночной стадии и соответственно без метаморфоза. Все бокоплавы раздельнополы. Половой диморфизм хорошо выражен. Самцы крупнее самок. Самцы находят самку с помощью своих антенн, которые чувствительны к наличию феромонов, выделяемых самкой. Откладка яиц происходит только тогда, когда в выводковой сумке (камере) есть сперма. Самки вынашивают яйца в выводковой камере. Плодовитость самок зависит от размера, составляя от 11 до 185 яиц на самку. Важным отличием бокоплавов от большинства близких к ним отрядов ракообразных является присутствие у вышедших из яиц молодых рачков всех грудных конечностей. Таким образом, стадии манка у бокоплавов нет. Рачки линяют максимум 20 раз за жизнь.

Период размножения приходится на теплое время года с марта-апреля по октябрь. В течение года у *P. robustoides* развивается не менее двух поколений, а иногда до 5–6 поколений в год. Количество генераций в год, соотношение полов, индивидуальный размер и интенсивность размножения самок варьируются в зависимости от времени года и широты обитания. При наличии трех генераций в год, яйценосные самки в изобилии появляются к апрелю и достигают своего пика в мае, когда рождают весеннее поколение. Второй пик размножения (68% яйценосных самок) обычен в июле, чтобы произвести летнее поколение, а затем третий и последний пик (36% яйценосных самок) в октябре, чтобы произвести зимующее (осеннее) поколение. Переживающее зиму поколение предыдущего года умирает к концу мая, а новое весеннее поколение созревает в течение 4–5 недель (Bacela, Konopacka 2005). Самки, рожденные летом, начинают размножаться при достижении длины тела 8,5 мм, тогда как длина зимующих самок к началу размножения весной колеблется от 11 до 18 мм.

Эти амфиподы использует несколько пищевых стратегий, чередуя растительную и животную пищу. Рацион *P. robustoides* состоит в основном из детрита, одноклеточных зеленых и нитчатых водорослей, также мелких беспозвоночных, причем состав варьируется в зависимости от размера тела

рачка. Молодь и самки (до 12 мм) питаются главным образом детритом и водорослями, а самые крупные взрослые самцы (> 15 мм) действуют в основном как агрессивные хищники, потребляя олигохет, копепод и хирономид (Berezina et al., 2005). В зависимости от рациона показатель роста этого вида может варьироваться от 0.5 мг/сут (диета из водорослей) до 0.83 мг/сут (смешанная растительно-животная диета). В свою очередь, этот вид понтогаммаруса составляет значительную часть рациона различных видов рыб (Gumuliauskaite, Arbaciauskas, 2007).

У особей *P. robustoides* было обнаружено несколько микропаразитов – 4 вида грегарин (*Uradiophora ramosa, U. longissima, Cephaloidophora similis, C. mucronata*) и 5 видов микроспоридий (*Nosema dikerogammari, N. pontogammari, Pleistophora muelleri* и 2 вида рода *Thelohania*).

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Неблагоприятно воздействует на биоразнообразие и биомассу аборигенных сообществ, в частности, благодаря способности *P. robustoides* подавлять местные виды. *P. robustoides* занесен в «чёрный список» в европейских странах. В результате хищничества *P. robustoides* отмечено значительное снижение численности бокоплава *Gmelinoides fasciatus* в эстуарии р. Невы. В Европе отмечено снижение численности местных амфипод и изопод, значительное влияние на рост водорослей и изменение качества воды. Возможно вторжение вида в Северную Америку через балластные воды на трансокеанских судах.

Контроль. Мониторинг распространения *P. robustoides* в Европе уже начался в нескольких странах (например, в Польше, Германии, Нидерландах) (Grabowski, 2005). На данный момент искоренение и контроль *P. robustoides* не представляется возможным. В целом механические, химические и биологические методы борьбы не изучены, а биотический контроль (паразитами и/или видами хищников) остается плохо документированным.

Авторы: Березина Н.А., Фенёва И.Ю.

Литература

Березина Н.А., Петряшев В.В. Инвазии высших ракообразных (Crustacea: Malacostraca) в водах Финского залива (Балтийское море) // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 1. P. 2–18.

Яковлева А.В., Яковлев В.А. Современная фауна и количественные показатели инвазионных беспозвоночных в зообентосе верхних плесов Куйбышевского водохранилища // Российский журнал биологических инвазий. 2010. №2. С. 97–111.

Arbaciauskas K. Ponto-Caspian amphipods and mysids in the inland waters of Lithuania: history of introduction, current distribution and relations with native malacostracans //

[In:] Leppakoski E., Olenin S., Gollasch S. (eds.), Invasive Aquatic Species of Europe. Dordrecht, Boston, London: Kluwer Acad. Publ., 2002. V. 5. P. 104–115.
Bacela K., Konopacka A. The life history of *Pontogammarus robustoides*, an alien amphipod species in Polish waters // J. Crust. Biol. 2005. V. 25. № 2. P. 190–195.
Berezina N.A., Golubkov S., Gubelt J. Grazing effects of alien amphipods on macroalgae in the littoral zone of the Neva Estuary (eastern Gulf of Finland, Baltic Sea) // Oceanological and Hydrobiological Studies. 2005. V. 1. P. 63–82.
Bij de Vaate A., Jazdzewski K., Ketelaars H.A.M., Gollasch S., Velde G. van der. Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2002. V. 59. P. 1159–1174.
CABI. 2018. https://www.cabi.org/isc/datasheet/119602
Grabowski M. NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet – *Pontogammarus robustoides*. Online Database of the European Network on Invasive Alien Species – NOBANIS. 2005. www.nobanis.org/files/factsheets/Pontogammarus_robustoides.pdf
Gumuliauskaite S., Arbaciauskas K. The impact of the invasive Ponto-Caspian amphipod *Pontogammarus robustoides* on littoral communities in Lithuanian lakes // Hydrobiologia. 2008. V. 599. P. 127–134.
Herkül K., Kotta J., Püss T., Kotta L. Crustacean invasions in the Estonian coastal sea // Estonian Journal of Ecology. 2009. V. 58. № 4. P.313–323.

65. *Rhithropanopeus harrisii* (Gould, 1841)

Краб Харриса / Harris mud crab

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia. Тип – Членистоногие, Arthropoda. Класс – Высшие раки, Malacostraca. Отряд – Десятиногие, Decapoda. Семейство – Panopeidae. Вид – Краб Харриса, *Rhithropanopeus harrisii*.

Основные синонимы. Голландский крабик, краб Харриса, ритропанопеус черноморский, ритропанопеус голландский, Zuiderzee crab, mud crab, estuarine mud crab, dwarf crab, *Rhithropanopeus harrisii tridentatus* Maitland, 1874, *Heteropanope tridentata* (De Man, 1892), *Heteropanope tridentata* (Tesch, 1922), *Pilumnus harrisii* (Gould, 1841), *Pilumnus tridentatus* (Maitland, 1874), *Rhithropanopeus harrisii* (Rathbun, 1930), *Rhithropanopeus harrisii* ssp. *tridentatus* (Buitendijk and Holtuis, 1949).

Нативный ареал. Атлантические воды Северной Америки: от залива Святого Лаврентия (Канада) через Мексиканский залив до Мексики (Williams, 1984).

Современный ареал. После вселения в воды Нидердандов в конце XIX в. краб Харриса расселился вдоль побережья Северного моря на запад, попал в воды Великобритании, Бельгии, Франции, Португалии и в Средиземное море (локальные популяции в Италии, Тунисе). Вдоль побережья Германии и Дании он проследовал на восток и попал в Балтийское море – в воды Польши, России (Калининград), Литвы, Латвии, Эстонии и Финляндии. В Финском заливе краб отсутствует. На сегодняшний день *R. harrisii* обитает в 4 морях России: Чёрном, Азовском, Каспийском и Балтийском.

Краб попал в воды Тихого океана Северной и Центральной Америки, в том числе и в Панамский канал. Поселения краба были также обнаружены в Японии.

Пути и способы инвазии. В Европе краб Харриса впервые обнаружен в 1874 г. в лагуне Зёйдерзее (Нидерланды) (Maitland, 1874). Вскоре краб распространился вдоль эстуариев рек и заливов континентального побе-

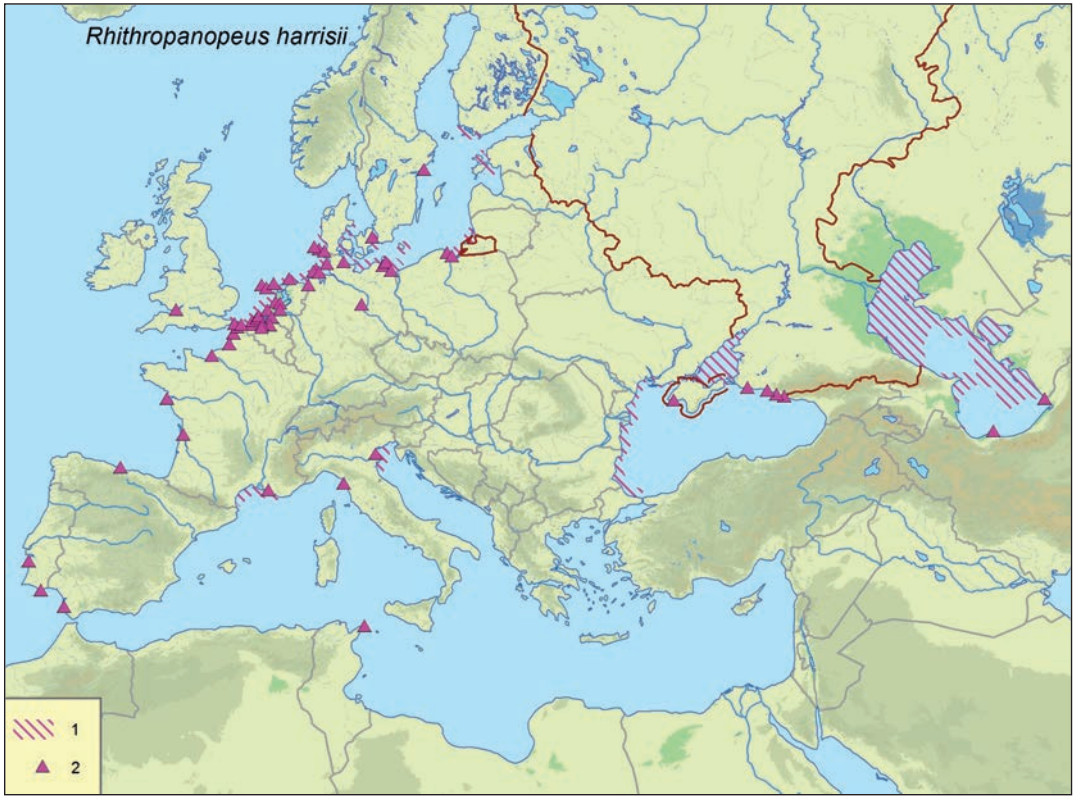


Рис. 65.2. Инвазионная часть ареала краба Харриса (*Rhithropanopeus harrisii*) в Европе. 1 – места, где вид обитает (по литературным данным и http://www.europe-aliens.org/speciesFactsheet.do?speciesId=50542#); 2 – локальные находки (Залота 2017, Карпинский, 2002 и др.).

режья Северного моря. В Балтийском море он обитает с 1936 г., в российских водах его впервые нашли в 1951 г. в Вислинском заливе (Резниченко, 1967), который на данный момент остается единственным местом обнаружения краба Харриса в российских водах Балтики. Первые находки краба Харриса в Чёрном море произошли в 1937 г., в Азовском море – в 1948 г., в Каспийском море – в 1958 г. (Резниченко, 1967).

R. harrisii расселился по всему Азовскому морю и большой мелководной части вдоль Каспийского моря (Резниченко, 1967; Карпинский, 2002). Вдоль большей части крымского и кавказского побережья Чёрного моря краб Харриса встречается лишь в виде отдельных локализованных популяций (Залота, 2017). Они приурочены к эстуариям рек и лиманам, которые имеют ограниченный водный обмен с морем. На черноморском побережье Турции краб Харриса не найден. Литературные данные о находках в Абхазии и Грузии отсутствуют.

В 1976 г. краб Харриса был найден на юго-западе Аральского моря (Андреев, Андреева, 1988). Он не пережил повышения солености в Большом Арале, и там более не встречался, как и в Малом Арале, куда он, судя по всему, не успел добраться (Izhitskiy et al., 2016; Залота, 2017).

В Европу краб мог попасть из природного ареала на деревянных судах или/и с устричной торговлей (Projecto-Garcia et al., 2010). В дальнейшем краб мог переселяться с обрастанием на судах, с балластными водами, а также вместе с другими морскими организмами, преднамеренно интродуцированными для увеличения кормовой базы промысловых видов. Также крабы способны распространяться на личиночной стадии с водотоками. Популяция краба Харриса Азово-Черноморского региона происходит из европейских вод, а в Каспийское море крабы попали непосредственно от азовских популяций.

Местообитание. Эвригалинный вид. Выживает даже в пресной воде. Ведет скрытный образ жизни и чаще всего обитает в прибрежных мелководных водах (в среднем до 10 м, но максимальная глубина находки была 40 м). Несмотря на то, что краба Харриса на английском языке часто называют «mud crab» (ильный краб), он обитает на широком спектре создающих укрытия субстратов, таких как банки двустворчатых моллюсков, в укрытиях под камнями и норах, на песке с ракушей, закопанных в мягком грунте, и в живой или мертвой растительности (Залота, 2017).

Крабы разного пола и размерных групп используют различные укрытия на обширных мелководьях в разное время суток (Залота, 2017), которое позволяет уменьшить риск прямого столкновения более мелких особей с крупными самцами, так как внутривидовая агрессия и доступность пищи играют большую роль в выборе различных мест обитания (Nurkse et

al., 2015). В свою очередь, самки с икрой на плеоподах в основном ведут скрытный образ жизни, что вполне объяснимо с позиций особенной уязвимости и исключительной важности выживания самок с кладкой для воспроизводства популяции. На обширных мелководьях особи разных полов и размерных групп могут иметь различное миграционное поведение (Zalota et al., 2016).

В районах с высокой концентрацией потенциальных хищников, например в устьях кавказских рек, крабы не отходят далеко от укрытий, прячутся при малейшем движении наблюдателя и живут плотной популяцией с одновременным присутствием взрослых самок, самцов и молоди. Одновременное нахождение всех размерных групп и полов на небольшой территории приводит к территориальным столкновениям между крабами и даже к каннибализму, от которого в первую очередь могут пострадать молодые и линяющие особи (Залота, 2017).

Особенности биологии. Краб Харриса довольно малого размера (ширина карапакса не превышает 24 мм). В местах инвазии он достигает больших размеров, чем в естественном ареале (Залота, 2017; Fowler et al., 2013), что может быть связано со снижением пресса хищников в в новом ареале. Такие свойства вида как высокая плодовитость, планктонная личинка, широкий спектр питания и толерантность к широкому диапазону температуры и солености способствуют успешному расселению краба (Резниченко, 1967; Залота, 2017; Turoboyski, 1973; Zalota et al., 2016).

В местах вселения, *R. harrisii* способен размножаться только при достижении размера 8 мм (Turoboyski, 1973). За год происходит только одно спаривание (весной), после чего самки могут откладывать яйца до 4 раз, от 50 до 16000 яиц в каждой кладке (Залота, 2017; Morgan et al., 1988). Количество яиц в кладках у самок краба Харриса зависит от размера самки, но при отсутствии повторной копуляции уменьшается с каждой последующей кладкой (Hines, 1982; Morgan et al., 1983; Залота, 2017).

Рацион питания крабов довольно обширен. Питание краба сильно зависит от доступной пищи, и особенностей их места обитания. Краб способен питаться как растительной, так и животной пищей. Чаще питается падалью (Овсиенко и др., 2007) и не нападает на живую добычу, однако способен и на это (Forsström et al., 2015). Возможен каннибализм (Turoboyski, 1973). Краб Харриса занимает довольно высокий трофический уровень наравне с креветками и рыбами-бентофагами, как в природном ареале (Olsen et al., 2011), так и в районе недавнего вселения (Aarnio et al., 2015; Залота и др., 2017).

В теплых морях (как Азовское) крабы Харриса в массе живут не менее 3 лет (Залота, 2017).

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Краб Харриса вытеснил местный вид краба *Brachynotus sexdentatus* в Азовском море в результате конкуренции за пищу и укрытия и/или за счет прямого хищничества, играя ту же роль в современной экосистеме Азовского моря, что и брахинотус (Залота, 2017). Конкуренция *R. harrisii* с местными видами крабов была отмечена и в других местах обитания.

Иная ситуация складываться в тех водоемах, где до вселения не было нативных видов крабов, (Каспии, восточная Балтика). Здесь появление нового массового вида-хищника создало новое звено в трофической сети. Краб Харриса может оказывать каскадный эффект на экосистемы за счет выедания растительноядных организмов и детритофагов (Jormalainen et al., 2016). Однако воздействие краба на биоту слабее, чем можно было бы ожидать по результатам экспериментов в мезокосме (Forsström et al., 2015). В то же время существуют примеры того, как эффект от усиления хищничества крабов, компенсируется тем что краб сам становится ценным пищевым объектом для местных видов. Краб Харриса был обнаружен в пище ряда рыб, таких как угорь, речной окунь, бычки, плотва, судак и т.д. (Резниченко, 1967), а также околоводных птиц (Forsström et al., 2015).

Пэйен и Бонами (Payen, Bonami, 1979) отмечали, что этот вид является носителем бакуловирусов. Эти вирусы являются чрезвычайно вирулентными и вызывают болезни у креветок и крабов. Крабы могут повреждать рыболовное оборудование, рвать сети и забивать водозаборы. Есть доказательства того, что они нарушают естественную структуру сообщества, подавляя местных речных раков. *R. harrisii* разводят в аквариумах.

Контроль. Для успешного выявления и контроля этого вида необходимо сокращение сброса балластных вод, очистка корпусов судов и должен быть организован эффективно функционирующий Центр экологического мониторинга морских видов-вселенцев. Такой комплексный подход является потенциально эффективным методом снижения риска дальнейшего вторжения *R. harrisii*. В целом механические, химические и биологические методы борьбы не изучены, а биологический контроль (паразитами и/или видами хищников) остается плохо документированным. На данный момент нет примеров практической борьбы с этим крабом в местах его вселения.

Авторы: Залота А.К., Фенёва И.Ю.

Литература

Андреев Н.И., Андреева С.И. Краб *Rhithropanopeus harrisii* (Decapoda, Xanthidae) в Аральском море // Зоологический журнал, 1988. Т. 67. В. 1. С. 135–136.

Залота А.К. Чужеродные виды десятиногих ракообразных (Crustacea Decapoda) в морях России и сопредельных водах // Диссертация. Москва. 2017. 234 с.

Залота А. К., Колючкина Г. А., Тиунов А. В., Бирюкова С. В., Спиридонов В. А. Положение чужеродного краба *Rhithropanopeus harrisii* (Crustacea Decapoda Panopeidae) в трофической сети Таманского залива Азовского моря // Океанология. 2017. Т. 57. № 2. С. 322–330. DOI: 10.7868/S0030157417020216.

Карпинский М.Г. Экология бентоса Среднего и Южного Каспия. Москва: Изд-во ВНИРО, 2002. С. 283.

Овсиенко С.Н., Фащук Д.Я., Зацепа С.Н., Ивченко А.А., Петренко О.А. Шторм 11 ноября 2007 г. Хроника событий, математическое моделирование и географо-экологический анализ // Тр. ГОИН. 2008. Т. 211. С. 308–340.

Резниченко О.Г. Трансокеаническая аутоакклиматизация ритропанопеуса (*Rhithropanopeus harrisii*: Crustacea, Brachyura) // Тр. Ин-та океанол. АН СССР. 1967. № 85. С. 136–177.

Aarnio K., Törnroos A., Björklund C., Bonsdorff E. Food web positioning of a recent coloniser: the North American Harris mud crab *Rhithropanopeus harrisii* (Gould, 1841) in the northern Baltic Sea // Aquatic Invasions. 2015. V.10. № 4. P. 399–413.

Buitendijk A.M; Holthuis L.B., Note on the Zuiderzee crab *Rhithropanopeus harrisii (*Gould*)* subspecies tridentatus (Maitland) // Zoologische Mededelingen. 1949. Bd. 30. H. 7. S. 95–106.

Forsström T., Fowler A.E., Manninen I., Vesakoski O. An introduced species meets the local fauna: predatory behavior of the crab *Rhithropanopeus harrisii* in the Northern Baltic Sea // Biol. Invasions. 2015. V. 17. P. 2729–2741.

Fowler A.E., Forsström T., von Numers M., Vesakoski O. The North American mud crab *Rhithropanopeus harrisii* (Gould, 1841) in newly colonized Northern Baltic Sea: distribution and ecology // Aquatic Invasions. 2013. V. 8. № 1. P. 89–96.

Hines A.H. Allometric constraints and variables of reproductive effort in brachyuran crabs // Marine Biology. 1982. V. 69. P. 309–320.

Izhitskiy A.S., Zavialov P.O., Sapozhnikov P.V., Kirillin G.B., Grossart H.P., Kalinina O.Y., Zalota A.K., Goncharenko I.V., and Kurbaniyazov A.K. Present state of the Aral Sea: diverging physical and biological characteristics of the residual basins // Scientific Reports. 2016. V. 6. P. 23–906.

Jormalainen V. Gagnon K. Sjoroos J. Rothausler E. The invasive mud crab enforces a major shift in a rocky littoral invertebrate community of the Baltic Sea // Biol. Invasions. 2016. V. 18. № 5. P. 1409–1419.

Maitland R.T. Naamlijst van Nederlandsche Schaaldieren // Tijdschrift der Nederlandsche Dierkundige Vereeniging. 1874. V. 1. P. 22–269.

Morgan S.G., Goy J.W., Costlow Jr. J.D. Effect of density, sex ratio, and refractory period on spawning of the mud crab *Rhithropanopeus harrisii* in the laboratory // Journal of Crustacean Biology. 1988.V. 8. № 2. P. 245–249.

Morgan S.G., Goy J.W., Costlow, Jr. J.D. Multiple ovipositions from single matings in the mud crab *Rhithropanopeus harrisii* // Journal of Crustacean Biology. 1983. V. 3, №. 4. P. 542–547.

Nurkse K., Kotta J., Orav-Kotta H., Pärnoja M., Kuprijanov I. Laboratory analysis of the habitat occupancy of the crab *Rhithropanopeus harrisii* (Gould) in an invaded ecosystem: The north-eastern Baltic Sea // Estuarine, Coastal and Shelf Studies. 2015. V. 154. P. 152–157.

Olsen Y.S., Fox S.E., Teichberg M., Valiela I. $\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$ reveal differences in carbon flow through estuarine benthic food webs in response to the relative availability of macroalgae and eelgrass // Marine Ecology Progress Series. 2011. V. 421. P. 83–96.

Tesch J.J. Schizopoden en Decapoden. In: Flora en fauna der Zuiderzee // Monographie van een brackwatergebied [ed. by Redeke, H. C.]. 1922. P. 337–362.

Payen G.G., Bonami J.R. Mise en evidence de particules d'allure virale associees aux noyaux des cellules mesodermiques de la zone germinative testiculaire du crabe *Rhithropanopeus harrisii* (Gould)(Brachyura, Xanthidae) // Revue des Travaux de l'Institut des Peches Maritimes. 1979. V. 43. P. 361–365.

Projecto-Garcia J., Cabral H., Schubart C.D. High regional differentiation in a North American crab species throughout its native range and invaded European waters: a phylogeographic analysis // Biological Invasions. 2010. V. 12. P. 253–263.

Rathbun M.J. The cancroid crabs of America of the families Euryalidae, Portunidae, Atelecyclidae, Cancridae and Xanthidae// Bulletin of the United States National Museum. 1930. № 152. P. 1–609.

Turoboyski K. Biology and Ecology of the Crab *Rhithropanopeus harrisii* ssp. *tridentatus* // Marine Biology. 1973. V. 23. P. 303–313.

Williams A.B. Shrimps, lobsters, and crabs of the Atlantic coast of the eastern United States, Maine to Florida. Smithsonian Institution Press, Washington, DC. 1984. 550 p.

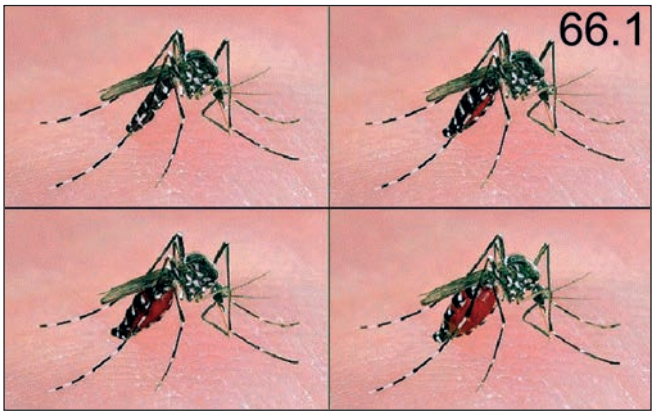
Zalota A.K., Spiridonov V.A., Kolyuchkina G.A. In situ observations and census of invasive mud crab *Rhithropanopeus harrisii* (Crustacea: Decapoda: Panopeidae) applied in the Black Sea and the Sea of Azov // Arthropoda Selecta. 2016. V. 25. № 1. P. 39–62.

НАСЕКОМЫЕ

66. *Aedes albopictus* (Skuse, 1895)

Азиатский тигровый комар / Asian tiger mosquito

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia; Тип – Членистоногие, Arthropoda; Класс – Насекомые, Insecta; Отряд – Двукрылые, Diptera; Семейство – Кровососущие комары, Culicidae; Вид – Азиатский тигровый комар, *Aedes albopictus*.



Основные синонимы. Тигровый комар, Asian tiger mosquito, forest day mosquito, *Culex albopictus* Scuse, 1895.

Нативный ареал. Тропические леса Юго-Восточной Азии.

Современный ареал. Все континенты, кроме Антарктиды. Европа: Албания, Бельгия (не натурализовался), Болгария, Босния и Герцеговина, Ватикан, Великобритания, Германия (не натурализовался), Греция, Италия, включая Сардинию и Сицилию, Испания, Корсика, Мальта, Монако, Нидерланды (не натурализовался), Сан Марино, Сербия, Словения, Турция, Франция, Черногория, Чехия (не натурализовался), Швейцария, Хорватия. Азия: Ближний Восток: Израиль, Ливан, Сирия, Оман. Северная и Центральная Америка: Барбадос (не натурализовался), Гватемала, Гондурас, Доминиканская республика, Каймановы острова, Коста Рика, Куба, Мексика, Никарагуа, Панама, Сальвадор, США. Тринидад (не натурализовался). Южная Америка: Аргентина, Боливия (не натурализовался), Бразилия, Венесуэла, Колумбия, Парагвай, Уругвай. Африка: Габон, Камерун, Мадагаскар, Нигерия, Экваториальная Гвинея, в стра-

Рис. 66.2. Распространение *Aedes albopictus* в Евразии: 1 – нативная часть ареала. 2 – место инвазии в Россию; 3 – другие страны, где чужероден.

нах Южной Африки, Австралия, Новая Зеландия (не натурализовался). Многочисленные острова Тихого и Индийского океана и южной Азии. В России: Сочи.

Пути и способы инвазии. Происхождение вида – тропические леса Юго-Восточной Азии. За последние три десятилетия вид продемонстрировал способность к глобальному распространению. Инвазия осуществлялась за счёт перевозки устойчивых к морозам и засухе яйцекладок, скопления которых были найдены внутри использованных автомобильных шин и в контейнерах с растениями (например, с драценой).

A. albopictus впервые проник в Европу в 1979 г. (в Албанию) с товарами из Китая. Позже был обнаружен в следующих странах: Италия – 1990 г., Франция – 1999 г., Бельгия – 2000 и 2013 гг., Черногория – 2001 г., Швейцария – 2003 г., Греция и Испания – 2004 г., Нидерланды – 2005 , 2006, 2007 гг., Хорватия и Словения – 2005 г., Босния и Герцеговина – 2006 г., Германия – 2007 г., Мальта – 2010 г. После 2004 г. началось быстрое распространение вида в Средиземноморье. В Дании, Германии, Франции многие случаи интродукции комаров с декоративными растениями не приводили к его натурализации. В Ливии и Израиле зарегистрирован в 2003 г., в Сирии – в 2005 г.

В 1985 был найден в США (Техас), после этого быстро распространился по 25 штатам. В Бразилии был найден в 1986 г., в Мексике – в 1998 г. В Новой Зеландии – в 1994 г., Боливии, Каймановых островах, Коста Рике, Кубе, Гондурасе, Доминиканской республике, Сальвадоре, Гватемале, Панаме – в 1995 г., Колумбии – 1997 г., Аргентине – в 1998 г. В странах Южной Африки вид регистрируется с 1990 г. В Нигерии натурализовался с 1991 г. Распространился в Камеруне в 1999–2000 гг., Экваториальной Гвинее – в 2001 г., Габоне – в 2006 г.

На территории России комар был найден в Сочи (2007, 2011, 2012) (Ganushkina и др., 2016). По прогнозу В.В. Ясюкевича с соавторами (2017), глобальное потепление, скорее всего, приведет к распространению вида в России в северном направлении. В России *A. albopictus* сможет заселить не только территории Северо-Кавказского и Южного Федеральных округов (включая побережье Каспийского моря), но и западные области России. Появятся климатические предпосылки для его натурализации на отдельных участках побережья Белого и Баренцева морей, в Приморье, на Камчатке, южной части Сахалина. Дальнейшая натурализация комара в Европе возможна в Португалии, а также на всей территории Украины, Белоруссии, Литвы, Латвии и Эстонии.

Местообитание. Натурализация комара может происходить не только в естественных, но и в искусственных водоёмах, в том числе микроводоёмах, что значительно усугубляет ситуацию. Личинки могут развиваться в

любых ёмкостях (банки, вазы, сосуды, шины), заполненных водой в течение 2–3 недель на территориях домовладений и внутри помещений.

Особенности биологии. Самки *A. albopictus* откладывают яйца не непосредственно в воду, как происходит у большинства других комаров из семейства Culicidae, а рядом с водой. Личинки выходят из яиц после того, как заливаются водой после дождя. Успешному расселению вида способствует то обстоятельство, что личинки азиатского тигрового комара быстро развиваются в любых небольших резервуарах с пресной водой, а его яйца успешно переносят высыхание. Распространение *A. albopictus* происходит при транспортировке покрышек и с другими временными ёмкостями с водой. Самки пьют кровь не в сумерках, как ряд других кровососущих комаров, а при свете дня, и напиваются кровью быстрее большинства других видов. При самых оптимальных условиях цикл развития комара может составлять 8–10 дней.

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Экологическая пластичность вида позволяет ему успешно внедряться в естественные биотопы и переживать зиму в природных условиях, в ряде случае вытесняя местные виды комаров. *A. albopictus* переносит множество вирусов, такие как вирус жёлтой лихорадки, вирус долины Чаче, Чикунгунья, вирус Денге (у обезьян), вирус восточного энцефалита лошадей, вирус лихорадки Западного Нила, вирус энцефалита Сент-Луис, вирус японского энцефалита. *A. albopictus* входит в число переносчиков вируса Зика (Попова и др., 2016) и потенциально может передавать инфекцию от человека человеку. Служит также переносчиком возбудителей дирофиляриозов, таких как нематода *Dirofilaria immitis*.

Контроль. Для предотвращения интродукции азиатского тигрового комара необходима регулярная проверка импортируемых грузов, которые могут содержать какое-то количество воды с яйцами и личинками комаров (растения, скопления влажного мусора в шинах и других товарах и др.); мониторинг природных территорий, пригодных для развития комаров; защитные сетки на окнах в помещениях; защитная одежда для людей в природных условиях; использование репеллентов для обработки людей, домашних животных. Защиту населения обеспечивают проведением плановых дезинсекционных мероприятий по уничтожению личинок в водоёмах, в первую очередь на территориях эпидемически значимых объектов – в аэропортах, морских портах, санаториях и др. (Попова и др., 2017)

Авторы: Кривошеина М.Г., Озерова Н.А.

Литература

Попова А.Ю., Ежлова Е.Б., Дёмина Ю.В., Топорков А.В., Викторов Д.В., Смелянский В.П., К.В. Жуков, Н.В. Бородай, И.М. Шпак, А.Н. Куличенко, В.Н. Михеев, В.В. Малеев, А.Г. Шипулин. Лихорадка Зика: состояние проблемы на современном этапе // Проблемы особо опасных инфекций. 2016. № 1. С. 5–12.

Попова А.Ю., Куличенко А.Н., Малецкая О.В. и др. Мероприятия по регуляции численности комаров *Aedes aegypti* и *Aedes albopictus* в г. Сочи в 2016 г., результаты и пути совершенствования // Проблемы особо опасных инфекций. 2017. № 4. С. 66–71.

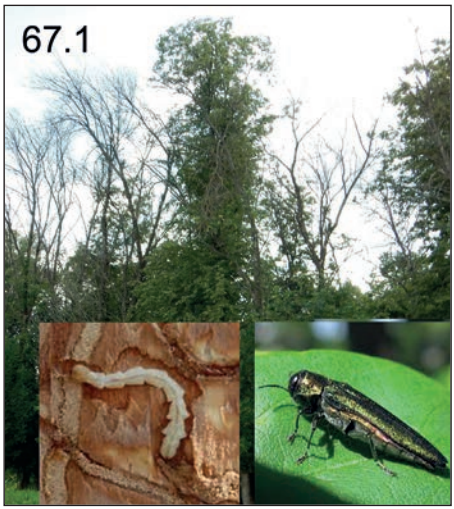
Ясюкевич В.В., Попов И.О., Титкина С.Н., Ясюкевич Н.В. 2017. Адвентивные виды *Aedes* на территории России – оценка риска новой биологической угрозы здоровью населения России // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. 28. № 3. С. 51–71.

Ganushkina L.A., Patraman I.V., Rezza G., Migliorini L., Litvinov S.K., and Sergiev V.P. Detection of Aedes aegypti, *Aedes albopictus*, and Aedes koreicus in the Area of Sochi, Russia // Vector-Borne and Zoonotic Diseases. 2016. V. 16. Is. 1. P. 58–60.

67. *Agrilus planipennis* Fairmaire, 1888

Ясеневая изумрудная узкотелая златка / Emerald ash borer

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia; Тип – Членистоногие, Arthropoda; Класс – Насекомые, Insecta; Отряд – Жесткокрылые, Coleoptera; Семейство – Златки, Buprestidae; Вид – Ясеневая изумрудная узкотелая златка, *Agrilus planipennis*.



Основные синонимы. Ясеневая златка; изумрудная узкотелая златка; ЯИУЗ; Green jewel beetle; *Agrilus marcopoli* Obenberger, 1930.

Нативный ареал. Восток Евразии: Китай, Япония, Монголия, Тайвань, в России – Приморский и Хабаровский края.

Современный ареал. Из нативного ареала проникла в Северную Америку (США, Канада) и Европу (Украина, в России – Белгородская, Брянская, Владимирская, Воронежская, Калужская, Костромская, Курская, Ленинградская, Липецкая, Московская, Нижегородская, Орловская, Ростовская, Рязанская, Саратовская, Смоленская, Тамбовская, Тверская, Тульская, Ярославская области; Краснодарский край).

Пути и способы инвазии. Ясеневая изумрудная узкотелая златка (ЯИУЗ) вне нативного ареала была впервые обнаружена в США в 2002 г., затем расселилась в Канаде. Американские и канадские энтомологи полагают, что занос ЯИУЗ на территорию США произошел с деревянной тарой, предположительно, китайского происхождения (горбыль, второсортный древесный сортимент), которую обычно используют для упаковки импортного оборудования. Для фауны Дальнего Востока России она была впервые отмечена А.В. Алексеевым в 1989 г. под названием *Agrilus marcopoli* Obenberger (в настоящее время синоним *A. planipennis*) и под этим же названием была включена в определитель насекомых Дальнего Востока (Алексеев, 1989). Инвазия ЯИУЗ в Московский регион, скорее

Рис. 67.2. Распространение *Agrilus planipennis* в Евразии. Части ареала (страны, в Китае – провинции, в России – области и края): 1 — нативная, 2 — инвазионная.

всего, произошла в начале 1990-х гг. с посадочным материалом из Северной Америки. В тот период ряд фирм в больших количествах закупал посадочный материал за рубежом, и наряду с другими многочисленными древесными и кустарниковыми породами в Москву завозился и ясень из Канады. Большая часть крупномерного посадочного материала высаживалась в самом городе, много деревьев продавалась частным лицам. Ещё одним путём инвазии мог явиться занос насекомых с деревянной тарой непосредственно из районов естественного обитания: Китая, Японии, Монголии, Тайваня. На территории Москвы была обнаружена в 2002 (единичные находки) и 2005–2006 гг. Предполагается, что реально проникла намного раньше, в 1990-е гг. (Ижевский, Масляков, 2008). В 2006 г. была впервые обнаружена за пределами Москвы (Мозолевская и др., 2008), к 2009 г. распространилась по Московской области (Можайский, Серпуховской районы, г. Пушкино). К 2012 г. была найдена в Тверской области. С 2013 г. регистрировали на территории Белгородской, Брянской, Владимирской, Воронежской, Калужской, Костромской, Ленинградской, Липецкой, Орловской, Ростовской, Рязанской, Смоленской, Тамбовской, Тульской и Ярославской областях. К 2014 г. распространилась в Нижегородской и Курской областях (Волкович, Мозолевская, 2014; Орлова-Беньковская, 2013, 2014). В 2015 г. проникла в Саратовскую область, в 2016 г. – в Краснодарский край. На территории Украины регистрируется с 2013 г. в Харьковской области. Жуки расселяются путём саморасселения и при участии различных видов транспорта. Скорость расселения естественным путём – несколько сот метров, отдельные особи способны пролетать до нескольких километров (Селиховкин и др., 2017).

Местообитание. На ясенях в населенных пунктах, в лесозащитных полосах с участием ясеня, посадках ясеня и в ясеневых лесах.

Особенности биологии. Инвазионная опасность ясеневой изумрудной узкотелой златки определяется её высокой плодовитостью (самки откладывают до 250 яиц), способностью к саморасселению (имаго пролетают до нескольких километров) и возможностью изменять продолжительность жизненного цикла в зависимости от условий среды от одного до двух лет. Летающие имаго попадают в автомобили, поезда и переносятся на значительные расстояния.

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. В естественных местообитаниях в лесах Приморского и Хабаровского края ЯИУЗ своей вредоносности не проявляет. В пределах своего первичного ареала ЯИУЗ заселяет не только ясени (*F. chinensis*, *F. japonica*, *F. lanuginosa*, *F. mandshurica*, *F. rhynchophylla*), но также и некоторые другие породы (*Juglans mandshurica*, *Pterocarya rhoifolia*, *Ulmus davidiana*, *U. propinqua*). В США

и Канаде в настоящее время стремительно расширяет свой ареал, нанося огромный ущерб ясеневым лесам. Масштабы наносимого вреда таковы, что уже говорят о начале гибели американских ясеневых лесов. На территории Москвы ослабление ясеней в результате нескольких суровых зим и заселения их лубоедами рода *Hylesinus* привело к массовому развитию ЯИУЗ на деревьях. В настоящее время в городе значительная часть деревьев этой ценнейшей породы усохла и ликвидирована. Однако, начиная с 2013 г., было отмечено улучшение состояния уцелевших деревьев. Как оказалось, три вида наездников рода *Spathius* и специально интродуцированный с Дальнего Востока наездник *Tetrastichus planipennisi* начали уничтожать личинок, гибель которых достигала 80%. Деревья при правильном уходе (обрезание засохшей кроны) давали новые побеги и выживали (Гниненко и др., 2016).

Контроль. Химическая обработка деревьев может быть эффективна в период вылета златки и откладки яиц. Для пораженных деревьев рекомендуется обрезка засохшей части кроны, которая часто приводит к восстановлению жизнеспособности дерева.

Автор: Кривошеина М.Г.

Литература

Алексеев А.В. Сем. Buprestidae – Златки. Лер П.А. (гл. ред): Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. III. Жесткокрылые, или жуки. Ч. 1. Ленинград: Наука, 1989. С.463-489.

Волкович М.Г., Мозолевская Е.Г. Десятилетний «юбилей» инвазии ясеневой изумрудной узкотелой златки *Agrilus planipennis* Fairm. (Coleoptera: Buprestidae) в России: итоги и перспективы // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2014. В. 207. С. 8–19.

Гниненко Ю.И., Клюкин М.С., Хегай И.В. Ясеневая изумрудная узкотелая златка: катастрофа отменяется? // Карантин растений. Наука и практика. 2016. № 3 (17). С. 38–41.

Ижевский С.С., Масляков В.Ю. Новые инвазии чужеземных насекомых в Европейскую Россию // Российский журнал биологических инвазий. 2008. № 2. С. 45–54.

Мозолевская Е.Г., Исмаилов А.И., Алексеев Н.А. Очаги нового опасного вредителя ясеня – изумрудной узкотелой златки в Москве и Подмосковье // Лесной вестник. 2008. № 1. С. 53–59.

Орлова-Беньковская, М.Я. Европейский ареал жука *Agrilus planipennis* (Coleoptera: Buprestidae) расширяется: зона массовой гибели ясеня охватила северо-западное Подмосковье и часть Тверской области // Российский журнал биологических инвазий. 2013. № 4. С. 49–58.

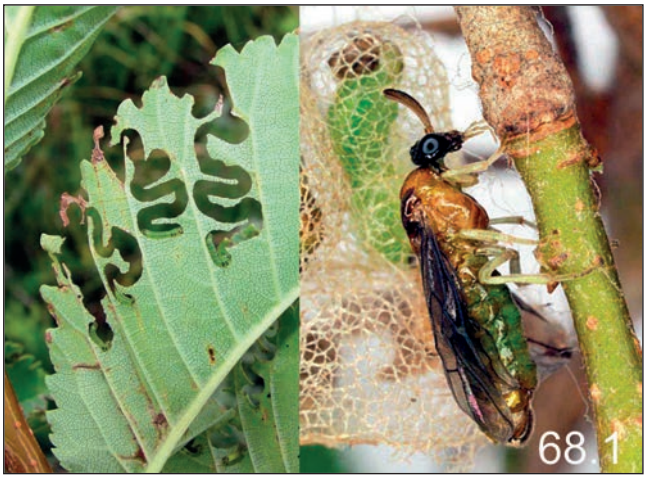
Орлова-Беньковская, М.Я. Ясени девяти областей центральной России гибнут из-за ясеневой изумрудной узкотелой златки // Защита и карантин растений. 2014. № 1 С. 32–34.

Селиховкин А.В., Поповичев Б.Г., Мандельштам М.Ю., Мусолин Д.Л. Современная северо-западная граница инвазионного ареала ясеневой узкотелой златки *Agrilus planipennis* (Coleoptera, Buprestidae) в Европейской части России // Леса России: политика, промышленность, наука, образование. Материалы второй международной научно-технической конференции. Под редакцией В.М. Гедьо. 2017. С. 152–154.

68. *Aproceros leucopoda* Takeuchi, 1939

Ильмовый пилильщик-зигзаг / The zigzag sawfly

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia; Тип – Членистоногие, Arthropoda; Класс – Насекомые, Insecta; Отряд – Перепончатокрылые, Hymenoptera; Семейство – Аргиды, Argidae; Вид – Ильмовый пилильщик-зигзаг, *Aproceros leucopoda*.



Основные синонимы. The zig-zag sawfly, East Asian sawfly.

Нативный ареал. Восток Китая, Корейский полуостров, Япония, Дальний Восток России.

Современный ареал. Нативная часть на востоке Азии, инвазионная - в Европе: Австрия, Бельгия, Болгария, Венгрия, Германия, Италия, Молдова, Нидерланды, Польша, Румыния, Сербия, Словакия, Словения, Украина, Хорватия, Чехия, Эстония. В России: Кабардино-Балкария, Северная Осетия-Алания, Крым, Ставропольский и Краснодарский края, Ростовская, Ульяновская, Самарская и Московская области.

Пути и способы инвазии. Впервые в Европе вид был обнаружен в Венгрии и Польше в 2003 г. Распространился в Румынии (2005), Молдавии (2006), Украине (2006), Словакии (2007), Австрии и Италии (2009), Германии (2011), Хорватии (2011), Словении (2012), Сербии (2012), Чехии (2013), Бельгии и Нидерландах (2013), Болгарии (2015). На территории России впервые был достоверно зарегистрирован в Ставропольском крае

Рис. 68.2. Современное распространение *Aproceros leucopoda*. 1 – нативная часть ареала. Инвазионная часть ареала: 2 – места обнаружения по GBIF (https://doi.org/10.15468/dl.vtobye, https://www.gbif.org/occurrence/download/0095238-160910150852091); 3 – то же по: Гниненко и др., 2013; Мартынов, Никулина, 2017; 4 – страны (в Китае – провинции, в России – области), где вид присутствует.

в 2007 г., но проник на эту территорию, возможно, в 2003–2004 гг. На территорию Ростовской области предположительно проник с территории Украины в 2000 г. В 2010 году был найден на севере Краснодарского края. Широкомасштабная вспышка численности была отмечена в Ростовской области в 2011 г. В результате вся западная часть области была заселена пилильщиком (Артохин и др., 2012). В июле-сентябре 2015 г. очаги вредителя были отмечены в лесополосах Ростовской области, Краснодарского края, Ставропольского края, в городских насаждениях Крыма, предгорных районах Кабардино-Балкарии и Северной Осетии. Нанёс серьезный ущерб в Ульяновской области (Ленгесова, 2012). В июле 2012 г. был обнаружен в посадках вяза мелколистного в Подмосковье; предполагают его проникновение на территорию Московской области примерно в 2010 г. В 2017 г. впервые была зарегистрирована вспышка массового размножения вредителя на территории Самарской области, которая привела к значительной дефолиации кроны деревьев придорожных и полезащитных лесополос (Белицкая, Филимонова, 2017). Имеет тенденцию к широкому распространению на территории Европейской части России (Гниненко и др., 2013; Мартынов, Никулина, 2017). Инвазия осуществляется непреднамеренно различными видами транспорта и с саженцами, а также, за счет саморасселения.

Местообитание. Ильмовый пилильщик-зигзаг обитает на различных видах вязов в зоне их естественного произрастания, а также в местах искусственных посадок в лесополосах и в городских условиях.

Особенности биологии. Натурализация вредителя облегчается тем, что он может развиваться на нескольких видах рода *Ulmus*. После первичного проникновения дальнейшее распространение пилильщика происходит за счёт естественного разлёта. Развитие пилильщика в нескольких поколениях, в том числе многократное повторное размножение на одних и тех же деревьях, приводит к полной дефолиации, ослаблению и гибели вязов.

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Пилильщик-зигзаг относится к монофагам и развивается исключительно на растениях рода *Ulmus*. В лабораторных условиях насекомые могут питаться на листьях хмеля обыкновенного *Humulus lupulus* (Boeve, 2013). К наиболее уязвимым породам в Европе относят виды *Ulmus minor* и *Ulmus glabra*, дефолиация которых достигала в отдельных случаях 98% (Blank et al., 2010). На территории Ульяновской области вредители предпочитали развиваться на листьях вяза приземистого *Ulmus pumila* и не повреждали вяз шершавый *Ulmus glabra* (Ленгесова, Мищенко, 2013). Молодые личинки выедают на листовой пластинке зигзагообразный ход, по которому можно идентифицировать вредителя, а личинки старших возрастов поедают листовую пла-

стинку целиком. Вредоносность вида является высокой вследствие его плодовитости: в Японии и странах Европы пилильщик-зигзаг в течение года развивается, как правило, в 3 поколениях, однако на территории Нидерландов были отмечено от 4 до 5–6 поколений. На юге и в центре Ростовской области регистрировали 3 поколения (Артохин и др., 2012). На территории Ульяновской области достоверно установлено 2 поколения. До настоящего времени специализированных хищников на пилильщике-зигзаге не отмечено. Наличие целого комплекса неспециализированных хищников, как оказалось, не оказывает заметного влияния на численность вида. Появление данного фитофага, способного формировать очаги с высокой численностью, создаёт угрозу выпадения вяза приземистого и других чувствительных видов из искусственных насаждений – лесополос и парков. Вредитель может распространяться с заражённой подстилкой и верхними слоями почвы при пересадке.

Контроль. Для борьбы с ильмовым пилильщиком-зигзагом могут быть эффективны инсектициды, примененные на стадии выхода гусениц из яиц и начала объедания ими листьев. Разработка биологического метода борьбы осложняется тем, что до настоящего времени на ильмовом пилильщике-зигзаге специализированных хищников найдено не было. Отмечено поедание яиц личинками златоглазок (Neuroptera, *Chrysopa* sp.) (Сорокин, 2013). По данным В.В. Мартынова и Т.В. Никулиной (2017), в Приазовье на личинок пилильщика старшего и среднего возрастов активно охотятся складчатокрылые осы (Hymenoptera, Vespidae) *Paravespula germanica* (Fabricius, 1793) и *Polistes gallicus* (Linnaeus, 1761). Кроме того, личинок *A. leucopoda* массово истребляют птицы: воробьи, синицы, скворцы. Комплекс паразитов, связанных с *A. leucopoda*, изучен недостаточно. В качестве паразитов яиц на территории Румынии отмечались неспециализированные хальциды (Hymenoptera, Chalcidoidea) – *Tetrastichus rhosaces* (Walker, 1839), *Cyrtoptyx dacicida* (Masi, 1907), *Asecodes erxias* (Walker, 1848). Из личинок и куколок пилильщика были выведены наездники-ихневмониды (Hymenoptera, Ichneumonidae). При этом степень поражения личинок и куколок пилильщиков второго поколения, собранных в Донецке, достигала 28%, личинок и куколок третьего поколения, собранных в Новоазовском районе – 3% (Мартынов, Никулина, 2017).

Авторы: Кривошеина М. Г., Озерова Н.А.

Литература

Артохин К.С., Игнатова П.К., Терсков Е.Н. Новые для фауны Ростовской области, в том числе инвазионные, виды насекомых // Кавказский энтомологический бюллетень. 2012. Т. 8. Вып. 2. С. 199–202.

Белицкая М.Н., Филимонова О.С. *Aproceros leucopoda* в насаждениях Самарской области // Экология России: на пути к инновациям. Межвузовский сборник научных трудов. Составитель Т.В. Дымова. Астрахань. 2017. С. 70–72.

Блюммер А.Г. Вязовый пилильщик-зигзаг *Aproceros leucopoda* Takeuchi, 1939 (Hymenoptera, Argidae) – экономически значимый вредитель вяза из Восточной Азии, расширяющий инвазийный ареал в европейской части России // Карантин растений. 2015. № 4. С. 13–16.

Гниненко Ю.И., Гниненко М.Ю., Раков А.Г. Новые обнаружения ильмового пилильщика-зигзага в России // Защита и карантин растений. 2013. № 3. С. 40–41.

Ленгесова Н.А. Ильмовый пилильщик (*Aproceros leucopoda* Takeuchi, 1939) – новый для территории Ульяновской области вредитель вяза // Природа Симбирского Поволжья. Ульяновск: Корпорация технологий продвижения. 2012. Вып. 13. С. 136–139.

Ленгесова Н.А., Мищенко А.В. Биология, экология и молекулярно-генетическое исследование ильмового пилильщика *Aproceros leucopoda* (Takeuchi, 1939) (Hymenoptera: Argidae) – вредителя вяза в Среднем Поволжье // Кавказский энтомологический бюллетень. 2013. Т. 9. Вып. 1. С. 163–167.

Мартынов В.В., Никулина Т.В. Вспышка численности ильмового пилильщика–зигзага (*Aprocerus leucopoda* (Takeuchi, 1939): Hymenoptera: Argidae) в северном Приазовье // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 1. С. 25–34.

Сорокин Н.С. Ильмовый пилильщик в Ростовской области // Защита и карантин растений. 2013. № 11. С. 32–35.

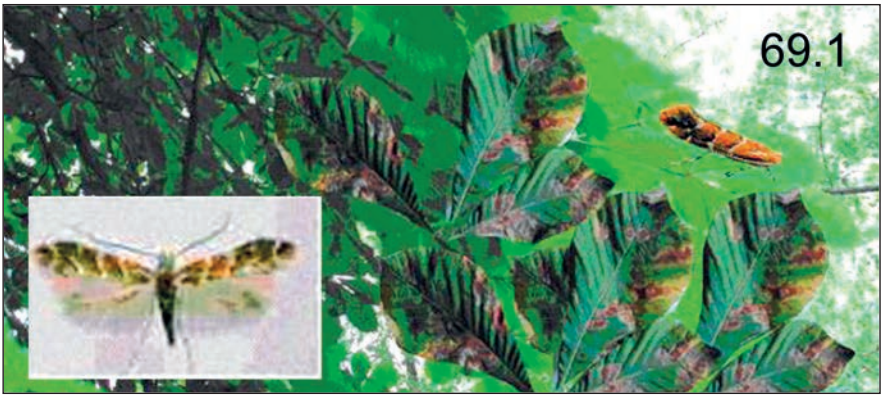
Blank S.M., Hara H., Mikulas J., Csoka G., Ciornei C., Constantineanu R., Constantineanu I., Roller L., Altenhofer E., Huflejt T., Vetek G. *Aproceros leucopoda* (Hymenoptera: Argidae): An East Asian pest of elms (*Ulmus* spp.) invading Europe // European Journal of Entomology. 2010. V. 107. Is. 3. P. 357–367.

Boeve J.L. First record in Belgium of the invasive sawfly *Aproceros leucopoda* (Hymenoptera: Argidae) and some related ecological data // Bulletin de la Societe Royale Belge d'Entomologie. 2013. V. 149. P. 217–221.

69. *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic, 1986

Каштановая минирующая моль / Horse-chestnut leaf miner

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia; Тип – Членистоногие, Arthropoda; Класс – Насекомые, Insecta; Отряд – Чешуекрылые, Lepidoptera; Семейство – Моли-пестрянки, Gracillariidae; Вид – Каштановая минирующая моль, *Cameraria ohridella*.



Основные синонимы. Охридский минёр, каштановый минёр, каштановая моль.

Нативный ареал. Македония.

Современный ареал. Из Македонии распространилась почти по всей Европе (Австрия, Албания, Белоруссия, Бельгия, Болгария, Босния и Герцеговина, Великобритания, Венгрия, Германия, Греция, Дания, Испания, Италия, Косово, Латвия, Литва, Лихтенштейн, Люксембург, Молдавия, Нидерланды, Норвегия, Польша, Румыния, Сербия, Словакия, Словения, европейская часть Турции, Украина, Финляндия, Франция, Чехия, Швейцария, Швеция, Хорватия, Эстония. Найдена в Казахстане и Кыргызстане.

В России встречается в Белгородской, Брянской, Волгоградской, Воронежской, Калининградской, Калужской, Курской, Московской, Ленинградской, Орловской, Ростовской, Рязанской, Смоленской областях, Краснодарском и Ставропольским краях, республиках Крым, Адыгея.

Пути и способы инвазии. В странах Европы активно распространяется с 1984 г. Интродукция происходила в основном с саженцами каштана

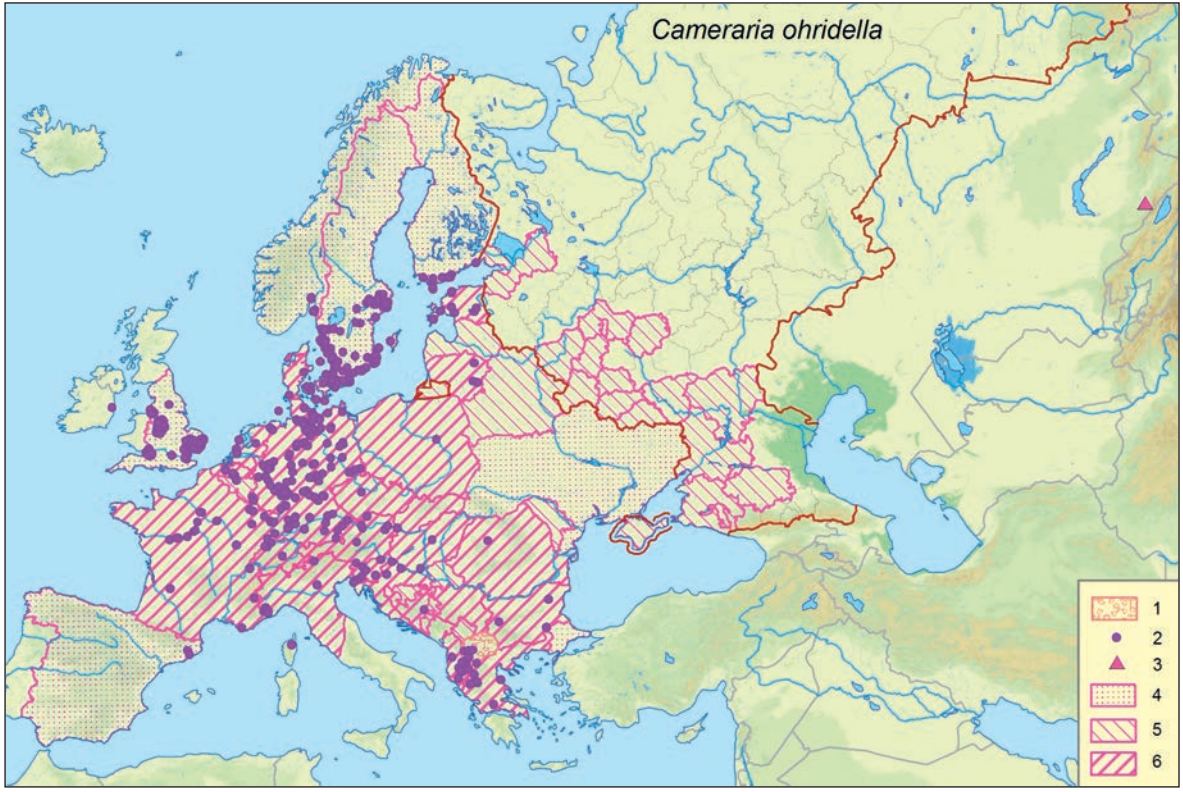


Рис. 69.2. Распространение *Cameraria ohridella*. 1 – нативная часть ареала. Инвазионная часть ареала: 2 – места обнаружения по GBIF (11 April 2017, https://www.gbif.org/occurrence/download/0080566-160910150852091), 3 – то же в Казахстане по Гниненко и др., 2016. Страны (в России области), где распространена: 4 – локально, 5 – присутствует, 6 – широко.

конского при озеленении городов. Заселение европейских стран шло так: Сербия (1987 г.); Австрия (1989); Италия (1992); Босния и Герцеговина, Болгария (1993); Венгрия и Германия (1994); Словения и Хорватия (1995); Словакия (1996); Чехия (1997); Польша и Румыния (1998); Швейцария и Нидерланды (1999); Бельгия и Франция (2000); Дания, Великобритания, Испания, Украина, Швеция (2002); Литва, Белоруссия, Молдавия (2003); европейская часть Турции (2004); Финляндия (2006). На территории России первое вселение каштановой минирующей моли зафиксировано в 2003 г. в Калининградской области, в 2005 г. она была выявлена в Москве. В 2007 г. – в Московской области и в Санкт-Петербурге. В 2008 г. моль распространилась в Ростовской, Белгородской, Воронежской, Волгоградской, областях, в 2009 – в Курской, Брянской и Орловской областях, в 2010 г. – в Крыму, Краснодарском, Ставропольском краях и республике Адыгея (Гниненко и др., 2011; Ижевский, Масляков, 2008; Каштанова, 2009; Стрюкова, 2016; Шутко, Тутуржанс, 2018).

Ареал каштановой минирующей моли продолжает увеличиваться из-за широко используемого по всей Европе и в Азии конского каштана обыкновенного в декоративных целях в городских и пригородных районах. Обнаружен в Кыргызстане – 2015 г. и Казахстане – 2016 г. (Гниненко и др., 2016; Темиркул Кызы Каухар, 2017).

Восточная граница распространения каштановой минирующей моли до недавнего времени определялась распространением моли в странах Европы и Европейской части России, однако последние находки вредителя на территории Казахстана и Кыргызстана продемонстрировали его способность к дальнейшему расширению ареала. Саморасселение за счет естественного полета моли осуществляется на небольшие расстояния, но возможны переносы взрослых особей восходящими потоками воздуха.

Местообитание. На различных видах каштанов в естественных условиях и в искусственных насаждениях.

Особенности биологии. Основной вред деревьям наносят гусеницы каштановой минирующей моли, которые выгрызают мякоть листа, а сами скрыты под эпидермисом. Выживаемость гусениц чрезвычайно высока, т.к. они не смываются дождем и защищены от инсектицидов. Каштановая минирующая моль развивается в трёх поколениях, постепенно полностью уничтожая листву на дереве. Поисковые способности имаго в отношении кормового растения чрезвычайно высоки. Обследование каштанов в Шаховском районе Московской области в 2016–2018 гг. показало 100% зараженность деревьев: были поражены даже одиночные проростки каштана с несколькими листьями, скрытые в густых зарослях. С учётом устойчивости каштана конского к заморозкам и того, что он не только планово широ-

ко используется в городских посадках, но и вошёл в список излюбленных садоводами растений, увеличение ареала каштановой моли будет происходить постоянно и практически непредсказуемо из-за переноса вредителя с саженцами деревьев.

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Может встречаться и повреждать другие виды рода конский каштан, а также клёны и девичий виноград. Такие представители молей-пестрянок, как тополевая моль, могут вызывать аллергические реакции человека, но специальных сообщений об аллергии, вызванной каштановой молью, не поступало. В Европе энтомологами проводятся научные исследования по естественным врагам и использованию их для биологического контроля моли. В последнее время описаны хищники, паразитоиды и энтомопатогенные грибы насекомого, разрабатываются способы их применения (главным образом грибов) для борьбы с молью. Несмотря на высокий уровень заражённости каштановой моли паразитами (до 66,7%), этого оказалось недостаточно для сдерживания численности на хозяйственно незначимом уровне (Костюков, 2016).

Контроль. В качестве профилактических методов борьбы с минирующей молью используют инсектицидные инъекции деревьям или опрыскивания крон инсектицидами длительного действия. Желательно провести эти мероприятия в мае-июне. Большое значение имеет сбор и уничтожение опавшей листвы. Если нападение моли уже произошло, то к перечисленным мероприятиям необходимо добавить обработку фунгицидами, т.к. минирующая моль часто заражает дерево опасными грибковыми заболеваниями. В зависимости от вида подобранного фунгицида, можно производить обработку кроны снаружи или вводить препарат непосредственно в ствол. В некоторых странах Европы производят полную вырубку каштанов в городских посадках с заменой их на другие породы деревьев.

Автор: Кривошеина М.Г.

Литература

Гниненко Ю.И., Костюков В.В., Кошелева О.В. Новые инвазионные насекомые в лесах и озеленительных посадках Краснодарского края // Защита и карантин растений. 2011. № 4. С. 49–50.

Гниненко Ю.И., Мухамадиев Н.С., Ашикбаев Н.Ж. Охридский минёр *Cameraria ohridella* – обнаружение в Центральной Азии // Российский журнал биологических инвазий. 2016. Т. 9. № 4. С. 14–18.

Ижевский С.С., Масляков В.Ю. Новые инвазии чужеземных насекомых в Европейскую Россию // Российский журнал биологических инвазий. 2008. Т. 1. № 2. С. 45–54.

Каштанова О.А. Охридский минёр в дендрарии Главного ботанического сада РАН // Защита и карантин растений. 2009. № 11. С. 47.

Костюков В.В. Сообщение второе о паразитах каштановой моли (*Cameraria ohridella*) в России // 9-я международная научно-практическая конференция «Биологическая защита растений – основа стабилизации экосистем». Краснодар, 2016. С. 145–148.

Стрюкова Н.М. Аборигенные и инвазивные членистоногие и их естественные враги в парках республики Крым // Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада. 2016. Ялта: ФГБУН Ордена Трудового Красного Знамени Никитский ботанический сад - Национальный научный центр РАН. № 142. С. 186–193.

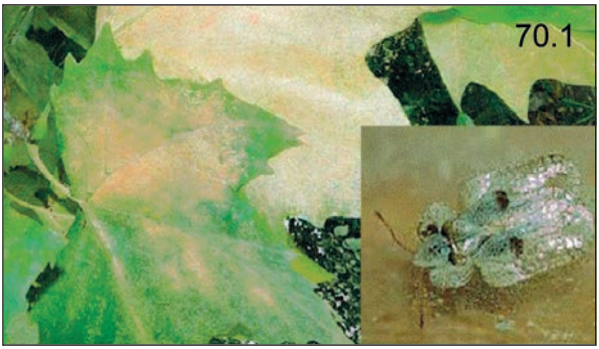
Темиркул Кызы Каухар. Вредоносность каштановой минирующей моли (*Cameraria ohridella* Deschka, Dimic) на каштане конском обыкновенном в г. Бишкеке // Наука и инновация в XXI веке: актуальные вопросы, открытия и достижения. Сборник статей. 2017. Пенза: Наука и просвещение. С. 24–28.

Шутко А.П., Тутуржанс Л.В. Адвентивные насекомые – вредители древесных насаждения г. Ставрополя // Успехи современного естествознания. 2018. № 2. С. 184–189.

70. *Corythucha ciliata* (Say, 1832)

Клоп-кружевница платановый / Sycamore lace bug

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia; Тип – Членистоногие, Arthropoda; Класс – Насекомые, Insecta; Отряд – Полужесткокрылые, Hemiptera; Семейство – Кружевницы, Tingidae; Вид – Клоп-кружевница платановый**,** *Corythucha ciliata*.



Основные синонимы. Платановый клоп-кружевница; платановая кружевница; платановая коритуха; tingid bug, *Tingis ciliata* Say, 1832.

Нативный ареал. Северная Америка (Канада, США).

Современный ареал. Северная Америка: Канада, США. Южная Америка: Чили. Австралия: Новый Южный Уэльс. Европа: Австрия, Албания, Болгария, Великобритания, Венгрия, Германия, Греция, Испания, Италия, Македония, Молдавия, Нидерланды, Португалия, Румыния, Сербия, Словения, Украина, Франция, Хорватия, Черногория. Азия: Абхазия, Турция, Китай, Южная Корея, Япония (Goro et al., 2003; Pinto et al., 2014; Wu HaiWei et al., 2016). В России везде чужероден: Черноморское побережье Краснодарского края, республики Адыгея и Крым.

Пути и способы инвазии. Впервые в Европе клоп был обнаружен в Италии в 1964 г., откуда распространился по странам Южной и Центральной Европы. В Италию, очевидно, был непреднамеренно интродуцирован воздушным транспортом. В Хорватию проник в 1970 г., в Словению – в 1972, в Сербию – в 1970–1973. Во Франции был найден в 1975 г., в Венгрии – в 1976, в Австрии – в 1982, в Албании, Македонии, Болгарии, Черногории и Германии – в 1987. Сведения о распространении клопа в Греции датируются 1988 годом, в Испании 1991, в Португалии – 1994, в Ру-

Рис. 70.2. Инвазионная часть ареала *Corythucha ciliata* в Евразии. 1 – места обнаружения по GBIF (7 April 2017, https://doi.org/10.15468/dl.k6kk9j, https://www.gbif.org/occurrence/download/0079174-160910150852091). Страны (в России – регионы), где распространен: 2 – локально, 3 – присутствует, 4 – широко.

мынии – 2004 г. На Украине появился в 2005 г., в Великобритании – в 2006 г., в Абхазии – в 2007 г., Турции – в 2007 г. На территории Молдавии сильно вредил платанам в 2012 г. Интродуцирован в Южную Корею в 1995 г., в Китай – в 2002 г., в Японии отмечен в 2003 г. В России повреждения платанов клопом отмечали с 1997 г. в Краснодаре в городских посадках. В 1998–2001 гг. распространился в городах Краснодарского края, на Черноморском побережье Краснодарского края и в Адыгее; с 2007 г. регистрируется в Крыму (Масляков, Ижевский, 2010; Стрюкова, 2017). При сильном ветре может распространяться на многие километры.

Местообитание. На платанах в природных условиях и городских посадках.

Особенности биологии. Платановый клоп-кружевница развивается в одном или двух поколениях. Самки откладывают яйца на нижнюю поверхность листьев, яйцекладки не смываются дождем и малодоступны для инсектицидов. Нимфы старших возрастов могут переходить с одного листа на другой, повреждая их. Зимуют взрослые клопы. Они забиваются в щели коры и могут выдерживать температуру до -24°С. Уже в середине лета происходит преждевременная дефолиация поражённых деревьев. Высокая инвазионная опасность данного вида определяется способностью распространяться на большие расстояния при помощи ветра, а высокая вероятность натурализации обеспечивается за счёт зимостойкости имаго.

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Платановая кружевница живет на платанах (в частности на *Platanus orientalis* и *P. hispanica* в Европе и *P. occidentalis* в Северной Америке, а также на гибридах платана). Питается, прокалывая лист с нижней стороны и высасывая из него сок. При высасывании сока из листьев растений нимфы и имаго платановой кружевницы выделяют черный секрет на нижней стороне листа. Листья желтеют и опадают (Гниненко, 2008; Масляков, Ижевский, 2010). Переносит возбудителей заболеваний платана.

Несмотря на то, что к настоящему времени вид на территории России натурализовался в основном в Краснодарском крае, он требует особого внимания в связи со способностью к массовому размножению и сообщениями о его вредоносности по отношению к другим породам деревьев (ясень, клён), которые требуют проверки.

Контроль. Химические обработки деревьев, как правило, малоэффективны, т.к. они проводятся уже после массового появления вредителя (Голуб и др., 2008). Тем не менее, химический метод можно использовать, если правильно учитывать жизненный цикл платанового клопа-кружевницы. Взрослые клопы зимуют в углублениях коры и малодоступны, но

весной при среднесуточной температуре выше 7 °С они начинают выходить на поверхность коры, а при среднесуточной температуре 12 °С происходит массовый выход имаго. Примерно в начале марта клопы переходят на набухшие почки (Голуб и др., 2008). Химическая обработка в этот период может быть эффективной. Биологические методы борьбы нуждаются в разработке. Известно, что зимующие имаго поражаются патогенным грибом *Beauveria bassiana* Bals., на кружевниц нападают также хищные клопы *Arma custos* F., *Orius majusculus* Reut. и личинки златоглазок *Chrysopa* sp. (Голуб и др., 2008).

Автор: Кривошеина М.Г.

Литература

Гниненко Ю.И. Клопы-кружевницы рода Corythucha – опасность для древесно-кустарниковых растений Старого Света // Лесной Вестник. 2008. № 1. С. 60–62.

Голуб В.Б., Калинкин В.М., Котенев Е.С. Американский интродуцент – клоп-платановая коритуха // Защита и карантин растений. 2008. № 3. С.54–55.

Масляков В.Ю., Ижевский С.С. Адвентивные (инвазионные) растительноядные насекомые на территории России. Москва: ИГРАН, 2010. 124 с.

Стрюкова Н.М. Платановая коритуха в парках Крыма // Проблемы и перспективы развития современной ландшафтной архитектуры. Материалы научно-практической конференции. Симферополь: Ариал, 2017. С. 279–283.

Goro T., Kenji T., Kiyoshi K. Occurrence of the Sycamore lace Bug, *Corythucha ciliata* (Say) (Heteroptera: Tingidae) in Japan // Research Bulletin of the Plant Protection Service Japan. 2003. №39. P. 85–87.

Pinto M.A. da S., Goncalves A.P.S., Santos S.A.P., Almeida M.R.L. de, Azevedo J.C.M. de. Biological invasion of *Corythucha ciliata* in green urban spaces in Portugal: a niche modeling approach using maximum entropy // Ciencia Florestal. 2014. V. 24. № 3. P. 597–607.

Wu HaiWei, Li XianChen, Liu Huan Xiu. Starvation resistance of invasive lace bug *Corythucha ciliata* (Hemiptera: Tingidae) in China // Entomologica Fennica. 2016. Vol. 27. № 1. P. 8–14.

71. *Cydalima perspectalis* (Walker, 1859)

Самшитовая огнёвка / Box tree moth

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia; Тип – Членистоногие, Arthropoda; Класс – Насекомые, Insecta; Отряд – Чашуекрылые, Lepidoptera; Семейство – Огнёвки-травянки, Crambidae; Вид – Самшитовая огнёвка, *Cydalima perspectalis.*

Основные синонимы. *Phakellura perspectalis* Walker, 1859; *Diaphania perspectalis* (Walker, 1859); *Glyphodes perspectalis* (Walker, 1859); *Palpita perspectalis* (Walker, 1859).

Нативный ареал. Китай, Тайвань, Корея, Япония. В России – Приморский край.

Современный ареал. Нативная часть: Восточая Азия, на запад до Тибета. Инвазионная часть в Европе и на западе Азии: Австрия, Бельгия, Болгария, Босния и Герцеговина, Великобритания, Венгрия, Германия, Греция, Грузия, Дания, Испания, Италия, Нидерланды, Румыния, Сербия, Словакия, Турция, Франция, Швейцария, Хорватия (Brua, 2013; John, 2013; Szaboky, 2012). В России распространилась в республиках Крым, Адыгея, Северная Осетия-Алания, Чеченской республике, в Краснодарском и Ставропольском краях.

Рис. 71.2. Распространение *Cydalima perspectalis* в Евразии. 1 – нативная часть ареала. Инвазионная часть: 2 – места обнаружения по GBIF (28 June 2018https://doi.org/10.15468/dl.heh6qj). Страны (в России – края и республики), где распространена: 3 – локально; 4 – присутствует; 5 – широко.

Пути и способы инвазии. Самшитовая огнёвка была случайно интродуцирована в Германию в 2006 г. В 2007 г. она была обнаружена в Швейцарии и Нидерландах, в 2008 г. – в Великобритании, в 2009 – в Австрии и Франции, в 2011–2012 г. – в Венгрии, Румынии, Турции, Словакии, Бельгии, Хорватии. Примерно в 2013 г. появилась в Дании, Греции, Болгарии и Италии, в 2014 г. – в Грузии, Боснии и Герцеговине, в 2017 г. – на Украине. На территорию России (Сочи) была завезена в 2012 г. из Италии с саженцами самшита вечнозеленого *Buxus sempervirens,* закупавшимися при подготовке к зимней олимпиаде (Гниенко и др., 2014). С 2013 г. стала объедать аборигенный вид самшита – самшит колхидский *Buxus colhica*, в первую очередь сильно ослабленные деревья. Таким образом, был поражен Краснодарский край (Сочи, Новороссийск, Геленджик), республика Адыгея (Щуров, 2014; Щуров и др., 2017а). С 2014 г. самшитовая огнёвка проникла в Абхазию, где нанесла серьезный урон самшитовым насаждениям (Жукова и др., 2016). В 2015 г. найдена в Крыму (Трикоз, Халилова, 2016). Вид, видимо с посадочным материалом (Доброносов, 2017), завезён не позже 2013 г. в г. Грозный (Чеченская республика). В 2015–2017 гг. обнаружен в Республиках Северная Осетия Алания и Южная Осетия Алания (пути проникновения не ясны – Доброносов, 2017). В 2017 г. найдена на территории Ставропольского края (Шутко, Тутуржанс, 2018).

Местообитание. На самшите на территории естественного произрастания и в местах его высадки как декоративного растения.

Особенности биологии. Самшитовая огнёвка отличается довольно высокой плодовитостью: самки откладывают до 220 яиц на нижнюю поверхность листьев. На территории России вредитель развивается в 3–4 поколениях. Многократное повреждение самшита в течение вегетационного сезона гусеницами нескольких поколений приводит к полной его гибели. Взрослые бабочки – хорошие летуны, в вечерние часы привлекаются различными источниками света, что способствует широкому распространению имаго. Способность вредителя к натурализации усиливается за счет возможности питания гусениц на других растениях.

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. У себя на родине – в Восточной Азии – самшитовая огнёвка встречается на самшите, а также на бересклетах (японском и крылатом) и на падубе пурпурном. В Европе этот вид повреждает только самшит. В Кавказском заповеднике гусеницы самшитовой огнёвки кормились также на лавровишне, полевом клёне, ясене, японской мушмуле, колхидской и колючей иглицах, каменном дубе (по В.В. Доброносову, 2017). Однако самшит являлся для них основным кормом. В южных городах гусеницы практически полностью уничтожают посадки самшита, объедая не только листья, но и молодую кору. В России

на территории проникновения самшитовой огнёвки растёт аборигенный вид самшита – самшит колхидский. Это третичный реликт, эндемик колхидско-лазистанской флоры, занесён в Красную книгу Российской Федерации как уязвимый вид (Варлыгина и др., 2008), а также в красные книги Краснодарского края и Республики Адыгея. После появления самшитовой огнёвки от колхидского самшита в Тисо-самшитовой роще Кавказского заповедника в Сочи не осталось и следа, а из 7423.3 га лесов с участием самшита на южном макросклоне Северо-Западного Кавказа к июню 2017 г. живые растения сохранились лишь на 400.7 га (Щуров и др., 2017б). Проникновение вредителя в регионы произрастания колхидского самшита приравнивается к экологической катастрофе.

Контроль. Из механических мер борьбы можно порекомендовать глубокую обрезку самшита, а также сбор яиц и гусениц вредителя с последующим сжиганием. Можно применять отлов имаго феромонными и световыми ловушками. Из химических препаратов высокой эффективностью в борьбе с самшитовой огнёвкой обладают пиретроиды: препараты децис, децис профи, фастак, каратэ, фьюри. Также можно использовать сильнодействующие системные препараты: БИ-58 или карбофос. Обработки БИ-58 и препаратом Актар уничтожают до 98% гусениц (Трикоз, Халилова, 2016), однако следует помнить, что использование химических средств защиты в курортном регионе ограничено требованиями СЭС. Также следует очень осторожно применять эти препараты, если рядом есть дети или домашние животные. Хорошие результаты при борьбе с гусеницами младших возрастов, т.е. с теми, которые только-только вылупились из яиц, даёт препарат нового поколения димилин – регулятор роста и развития насекомых. Этот препарат не токсичен для человека и теплокровных животных. Из биологических средств защиты рекомендуются бактериальные препараты на основе бактерии *Bacillus thuringiensis* var. *kurstaki*. Эта бактерия эффективно поражает гусениц. Однако такие препараты эффективны только в борьбе с гусеницами младших возрастов. Другие биологические способы борьбы находятся в стадии разработки. Испытаны хищные клопы *Podisus maculiventris* Say, бракониды *Habrobracon nebetor* Say (Агасьева и др., 2017). Изучаются случаи паразитирования мух-тахин и хищничества личинок сирфид. Первый опыт применения биологических способов борьбы на северо-западном Кавказе должного эффекта не дал (Аксёнов и др., 2016).

Авторы: Кривошеина М.Г., Хляп Л.А.

Литература

Агасьева И.С., Исмаилов В.Я., Федоренко Е.В., Нефёдова М.В. Биологический контроль самшитовой огнёвки // Защита и карантин растений. 2017. № 8. С. 21–23.

Аксёнов П. А., Колганихина Г. Б., Дворецкая Е. В. и др. Самшит колхидский: ретроспектива и современное состояние популяций / отв. ред. Туниев Б.С. Москва: Изд-во Буки-Веди, 2016. 206 с.

Варлыгина Т.И., Камелин Р.В., Киселёва К.В., Клюйков Е.В., Новиков В.С., Павлов В.Н., Пименов М.Г., Филатова И.О., Жмылёв П.Ю. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / Сост. Р.В. Камелин и др. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 855 с.

Гниненко Ю.И., Ширяева Н.В., Щуров В.И. Самшитовая огнёвка – новый инвазивный организм в лесах Российского Кавказа / Карантин растений. Наука и практика. 2014 № 1 (7). С. 32–36.

Доброносов В.В. Новые данные о самшитовой огнёвке *Cydalima perspectalis* (Walker, 1859) на Центральном Кавказе // Аэкономика: экономика и сельское хозяйство. 2017. № 10 (22). С. 1–3.

Жукова Е.А., Тания И.В., Шабунин Д.А. Результаты мониторинга состояния самшита в республике Абхазия // «Природа, наука, туризм в ООПТ». Материалы Международной юбилейной научной конференции, посвящённой 20-летию Рицинского реликтового национального парка (15–19 октября 2016 г., Гудаута). Гудаута: Рицинский реликтовый национальный парк, 2016. С. 106–109.

Трикоз Н.Н., Халилова З.Э. Самшитовая огнёвка в Никитском ботаническом саду // Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада. 2016. № 142. С. 69–75.

Шутко А.П., Тутуржанс Л.В. Адвентивные насекомые – вредители древесных насаждений города Ставрополя // Успехи современного естествознания. 2018. № 2. С. 184–189.

Щуров В.И. Самшитовая огнёвка в Краснодарском крае: история проникновения, хронология расселения, причиняемый вред (реальный и прогнозируемый), а также возможные меры по его сокращению. Филиал ФБУ «Российский центр защиты леса» «Центр защиты леса Краснодарского края», 2014 (доступ 24 мая 2018).

Щуров В.И., Бондаренко А.С., Вибе Е.Н., Радченко К.С., Семёнов А.В. Новые данные об инвазиях чужеродных насекомых – вредителей (Insecta: Hemiptera, Coleoptera, Lepidoptera) в лесах северо-западного Кавказа // Экология: рациональное природопользование и безопасность жизнедеятельности. Сборник материалов Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Адыгейский государственный университет. 2017а. С. 114–124.

Щуров В., Скворцов М., Радченко К., Семёнов А., Жуков Е., Щурова А., Инвентаризация мест обитания и популяций самшита колхидского как потенциальных участков ЛВПЦ на южном макросклоне Северо-Западного Кавказа в условиях продолжающейся инвазии самшитовой огнёвки // Устойчивое лесопользование № 4(52). 2017б. С.13-21.

Brua C. The box tree moth, *Cydalima perspectalis* (Walker, 1859), exotic invasive species, details of its invasion dynamics in France and Europe, damage to box trees (*Buxus* spp.) and management strategies. 3e Conference sur l'entretien des Zones Non Agricoles, Toulouse, France, 15-17 Octobre 2013. P. 365–377.

John R.; Schumacher J. The Box-tree pyralid (*Cydalima perspectalis*) in the Box-tree forest of Grenzach-Whylen // Gesunde Pflanzen. 2013. Bd. 65. № 1. S. 1–6.

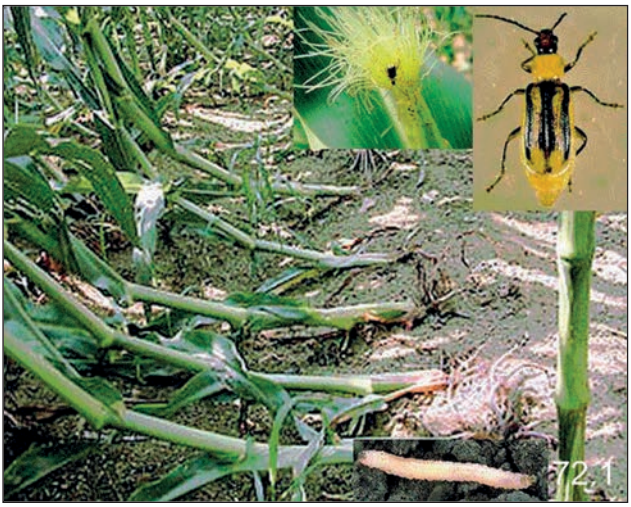
Safian S.; Horvath B. Box tree moth (*Cydalima perspectalis* (Walker, 1859)) – a potential garden pest – new member in the Hungarian Lepidoptera fauna (Lepidoptera: Crambidae) // Novenyvedelem. 2011. V. 47. № 10. P. 437–438.

Szaboky C. New data to the Microlepidoptera fauna of Hungary, part XIV (Lepidoptera: Tineidae, Gracillariidae, Gelechiidae, Crambidae) // Folia Entomologica Hungarica. 2012. V. 73. P. 45–51.

72. *Diabrotica virgifera virgifera* LeConte, 1868

Западный кукурузный жук / Western corn rootworm

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia; Тип – Членистоногие, Arthropoda; Класс – Насекомые, Insecta; Отряд – Жесткокрылые, Coleoptera; Семейство – Листоеды, Chrysomelidae; Вид – Западный кукурузный жук, *Diabrotica virgifera virgifera.*



Основные синонимы. Западный кукурузный корневой жук; western corn rootworm; Colorado corn rootworm; corn rootworm; *Diabrotica filicornis* Horn, 1893.

Нативный ареал. Мексика и Центральная Америка.

Современный ареал. Из нативного ареала проник в США и Канаду, а также в Европу, где встречается в следующих странах: Австрия, Албания, Белоруссия, Болгария, Босния и Герцеговина, Великобритания, Венгрия, Германия, Греция, Италия, Македония, Нидерланды, Польша, Румыния, Сербия, Словакия, Словения, Украина, Франция, Хорватия, Черногория, Чехия, Швейцария. Россия: Ростовская область (единичные находки).

Пути и способы инвазии. Широко распространился в кукурузном поясе США. Проник в Европу вследствие непреднамеренной многократной интродукции с помощью воздушного транспорта из северо-восточной части США. Впервые выявлен в 1992 г. в Сербии. В 1994 г. зарегистрирован

Рис. 72.2. Инвазионная часть ареала *Diabrotica virgifera* в Евразии. Страны (в России – область), где распространен: 1 – локально, 2 – присутствует; 3 – широко.

в Албании, Черногории и Греции, в 1997 г. – в Боснии и Герцеговине, Венгрии, Румынии, Хорватии, в 1998 г. – в Болгарии и Италии, в 2000 г. – Словакии и Швейцарии, в 2001 г. – в Австрии, Чехии, Франции, в 2003 г. – в Великобритании, Нидерландах, Чехии, Словении, в 2005 г. – в Польше, в 2007 г. – в Германии, в 2006 г. – в Украине, в 2009 г. – в Белоруссии (Kuhlmann et al., 1998; Miller et. al., 2005; Vidal et. al. 2005; Ижевский, Жимеркин, 2003; Жимерикин 2011; Трепашко, Надточаева, 2013). В России был найден в Ростовской области в 2011 г. (Россельхознадзор информирует, 2014) и находится под пристальным вниманием карантинных служб в связи с тем, что в зоне возделывания кукурузы на Северном Кавказе и Центрально-Черноземном районе имеются природные условия, благоприятные для распространения и натурализации данного вредителя.

Распространение жука осуществляется за счёт активного перемещения имаго, способных пролететь несколько десятков километров, ветром, а также с зараженной почвой, с зараженными наземными частями кукурузы при участии различных видов транспорта. Проникая в различные транспортные средства (самолеты, поезда, судна), жуки перемещаются на значительные расстояния, образуя новые очаги.

Местообитание. Взрослые жуки на кукурузе и на растениях других семейств. Личинки только на кукурузе в местах ее возделывания.

Особенности биологии. Высокая инвазионная опасность жуков определяется хорошими способностями имаго к саморасселению на несколько десятков километров, высокой плодовитостью самок, откладывающих до 1000 яиц, и устойчивостью яйцекладок к морозам, позволяющая им выдерживать температуру в почве до –10 °С. Личинки выходят из яиц при прогреве почвы до +11 °С. Жуки легко натурализуются в новых местообитаниях.

Вредящей стадией являются личинка и жук. Взрослые жуки питаются пыльцой, кукурузными столбиками, зернами молочно-восковой спелости, что может нарушать опыление и снижать урожайность кукурузы. Повреждённые растения не способны активно усваивать воду и питательные вещества из почвы, замедляется рост и развитие, растения полегают (Ижевский, 1995). Наличия 29 личинок на корнях одного растения или повреждение 50% корней достаточно для полной его гибели.

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Взрослые жуки питаются пыльцой многих видов растений (представителями таких семейств, как астровые, бобовые, маревые, злаковые, паслёновые и тыквенные). Личинки эти виды, как правило, не трогают, а питаются только на корнях кукурузы. Кроме того, как жуки, так и личинки являются переносчиками возбудителей ряда грибных, бактериальных и вирусных заболева-

ний кукурузы. При вспышках размножения жук может полностью уничтожить посевы.

Контроль. По данным зарубежных исследователей, из химических препаратов в США в борьбе с западным кукурузным жуком используют: метом, карбарил, карбофуран, изофенфос; с личинками – карбофуран, хлоропирифос, фонофос, форатома, гербуфос. В в странах бывшей Югославии против личинок вносят во время посева в междурядье кукурузы тербуфос, клормефос, карбофуран, форатома, бифентрин, фипронил, линдан. В Венгрии испытывают инсектицидные препараты для обработки посевов против жуков, используя альфаметрин, метилпаратион, малатион, карбарил, эндосульфан, дихлофос. А против личинок проходят тестирование препараты на основе карбофурана, тербуфоса, тефлутрина, карбосульфана, которые вносят в почву, и протравители семян тиаметоксам, тефлутрин, имидахлорприд и ацетамиприд. В 1959 г. в США появились генерации кукурузного жука, устойчивые к инсектицидам, и скорость их распространения возросла до 110–200 км в год. Устойчивость взрослых особей к инсектицидам и изменение их поведения объясняют наличием гена R. Важно отметить, что в Северной Америке затраты на борьбу с жуком и потери от недобора урожая совокупно составляют не менее 1 млрд. долл. США в год (Россельхознадзор информирует, 2014). В России необходим постоянный мониторинг и регистрация всех случаев проникновения вредителя для предотвращения его натурализации.

Автор: Кривошеина М.Г.

Литература

Жимерикин В.Н. Западный кукурузный жук отловлен на границе Российской Федерации // Защита и карантин растений. 2011. Вып. 11. С. 11–12.

Трепашко Л.И., Надточаева С.В. Инвазия западного кукурузного жука на территорию Беларуси // Защита и карантин растений. 2013. Вып. 5. С. 40–41.

Ижевский С.С. Опасный вредитель кукурузы на пороге России // Защита и карантин растений. 1995. № 9. С. 34–35.

Ижевский С.С., Жимерикин В.Н. Западный кукурузный жук в Европе // Защита и карантин растений. 2003. № 5. С. 30–32.

Россельхознадзор информирует // Защита и карантин растений. 2014. № 8. С. 9.

Kuhlmann U., van der Burgt W. Possibilities for biological control of the western corn rootworm, *Diabrotica virgifera virgifera* LeConte, in Central Europe // BioControl. 1998. V. 19. P. 59–68

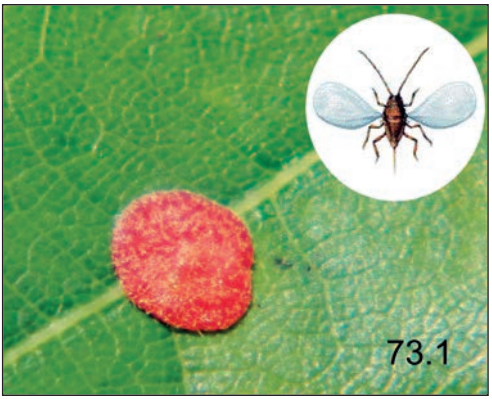
Miller N., Estoup A., Toepfer S., Bourguet D., Lapchin L., Derridj S., Kim K.S., Reynaud P., Furlan L., Guillemaud T. Multiple transatlantic introductions of the western corn rootworm // Science. 2005. V. 310. P. 992.

Vidal S., Kuhlmann U., Edwards C.R.Western Corn Rootworm: Ecology and Management. CABI Bioscience, Delemont, 2004. 212 p.

73. *Diaspidiotus perniciosus* (Comstock, 1881)

Калифорнийская щитовка / California scale

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia; Тип – Членистоногие, Arthropoda; Класс – Насекомые, Insecta; Отряд – Полужесткокрылые, Hemiptera; Семейство – Щитовки, Diaspididae; Вид – Калифорнийская щитовка, *Quadraspidiotus perniciosus*.



Основные синонимы. Black pine-leaf scale, San Jose scale, Chinese scale, Pernicious scale, *Aspidiotus (Hemiberlesiana) perniciosus* (Comstock, 1881), *Quadraspidiotus perniciosus* (Comstock, 1881), *Aonidia fusca* (Maskell, 1894).

Нативный ареал. Северо-Восточный Китай, Корея, Япония, Россия (Приморский край, Сахалин) (Масляков, Ижевский, 2010; Чумакова, 1967).

Современный ареал. В настоящее время практически является космополитом (CABI, 2018), встречаясь в Северной и Южной Америке, в Евразии, Африке, Австралии, Новой Зеландии. В Европе заселила её южную половину, отсутствуя в Бельгии, Великобритании, Дании, Польше, странах Прибалтики и Скандинавии. В Азии в современный ареал входят многие страны, лежащие к югу от России: Азербайджан, Армения, Афганистан, Вьетнам, Грузия, Индия, Ирак, Иран, Казахстан, Китай, Кыргызстан, Мьянма, Пакистан, Таджикистан, Таиланд, Туркмения, Турция, Узбекистан, Япония и др. В Африке известна от Алжира и Марокко до ЮАР. В Северной Америке – от Канады до южных пределов континента, включая Гавайские острова. Заселила многие страны Южной Америки, в том числе Аргентину и Бразилию. В России: Астраханская, Белгородская, Волгоградская, Воронежская и Ростовская области, республики Адыгея, Калмыкия, Крым, а также Краснодарский край. Севернее найдена в Московской области. На востоке – в Иркутской области (Иркутск). По прогнозу северная граница потенциального ареала калифорнийской щитовки на территории РФ проходит по северным границам областей: Ленинградская –

Рис. 73.2. Распространение *Diaspidiotus perniciosus* в Евразии и на севере Африки. 1 – место обнаружения на Сахалине (по: Чумакова, 1967); 2 – нативная часть ареала. Инвазионная часть ареала: страны (в Китае и Индии провинции, в России области, края, республики), где распространена: 3 – локально, 4 – присутствует, 5 – широко; 6 – прогнозируемая северная граница потенциальных инвазий (по: Масляков, Ижевский, 2010).

Вологодская – Кировская – Пермская – Свердловская – Тюменская – Томская – г. Енисейск – г. Усть-Илимск – Иркутская – Читинская – Амурская – г. Комсомольск-на-Амуре – устье Амура – юг Сахалина (г. Поронайск) (Масляков, Ижевский, 2010).

Пути и способы инвазии. Вне Восточной Азии – региона происхождения – щитовка впервые была зарегистрирована в США (Калифорния), где с 1870-х гг. по 1890 г. распространилась по всему штату, а к 1895 г. – по территории других штатов США. Из Северной Америки калифорнийская щитовка была в начале XX в. попала в Европу, где распространилась на территории многих стран. В Венгрии известна с 1928 г., Германии – с 1946 г., в Украине – с 1952 г., в Болгарии – с 1960-х гг. На территории Европейской части России и на Черноморском побережье Кавказа вид был зарегистрирован в 1931 г., но считается, что интродуцирована щитовка была ранее. В Краснодарском крае была выявлена в 1934–1935 гг., в Крыму – в 2007 г. Распространилась в Адыгее (2010 г.). В это же время была найдена в Азербайджане. В Туркмении найдена в 1935 г. В Молдавии очаги были зарегистрированы в 1940 г., в Узбекистане – в 1964 г., в Казахстане – в 1969–1970 гг. (Масляков, Ижевский, 2010; Чумакова, 1967; Шутова, 1970). В Волгоградской обл. регистрируется с 1966 г. В Белгородской и Воронежской найдена в 2013 г. В Московской обл. обнаружена в 2007 г. В Саратовской обл. и Иркутске найдена в 2016 г. Постоянно регистрируется и уничтожается карантинными службами в привозной продукции, поступающей из различных стран. Так, известны случаи обнаружения калифорнийской щитовки в продукции, поставляемой в Амурскую область (2010), Бурятию и Хабаровский край (2012), Ленинградскую и Иркутскую области (2016). Сведений о натурализации в данных регионах пока не имеется.

Инвазия происходит с заражёнными плодами, саженцами и почвой при перевозке их различными видами транспорта.

Местообитание. Распространена в посадках плодово-ягодных культур, встречается также на лесных лиственных породах.

Особенности биологии. Инвазионность калифорнийской щитовки обусловливается высокой плодовитостью (от 50 до 400 личинок), большим числом поколений (до 4 и выше), широким кругом повреждаемых видов растений, высокой экологической пластичностью: щитовка способна переносить значительные колебания температуры и влажности (от –40–50 °С до +45 °С и от 30% до 90%). Щитовки плотно прикрепляются к листьям, плодам и ветвям, одежде и садовому инвентарю, что повышает их способность к интродукции.

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Повреждает около 270 видов плодово-ягодных, декоративных и лесных лиственных по-

род; особенно сильно вредит яблоне, несколько меньше – сливе, персику и груше. Повреждает также абрикос, миндаль, вишню, черешню, боярышник, айву, розу, сирень, липу, акацию, иву, тополь, дуб, клён, виноград и др. Распространяется главным образом с заражённым посадочным и прививочным материалом, а также через одежду и садовые инструменты. Щитовки, поселяясь большими колониями на штамбах, ветвях, листьях и плодах, высасывают их соки, истощают растения, в результате кора на них растрескивается и отмирает, уменьшается прирост, мельчают и деформируются плоды, на плодах в местах сосания образуются красные пятна. Растение, ставшее местом обитания и питания щитовок, теряет способность к плодоношению, поскольку все свои силы направляет на выживание. Заражённые щитовками деревья повреждаются даже слабыми морозами и со временем погибают. Молодые деревья погибают на 2–3 год.

Контроль. Из способов защиты от калифорнийской щитовки применяется проверка посадочного материала, так как молодые саженцы наиболее уязвимы по отношению к вредителю, а также обрезка и уничтожение сильно заселённых ветвей и очистка коры. Биологический контроль с использованием паразитических ос *Encarsia perniciosi* – эффективен при длительном применении и при отсутствии химобработок. На калифорнийской щитовке выявлено много паразитов и хищников (Масляков, Ижевский, 2010), применение которых находится в стадии разработки. Как метод химической борьбы в закрытых помещениях эффективна фумигация гидроген цианидом, фостоксином и метилбромидом. В природных условиях применяется опрыскивание инсектицидами широкого действия. В настоящее время разработана программа экологического управления численностью вредителя, основанная на использовании феромонов и экологически малоопасных инсектицидов биологической природы, не подавляющих деятельности естественных врагов, суммарное применение которых позволяет сдерживать развитие калифорнийской щитовки на уровне, не причиняющем экономического ущерба (Васильева, 2012).

Автор: Кривошеина М. Г.

Литература

Васильева Л.А. Апробация программы экологического управления в экологическом и органическом яблоневых садах на примере калифорнийской щитовки *Quadraspidiotus perniciosus* // Плодоводство и ягодоводство России. 2012. Т. 29. № 1. С. 91–99.

Масляков В.Ю., Ижевский С.С. Адвентивные (инвазионные) растительноядные насекомые на территории России. Москва: 2010. ИГРАН. 124 с.

Чумакова Б.М. Калифорнийская щитовка и естественные ресурсы её энтомофагов на Сахалине // Бюлл. ВНИИЗР. Л. 1967. Вып. 1. № 9: С. 9–13.
Шутова Н.Н. (ред.). Справочник по карантинным и другим опасным вредителям, болезням и сорным растениям. Москва: Колос, 1970. 240 с.
CABI, 2018. *Diaspidiotus perniciosus*. In: Invasive Species Compendium. Wallingford, UK: CAB International. www.cabi.org/isc.

74. *Harmonia axyridis* Pallas, 1773

Гармония изменчивая / Harlequin ladybird

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia; Тип – Членистоногие, Arthropoda; Класс – Насекомые, Insecta; Отряд – Жесткокрылые, Coleoptera; Семейство – Божьи коровки, Coccinellidae; Вид – Гармония изменчивая, *Harmonia axyridis*.

Основные синонимы. Божья коровка-арлекин; коровка-арлекин; азиатская желтая божья коровка; азиатская божья коровка; хармония изменчивая; harlequin; multicolored asian ladybird; asian ladybeetle; halloween ladybeetle; many-named ladybird; multivariate ladybird; southern ladybird; japanese ladybird; pumpkin ladybird; *Coccinella axyridis* Pallas, 1773; *Coccinella bisexnotata* Herbst, 1793; *Anatis circe* Mulsant, 1850; *Leis axyridis* (Pallas) Mulsant, 1850; *Ptychanatis axyridis* (Pallas) Crotch, 1874 .

Нативный ареал. Юго-восток России (от юго-востока Западной Сибири до Приморья и Сахалина), Казахстан, Кыргызстан, Монголия, Китай, Корея, Япония, север Вьетнама.

Современный ареал. Из нативной части ареала в Азии распространилась в Северную Америку (США, Канада, Мексика), Южную Америку (Аргентина, Бразилия, Венесуэла, Парагвай, Перу, Уругвай, Чили), Африку (Египет, Кения, Танзания и Занзибар, ЮАР). В Европе в инвазионную часть ареала входят: Австрия, Албания, Белоруссия, Бельгия, Болгария, Босния и Герцеговина, Великобритания, Венгрия, Германия, Греция, Дания, Испания, Италия, Латвия, Литва, Лихтенштейн, Люксембург, Македония, Нидерланды, Норвегия, Польша, Румыния, Сербия, Словакия, Словения, Украина, Франция, Хорватия, Черногория, Чехия, Швейцария, Швеция, Шотландия. Зарегистрирована в Абхазии, Грузии, Турции.

В России инвазионна в Калининградской, Брянской, Московской, Липецкой, Белгородской, Воронежской, Ростовской областях, Краснодарском

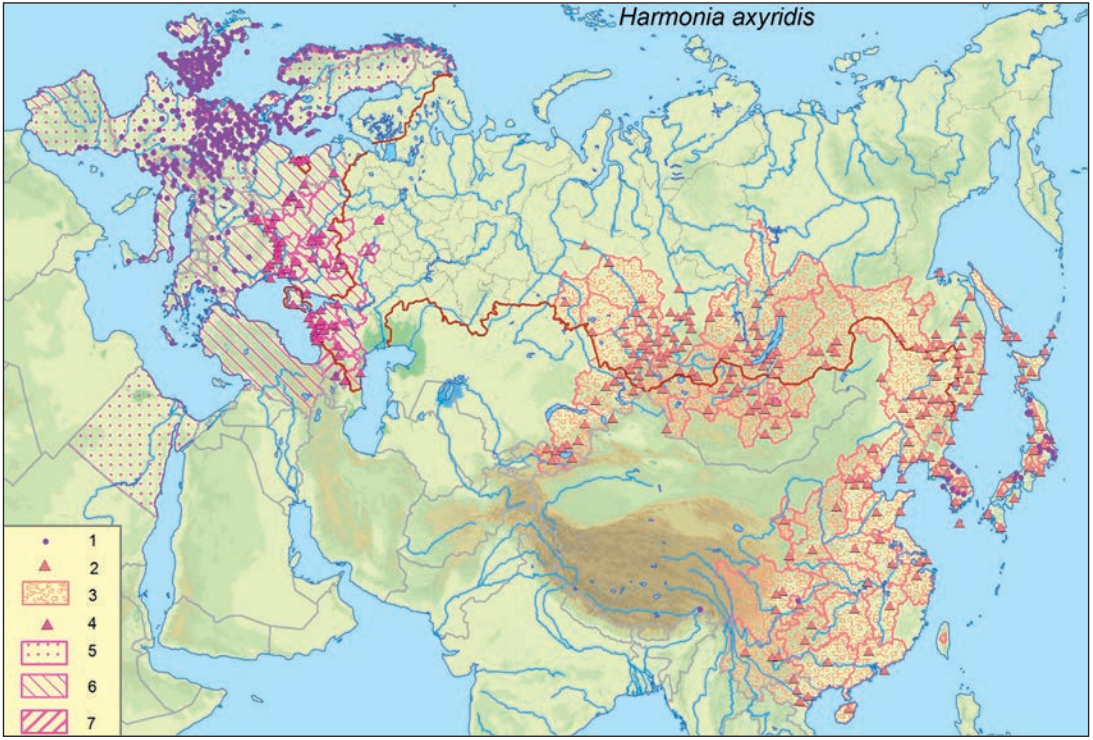


Рис. 74.2. Распространение *Harmonia axyridis* в Евразии и на севере Африки. 1 – места обнаружения по GBIF (https://doi.org/10.15468/dl.tkukh7, https://www.gbif.org/occurrence/download/0095237-160910150852091). Нативная часть ареала: 2 – места находок по Орловой-Беньковской, 2015; 3 – административные области (края, аймаки, провинции), в которых вид обнаружен. Инвазионная часть: 4 – места обнаружения по Орловой-Беньковской, 2013; 2014. Страны (в Китае – провинции, в России – области, края, республики), где распространена: 5 – локально, 6 – присутствует, 7 – широко.

и Ставропольском краях, республиках Крым, Адыгея, Кабардино-Балкария, Дагестан.

Пути и способы инвазии. Вид был преднамеренно интродуцирован в Северную Америку и Европу для биологической борьбы с тлями и червецами. В США гармонию начали выпускать с 1916 г., в СССР – с 1927 г. (Грузия, Украина, Белоруссия, Казахстан), в Западной Европе – с 1982 г. В 1988 г. была обнаружена первая популяция *H. axyridis* в природных условиях США, и уже к 1994 г. жук натурализовался в 24 штатах и проник на территорию Канады и Мексики. В Южной Америке с 1990 г: Аргентина, Парагвай, Уругвай, Перу, Чили (2001 г.), Бразилия (2002 г.) (Martins et al., 2009; Solano et al., 2014), Венесуэла (2013 г.). В Африке с 1988: Египет, Кения, ЮАР (2010 г.), Танзания (2014 г.) (Nedved, Hava, 2016).

В Западной Европе азиатские божьи коровки стали попадаться в природе с 1988–1991 гг. (Бельгия, Германия, Греция, Нидерланды, Франция). В 1995–1996 гг. вид интродуцирован в Италию. В Грузии распространились в 1980 г., в 2012 г. зарегистрированы повторно. В Турции с 2013 г. (Bukejs, Telnov, 2015). Начиная с 2002 г., массовое развитие гармонии изменчивой было отмечено в Великобритании (2004 г.) (Roy, Brown, 2015), Швейцарии, Люксембурге, Италии (Parrella et al., 2015), Чехии, Дании, Австрии, Нидерландах (Raak-van den Berg et al., 2014), Норвегии, Польше, Лихтенштейне, Швеции, Хорватии, Венгрии, Сербии, Словакии (Panigaj et al., 2014), Словении, Украине, Болгарии, Латвии и Румынии. Последние находки жука: Ирландия (2007 г.), Черногория (2009), Сербия (2008), Босния и Герцеговина (2010), Македония (2015), Испания (2015), Албания (2016), Латвия (2009), Украина (2009), Литва (2011), Беларусь (2015) (Gligorovic et al., 2013; Havelka et al., 2015; Ibrahimi et al., 2016; Ivezic et al., 2013; Pons et al., 2015).

В России гармония изменчивая зарегистрирована в Ставропольском, Краснодарском краях и республике Адыгея (2002–2013), в г. Москва (2004 г.), в Калининградской области (2011), г. Сочи (2012), Белгородской области (2012), Крыму (2013), Московской, Брянской, Липецкой, Ростовской областях (2015), Дагестане и Кабардино-Балкарии (2015) (Коротяев, 2013; Орлова-Беньковская, Могилевич, 2016). В 2017 г. найдена в Воронежской области (Емец, 2018).

Возможна случайная интродукция с фруктами, цветами. Взрослые особи могут перемещаться с контейнерами, где они скапливаются для зимовки (CABI, 2017). Неоднородность молекулярно-генетической структуры вида и хаотичность его преднамеренной интродукции в различные районы Евразии привели к тому, что в ряде регионов в нативной части ареала, возможно, присутствуют инвазионные популяции с разной генетической

структурой, как это произошло, по мнению ряда авторов, на территории Казахстана и Кыргызстана (Orlova-Bienkowskaja et al., 2015).

Местообитание. Обнаружена в самых разных биотопах: в природных условиях, агроландшафтах, городских посадках и строениях. Например, в Бельгии наиболее часто жуков находили в посевах пшеницы и других зерновых культур, кормовых бобов и картофеля. В Краснодарском и Ставропольском краях – обычный обитатель виноградников.

Особенности биологии. Жук очень плодовит, хорошо летает. В естественном ареале зимующие жуки скапливаются в пещерах, среди растительности, что позволяет им успешно перезимовать и весной распространяться в агроценозах. Рацион питания относительно широк. Благодаря этим и другим особенности биологии, жук легко приспосабливается к новым условиям и натурализуется в новых местообитаниях (Горячева, Блехман, 2016).

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Массовое размножение гармонии изменчивой в ряде регионов привело к падению численности местных божьих коровок и некоторых других насекомых (Martins et al., 2009). Азиатская божья коровка наносит ущерб плодоводству и виноделию. Может повреждать фрукты и виноград. Попадая в продукты и вино, она ухудшает их вкусовые качества. Коровки в массе проникают на зимовку в дома, причиняя беспокойство жителям. Голодные жуки кусают людей. Выделения жуков имеют неприятный запах, оставляют пятна на мебели и стенах, вызывают аллергию (Орлова-Беньковская, 2013, 2014, 2015). Граница ареала продвигается со скоростью от 100 до 500 километров в год. Потенциальный ареал вида охватывает Северную Америку, умеренные широты Европы, Средиземноморье, обширные территории в Южной Америке, Африке, Австралии и Новой Зеландии.

Контроль. Включает использование инсектицидов, ловушек, уничтожение скоплений зимующих жуков, механическую защиту от проникновения в помещения, в том числе жилые здания, винодельческие и пищевые предприятия. Ведется поиск паразитов и патогенов, в том числе клещей и грибковых культур (Ceryngier, Twardowska, 2013). Наилучшими методами борьбы считается применение феромонных ловушек для больших территорий, использование сеток на окнах, светоловушек с улавливающими контейнерами.

Автор: Кривошеина М.Г.

Литература

Горячева И.И., Блехман А.В. Генетическая структура нативных и инвазионных популяций *Harmonia axyridis* Pall. в свете глобальной инвазии // Генетика. 2016. Т. 52. № 12. С. 1358-1370.

Емец В.М. Находки коровки *Harmonia axyridis* (Coleoptera, Coccinellidae) в Воронежском заповеднике (Воронежской области РФ) // Российский журнал биологических инвазий. 2018. Т. 11. № 1. С. 33–37.

Коротяев Б.А. О массовом размножении азиатской коровки *Harmonia axyridilis* Pall. (Coleoptera, Coccinellidae) в равнинной части северо-западного Кавказа // Энтомологическое обозрение. 2013. Т.9. № 4. С. 856–858.

Орлова-Беньковская, М.Я. Опасный инвазионный вид божьих коровок *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera, Coccinellidae) в Европейской России // Российский журнал биологических инвазий. 2013. № 1. С. 75–82.

Орлова-Беньковская М.Я. Массовое размножение божьей коровки *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera, Coccinellidae) на Кавказе и возможные источники инвазии // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 3. С. 73–82.

Орлова-Беньковская М.Я. Инвазия божьей коровки *Harmonia axyridis* (Pallas 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) в юго-восточный Казахстан // Зоологический журнал. 2015. Т. 94. № 5. С. 538–543.

Орлова-Беньковская М.Я., Могилевич Т.А. Первая находка *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera, Coccinellidae) в Кабардино-Балкарсой республике и история расселения этого чужеродного вида по Кавказу и югу Европейской России с 2002 по 2015 год // Кавказский энтомологический бюллетень. 2016. Т. 12. № 1. С. 93–98.

Bukejs A., Telnov D. The first record of the invasive beetle *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) in Turkey // Zoology and Ecology. 2015. V. 25. № 1. P. 59–62.

CABI // https://www.cabi.org/isc/datasheet/26515, 03/04/2015 Updated by:Helen Roy (проверено 1.08.2018)

Ceryngier P.; Twardowska K. *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) as a host of the parasitic fungus *Hesperomyces virescens* (Ascomycota: Laboulbeniales, Laboulbeniaceae): a case report and short review // European Journal of Entomology. 2013. V. 110. № 4. P. 549–557.

Gligorovic A., Ibrahimi H., Gligorovic B. First record of *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) from Montenegro // Ecologica Montehegrina. 2016. V. 6. P. 40–41.

Havelka J., Danilov J., Rakauskas R., Ferenca R. Barcoding data of the first *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) invaders in Lithuania // Baltic Journal of Coleopterology. 2015. Vol. 15. № 2. P. 99–105.

Ibrahimi H., Mihoci, I., Stankovic V. M., Bukovec D., Kucinic M. *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773), newly recorded invasive species for Albania // Entomological News. 2016. V. 126. № 2. P. 128–131.

Ivezic M., Raspudic E., Soh K. Asian lady beetle (*Harmonia axyridis* Pallas) seasonal indoor allergen. Zbornik Radova 25 // Znanstveno Strucno Edukativni Seminar DDD i ZUPP 2013: Djelatnost dezinfekcije, dezinsekcije, deratizacije i zastite uskladistenih, poljoprivrednih proizvoda, Split, Republike Hrvatske, 2 do 5. Travnja. 2013. P. 189–196.

Martins C.B.C., Almeida L.M., Zonta-de-Carvalho R.C., Castro C.F., Pereira R.A. *Harmonia axyridis*: a threat to Brazilian Coccinellidae? // Revista Brasileira de Entomologia. 2009. V. 53. № 4. P. 663–671.

Nedved O., Hava J. New record of the invasive ladybeetle *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) in Afrotropical region: Tanzania, Zanzibar // African Entomology. 2016. V. 24. №1. P. 247–249.

Orlova-Bienkowskaja M.J., Ukrainsky A.S., Brown P.M.J. *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) in Asia: a re-examination of the native range and invasion to southeastern Kazakhstan and Kyrgyzstan // Biological Invasions. 2015. V. 17. № 7. P. 1941–1948.

Panigaj L., Zach P., Honek A., Nedved O., Kulfan J., Martinkova Z., Selyemova D., Viglasova S., Roy H.E. The invasion history, distribution and colour pattern forms of the harlequin ladybird beetle *Harmonia axyridis* (Pall.) (Coleoptera, Coccinellidae) in Slovakia, central Europe // ZooKeys. 2014. № 412. P. 89–112.

Parrella G., Varricchio M.L., Giorgini M. *Harmonia axyridis* recorded in Campania, Southern Italy // Protezione delle Colture. 2015. № 3. P. 26–27.

Pons X., Roca M., Lumbierres B., Lucas E. Characterization of a newly established aggregation of the invasive ladybeetle *Harmonia axyridis* and current status of the invader in Spain // Spanish Journal of Agricultural Research. 2015. V. 13. № 2. P.1006.

Solano Y., Arcaya E. First record of *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) in Venezuela // Entomotropica. 2014. V. 29. № 1. P. 57–61.

Raak-van den Berg C.L., Wielink P.S. van, Jong P.W. de, Gort G., Haelewaters D., Helder J., Lenteren J.C. van. Invasive alien species under attack: natural enemies of *Harmonia axyridis* in the Netherlands // BioControl. 2014. V. 59. № 2. P. 229–240.

Roy H.E., Brown P.M.J. Ten years of invasion: *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) in Britain // Ecological Entomology. 2015. V. 40. № 4. P. 336–348.

75. *Hyphantria cunea* Drury, 1773

Американская белая бабочка / Mulberry moth

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia; Тип – Членистоногие, Arthropoda; Класс – Насекомые, Insecta; Отряд – Чешуекрылые, Lepidoptera; Семейство – Медведицы, Erebidae; Вид – Американская белая бабочка, *Hyphantria cunea.*

Основные синонимы. Бабочка белая американская, American white moth, blackheaded webworm, fall webworm, redheaded webworm, *Hyphantria textor* (Harris, 1841).

Нативный ареал. Северная Америка, где бабочка распространена от Канады до Мексики.

Современный ареал. В настоящее время ареал вида считается голарктическим, но появились сведения о распространении американской белой бабочки в Колумбии. В Европе: Австрия, Болгария, Босния и Герцеговина, Венгрия, Германия, Греция, Дания, Испания, Италия, Литва, Молдавия, Польша, Румыния, Сербия, Словакия, Словения, Украина, Франция, Хорватия, Чехия, Швейцария, Эстония. В Азии: Азербайджан, Ближний Восток, Грузия, Индия, Иран, Казахстан, Китай, Северная и Южная Корея, Кыргызстан, Монголия, Туркмения, Турция, Узбекистан, Япония. В России в настоящее время встречается в республиках: Адыгея, Башкортостан, Дагестан, Ингушетия, Кабардино-Балкария, Калмыкия, Карачаево-Черкесия, Карелия, Крым, Северная Осетия-Алания, а также в Чеченской республике, в Краснодарском, Пермском и Ставропольском краях, Архангельской, Астраханской, Волгоградской, Оренбургской и Ростовской областях. Обнаружена в Приморском крае.

Рис. 75.2. Инвазионная часть ареала *Hyphantria cunea* в Евразии. 1 – места обнаружения по GBIF (06 May 2017, GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.veoqel). Страны (в Китае – провинции, в России – области), где распространена: 2 – локально; 3 – присутствует; 4 – широко.

Пути и способы инвазии. С 1949 г. вид регистрируется в Европе (Югославия), где впоследствии американская белая бабочка расселилась от Франции до Каспийского моря. Также единично вид был отмечен в Литве (1950-е гг.). В 1952 г. был обнаружен в Закарпатской области Украины (Чураев, 1953), куда проник предположительно из Венгрии. В 1966 г. – в Одесской области Украины и в Молдавии, в 1968 г. – в Донецкой и Винницкой областях Украины. В 2012 г. бабочка была снова найдена в Винницкой, Житомирской и Днепропетровской областях Украины, а в настоящее время вид распространился в 11 областях Украины, в том числе в Херсонской, Киевской, Николаевской, Запорожской и др. (Кривошеев, 2009). В Молдавии регулярно регистрируется с 1971 г. В республиках Средней Азии вид сначала появился в Туркмении (в 1990-е), затем проник в Узбекистан (1996–1997), Киргизию (2006) и Казахстан (2008) (Морковкина, Милько, 2006). В Азербайджане регистрируется с 1984 г., в Грузии были отмечены вспышки размножения в 2003 г. (Лоладзе, 2003). В Японии американская белая бабочка известна с 1945 г., откуда проникла в Корею и Китай (1996), Монголию и Приморский край России.

По-видимому, из причерноморских областей Украины американская белая бабочка в 1976 г. заселила Крым. Через десятилетие, в 1986 г., она была обнаружена в Адыгее, Кабардино-Балкарии, Калмыкии, Карачаево-Черкесии, Ингушетии, Северной Осетии, Чеченской республике, в Краснодарском и Ставропольском краях. Также зарегистрирована в Астраханской, Волгоградской и Ростовской (с 1982) областях (Масляков, Ижевский, 2010), в Дагестане (2000 г.) (Шамилов, 2008). По данным Fauna europaea (https://fauna-eu.org), к 2014–2015 гг. вид проник в Карелию, Архангельскую область, Пермский край, Башкортостан, Оренбургскую область.

Вид преимущественно распространяется не путём естественного перелёта, а транспортными средствами при перевозке сельскохозяйственной продукции и промышленных грузов из заражённых регионов.

Местообитание. На плодовых и декоративных культурах, являющихся кормовыми растениями для гусениц.

Особенности биологии. Высокая инвазионная способность американской белой бабочки обеспечивается за счёт быстрой успешной натурализации в новых местообитаниях. Самки американской белой бабочки откладывают до 2000 яиц в течение 1–2 дней на нижнюю поверхность листьев. При таком расположении кладок они практически не уязвимы, так как не смываются даже сильным дождем. Вышедшие гусеницы плетут паутинные гнезда, которые защищают их от естественных врагов. За летний сезон развивается 2–3 поколения, что при естественном разлёте имаго

на несколько километров обеспечивает дальнейшее распространение вредителя. Зимующие кладки находятся или глубоко в трещинах коры, или в почве на глубине до 10 см, что способствует хорошей выживаемости 82–84% яиц в зимний период. В сочетании с полифагией – способностью развиваться на многих видах растений – все вышеперечисленные особенности биологии способствуют натурализации американской белой бабочки на новых территориях.

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Повреждаемые культуры: шелковица, яблоня, слива, черешня, орех грецкий, груша, айва, абрикос, персик, черёмуха, шиповник (всего около 250 видов древесно-кустарниковых и травянистых растений) (Бабин, Старец, 1971). В связи с многоядностью, высокой плодовитостью и наличием нескольких поколений за год бабочка представляет большую опасность для культурных растений (Масляков, Ижевский, 2010). Особенно большой вред наносит после появления второго поколения. При повреждении 20% листьев плодовых деревьев урожай снижается на 5–10%; повреждение листьев на 50% снижает урожай на 50–55%; если листья повреждены на 75% и более, то урожай практически полностью погибает. Крайне важным для борьбы с вредителем является его обнаружение и уничтожение ещё в первом поколении. Уже второе поколение куда более многочисленно и приносит значительно больше урона.

Контроль. Необходимо выявление бабочки на ранних стадиях развития с повторением обследования каждые 7 дней. Обнаруженные гнёзда с гусеницами необходимо срезать и сжигать на месте. Весьма эффективно применение биологического метода защиты: использование вируса возбудителя ядерного полиэдроза и гранулёза американской белой бабочки. Разными фирмами производятся подобные препараты. Нанесение такого препарата на гнездо уничтожает до 30% гусениц, а выжившие гусеницы заболевают и находятся в угнетённом состоянии. Подобный метод хорош также тем, что оказывает длительное действие: инфекция способна передаваться как горизонтально – среди особей одного поколения, – так и вертикально – от родителей к потомству. При рождении от заражённой самки многие личинки уже инфицированы. Однако для полного уничтожения необходимо сочетание механического и биологического метода, когда единичные гнёзда, оставшиеся после обработки, срезаются и сжигаются. Несмотря на то, что для американской белой бабочки уже выявлено 50 видов паразитоидов и 36 видов хищников и паразитов (Schowalter, Ring, 2017), вопрос о её успешном контроле остаётся открытым.

Авторы: Озерова Н.А., Кривошеина М.Г.

Литература

Бабин В.С., Старец В.А. О кормовой специализации американской белой бабочки (*Hyphantria cunea*) в Молдавии // Зоологический журнал. 1971. Т. 50. Вып. 11. С. 1750–1752.

Масляков В.Ю., Ижевский С.С. Адвентивные (инвазионные) растительноядные насекомые на территории России. Москва: ИГ РАН, 2010. 124 с.

Морковкина А.Б., Милько Д.А. В Киргизии обнаружена американская белая бабочка // Защита и карантин растений. 2006. № 9. С. 26–27.

Кривошеев С.П. Американская белая бабочка на Украине // Защита и карантин растений. 2009. № 5. С. 36–39.

Лоладзе З.П., Парцвания М.Ш., Лобжанидзе Т.Д. Американская белая бабочка в Грузии // Защита и карантин растений. 2003. № 1. С. 30–31.

Чураев И.А. Американская белая бабочка. М.: Сельхозгиз. 1953. 32 с.

Шамилов А.С. Американская белая бабочка в Дагестане // Защита и карантин растений. 2008. № 8. С. 29.

Fauna europaea. All European animal species online. https://fauna-eu.org. Accessed 25.05.2018.

Schowalter T.D., Ring D.R. Biology and managemanet of the fall webworm *Hyphantria cunea* (Lepidoptera: Erebidae) // Journal of integrated pest management. 2017. V. 8. № 1. P. 1–6.

76. *Leptinotarsa decemlineata* (Say, 1824)

Колорадский жук / Colorado potato beetle

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia; Тип – Членистоногие, Arthropoda; Класс – Насекомые, Insecta; Отряд – Жесткокрылые, Coleoptera; Семейство – Листоеды, Chrysomelidae; Вид – Колорадский жук, *Leptinotarsa decemlineata.*

Основные синонимы. Колорадский картофельный жук; картофельный жук; Colorado beetle; the ten-striped spearman; the ten-lined potato beetle or the potato bug; *Chrysomela decemlineata* (Say, 1824); *Doryphora decemlineata* Say, 1824; *Leptinotarsa multitaeniata* Stal, 1859.

Нативный ареал. Северная Америка (северные районы Мексики, юг США).

Современный ареал. США, Мексика, Канада. Северная Африка. Вся Европа, кроме Великобритании, Ирландии, Швеции, Финляндии, Норвегии, Кипра, Мальты, где этот вид считается карантинным. Средняя Азия, Закавказье, Казахстан. В России везде чужероден, распространен по всей зоне возделывания картофеля от Европейской части до Дальнего Востока.

Пути и способы инвазии. Установлено, что до научного описания колорадский жук был обнаружен на картофеле на территории США ещё в 1811–1820 гг. вдоль границы штатов Айова и Небраска, где впервые проявил свою вредоносность. В США первые сведения о серьезных повреждениях датируются 1855 годом (штат Небраска), а своё народное название жук получил в 1859 году после того, как опустошил картофельные поля в американском штате Колорадо. В 1874 году проник в Канаду. Настоящей родиной жука является Сонорская зоогеографическая подобласть на севе-

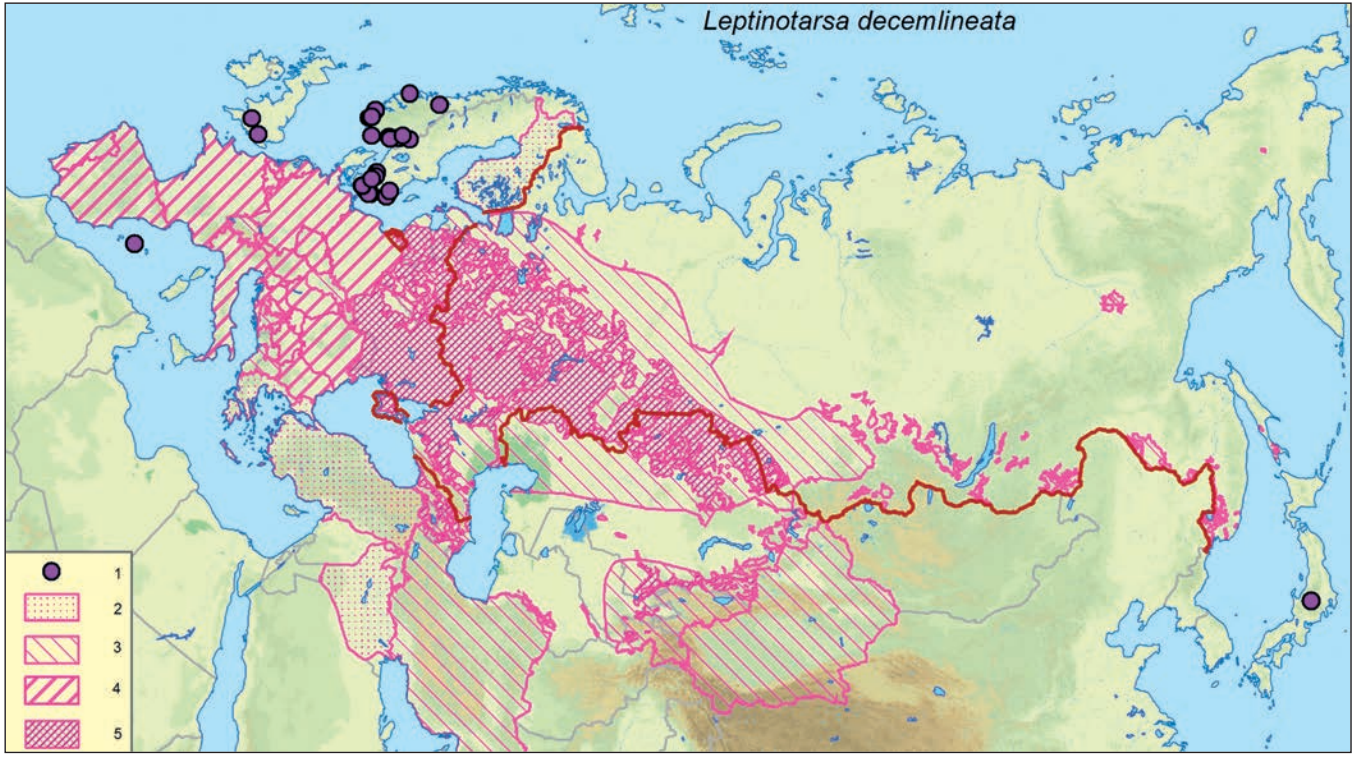


Рис. 76.1. Инвазионная часть ареала *Leptinotarsa decemlineata* в Евразии. 1 – краевые места обнаружения по GBIF (10 April 2017, https://www.gbif.org/occurrence/download/0079888-160910150852091). Страны (в б. СССР – регионы), где распространен: 2 – локально, 3 – присутствует, 4 – широко, 5 – отмечена сильная вредоносность (выделена только для территории б. СССР по: Фасулати, 2005).

ро-востоке Мексики. Кроме колорадского, там проживают и другие виды жуков из рода *Leptinotarsa*, которые питаются дикими паслёновыми и табаком – родственниками культурных видов картофеля и томата. Несмотря на все меры предосторожности, новый вредитель быстро распространился по Северной Америке, а в 1876–1877 гг. с грузами на пароходах пересёк Атлантический океан и впервые появился в Европе, в окрестностях Лейпцига (Масляков, Ижевский. 2010).

После этого колорадского жука ещё несколько раз завозили в Европу, но его очаги благополучно уничтожались. Однако во время Первой мировой войны ему удалось «закрепиться» в районе Бордо (Франция). Отсюда жук начал своё победоносное шествие по странам Европы, не попав только в Великобританию и ряд стран северной Европы, где он до сих пор редко появляется. Первые очаги в Украине были обнаружены в Львовской области в 1949 г. Затем в 1953 г. он появился одновременно в Калининградской области России, Брестской и Гродненской областях Белоруссии. В 1958 г. произошёл массовый залёт колорадского жука в Закарпатскую область Украины из Венгрии и Чехословакии. Одновременно на литовское и калининградское побережье волнами Балтийского моря выбросило многомиллионный «десант» жуков из Польши. В 1980 г. проник в Закавказье, Казахстан. В 1986 г. в Узбекистан, Армению. С 50-х годов XX века началось массовое расселение колорадского жука по территории России. В засушливый 1975 г. вместе с вагонами, гружёнными соломой, попал в районы Южного Урала с территории Украины. К 1980 г. отдельные очаги обнаружены на Урале, в Кемеровской и Новосибирской областях. С 2000 г. встречается в Приморском крае.

Распространяется различными видами транспорта при случайном попадании, с картофелем, а также при саморасселении имаго.

Местообитание. На картофеле и других паслёновых в основном в зоне возделывания культур этого семейства.

Особенности биологии. При благоприятных погодных условиях жуки способны перемещаться на десятки километров от места выплода, перелетая с места на место со скоростью до 8 км/ч (главным образом по ветру) преимущественно на восток по ходу преобладающих в летние месяцы ветров. Это приводит к быстрому расселению жуков на многие десятки километров (Uygun, Karaka, 2015). Средняя плодовитость самки довольно высока и составляет 350–700 яиц, некоторые откладывают до 1000 яиц. На юге ареала жуки развиваются в 2–3 поколениях, на севере развивается 1 поколение. Способность имаго впадать в многолетнюю диапаузу (обычно на 2–3 года) и питаться, помимо картофеля, на других растениях семейства паслёновых приводит к успешной натурализации в новых районах и

затрудняет борьбу с вредителем (Ушатинская, Йирковский, 1976; Hiesaar et al., 2016).

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Колорадский жук – один из самых опасных вредителей сельскохозяйственных растений. Жуки и личинки питаются листьями многих паслёновых, в том числе и культурными, предпочитая картофель и баклажаны. Повреждает томаты, перец, многие лекарственные (белену чёрную, белладонну, паслён дольчатый) и дикорастущие (дурман и др.) растения. Колорадский жук при массовом развитии способен полностью уничтожать посевы картофеля.

Контроль. По всему ареалу ведётся интенсивная химическая и механическая борьба. В ряде стран Европы, в том числе и странах бывшего СССР, хорошо изучен видовой состав автохтонных хищных насекомых, питающихся колорадским жуком. Постоянно ведётся поиск его энтомофагов (Гусев, 1983). В 1979 г. в Мексике *на Leptinotarsa undecemlineata* Stal был обнаружен целый комплекс хищных клопов, некоторые из которых (например, *Oplomus nigripennis* var. *pulcher* Dull.) охотно питаются колорадским жуком. Сравнительно недавно выявлены яйцеед *Edovum puttleri* Grissell, паразитический клещ *Chrysomelobia labidomerae* Eickwort. В России предпринимались попытки использовать против колорадского жука местных и чужеродных энтомофагов. Однако до сих пор основным способом борьбы в небольших хозяйствах остается периодический ручной сбор и уничтожение имаго и личинок. Современные исследования показывают токсичность для вредителя вытяжек из лишайников и некоторых грибных препаратов (Emsen et al., 2013; Kryukov et al., 2014).

Автор: Кривошеина М. Г.

Литература

Гусев Г. В. Аннотированный список энтомофагов колорадского жука // Информ. бюл. ВПС МОББ. 1983. № 7. С. 6–35.

Масляков В.Ю., Ижевский С.С. Адвентивные (инвазионные) растительноядные насекомые на территории России. Москва: ИГ РАН, 2010. 124 с.

Ушатинская Р.С., Йирковский Г.Г. Экология и физиология колорадского жука. М.: Наука. 1976. 132 стр.

Фасулати С.Р. Колорадский жук (*Leptinotarsa decemlineata* Say) //Ареалы и зоны вредоносности основных сорных растений, вредителей и болезней с/х культур. С-Пб.: ВИЗР, 2005. С.62-65.

Emsen B., Aslan A., Yildirim E., Ercisli S. Toxicity effects of some lichen species extracts against the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera: Chrysomelidae) // Egyptian Journal of Biological Pest Control . 2013. V. 23. № 2. P. 193–199.

Hiiesaar K., Jogar K., Williams I. H., Luik A., Kruus E., Metspalu L., Ploomi A., Eremeev V., Mand M. Phenology and overwintering of the Colorado potato beetle *Leptinotarsa*

decemlineata Say in 2008–2015 in Estonia // Acta Agricultur Scandinavica. Section B – Soil & Plant Science. 2016. V. 66. № 6. P. 502–509.

Kryukov V.Yu., Yaroslavtseva O.N., Dubovskiy I.M., Tyurin M.V., Kryukova N.A., Glupov V.V. Insecticidal and immunosuppressive effect of ascomycete *Cordyceps militaris* on the larvae of the Colorado potato beetle *Leptinotarsa decemlineata* // Biology Bulletin. 2014. V. 41. № 3. P. 276–283.

Uygun Z., Karaca I. Dispersal, natural enemies and population fluctuation of Colorado potato beetle (*Leptinotarsa decemlineata*) (Coleoptera: Chrysomelidae) in Tokat province // Suleyman Demirel Universitesi Fen Bilimleri Enstitusu Dergisi. 2015. V. 19. № 2. P. 184–189.

77. *Phthorimaea operculella* (Zeller, 1873)

Картофельная моль / Potato tuber moth

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia; Тип – Членистоногие, Arthropoda; Класс – Насекомые, Insecta; Отряд – Чешуекрылые, Lepidoptera; Семейство – Моли выемчатокрылые, Gelechiidae; Вид – Картофельная моль, *Phthorimaea operculella*.

Основные синонимы. Мотыль картофельного клубня; табачный расколотый червь; фторимея; potato tuberworm; tobacco splitworm; potato moth; stem end grub; tobacco leafminer; *Gelechia terrella* Walker, 1864; *Gelechia operculella* Zeller, 1873.

Нативный ареал. Южная Америка (Анды).

Современный ареал. Встречается на всех континентах, кроме Антарктиды. Южная Америка: (Перу, Боливия, Бразилия). Северная Америка (США, штаты Орегон и Калифорния). Европа (Австрия, Болгария, Великобритания, Германия, Нидерланды, страны Средиземноморья, Украина). Африка (Алжир, Египет, Кения Ливия, Марокко, Судан, Тунис, Эритрея, Эфиопия, и др.). Азия (Абхазия, Азербайджан, Грузия, Израиль, Индия, Иран, Сирия, Турция, Узбекистан, Япония). Австралия и Новая Зеландия на территориях, где средняя годовая температура не опускается ниже 10°С. Россия: республики Адыгея, Башкортостан, Крым, Краснодарский и Ставропольский края, Ростовская область (Лебедев, 2016; Мамедова, Гуссейнов, 2011; Обиджанов, Ходжаев, 2014).

Северная граница потенциального ареала картофельной моли на территории России проходит по линии: г. Астрахань – центральная часть Цимлянского водохранилища – г. Каменец-Шахтинский (Ростовская область).

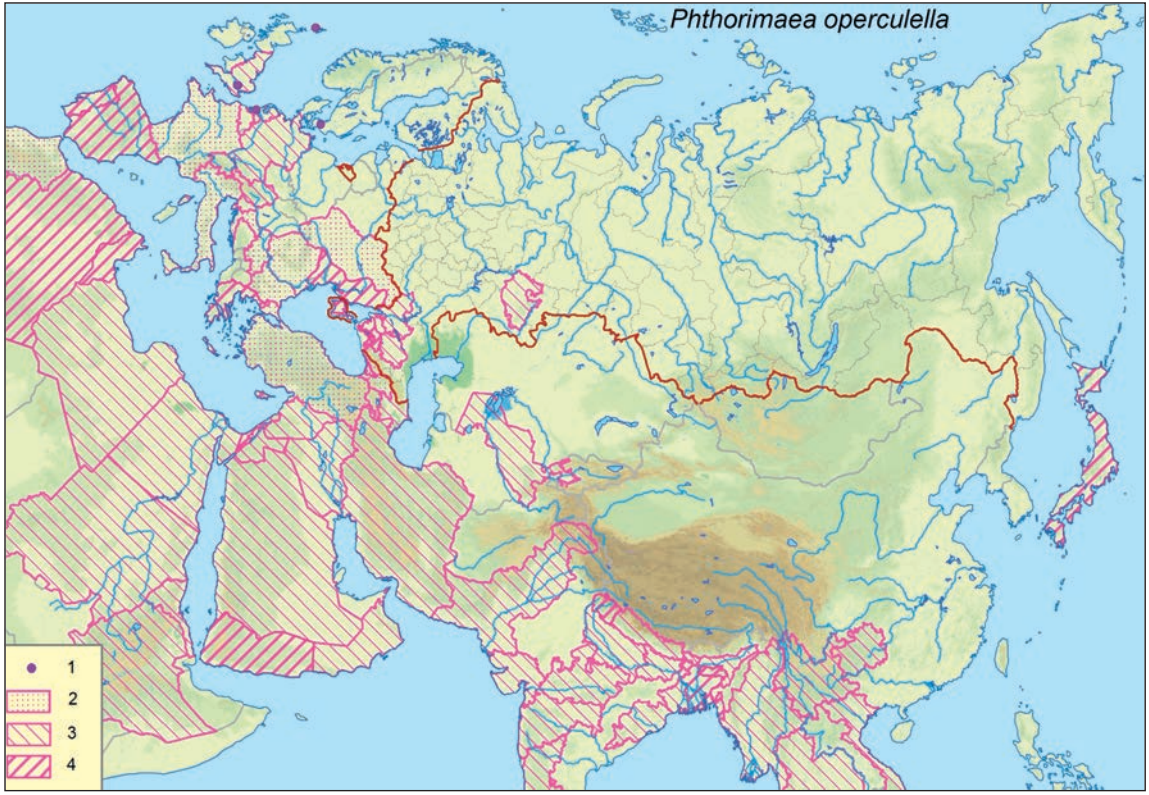


Рис. 77.2. Инвазионная часть ареала *Phthorimaea operculella* в Евразии и северной Африке. 1 – места обнаружения по GBIF (30 May 2017, https://www.gbif.org/occurrence/download /0095245 – 160910150852091). Страны (в Индии и Китае – провинции, в России – области, края, республики), где распространена: 2 – локально, 3 – присутствует, 4 – широко.

Расширение существующего ареала возможно на север в сторону Батайска, Таганрога, Новочеркасска, на восток – вдоль бассейна р. Кубань (в направлении г. Ставрополь), на юго-восток в Дагестан, на побережье Каспийского моря.

Пути и способы инвазии. В Южной и Центральной Америке картофельная моль вредила табаку и картофелю ещё со времен древних индейских цивилизаций и только в начале XIX в. начала распространяться по всему миру. В США в штат Калифорния проникла в 1856 г.; серьёзный вред в штате Орегон нанесла в 2002 г. Вскоре ей покорились страны юга Европы, затем – юг России и Африка, а сегодня именно картофельная моль считается главным вредителем в Новой Зеландии и Австралии. Её можно считать настоящим космополитом, уже успевшим распространиться по всем материкам планеты. В Грузии регистрируется с 1938 г. В 2003 г. обнаружена в Азербайджане и в 2009 г. – в Узбекистане. В Крыму была обнаружена в 1980 г., в Краснодарском крае – в 1981 г. В Ростовской области зарегистрирована в 2002 г., в Ставропольском крае в 2006 г. К настоящему времени в естественных условиях регистрируется в Ростовской области, Ставропольском крае, республиках Крым, Адыгея, Башкортостан.

Местообитание. На картофеле, табаке и других пасленовых в основном в южных районах возделывания картофеля и в местах его хранения.

Особенности биологии. Картофельная моль характеризуется довольно высокой плодовитостью – самки откладывают более 200 яиц. Все стадии развития моли очень чувствительны к температуре – при повышении температуры выше + 36 °С и ниже –4 °С вредитель погибает. Способности молей к перелётам невелики. В природных условиях гусеницы и куколки находятся в поверхностных слоях почвы, что часто приводит к их вымерзанию. Инвазионная опасность картофельной моли определяется возможностью непрерывного круглогодичного развития в хранилищах и дальнейшего распространения с заселёнными ею клубнями, а также натурализации в новых местообитаниях в случае изменений природных условий в сторону потепления.

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Помимо картофеля, повреждает табак, томаты, баклажаны, перец и дикие паслёновые, в том числе дурман, белену, паслён, физалис, никандру, белладонну. Картофель весеннего срока посева повреждает на 40–50%; картофель летнего срока посева повреждает до 60–75%. Клубни, расположенные ближе к поверхности почвы, могут повреждаться на 90%. В одном клубне может развиваться до 10 гусениц. Основной результат деятельности картофельной моли – значительное снижение урожая. Считается, что устойчиво размножаться её популяции могут только в местах, где средняя годовая темпера-

тура не опускается ниже 10 °С. В таких районах эта бабочка может стать настоящим бичом фермеров. В Краснодарском крае развивается в 3-4 генерациях, но при попадании в овощехранилища может развиваться непрерывно. В тропических странах число поколений может достигать 11. В овощехранилищах при нарушениях температурного режима может уничтожить до 80% корнеплодов (Жимерикин, Дудов, 2009; Масляков, Ижевский, 2010).

Контроль. Для борьбы с картофельной молью в России зарегистрировано около 20 инсектицидов (арриво, шарпей, децис профи, Би58 Новый, рогор, интавир и др.). Кроме того, инсектициды, примененные против колорадского жука, снижают и численность картофельной моли. Для защиты картофеля, особенно семенного, клубни перед закладкой на хранение желательно обработать микробиологическим препаратом лепидоцид. Для этого их погружают в 1% суспензию препарата до полного смачивания, затем подсушивают в тени и помещают в хранилище. Периодической сортировкой и выбраковкой повреждённых клубней можно снизить вредоносность моли до неощутимых размеров. Самый же действенный метод предотвращения поврежденности клубней – это содержание их при температуре не выше 10 °С, а лучше при оптимальной температуре хранения картофеля 3–5 °С. В хозяйствах с высокой культурой земледелия картофельная моль практически не вызывает потери урожая ни в поле, ни при хранении. Возможно обеззараживание клубней методом фумигации бромистым метилом. Для производственного обеззараживания клубней картофеля можно было бы использовать препараты фосфина в норме расхода 3.6 г/м^3 при условии их регистрации для данной культуры (Соколов, Меньшиков, 2015). Картофельную моль можно отлавливать феромонными ловушками (Лебедев, 2016).

Автор: Кривошеина М.Г.

Литература

Жимерикин В.Н., Дудов М.В. Картофельная моль в поле и хранилище // Защита и карантин растений. 2009. № 4. С. 32–34.

Лебедев С.Н. Картофельная моль – вредитель карантинного значения на полях Крыма // Известия сельскохозяйственной науки Тавриды. 2016. Т. 7. № 170. С. 37–40.

Мамедова С.Р., Гусейнов К.Г. Биоэкологические особенности картофельной моли в условиях Азербайджана // Защита и карантин растений. 2011. № 7. С. 36–37.

Масляков В.Ю., Ижевский С.С. Адвентивные (инвазионные) растительноядные насекомые на территории России. Москва: ИГ РАН, 2010. 124 с.

Обиджанов Д.А., Ходжаев Ш.Т. Картофельная моль – новый вредитель паслёновых в Узбекистане // Защита и карантин растений. 2014. № 11. С. 43–44.

Соколов Е.А., Меньшиков Н.С. Чем обеззараживать семенной картофель? // Защита и карантин растений. 2015. № 8. С. 42–43.

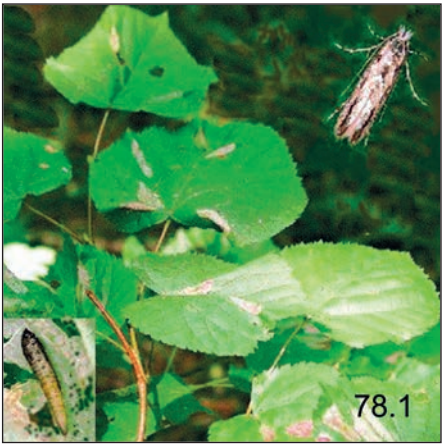
Справочник по карантинному фитосанитарному состоянию Российской Федерации на 01.01.2004 г. М.: Государственная инспекция по карантину растений, 2004. 405 с.

Шутова Н.Н. (ред.). Справочник по карантинным и другим опасным вредителям, болезням и сорным растениям. Москва: Колос,1970. 240 с.

78. *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963)

Липовая моль-пестрянка / Lime leaf miner

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia; Тип – Членистоногие, Arthropoda; Класс – Насекомые, Insecta; Отряд – Чешуекрылые, Lepidoptera; Семейство – Моли-пестрянки, Gracillariidae; Вид – Липовая моль-пестрянка, *Phyllonorycter issikii*.


78.1

Основные синонимы. Липовый минёр, *Lithocolletis issikii* Kumata, 1963.

Нативный ареал. Япония, п-ов Корея, Россия (Приморский край), возможно, северо-восточный Китай.

Современный ареал. Инвазионная часть ареала расположена преимущественно в Европе: Австрия, Белоруссия, Бельгия, Болгария, Великобритания, Венгрия, Германия, Италия, Латвия, Литва, Молдавия, Нидерланды, Польша, Румыния, Словакия, Словения, Чехия, Украина, Финляндия, Франция, Хорватия, Швейцария, Эстония. В России распространена от её западных границ до юга Западной Сибири (Кемеровская обл.).

Пути и способы инвазии. Вид был описан в 1963 г. из Японии. В 1932 г. был собран в Приморском крае как неизвестный вид, в 1977 г. официально был зарегистрирован в Приморском крае, в 1983 г. – в Корее. Впервые на территории Европы липовая моль-пестрянка была обнаружена примерно в 1970 г. В настоящее время распространилась в Украине с 1988 г., в Польше с 1996 г., Литве с 1997 г., в Белоруссии и Латвии с 1998 г., в Австрии, Венгрии, Словакии и Чехии с 2000 г., в Германии – 2001 г., в Финляндии и Румынии – 2002 г., в Великобритании, Приднестровье и Хорватии – 2005 г., в Болгарии и Словении – 2006 г., в Италии и Франции – 2007 г., в странах Бенилюкса и Швейцарии – 2009 г., в Молдавии с 2011 г. В Москве вредитель впервые обнаружен в зеленых насаждениях в 1985 г. Моль отмечена в Воронежской области (1987 г.), Ульяновской области (единичные находки в 1982 г., широкое распространение с 1991 г.), Самаре и Уфе с 1991 г.

Рис. 78.2. Распространение *Phyllonorycter issikii*. 1 – нативная часть ареала. Инвазионная часть ареала: 2 – места находок по GBIF (https://doi.org/10.15468/dl.8gnlde, https://www.gbif.org/occurrence/download/0075615-160910150852091); 3 – то же по: Ермолаев, Рублёва, 2017. Страны (в России области и республики), где распространена: 4 – локально; 5 – присутствует; 6 – широко.

В 2011–2014 гг. нанесла серьёзный ущерб липовым насаждениям в Санкт-Петербурге и Ленинградской области (регистрируется с 1992 г.). Зарегистрирована также в Рязанской области – 1992 г., Ярославской – 1995 г., в Удмуртской Республике – 1999 г., в республике Татарстан, Нижегородской, Пензенской, Саратовской областях и в г. Йошкар-Ола – 2002 г., в Белгородской, Липецкой, Калининградской области – 2003 г., Тульской, Тверской и, Калужской областях – 2004 г., в Смоленской области, г. Кургане и г. Тюмени – 2005 г., в г. Екатеринбурге – 2006 г., в Чувашской Республике, Новосибирске и Барнауле – 2008 г. В республике Мордовия и Кемеровской области регистрируется с 2012 г. Вопрос о распространении моли в Западной Сибири требует дальнейших исследований (Ермолаев, Рублёва, 2017).

Векторы инвазии липовой моли не установлены, но предполагается, что непреднамеренная интродукция произошла при высаживании саженцев липы амурской (*T. amurensis*) и липы маньчжурской (*T. mandschurica*) как декоративных культур в Москве, Санкт-Петербурге, Воронежской, Ульяновской и других областях. Другая версия – случайная интродукция имаго с железнодорожными грузами. Взрослые особи зимуют в различных щелях, поэтому могут перемещаться с контейнерами, коробками и другими материалами.

Местообитание. На липах на территории фактического ареала кормовых растений – видов рода *Tilia* – и в искусственных насаждениях.

Особенности биологии. Липовый минёр развивается в 2–3 поколениях: зимуют имаго. Самки откладывают яйца на нижнюю поверхность листьев, это защищает кладки от смывания дождем и от инсектицидов; гусеницы скрыты под эпидермисом листьев, что также затрудняет борьбу с вредителем. В отличие от многих других видов молей-пестрянок, имаго перед зимовкой выходят из листьев, а не остаются внутри них. Это препятствует распространению моли при переносе листвы в новые местообитания (например, ветром или при уборке и вывозе листвы). Способность моли к саморасселению невелика: имаго перелетают на расстояния до 1000 м, однако известны случаи переноса взрослых особей на сотни километров с восходящими воздушными потоками и при помощи ветра. Высокая скорость инвазии липовой моли-пестрянки связана также с широким распространением насаждений дерева-хозяина (различные виды лип), отсутствием регулирующего влияния со стороны представителей третьего трофического уровня и прямых конкурентов минёра, а также возможностью трансформации внутрипопуляционных форм при повышении плотности популяции (Ермолаев, Рублёва, 2017).

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Такие представители молей-пестрянок как тополевая моль могут вызывать аллергические

реакции человека, но специальных сообщений об аллергии, вызванной липовой молью-пестрянкой, не поступало. Повреждения деревьев, вызываемые её личинками, можно встретить в больших количествах в посадках липы вдоль улиц, в скверах, парках и лесопарках. Значительные повреждения наносит моль порослевому подросту в лесопарках. Потребление листвы липовой молью-пестрянкой значительно снижает запас питательных веществ в листьях, что, в свою очередь, уменьшает их отток в побеги. Кроме того, листва, значительно повреждённая молью-пестрянкой, преждевременно засыхает и опадает, что приводит к потере декоративности липовых насаждений (Тимофеева, 2014). Последовательное повреждение одних и тех же деревьев в течение летнего сезона гусеницами нескольких поколений приводит к сильному ослаблению липовых насаждений; регулярное повреждение деревьев в течение нескольких лет приводит к частичному или полному усыханию.

Контроль. При повышении численности моли-пестрянки рекомендуется в период лёта бабочек с целью их ликвидации проводить обмыв сильной струей воды стволовой и комлевой части деревьев, где бабочки обычно концентрируются. Для биологического контроля моли изучаются её хищники (клопы, кузнечики и др.), паразитические перепончатокрылые (Мищенко, 2014; Ермолаев и др., 2016) и патогенные грибы, в том числе гриб *Lecanicillium aphanocladii.* В качестве профилактических методов борьбы с минирующей молью используют инсектицидные инъекции деревьям или опрыскивание крон инсектицидами длительного действия. Желательно провести эти мероприятия в мае-июне. Если нападение моли уже произошло, то к перечисленным мероприятиям необходимо добавить обработку фунгицидами, т. к. минирующая моль часто заражает дерево опасными грибковыми заболеваниями. В зависимости от вида подобранного фунгицида, можно производить обработку кроны снаружи или вводить препарат непосредственно в ствол.

Авторы: Кривошеина М.Г., Озерова Н.А.

Литература

Ермолаев И.В., Аимбетова С.И. Паразитоиды (Hymenoptera, Eulophidae, Ichneumonidae, Braconidae) липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera, Gracillariidae) // Вестник Удмуртского университета. Биология. Науки о Земле. 2016. Т. 26. В. 1. С. 118–125.

Ермолаев И.В., Рублёва Е.А. История, скорость и факторы инвазии липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera, Gracillariidae) в Евразии // Российский журнал биологических инвазий. 2017. Т. 10. № 1. С. 2–19.

Мищенко А.В. Новые данные о паразитизме наездников-эвлофид (Hymenoptera: Eulophidae) на моле-пестрянке *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera: Gracillariidae) – вредителе липы в Среднем Поволжье (Россия) // Кавказский энтомологический бюллетень. 2014. Т. 10. № 1. С. 131–136.

Тимофеева Ю.А. Особенности экологии липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera, Gracillariidae) в Санкт-Петербурге // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2014. В. 207. С. 149–158.

79. *Polygraphus proximus* Blandford, 1894

Уссурийский полиграф / Four-eyed fir bark beetle

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia; Тип – Членистоногие, Arthropoda; Класс – Насекомые, Insecta; Отряд – Жесткокрылые, Coleoptera; Семейство – Долгоносики, Curculionidae; Подсемейство – Короеды, Scolytinae; Вид – Уссурийский полиграф, *Polygraphus proximus*.

Основные синонимы. Полиграф пихтовый; полиграф белопихтовый; *Polygraphus abietis* Kurentsov, 1941; *Polygraphus horyurensis* Murayama, 1937; Sakhalin-fir bark beetle.

Нативный ареал. Северо-Восточный Китай, Северная и Южная Корея, Япония, Россия (Хабаровский и Приморский края, остров Сахалин, Южные Курилы).

Современный ареал. Кроме нативной части ареала, распространен в Томской, Кемеровской и Новосибирской области, на Алтае, в Красноярском крае, Хакасии. Изолированно – в Московской области. Единичные находки в Ленинградской области.

Пути и способы инвазии. Непреднамеренно интродуцирован в Южную Сибирь предположительно из Хабаровского края вместе с некачественно окоренной древесиной или вагонными стойками, изготовленными из пихты белокорой (Baranchikov et al., 2012; Кривец и др., 2015). Предполагаемая дата попадания в южную Сибирь – 1996–2000 гг., в том числе в Томскую область – в 2006 г. Есть данные, что в Красноярском крае жуки

Рис. 79.2. Современное распространение *Polygraphus proximus*. Части ареала: 1 – нативная и 2 – инвазионная.

повреждали деревья в середине 1970-х гг. В Химкинском районе Московской области выявлен в 2006 г. как натурализовавшийся (Чилахсаева, 2008). В это же время найден в Главном ботаническом саду РАН. В Ленинградской области известны случаи единичного обнаружения в 1999, 2001 гг. (Мандельштам, Поповичев, 2000), но позже этого вредителя не находили, и есть предложение исключить этот регион из вторичного ареала *P. proximus* (Мандельштам, Хайретдинов, 2017).

Основные векторы инвазии – с древесными материалами и материалами из коры, продуктами древесины, посадочным материалом. Распространяется различными видами транспорта и за счёт саморасселения взрослых жуков.

Местообитание. Повреждает пихту белокорую и другие виды пихт, а также кедр маньчжурский, ель аянскую. Нативный ареал на территории России в целом совпадает с ареалом распространения пихты белокорой. Во вторичном ареале перешёл на ель европейскую. Распространён в хвойных лесах и городских насаждениях.

Особенности биологии. Инвазионная опасность вида определяется высокой способностью к натурализации в новых местообитаниях, где развитие на многих породах деревьев сочетается с успешной зимовкой под корой, ранним вылетом жуков, их способностью к саморасселению, частичным или полным развитием второго поколения и связями с фитопатогенными грибами, снижающими сопротивляемость растений.

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Повреждает разные виды пихты, реже ель и кедр. Один из основных факторов наблюдающегося в последнее время масштабного усыхания сибирских пихтовых лесов (Керчев, 2014). В местах массового размножения жуков наблюдается снижение продуктивности темнохвойных лесов. Это приводит к отрицательным экологическим эффектам: изменяется структура древесного и других ярусов, снижается общее биологическое разнообразие. Уничтожает городские посадки хвойных. Жуки живут под корой как в ослабленных и усыхающих деревьях, так и в свежезаготовленной пихтовой древесине и буреломных деревьях местных видов пихт. Дерево усыхает в течение 2–4 лет после первого массового нападения жуков, сопровождаемого проникновением симбионтных офиостомовых грибов, таких как пихтовая гросманния или гросманния Аошимы (*Grosmannia aoshimae*), которые вызывают некроз луба.

На Дальнем Востоке (нативная часть ареала) список повреждаемых деревьев включает такие виды, как пихта сахалинская (*Abies sachalinensis*), пихта белокорая (*Abies nephrolepis*), пихта цельнолистная, или чёрная (*Abies holophylla*), пихта Майра (*Abies mayriana*), кедр маньчжурский (*Pinus*

koraiensis), ель аянская (*Picea ajanensis*). В инвазионных частях ареала обнаружен: в Ленинградской области на ели обыкновенной или европейской (*Picea abies*), а в Московской области на пихте сибирской (*Abies sibirica*) и пихте бальзамической (*Abies balsamea*).

Среди естественных врагов отмечено более 30 видов насекомых, в том числе перепончатокрылые из семейства Pteromalidae – хальциды *Dinotiscus eupterus* и *Roptrocerus mirus* (личиночные паразиты). Из двукрылых хищников зафиксированы мухи из семейства Dolichopodidae – короедница *Medetera penicillata*. Одна личинка этого двукрылого насекомого может уничтожить более 10 личинок и куколок уссурийского полиграфа. Кроме того, в ходах полиграфа обитает еще не менее 5 видов хищных личинок двукрылых. Уссурийский полиграф входит в пищевой рацион птиц (дятлы, серые мухоловки), жуков-стафилинид, муравьежуков (*Thanasimus*, Cleridae), рыжих лесных муравьев (*Formica rufa*) и чёрных садовых муравьев (*Lasius niger*) (Кривошеина и др., 2018; Krivets, Kerchev, 2016).

Контроль. Большую роль в контроле численности уссурийского полиграфа играет мониторинг и своевременное выявление новых очагов вредителя. Защита пихтовых древостоев от уссурийского полиграфа может быть обеспечена за счёт раннего обнаружения очагов усыхания и своевременного проведения санитарных рубок. Кроме того, рекомендуется вырубка спелых и перестойных деревьев при плановых лесозаготовках и вывоз неокоренных или необработанных инсектицидами лесоматериалов до наступления весенне-летнего периода. Для борьбы с вредителем можно использовать метод привлечения полиграфа на ловчие деревья с их последующим уничтожением. Биологические способы борьбы находятся в стадии разработки.

Автор очерка. Кривошеина М.Г.

Литература

Керчев И.А. Экология полиграфа уссурийского *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera; Curculionidae, Scolytinae) в Западно-Сибирском регионе инвазии // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 2. С. 80–95.

Кривец С.А., Керчев И.А., Бисирова Э.М., Пашенова Н.В., Демидко Д.А., Петько В.М., Баранчиков Ю.Н. Уссурийский полиграф в лесах Сибири. Распространение, биология, экология, выявление и обследование повреждённых насаждений. Красноярск: УМИУМ. 2015. 48 с.

Кривошеина М.Г., Кривошеина Н.П., Керчев И.А. Двукрылые насекомые (Diptera) – спутники уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandford 1894 (Coleoptera, Curculionidae) на территории Сибири и Дальнего Востока России //Зоологический журнал. 2018. Т. 97. № 1. С. 23–31.

Мандельштам М.Ю., Поповичев Б.Г. Аннотированный список видов короедов (Coleoptera, Scolytidae) Ленинградской области // Энтомологическое обозрение. 2000. Т. 79. В. 3. С. 599–618.

Мандельштам М.Ю., Хайретдинов Р.Р. Дополнения к списку видов короедов (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) Ленинградской области // Энтомологическое обозрение. 2017. Т. 96. В. 3. С. 512–521.

Чилахсаева Е.А. Первая находка *Polygraphus proximus* (Coleoptera, Scolytidae) в Московской области // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2008. Т. 113. В. 6. С. 39–41.

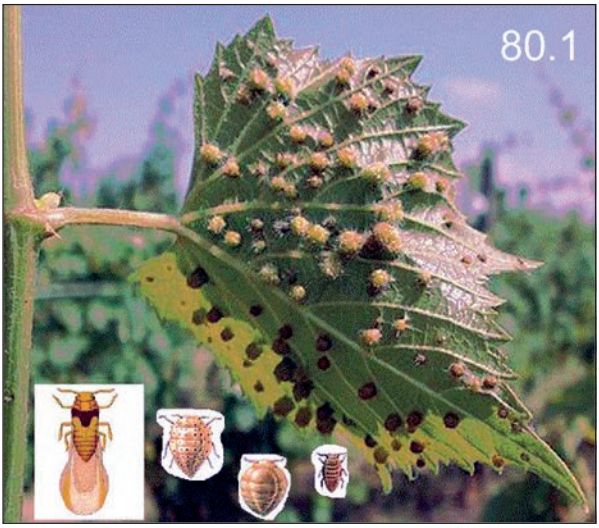
Baranchikov Y., Pashenova N., Petko V. United they stand: invasive association of four-eyed fir bark beetle and ophiostomal fungus destroy fir taiga forest in Siberia. 2012. http://hyoka.nenv.k.u-tokyo.ac.jp/alien2012/alien_report/O04_Baranchikov.pdf (доступ 22.05.2018).

Krivets S.A, Kerchev I.A. Insects inhabiting the galleries of the four-eyed fir bark beetle *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in Siberia // Entomological Review. 2016. V. 96. № 5. P. 545–558.

80. *Viteus vitifoliae* (Fitch, 1855)

Виноградная филлоксера / Grapevine phylloxera

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia; Тип – Членистоногие, Arthropoda; Класс – Насекомые, Insecta; Отряд – Полужесткокрылые, Hemiptera; Семейство – Филлоксеры, Phylloxeridae; Вид – Виноградная филлоксера, *Viteus vitifoliae*.



Нативный ареал. Восточные районы Северной Америки.

Современный ареал. Северная Америка. Страны Азии, Европы, Африки, Южной Америки, Австралия и Новая Зеландия. Европа: Австрия, Бельгия, Великобритания, Венгрия, Германия, Испания, Молдавия, Польша, Португалия, Румыния, Украина, Франция, Чехия. В Азии: Закавказье, Израиль, Индия, Китай, Сирия, Турция, Япония. Северо-запад Африки: Алжир, Марокко, Тунис. В России: Крым, Ростовская область, Ставропольский и Краснодарский края, Кавказ.

Пути и способы инвазии. Вместе с растениями этот вид был интродуцирован по всем континентам (без Антарктиды). В Европу филлоксера проникла в 1860 г. на юг Франции. В 1863 г. был найден в оранжереях в Великобритании (Лондон). В Молдавии филлоксера обнаружена в 1888 г. Первый очаг на территории России был выявлен в Крыму (Никитский ботанический сад) в 1880 г. Сейчас встречается в Ростовской области, в Став-

Рис. 80.2. Инвазионная часть ареала *Viteus vitifoliae* в Евразии и на севере Африки. 1 – места обнаружения по GBIF (https://www.gbif.org/occurrence/download/0095235-160910150852091; doi.org/10.15468/dl.wsz7zr). Страны (в Индии и Китае – провинции, в России – области и края), где распространена: 2 – локально, 3 – присутствует; 4 – широко.

ропольском и Краснодарском краях, на Кавказе. Интродукция осуществляется в основном с корневой системой саженцев (Масляков, Ижевский, 2010).

Местообитание. На винограде в зоне его промышленного возделывания.

Особенности биологии. Филлоксера – это мелкие насекомые длиной около 1 мм, которых трудно заметить на саженцах. Питаются на корнях растений, повреждают листья. Особенность вредителя – в течение жизни насекомое неоднократно изменяет внешний вид и может переселяться с подземных частей куста на листья и обратно, что затрудняет химическую борьбу с данным вредителем.

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Филлоксера – самый опасный вредитель винограда, особенно европейских сортов, у которого нет против неё ни иммунитета, ни механизмов устойчивости. Молодые виноградники могут быть уничтожены раньше их вступления в плодоношение. Из-за филлоксеры погибли миллионы квадратных километров плантаций по всему миру. Известно, что в период с 1860-х по 1890-е годы Европа потеряла около шести миллионов гектаров виноградников. После ряда экспериментов на корень американского винограда были успешно привиты европейские сорта. С этого момента виноградникам уже не грозила гибель. Окончательный перевес в борьбе с филлоксерой был достигнут после того, как была проведена селекционная работа. Сначала американский виноград был адаптирован к выращиванию на европейских почвах. Подвои, полученные из таких сортов, стали ещё более жизнеспособными. На рубеже XX и XXI веков появились новые сорта винограда, корни которых успешно противостояли поражению филлоксерой, сами растения давали хороший урожай, а плоды обладали достойными вкусовыми характеристиками. Но забывать о филлоксере рано. Попытки вырастить многие классические сорта без соответствующих подвоев часто заканчиваются их гибелью (Арестова, Рябчун, 2017). Также отмечены случаи, когда появлялись формы филлоксеры, способные паразитировать на корневой системе сортов, считавшихся устойчивыми к поражению филлоксерой.

Контроль. Для борьбы с филлоксерой применяются различные методы, в числе которых: карантинно-профилактические, препятствующие территориальному распространению вредителя; агроэкологические, включающие ведение культуры винограда на песках и других бесструктурных почвах, препятствующих развитию филлоксеры; на филлоксероустойчивых подвоях, корнесобственными саженцами толерантных и филлоксероустойчивых сортов; своевременное выполнение всего комплекса агротех-

нических мероприятий, улучшающих развитие растений и повышающих сопротивляемость вредителю; применение химических препаратов против листовой и корневой форм филлоксеры – фастак (0.24–0.36 л/га) и золон (3 л/га). Успешным считается применение гриба *Metarhizium anisopliae* против корневой формы (Арестова, Рябчун, 2017). Механические методы – чеканка побегов текущего года и опрыскивание растений клеящими растворами в некоторых случаях дают хорошие результаты (Фисун и др., 2017). Для повышения устойчивости винограда применяют опрыскивание элиситорами фурорлан и метионин (Ненько и др., 2017).

Автор: Кривошеина М.Г.

Литература

Арестова Н.О., Рябчун И.О. Филлоксера винограда // Защита и карантин растений. 2017. № 2. С. 34–36.

Масляков В.Ю., Ижевский С.С. Адвентивные (инвазионные) растительноядные насекомые на территории России. Москва: ИГ РАН, 2010. 124 с.

Ненько Н.И., Васильев Е.Н., Киселёва Г.К., Схаляхо Т.В. Применение элиситоров для повышения устойчивости винограда к повреждению филлоксерой // Садоводство и виноградарство. 2017. № 3. С. 31–35.

Фисун М.Н., Егорова Е.М., Якушенко О.С. Физический способ борьбы с листовой формой филлоксеры // Бюллетень науки и практики. 2017. № 11(24). С. 87–96.

АСЦИДИИ

81. *Molgula manhattensis* (De Kay, 1843)

Асцидия / Seagrapes

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia. Тип – Хордовые, Chordata. Класс – Асцидии, Ascidiacea. Отряд – Stolidobranchia. Семейство – Molgulidae. Вид – *Molgula manhattensis.*

Основные синонимы. Seasquirts *Ascidia amphora* (Agassiz, 1843), *Ascidia rustica* (Couthouy, 1828), *Ascidia tubifera* (Oersted, 1844), *Caesira manhattensis* (Hartmeyer, 1909), *Caesira sordida* (Van Name, 1912), *Gymnocystis ampulloides* (Giard, 1872), *Gymnocystis manhattensis* (Huntsman, 1922), *Molgula ampulloides* (Van Beneden, 1846), *Molgula coepiformis* (Herdman&Sorby, 1882), *Molgula macrosiphonica* (Kupfer, 1872), *Molgula platei* (Arenback, 1928), *Molgula sordida* (Stimpson, 1852).

Нативный ареал. Восточное побережье США от штата Мэн до штата Луизиана.

Современный ареал. Естественный ареал, по-видимому, находится на атлантическом побережье Северной Америки и простирается от штата Мэн до Луизианы (Kott, 1985). Этот вид широко распространился по миру, попал в Аргентину и к берегам Европы. Он встречается в Адриатическом и Чёрном морях, в северной части Атлантического океана (от Норвегии до Португалии, включая пролив Ла-Манш, Ваттово и Северное моря). Известен из Баренцева и Карского морей. Встречается в Тихом океане. На его востоке известен из залива Сан-Франциско (Abbott, Newberry, 1980) и сейчас встречается от Британской Колумбии в Канаде до Калифорнии в США; на западе – в Японии и на юго-восточной окраине Китая, на юге – в Коралловом море и Австралии. Ареал занимает побережья многих государств – Канады, США, Панамы, Аргентины, Норвегии, Швеции, Германии, Нидерландов, Бельгии, Великобритании, включая Северную Ирландию, Франции, Испании, Италии. Но нет находок в восточной части Ирландского моря.

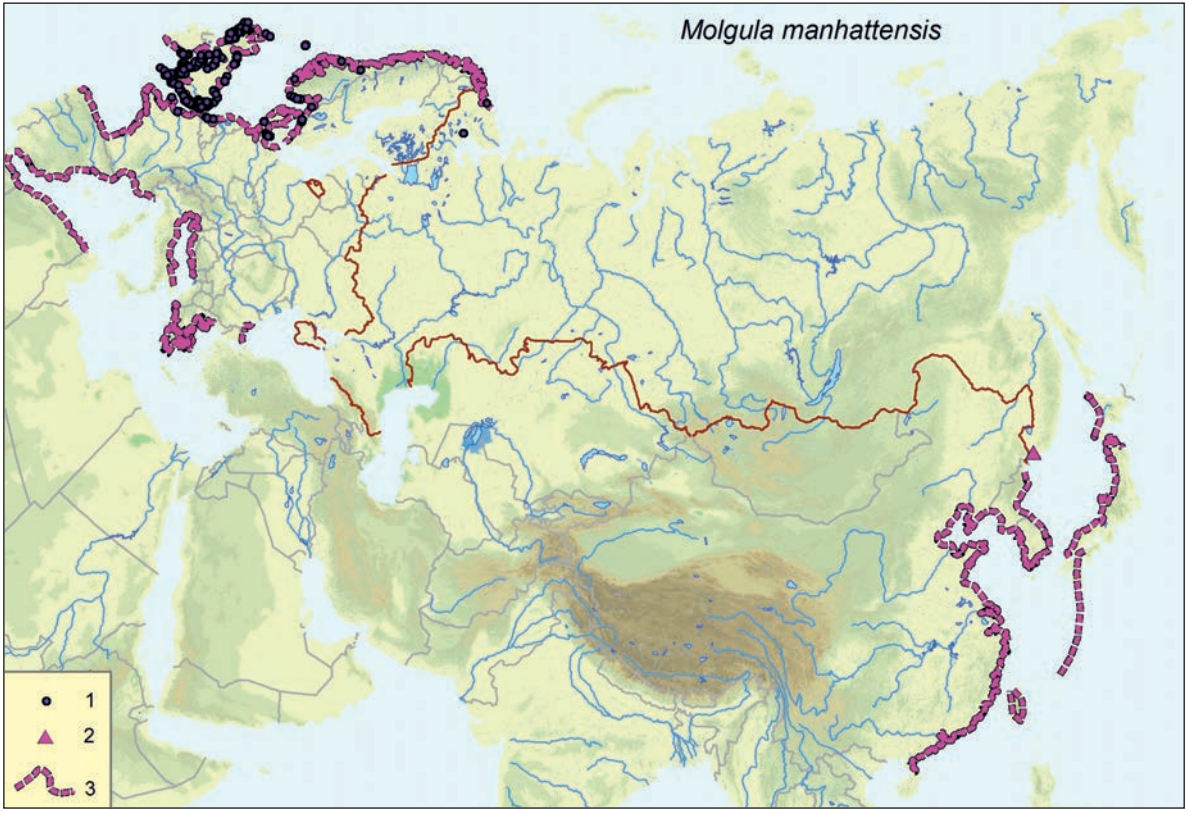


Рис. 81.2. Инвазионная часть ареала асцидии *Molgula manhattensis* в Евразии. Места находок по: 1 – GBIF (GBIF.org, 17 October 2018, Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.x7pohw); 2 – Zvyagintsev et al., 2003; 3 – известные районы обитания (см. текст).

В России этот вид обитает в бухте Золотой Рог (порт Владивосток) и бухте Рында (о. Русский) в заливе Петра Великого Японского моря (Zvyagintsev et al., 2003). Имеются сведения о находках *M. manhattensis* в Белом море, но они нуждаются в подтверждении. Эти асцидии не встречаются в восточной и северной частях Балтийского моря.

Пути и способы инвазии. В начале XX в. Гентшель (Hentschel, 1923) и Виссшер (Visscher, 1927) отмечали этот вид на 7% осмотренных судов, т.е. процесс ее расселения активно происходил уже в то время. В Тихом океане впервые обнаружен в 1949 г. в заливе Тамалес на севере штата Калифорния и в заливе Сан-Франциско в 1950-х гг., где он и сейчас представлен в изобилии (Abbott, Newberry, 1980), на север распространился до Британской Колумбии (Канада). По мнению японских специалистов, он попал в Японию на днищах кораблей (Kajihara, 1996, первое сообщение в 1972 г.) В 1975 г. впервые отмечен в Австралии, в нескольких километрах выше по течению от устья р. Брисбан (Восточная Австралия), где соленость у дна была около 16‰ (Kott, 1976). На юге восточного побережья Китая он был найден в 1993 г. У дальневосточных берегов России он был впервые обнаружен в сообществах обрастания пластин в бухтах Золотой Рог и Рында в 1999 г. (Zvyagintsev et al., 2003).

M. manhattensis встречается в обрастаниях судов и транспортируется на днищах кораблей. Также перевозится вместе с устрицами, которые поставляются как материал для аквакультуры.

Местообитание. Это субтропический-низкобореальный вид. *M. manhattensis* переносит широкий диапазон температур, солености и уровней загрязнения. Это один из очень немногих видов асцидий, который легко приспосабливается к водам пониженной солености и может в больших количествах встречаться в закрытых водоемах с сильно опресненной и загрязненной взвесью морской водой. Прикрепляется к любым твердым субстратам – камням, валунам, песку, стенам. Встречается преимущественно в портах и гаванях в литорали и сублиторали до глубины 90 м. Часто доминирует среди обрастателей.

Особенности биологии. *Molgula manhattensis* (DeKay, 1843) – гермафродит. Половые продукты выводятся в воду, и оплодотворение происходит наружно. В течение суток из яиц развивается свободноплавающая личинка, внешне напоминающая головастика. Плавает быстро при помощи хвоста. Стадия свободноплавающей планктонной личинки продолжается несколько дней. За это время личинка может преодолеть от 1 до 10 км. На переднем конце тела личинки образуются эктодермальные выросты – сосочки прикрепления, выделяющие клейкую слизь. При их помощи личинка, обнаружив пригодный грунт, прикрепляется к подводному предмету и

проходит регрессивный метаморфоз. Хвост (хорда, нервная трубка, мускульные клетки) подвергается резорбции и постепенно исчезает. Одновременно формируется кровеносная система, образуются гонады (половые железы), перемещаются ротовой и клоакальный сифоны, и тело приобретает характерный для взрослой асцидии мешкообразный вид. В ходе метаморфоза исчезает пигментный глазок и статоцист, а нервные клетки стенок мозгового пузырька группируются в компактный нервный узел – спинной ганглий. Половой зрелости асцидия достигает через три недели. Асцидии размножаются еще и бесполым путем. В нижней части ее тела образуется вырост – почкородный столон (иногда их бывает несколько), в который врастают отростки всех внутренних органов. На конце столона формируются вздутия – почки; в каждой из них путем сложной дифференцировки формируются органы взрослой особи. Образовавшиеся в результате почкования животные либо отрываются от столона, падают на грунт и прикрепляются рядом с материнским организмом. Высокая плодовитость, репродуктивная пластичность и короткое время генерации (меньше одного года) обеспечивают этому виду успешное распространение.

Нами совместно с Институтом химии ДВО РАН в 1999 г. впервые зарегистрировано вселение одиночных асцидий *M. manhattensis* в бухтах Золотой Рог и Рында на экспериментальные пластины из высоколегированной стали (Zvyagintsev et al., 2003). Всего за 4 месяца экспозиции пластин этот вид становился доминирующим видом сообщества обрастания, достигая «асцидиевого климакса», характерного для многолетних сообществ обрастания и бентоса в заливе Петра Великого. Сообщество обрастания с доминированием асцидий *M. manhattensis* отмечено нами и на пластинах из стали, простоявших в бухтах Золотой Рог и Рында в летне-осенний период 1999 и 2000 гг.

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Отрицательно влияет на развитие аквакультур устриц и мидий, т.к. прикрепляется к створкам моллюсков. Могут возникнуть серьезные проблемы при эксплуатации гидротехнических сооружений и подвесной марикультуры при обрастании асцидией. Асцидия оказывает такое же отрицательное влияние, как и другие виды обрастателей. Одиночные и колониальные асцидии – полноправный компонент сообществ обрастания судов, гидротехнических сооружений и экспериментальных пластин практически во всех регионах Мирового океана. Для асцидий рода *Molgula* характерен своеобразный «рекорд» скорости роста: в районе Виргинии всего за 2 недели отдельные особи достигали максимального размера, при этом поселяясь эпибиотно на животных других видов (Зевина, 1994). Аналогичная картина при таких же темпах роста *M. manhattensis* наблюдалась и на наших пластинах в

бухте Золотой Рог. Этот вид асцидий при дальнейшем массовом развитии может представлять собой серьезную опасность для культивирования двустворчатых моллюсков в заливе Петра Великого.

Контроль. До настоящего момента не существует избирательных методов борьбы с одним видом обрастания при сохранении других видов, служащих первому субстратом в марикультуре. Для защиты поверхности судов и гидротехнических сооружений от обрастания асцидией подходят все ныне существующие методы защиты, вплоть до лазерных (Бегун и др., 2016).

Детальная характеристика таких методов защиты от обрастателй в зависимости от типов субстратов приведена в работе Раилкина (2008). Наиболее распространенными в настоящее время являются химические методы. Для защиты судов используются, главным образом, токсичные для организмов обрастания покрытия, а для защиты водоводов – токсичные вещества, которые непрерывно или периодически добавляют непосредственно в морскую воду (Звягинцев и др., 2011, 2015). Все эти способы экологически небезопасны. Особую сложность представляет избирательное уничтожение асцидий в эпибиозах двустворчатых моллюсков в марикультуре. Механическое удаление асцидий водолазами экономически невыгодно и занимает много времени. По мнению ряда специалистов, отрицательные эпибиотические отношения между макроорганизмами распространены более широко, чем положительные или нейтральные. Таким образом, для разработки биологических методов защиты моллюсков от обрастания асцидией в нашем случае необходимо проведение специальных исследований.

Авторы: Звягинцев А.Ю., Фенёва И.Ю.

Литература

Бегун А.А., Звягинцев А.Ю., Масленников С.И., Кульчин Ю.Н., Субботин Е.П. Оценка воздействия лазерного излучения на видовой состав сообщества морского биообрастания на экспериментальных стальных пластинах // Вода: химия и экология. 2016. № 10. С. 33–46.

Звягинцев А.Ю., Полтаруха О.П., Масленников С.И. Обрастание морских систем технического водоснабжения и анализ методов защиты от обрастания водоводов (аналитический обзор) // Вода: химия и экология. 2015. № 1. С. 37–60.

Звягинцев А.Ю., Радашевский В.И., Ивин В.В., Кашин И.А., Городков А.Н., Чужеродные виды в дальневосточных морях России // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2011. № 2. С. 44–73.

Зевина Г.Б. Биология морского обрастания (Ред. В.С. Левин, Г. А. Евсеев) // 1994. М.: Изд-во МГУ. 133 с.

Раилкин А.И. Колонизация твердых тел бентосными организмами. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2008. 427 с.
Abbott D. P., Newberry A. T. Urochordata: the Tunicates. In: R.H. Morris, D.P. Abbott et E.C. Haderlie, Intertidal invertebrates of California: Stanford University press, 1980. P. 127–226.
De Kay J.E. Part 5, Mollusca // In: *Natural History of New York*. Albany: New York Assembly, 1843. 298 p.
Hentschel E. Der Bewuchs an Seeschiffen // Int. Rev. Ges. Hydrol. Hydrog. 1923. V. 11. № 3–4. P. 238–264.
Kajihara T. Foreign Sessile Animals Immigrated into Tokyo Bay // Mar. Fouling. 1996(1997). V.12. № 2. P. 25–26 (in Japanese).
Kott P. Introduction of the North Atlantic Ascidian *Molgula manhattensis* (De Kay) to two Australian river estuaries // Mem. Qd. Mus. 1976. V. 17. № 3. P. 449–455.
Kott P., The Australian Ascidiacea part 1, Phlebobranchia and Stolidobranchia. 1985 // Mem. Qd Mus. V. 23. P. 1–440.
Visscher J.P. Nature and extend of fouling of ship bottoms // Bull. US Burr. Fish. 1927. V. 43 № 2. P. 193–252.
Zvyagintsev A.Yu., Sanamyan K.E., Koryakova M.D. The Introduction of Ascidian *Molgula manhattensis* (De Kay, 1843) to the Peter the Great Gulf (Sea of Japan) // Sessile organisms. 2003. V. 20. № 1. P. 7–10.

ЛУЧЕПЁРЫЕ РЫБЫ

82. *Carassius auratus* complex

Серебряный карась / Gibel carp

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia; Тип – Хордовые, Chordata; Надкласс – Костные рыбы, Osteichthyes; Класс – Лучепёрые рыбы, Actinopterygii; Отряд – Карпообразные, Cypriniformes; Семейство – Карповые, Cyprinidae; Вид – Серебряный карась, *Carassius auratus* complex.

Основные синонимы. Амурский карась; Золотая рыбка; Китайский карась; Японский карась; Crucian carp (только в китайских и японских работах); Goldfish; Prussian carp; Silver crucian carp; Wild goldfish; *Carassius gibelio* (Bloch, 1782); *Carassius auratus auratus* Linnaeus, 1758; *Carassius auratus cantonensis* Tchang, 1933; *Carassius carassius auratus* Linnaeus, 1758; *Carassius chinensis* Gronow, 1854; *Carassius encobia* Bonaparte, 1845; *Carassius gibelioides* (non Cantor, 1842); *Cyprinus auratus* Linnaeus, 1758; *Cyprinus langsdorfi* Valenciennes, 1842; *Cyprinus maillardi* Guichenot, 1863; *Cyprinus mauritianus* Bennett, 1832; *Cyprinus thoracatus* Valenciennes, 1842; *Leuciscus auratus* Mauduyt, 1849-51.

Серебряный карась (sensu lato) – сложная в таксономическом отношении группа, в которую включают различные формы с неясным таксономическим статусом, отличающиеся типом размножения (обоеполый, гиногенетический), уровнем плоидности (диплоиды и полиплоиды) и возможным происхождением (авто- или аллополиплоиды), а так же различные географические формы в рамках подвидов или видов (евроазиатский, китайский и группа японских карасей) и одомашненную форму – золотую

Рис. 82.2. Распространение серебряного карася *Carassius auratus* complex на севере Евразии. 1 – места обнаружения по GBIF (https://doi.org/10.15468/dl.8asman; 7.08.2017); 2 – страны и регионы, где вид присутствует.

рыбку (Вехов, 2013). В связи с этим предлагается обозначать серебряного карася как *Carassius auratus* sensu lato или как *Carassius auratus* complex (Britton, 2011; Вехов, 2013).

Нативный ареал. Предположительно Восточная Азия: Россия (бассейн Амура), восточная Монголия (водоемы бассейна Амура), материковый Китай, острова Тайвань и Хайнань, Северная Корея, Южная Корея и Япония (Атлас…, 2002; Mendsaikhan et al., 2017). Существует также точка зрения, согласно которой нативный ареал может быть много шире (Вехов, 2013). Согласно генетическим исследованиям центр происхождения вида может находиться в бассейне р. Янцзы (Liu et al., 2017). Остатки карасей, которые с той или иной степенью вероятности можно отнести к серебряному, находили в археологическом материале на территории России в бассейнах рек Алдан (конец плейстоцена – голоцен), Амур (I–III тыс. лет до н.э.), Вилюй (VII–II тыс. лет до н.э.), Енисей (мезолит – неолит) и Лена (IV–II тыс.лет до н.э.), Амударья в Узбекистане (IV тыс. лет до н.э.) (Цепкин, 1995), на территории Монголии в Котловине Больших озер (верхний миоцен – средний плиоцен) (Сычевская, 1989).

Современный ареал. Вид активно распространялся человеком, главным образом, для выращивания в качестве объекта питания. В настоящее время серебряный карась обитает во многих странах Азии (Азербайджан, Армения, Афганистан, Вьетнам, Гонконг, Грузия, Индия, Ирак, Иран, Казахстан, Кипр, Китай (включая Макао), Кыргызстан, Лаос, Малайзия, Монголия (водоемы бассейна р. Селенги (Mendsaikhan et al., 2017)), Мьянма, Непал, Пакистан, Саудовская Аравия, Сингапур, Таджикистан, Таиланд, Туркмения, Турция, Узбекистан, Филиппины, Япония), в Европе (Австрия, Албания, Беларусь, Бельгия, Болгария, Босния-и-Герцеговина, Великобритания, Венгрия, Германия, Греция, Дания, Испания, Италия, Латвия, Литва, Молдова, Нидерланды, Норвегия, Польша, Российская Федерация, Румыния, Сербия, Словакия, Украина, Финляндия, Франция, Хорватия, Черногория, Чешская Республика, Эстония), в Северной Америке (Канада, Мексика, США, включая Пуэрто-Рико), в Австралии и Океании (Австралия, Новая Зеландия, Новая Каледония, Республика Фиджи, Самоа), в Центральной Америке (Коста-Рика), в Южной Америке (Аргентина, Боливия, Бразилия, Колумбия, Перу, Уругвай, Чили), в Африке (Алжир, Египет, Зимбабве, Эфиопия, Маврикий, Мадагаскар, Марокко, Намибия, Сейшелы, Тунис, ЮАР) (Froese, Pauly, 2008 с дополнениями). Формы, идентифицируемые как декоративная золотая рыбка, могут быть найдены в еще большем числе стран, поскольку эта порода является исторически самой первой и всесветно распространенной аквариумной рыбой (Courtenay et al., 1984). Одичавшие золотые рыбки встречаются в различных водоемах России, в ряде случаев они могут даже фор-

мировать популяции (Подушка, 2005; Вехов, 2008; 2011). В России инвазионный ареал *Carassius auratus* complex охватывает бассейны всех крупных рек европейской части; серебряный карась широко распространен в Сибири, интродуцирован в реки Урак, Яна (северо-восток страны) и на Камчатку (Атлас…, 2002; Кириллов, 2002; Siriwardena, Bonham, 2010; Britton, 2011).

Якутские караси на основании работ Кожевникова (1954) и Силина (1983), а также просмотра карасей из коллекции Зоомузея МГУ (№№ 9525 – 3 экз.; 10039 – 26 экз.) и ЗИН РАН (№№ 13963 – 1 экз., 14297 – 3 экз., 23911 – 1 экз., 46012 – 1 экз.) определены как серебряные, а не как особый подвид золотого *C. carassius jacuticus* Kirillov, 1956, что встречается в ряде публикаций (см., например, Карантоис и др., 1956; Кириллов, 2002 и пр.).

Пути и способы инвазии. Ранее серебряного карася было принято считать нативным для европейских водоемов (Берг, 1932; 1949), но в настоящее время существует также точка зрения, согласно которой данный вид может быть чужеродным (Szczerbowski, 2001; Атлас, 2002; Kottelat, Freyhof, 2007; Мовчан, 2011). Быстрое «вспышкообразное» распространение и наращивание численности серебряного карася в европейских водоемах во второй половине XX в. привели к тому, что этот вид стал упоминаться среди самых успешных инвазионных видов Европы (Copp et al., 2005; Luskova et al., 2010; Grabowska et al., 2010; Veer, Nentwig, 2015).

Одомашненная форма серебряного карася (декоративная золотая рыбка) известна с XVII в. в Западной Европе, куда первоначально была завезена из Китая (Szczerbowski, 2001). В конце XVIII в. золотых рыбок в этом регионе Европы уже целенаправленно разводили и заселяли ими пруды (Pelz, 1987). Для Восточной Европы возможны несколько источников и векторов вселения серебряного карася. Есть точка зрения, что первые восточно-европейские популяции *C. auratus* complex происходят от особей из Западной Сибири и (или) Казахстана (Вехов, 2007а).

В бассейне Волги серебряный карась впервые появился, вероятно, не позднее XVII–XVIII вв. и далее распространялся в западном направлении (Вехов, 2007а). Предполагается, что его популяции были однополыми, представленными только самками, вследствие чего зависимыми в размножении от присутствия самцов других видов карповых рыб, что, в силу ряда биологических особенностей, ограничивало их распространение (Вехов, 2007а; 2007б).

В 1900 г. в район г. Львов были завезены караси из Японии (Gasowska, 1936), для разных популяций которых характерно разное соотношение полов (Васильев, 1985). Они, а так же обоеполые популяции, произошедшие от золотой рыбки, распространялись преимущественно в районах с теплым климатом (Вехов, 2007а).

К середине XX века серебряный карась был широко, но мозаично распространен по территории европейской части СССР (Суховерхов, 1951). В это время его начали активно внедрять в прудовую аквакультуру СССР (Сборник …, 1949; Суховерхов, 1951). К 1951 г. серебряного карася выращивали в 50% имеющихся в то время прудовых хозяйств России и во всех прудовых хозяйствах Белоруссии и Прибалтики (Суховерхов, 1951). Кроме того, были начаты масштабные работы по его преднамеренной интродукции. В рамках этих работ с 1948 по 1972 гг. было перевезено 137 млн экз. серебряного карася в 336 природных водоемов (Бурмакин, 1963; Карпевич, 1975).

Как для интродукции, так и для аквакультуры исходно использовали рыб, завезенных из бассейна р. Амур, и их потомство – саввинскую однополую линию, полученную от самки, случайно попавшей во Всероссийский НИИ прудового хозяйства в 1937 г., а также особей обоих полов, завезенных в различные прудовые хозяйства непосредственно из Амура. В результате этих работ происходило смешение старых и новых «стад» (Vekhov, 2013). По-видимому, именно со вселением обоеполого «амурского карася», сравнительно холодоустойчивого и не зависимого в размножении от присутствия других карповых рыб, следует связывать вспышку численности *C. auratus* complex в ряде районов на востоке Евразии и трансформацию половой структуры популяций от однополой к обоеполой (Подушка, 2004; Vekhov, 2013).

Помимо аквакультуры, другими векторами распространения могут служить аквариумистика и преднамеренные пересадки из водоема в водоем, осуществляемые рыболовами-любителями, а также выпуск неиспользованного живца (Атлас …, 2002; Siriwardena, Bonham, 2010; Вехов, 2011). Необходимо также отметить саморасселение серебряного карася по рекам и каналам (Вехов, 2015; Beatty et al., 2017).

Генетические исследования европейских серебряных карасей выявляют наличие разнообразных филогрупп. Некоторые из них общие с золотыми рыбками, другие – с «японскими карасями», третьи – с карасями из бассейна Амура (Takada et al., 2010; Sakai et al., 2011; Gao et al., 2012; Kalous et al., 2013; Rylková et al., 2013). Это предполагает разнообразие источников и векторов инвазии серебряного карася в Европу.

Местообитание. Населяет стоячие и проточные пресные водоемы, в том числе крупные озера и реки. Нередко держится крупными стадами. Предпочитает участки с развитой растительностью. Серебряный карась встречается также и на участках рек с быстрым течением. Отмечен в солоноватых водах (Берг, 1949; Никольский, 1956; Абраменко, 2000; Froese, Pauly, 2008; Вехов, 2015).

Особенности биологии. Серебряный карась достигает половой зрелости в возрасте 1+ – 2+ при длине 10–15 см (Никольский, 1956; Мовчан, Смирнов, 1983; Горюнова, 1988). Нерестится в апреле-июле, нерест порционный, происходит в прибрежье на мелководьях при температуре 14–20 °С (Kottelat, Freyhof 2007). В литературе встречаются также указания на нерест при более низких температурах: 9.5 °С – в Веселовском водохранилище в 1952 г. (Иванова, 1955), 8 °С в Куйбышевском в 2018 г. (Северов, 2018). Икра клейкая, откладывается на водную растительность (Никольский, 1956). Эмбриональное развитие серебряного карася при температуре 20–22 °С длится 5 суток. В возрасте 8 суток при длине 7 мм предличинки переходят на внешнее питание и образуют стайки (Крыжановский и др., 1951). Максимальные размеры серебряного карася в нативном ареале отмечены для нижнего течения Амура: длина 35 см и масса 1.7 кг (Никольский, 1956); и для оз. Буир-Нур (Монголия) – длина 39 см и масса 1.2 кг (Цэнд-Аюуш, 1967). Серебряные караси весом до 3 кг вылавливались в оз. Малый Уват Омской области (Петкевич, Никонов, 1974). Максимальный возраст серебряного карася – 20 лет (Szczerbowski, 2001). Темп роста существенно варьирует. Всеядный, в разных водоемах в пище преобладает зообентос, детрит, зоопланктон. Питается также нитчатыми водорослями и высшими водными растениями (Боруцкий, 1950; Szczerbowski, 2001). Серебряный карась устойчив к дефициту кислорода и к широкому диапазону температуры воды (Szczerbowski, 2001).

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. В новых водоемах способен быстро наращивать численность. Отмечается существенное перекрывание спектра питания с некоторыми аборигенными видами рыб. Учитывая высокую численность карася в освоенных им водоемах, подразумевается значительное влияние на других рыб посредством конкурентных отношений, передачи болезней и паразитов. Проглоченные серебряным карасем цианобактерии при прохождении через пищеварительный тракт остаются невредимыми и даже стимулируются в росте. Эта особенность, а также выедание серебряным карасем планктонных ракообразных, потребляющих фитопланктон, могут приводить к цветению воды в водоемах (Morgan, Beatty, 2004). Взмучивание карасями воды в водоемах с илистым дном ведет к угнетению макрофитов (Richardson et al., 1995). Гибридизирует с аборигенным для европейских водоемов золотым карасем (Hanfling et al., 2005; Smartt 2007). В настоящее время в европейских прудовых хозяйствах серебряный карась часто рассматривается как сорная рыба (Lusková et al., 2010; Tarkan et al., 2012). Стоимость серебряного карася намного ниже других видов рыб (Lusková et al., 2010; Вехов и др., 2014).

Некоторые формы серебряного карася включены в Европейские базы данных по чужеродным видам: DAISE (под названием *Carassius gibelio*), NOBANIS под названием *C. auratus*, а также в Международные базы данных по чужеродным видам: CABI под названиями *C. auratus aratus* и *C. gibelio* (Siriwardena, Bonham, 2010; Britton, 2011), GISD под названием *C. auratus*.

Контроль. Борьба с этим видом затруднена в связи с широкими масштабами его современного распространения. Увеличение численности хищников и любительское рыболовство могут контролировать численность серебряного карася в отдельных некрупных изолированных водоемах. Примечательно, что снижение численности серебряного карася путем вселения хищника (обыкновенной щуки) позволило в небольшом водохранилище Бугач (Красноярский край) ликвидировать цветение воды (Гладышев и др., 2006). Применение ихтиоцидов или осушение некрупных изолированных водоемов для борьбы с серебряным карасем возможно лишь под контролем специалистов, поскольку эти методы неизбирательны (Fontenot et al., 1994).

Авторы. Вехов Д.А., Решетников А.Н., Дгебуадзе Ю.Ю.

Литература

Абраменко М.И. Обнаружение серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch) на Российском участке Чёрного моря // Доклады АН СССР. 2000. Т. 374. № 3. С. 415–418.

Атлас пресноводных рыб России: В 2-х т. / Ред. Ю.С. Решетников. М.: Наука, 2002. 379 с. (1 т.), 253 с. (2 т.).

Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 1. Л.: ВНИОРХ, 1932. 543 с.

Берг Д.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 925 с.

Боруцкий В.Е. Материалы о питании карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch) в бассейне Амура // Тр. Амур. ихтиол. экспедиции 1945-1949 гг. 1950. Т. 1. С. 331–344.

Бурмакин Е.В. Акклиматизация пресноводных рыб в СССР // Известия ГосНИОРХ. 1963. Т. 53. 317 с.

Васильев В.П. Эволюционная кариология рыб. М.: Наука, 1985. 300 с.

Вехов Д.А. Вероятные пути появления первых популяций серебряного карася в бассейнах Волги и Дона // Материалы докладов XIII Международной школы-конференции молодых учёных (Борок, 23–26 октября 2007 г.), 2007 а. С. 40–50.

Вехов Д.А. К вопросу о механизмах трансформации половой структуры популяций серебряного карася // Состояние, охрана, воспроизводство и устойчивое использование биологических ресурсов внутренних водоемов: Материалы международной научно-практической конференции. Волгоград, 2007 б. С. 50–57.

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. Рыбы с необычным внешним видом из водоемов бассейна Волго-Донского междуречья // Научно-технический бюллетень лаборатории ихтиологии ИНЭНКО. 2011. Вып. 17. С. 37–41.

Вехов Д.А. Некоторые проблемные вопросы биологии серебряного карася *Carassius auratus* s.lato // Научно-технический бюллетень лаборатории ихтиологии ИНЭНКО. 2013. Вып. 19. С. 5–38.

Вехов Д.А. Серебряный карась *Carassius auratus* (Cyprynidae, Actinopterygii) на участках с течением в водоемах бассейна Дона и Нижней Волги // Поволжский экологический журнал. 2015. № 2. С. 159–166.

Вехов Д.А., Науменко А.Н., Горелов В.П., Голоколенова Т.Б., Шевлякова Т.П., Современное состояние и использование водных биоресурсов Цимлянского водохранилища (2009-2013 гг.) // В сб.: Рыбохозяйственные исследования на водных объектах Европейской части России. С-Пб.: изд. ФГБНУ ГосНИОРХ, 2014. С.116–145.

Горюнова А.И. Серебряный карась // В кн.: Рыбы Казахстана. Алма-Ата: «Наука», 1988. С. 212–231.

Гладышев М.И., Чупров С.М., Колмаков В.И., Дубровская О.П., Кравчук Е.С., Иванова Е.А., Трусова М.Ю., Сущик Н.Н., Калачева В.Г., Губанов В.С., Прокопкин И.Г., Зуев И.В., Махутова О.Н. Биоманипуляция “top-down” в небольшом сибирском водохранилище без дафний // Сибирский экологический журнал. 2006. № 1. С. 55–64.

Иванова Н.Т. Биология и рыбохозяйственное значение серебряного карася Веселовского водохранилища // Тр. НИИ Биологии Ростовского н/Д ун-та. 1955. Т. 29. Вып. 2. С. 83–101.

Карантонис Ф.Э., Кириллов Ф.Н., Мухомедияров Ф.Б. Рыбы среднего течения р. Лены // Тр. Ин-та биол. Якут. фил. Сиб. отд. АН СССР. Вып. 2. 1956. С. 90–105.

Карпевич А.Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов. М.: Пищевая промышленность, 1975. 432 с.

Кириллов А.Ф. Промысловые рыбы Якутии. М.: Научный мир, 2002. 194 с.

Кожевников Г.П. Новые данные о систематическом положении карасей водоемов Центральной Якутии // Вопросы ихтиологии. 1954. Вып. 2 С. 156–159.

Крыжановский С.Г., Смирнов А.И., Соин С.Г. Материалы по развитию рыб р. Амур // Тр. Амур. ихтиол. экспедиции 1945-1949 гг. 1951. Т. 2. С. 5–222.

Мовчан Ю. В. РибиУкраїни. Київ: Золоті ворота, 2011. 444 с.

Мовчан Ю.В., Смирнов А.И. Карась серебристый *Carassius auratus gibelio* // Фауна Украины. Т. 8. Рыбы. Вып. 2. Карповые. Ч. 2. Киев: Наук. Думка, 1983. С. 243–265.

Никольский Г.В. Рыбы бассейна Амура. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 551 с.

Петкевич А.Н. Никонов Г.И. Караси Сибири. Свердловск: Средне-Уральское книж. изво.,1974. 56 с.

Подушка С.Б. О причинах вспышки численности серебряного карася // Научно-технический бюллетень лаборатории ихтиологии ИНЭКО. С-Пб: ООО Береста, 2004. Вып. 8. С. 5–15.

Подушка С.Б. Промысловая золотая рыбка – новый элемент в ихтиофауне России // В сб.: Аквакультура и интегрированные технологии: проблемы и возможности: Мат. международ. научно-практич. конф., посвященной 60-летию Московской рыбоводно-мелиоративной станции и 25-летию ее реорганизации в ГНУ ВНИИР. Москва, 2005. Т. 1. С. 321–326. С дополнениями от 03.10.2017 г (http://sevrjuga.narod.ru/statii.html) Проверено 01.11.2018.

Сборник производственных инструкций по прудовому рыбоводству // Под. общ. ред. Исаева А.И., Нежданова А.С., Рыженко М.И.. Рига: Латгосиздат, 1949. 320 с.

Северов Ю.А. Об атипичном нересте серебряного карася *Carassius auratus* (Cyprinidae) в Куйбышевском водохранилище в 2016 г. // Рыбохозяйственные водоемы России: фундаментальные и прикладные исследования. Материалы II Всеросс. науч. конф. (С-Пб, 2-4 апреля 2018 г.). С-Пб: ГосНИОРХ, 2018. С. 470–473.

Силин Б.В. Уточнение видового статуса карася (род *Carassius*, Cyprinidae) водоемов Якутии // Вопросы ихтиологии, 1983. Т. 23. Вып. 2 С.186–192.

Суховерхов Ф.М. Направленное изменение природы серебряного карася в целях рыбоводства: Автореф. дисс ... док. биол. наук. Киев, 1951. 14с.

Сычевская Е.К. Пресноводная ихтиофауна неогена Монголии. М.: Наука, 1989. 144 с.

Цепкин Е.А. Изменения промысловой фауны рыб континентальных водоемов Восточной Европы и Северной Азии в Четвертичный период // Вопросы ихтиологии. 1995. Т.35. №1. С 3–17.

Цэнд-Аюуш Я. К биологии карася, сазана на озере Бойр // Тр. Ин-та биологии АН МНР. 1967. № 2. С.71–76.

Beatty S.J., Allen M.G., Whitty J.M., Lymbery A.J., Keleher J.J., Tweedley J.R., Ebner B.C., Morgan D.L. First evidence of spawning migration by goldfish (*Carassius auratus*); implications for control of a globally invasive species // Ecology of Freshwater Fish. 2017. V. 26. P. 444–455.

Britton R., *Carassius gibelio* (Prussian carp) (Электронный документ) // CABI/Invasive Species Compendium. 2011. // (http://www.cabi.org/isc/datasheet/90562). Проверено 15.11.2016.

Copp G.H., Bianco P.G. Bogutskaya N.G. Erős T., Falka I., Ferreira M.T., Fox M.G., Freyhof J., Gozlan R.E., Grabowska J., Kováč V., Moreno-Amich R., Naseka A.M., Peňaz M., Povž M., Przybylski M.,. Robillard M., Russel I.C., Stakėnas S., Ğumer S., Vila-Gispert A., Wiesner C. To be, or not to be, a non-native freshwater fish? // J. Appl. Ichthyol. 2005. V. 21. P. 242–262.

Courtenay W.R. Jr, Hensley D.A., Taylor J.N., McCann J.A. Distribution of exotic fishes in the continental United States // In: Distribution, biology and management of exotic fishes./ Eds Courtenay W.R. Jr, Stauffer J.R. Jr. Baltimore, MD: John Hopkins University Press, 1984. P. 41–77.

Fontenot L.W., Noblet G.P., Platt S.G. Rotenone hazards to amphibians and reptiles. Herpetological Review. 1994. V. 25. P. 150–156.

Froese R., Pauly D. FishBase. 2008. // (http://www.fishbase.org). Проверено 24.04.2018.

Gao Y., Wang S.-Y., Luo J., Murphy R.W., Du R., Wu S.-F., Zhu C.-L., Li Y., Poyarkov A.D., Nguyen S.N., Luan P.-T., Zhang Y.-P. Quaternary palaeoenvironmental oscillations drove the evolution of the Eurasian *Carassius auratus* complex (Cypriniformes, Cyprinidae) // J. Biogeogr. 2012. V. 39. P. 2264–2278.

Gasowska M. Der Giebel – eine ostasiatische Silberkarausche (*Carassius auratus gibelio* Bloch) // Zeitschrift für Fischerei, 1936. Bd. 34. Ht. 4. P. 719–725.

Grabowska J., Kotusz J., Witkowski A. Alien invasive fish species in Polish waters: an overview // Folia Zool. 2010. V. 59. № 1. P. 73–85.

Hanfling B., Bolton P., Harley M., Carvalho G.R. A molecular approach to detect hybridisation between crucian carp (*Carassius carassius*) and non-indigenous carp species (*Carassius* spp. and *Cyprinus carpio*) // Freshwater Biology. 2005. № 50. P. 403–417.

Kalous L., Rylková K., Bohlen J., Šanda R., Petrtýl M. New mtDNA data reveal a wide distribution of the Japanese ginbuna *Carassius langsdorfii* in Europe // Journal of Fish Biology. 2013. V. 82. P. 703–707.

Kottelat M., Freyhof J. Handbook of European Freshwater Fishes. Berlin. Germany. 2007. 646 p.
Liu X.-L., Jiang F.-F., Wang Z.-W., Li X.-Y., Li Z., Zhang X.-J., Chen F., Mao J.-F., Zhou Li, Gui J.-F. Wider geographic distribution and higher diversity of hexaploids than tetraploids in *Carassius* species complex reveal recurrent polyploidy effects on adaptive evolution // Scientific Reports. 2017. V. 7, Article number: 5395. 10 p.
Lusková V., Lusk S., Halačka K., Vetešník L. *Carassius auratus gibelio* – the most successful invasive fish in waters of the Chech Republic // Russian Journal of Biological Invasions. 2010. № 2. P. 24–28.
Mendsaikhan, Dgebuadze Y.Y., Purevdorj Surenkhorloo Guide book to Mongolian fishes. WWF, Mongolian Programme Ofice. Ulaanbaatar: Admon. 2017. 203 p.
Morgan D., Beatty S. Fish fauna of the Vasse River and the colonisation by feral goldfish (*Carassius auratus*). Report to Fishcare WA and Geocatch. 2004.
Pelz G.R. Der Giebel: *Carassiusauratus auratus* oder *Carassius auratus gibelio*? // Natur und Museum. 1987. V. 117. № 4. P. 118–129.
Richardson M.J., Whoriskey F.G., Roy L.H. Turbidity generation and biological impacts of an exotic fish *Carassius auratus*, introduced into shallow, seasonally anoxic ponds // Journal of Fish Biology. 1995. № 47. P. 576–585.
Rylkova K., Kalous L., Bohlen J., Lamatsch D.K., Petrtýl M. Phylogeny and biogeographic history of the cyprinid fish genus *Carassius* (Teleostei: Cyprinidae) with focus on natural and anthropogenic arrivals in Europe // Aquaculture. 2013. V. 380–383. P. 13–20.
Siriwardena S., Bonham V. *Carassius auratus aratus* (goldfish) (Электронный документ) // CABI/Invasive Species Compendium . 2010. // (http://www.cabi.org/isc/datasheet/90563) Проверено 15.11.2016.
Smartt J. A possible genetic basis for species replacement: preliminary results of interspecific hybridisation between native crucian carp *Carassius carassius* (L.) and introduced goldfish *Carassius auratus* (L.) // Aquatic Invasions. 2007. Vol. 2. № 1. P. 59–62.
Szczerbowski J.A. *Carassius auratus* // The Freshwater Fisher of Europe. Vol. 5. Cyprinidae 2/III. AULA – Verlang. Wiebelsheim. 2001. P. 5–41.
Sakai H., Yamazaki Y., Nazarkin M.V., Sideleva V.G., Chmilevsky D.A., Iguchi K., Goto A. Morphological and mtDNA sequence studies searching for the roots of silver crucian carp *Carassius gibelio* (Cyprinidae) from ponds of Sergievka Park, Saint Petersburg, Russia // Proceedings of the Zoological Institute RAS, 2011. V. 315, No. 3, P. 352–364.
Takada M., Tachihara K., Kon T., Yamamoto G., Iguchi K., Miya M., Nishida M. Biogeography and evolution of the *Carassius auratus*-complex in East Asia // BMC Evolutionary Biology. 2010. V. 10. № 7. 18 p.
Tarkan A.S., Gaygusuz Ö., Gaygusuz Ç.G., Saç G., Copp G.H. Circumstantial evidence of gibel carp, *Carassius gibelio*, reproductive competition exerted on native fish species in a mesotrophic reservoir // Fisheries Management and Ecology. 2012. Vol. 19. № 2. P. 167–177.
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. V. 24. P. 646–656.
Vekhov D.A. Possible ways & means of settlement of giebel carp in waters of European part of USSR // The IV International Symposium Invasion of alien species in Holarctic (Borok 4): Programe & book of abstracts. Ed. Yu. Yu. Dgebuadze et al.. Yaroslavl: Publisher's bureau "Filigran", 2013. P. 186.

83. *Gambusia holbrooki* (Girard, 1859)

Гамбузия хольбрукская / Eastern mosquitofish

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia; Тип – Хордовые, Chordata; Надкласс – Костные рыбы, Osteichthyes; Класс – Лучепёрые рыбы, Actinopterygii; Отряд – Карпозубообразные, Cyprinodontiformes; Семейство – Пецилиевые, Poeceliidae; Вид – Гамбузия хольбрукская, *Gambusia holbrooki.*

Основные синонимы. Гамбузия; Гамбузия восточная; Eastern topminnow; Gambusia; *Gambusia affinis holbrooki* (Girard, 1859), *Gambusia patruelis holbrooki* (Girard, 1859); *Heternadria holbrooki* (Girard, 1859); *Heterandria uninotata* (non Poey, 1860); *Schizophallus holbrooki* (Girard, 1859); *Zygonectes atrilatus* Jordan & Brayton, 1878.

Наряду с *Gambusia holbrooki* во многие районы мира, в том числе в Европу, был завезен близкородственный вид *G. affinis*, похожий на первый вид своими размерами, внешним видом и биологией. До 1988 г. они имели статус подвидов (Wooten et al., 1988), а информация в ранних работах часто приводилась без указания подвидовой принадлежности, из-за чего возникают затруднения анализа имеющихся данных. Поэтому, например, в фундаментальной сводке по чужеродным видам рыб внутренних вод США *G. affinis* и *G. holbrooki* рассматриваются в едином очерке, при этом приводится единая карта географического распространения (Fuller et al., 1999).

Нативный ареал. Юго-восточные районы США и Северная Мексика (Hubbs, 1926; Fuller et al., 1999).

Современный ареал. К настоящему времени за пределами своего нативного ареала обитает в Азии (Азербайджан, Армения, Афганистан, Бангладеш, Вьетнам, Грузия, Индия, Индонезия, Ирак, Иран, Израиль, Йемен, Ка-

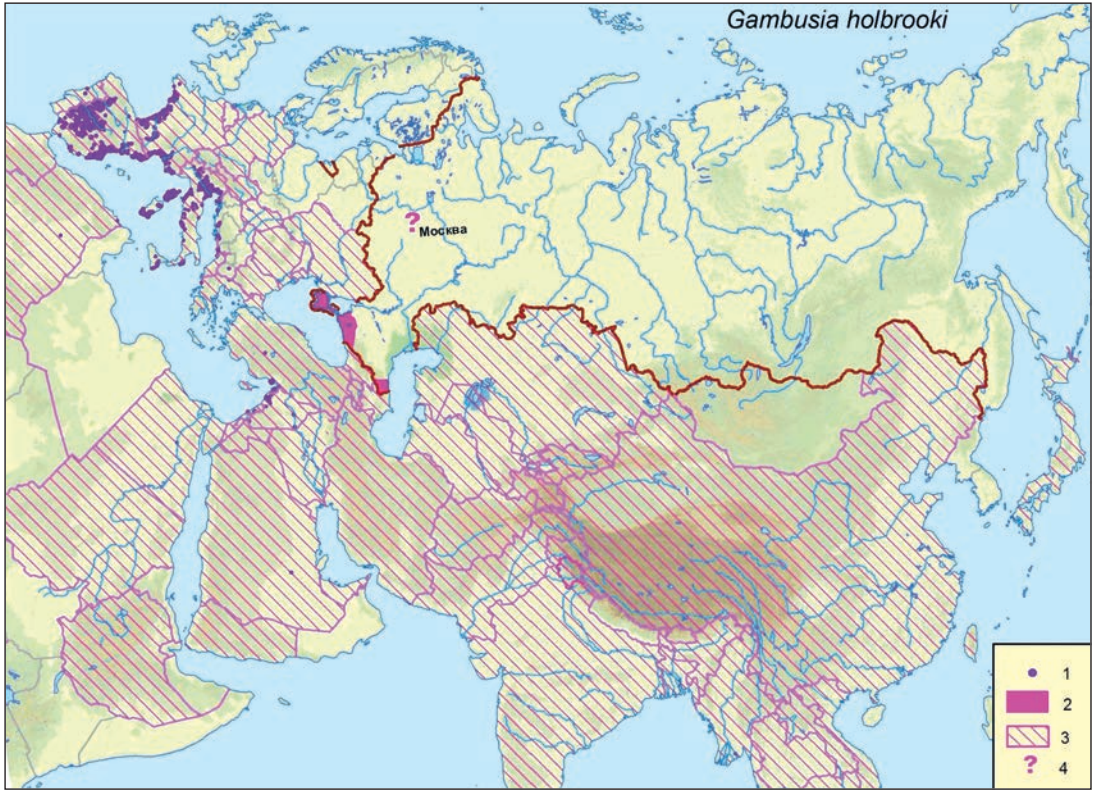


Рис. 83.2. Инвазионная часть современного ареала *Gambusia holbrooki* в Евразии и на севере Африки. 1 – места обнаружения по GBIF (22 March 2017, DOI 10.15468/dl.wepcqu, DOI 10.15468/dl.2g3gbz); 2 – распространение на территории России; 3 – другие страны, в которых вид присутствует; 4 – обитал, ныне не известен.

захстан, Кампучия, Киргизия, Китай (включая Гонконг), Лаос, Ливан, Малайзия, Мьянма, Объединенные Арабские Эмираты, Пакистан, Саудовская Аравия, Сингапур, Сирия, Таджикистан, Таиланд, Тайвань, Туркмения, Турция, Узбекистан, Филиппины, Шри-Ланка, Япония), в Африке (Алжир, Гана, Демократическая Республика Конго, Египет, Замбия, Зимбабве, Испания (Канарские острова), Кения, Кот-д'Ивуар, Мадагаскар, Марокко, Республика Маврикий (включая о. Родригес), Судан, Франция (о. Реюньон), Центрально-Африканская Республика, Эфиопия, Южно-Африканская Республика), в Северной Америке (Канада, Мексика, США (все континентальные штаты за исключением Северной Дакоты, Южной Дакоты, Мэн, Нью Гэмпшир, Вермонт)), в Центральной Америке (Гаити, Пуэрто-Рико), в Южной Америке (Аргентина, Боливия, Перу, Чили), в Европе (Австрия, Албания, Болгария, Венгрия, Германия, Греция, Испания, Италия, Кипр, Португалия, Россия, Румыния, Украина, Франция (включая о. Корсика), страны бывшей Югославии), в Австралии и Океании (Австралия, Гуам, Кирибати, Маршалловы острова, Новая Зеландия, Острова Кука, Папуа Новая Гвинея, Северные Марианские острова, Соломоновы острова, США (Американское Самоа), Федеральные Штаты Микронезии, Фиджи, Французская Полинезия, Самоа) (Атлас…, 2003; Fuller et al., 1999; Arthington, Lloyd, 2008; Froese, Pauly, 2008).

В России встречается на юге европейской части: в Краснодарском крае в бассейнах рек Адербиевка, Анапка, Кубань (включая притоки Белая и Лаба), Мзымта, в озерах и прудах в районе Краснодара, Адлера, Геленджика, Сочи и многих других населенных пунктов Черноморского побережья, а также в Адыгее, Дагестане и, возможно, в Ростовской области в бассейне Дона (Ениколопов, 1935; Линдберг, 1935; Емтыль, Иваненко, 2002; Пашков и др., 2004). Гамбузию ранее отмечали в бассейне Волги в местах теплового загрязнения в Тверской (Иваньковское водохранилище, в районе сброса теплых вод Конаковской ГРЭС) и Московской областях (Слынько и др., 2010). Однако есть данные, что некоторые популяции, например в р. Бетта Краснодарского края и в г. Электрогорск Московской области (Кулагин, Марциновский, 1936; Крыжановский, Троицкий, 1954; Шатуновский и др., 1988) ныне исчезли или их существование сомнительно (Пашков и др., 2004; наши наблюдения). Обитает в Крыму, в бассейнах рек Чёрной и Бельбек (Карпова, Болтачев, 2012; Карпова, 2016).

Пути и способы инвазии. Вид активно распространялся человеком, главным образом, для борьбы с личинками малярийного комара. С этой целью гамбузия (*G. affinis affinis*) впервые расселена в США (из Техаса на Гавайские острова) в 1905 г. (Seale, 1905). В Европу особи *Gambusia* завезены председателем общества аквариумистов-любителей Нитше в 1898 г., но только для декоративных целей (Каландадзе, Мчедлидзе, 1932), а вперв

вые выпущена в европейские природные водоемы в Испании (Соколов, 1939). На территорию СССР впервые завезена директором Абхазского Тропического института Н.П. Рухадзе в 1925 г. из Италии в окрестности Сухуми для борьбы с малярией (Маруашвили, 1980). Были доставлены 153 оплодотворенные самки, которые содержались в Сухумском ботаническом саду. Предполагается, что это были *G. holbrooki*. Потомки этих особей послужили материалом для заселения водоемов южной части бывшего СССР. С 1920-х гг. работал государственный питомник гамбузий в окрестностях г. Армавир (Резник, 1938). В настоящее время бесконтрольным распространением гамбузии на Кавказе и в других регионах (например, в Волгоградской области) занимается частный питомник «Гамбузия» (г. Сочи), который с 2012 г. предоставил гамбузий для самостоятельного зарыбления более чем тысяче граждан и представителей организаций. Таким образом, распространение этого вида на юге России связано с преднамеренной интродукцией. В пределах речных бассейнов возможно саморасселение гамбузии. Аквариумистика не является существенным вектором распространения, так как эта рыба имеет малопривлекательный для любителей внешний вид и не пользуется спросом.

Местообитание. Населяет стоячие и проточные пресные и солоноватые водоемы. Предпочитает неглубокие, до 1.5 м, хорошо прогреваемые водоемы или их участки с развитой растительностью. Держится среди или вблизи зарослей, чаще в поверхностном слое воды. В крупных водоемах встречается преимущественно в прибрежной зоне (Берг, 1949; Мовчан, 1988; Решетников, Соколов, 2003).

Особенности биологии. Подвижная рыба, держится стайками по 10–40 и более особей. В нативном ареале самки достигают длины 6.5 см, самцы заметно мельче (Fuller et al., 1999); в инвазионном ареале (Казахстан) максимальные размеры самцов 4.0 см, самок – 8.2 см (Глуховцев, 1992). Предельный возраст указывают 3 года (Решетников, Соколов, 2003). Половозрелость наступает на первом году жизни через 20–25 (Узбекистан) и 30–40 дней (Казахстан) после появления мальков, при длине самок 1.9 см (Глуховцев, 1992). Для беременных самок характерны контрастные черные пятна на теле, по одному с каждой стороны, над брюшными плавниками. Оплодотворение внутреннее, для чего самец использует совокупительный орган – гоноподий, образованный 3–5-м лучами анального плавника (Мовчан, 1988). Размножение начинается при температуре 15–17 °С и может длиться с мая по ноябрь. Вид является живородящим, самки могут приносить более 70 мальков. Нерест порционный, за один сезон самка способна давать до 5–6 пометов. В аквариумных условиях при отсутствии укрытий самки поедают свое потомство.

Неприхотливый вид, устойчивый к широкому диапазону значений температуры, концентрации кислорода и солености воды. Температурный оптимум составляет 25–30 °С (или 31–35 °С по данным Cherry et al., 1976), верхняя летальная температура превышает отметку в 40 °С (Соколов, 1939). Хорошо переносит низкие температуры. Зимует на дне, зарывшись в ил на глубину до 10 см. Становится вновь активной и поднимается к поверхности при повышении температуры воды до 12 °С (Мовчан, 1988). Этот вид рыб встречается также в морской воде в районе устьев рек. Особи устойчивы к солености до 20‰ при условии медленного повышения солености (Деньгина, 1946). Установлено, что в аквариумных условиях гамбузия выдерживает падение концентрации кислорода до 1.5 мг/л (Иванов, 1950), а при возможности «заглатывать» воздух на поверхности, переносит и более низкие концентрации. Способна долгое время оставаться живой вне воды. Мелкие особи, в том числе самцы, гибнут раньше, но отдельные крупные самки сохраняют жизнеспособность до 4 часов при условии высокой влажности воздуха (>85%) и сравнительно низкой температуры (до +18 °С) (Каландадзе, Мчедлидзе, 1932; Афанасьев, 1944; Деньгина, 1946; Иванов, 1950; Мовчан, 1988; Cherry et al., 1976). Молодь гамбузии питается инфузориями и коловратками, взрослые потребляют растительность, планктонных ракообразных и личинок насекомых.

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. В новых водоемах быстро наращивает численность благодаря раннему созреванию и высокой выживаемости потомства. Эффективна в борьбе с личинками комаров. Имеются указания на потребление икры и молоди других видов рыб, агрессивное поведение, способность откусывать плавники других рыб, что ведет к развитию заболеваний у раненых рыб (Fuller et al., 1999; Arthington, Lloyd, 2008). Кроме того, является пищевым конкурентом для многих промысловых видов рыб, в связи с чем гамбузия крайне нежелательна в рыбоводных хозяйствах (Мовчан, 1988; Решетников, Соколов, 2003). Присутствие гамбузии может в 3.3 раза снизить рыбопродуктивность карповых прудов (Протасов, 1939). Может конкурировать за пищевые ресурсы с хвостатыми земноводными, а также уничтожать личинок хвостатых и бесхвостых земноводных (Решетников, 2017; Cabrera-Guzmán et al., 2017; Vannini et al., 2018). Таким образом, распространение гамбузии представляет существенную угрозу для аборигенных беспозвоночных и позвоночных гидробионтов. Факты проникновения на территорию нашей страны паразитов вместе с гамбузией из районов нативного ареала не установлены, но известно, что этот вид рыб включается в местные паразитарные системы. К примеру, служит хозяином для *Apiosoma companulata*, *Ascocotyle coleostoma, Bothriocephalus opsariichtydis, Diplostomum chroma-*

tophorum, D. commutatum, *D. paraspathaceum D. rutili, Posthodiplostomum cuticola, Spiroxis contortus*. Предполагается, что в рыбхозах гамбузия может служить резервуаром для паразитов, поражающих товарные виды рыб (Сулейманова, 2008).

Контроль. Разъяснительная работа с населением: недопустимо бесконтрольно расселять инвазионные виды, поскольку это может иметь вредные последствия для экосистем, например, привести к потере видового разнообразия пресноводных водоемов. В искусственных изолированных водоемах: применение ихтиоцидов или осушение. В рыбоводных прудах контроль численности возможен путем добавления мелких особей хищных видов рыб.

Авторы: Решетников А.Н., Зиброва М.Г., Дгебуадзе Ю.Ю.

Литература

Афанасьев С.Ф. О некоторых фактах живучести гамбузии и других явлениях, наблюдавшихся в процессе ее расселения по водоёмам Чечено-Ингушской АССР // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 1944. Т. 13. № 1. С. 71–73.

Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Т. 2. 925 с.

Глуховцев И.В. Род *Gambusia* Poe, 1855 – гамбузия // Рыбы Казахстана. Т. 5: Акклиматизация и промысел. Алма-Ата: Гылым, 1992. С. 241–250.

Деньгина Р.С. Гамбузия и её роль в рыбном хозяйстве // Труды Института зоологии АН АзССР. 1946. Т. 11. С. 41–73.

Емтыль М.Х., Иваненко А.М. Рыбы юго-запада России: Учеб. пособие. Краснодар: Кубанский гос. ун-т, 2002. 340 с.

Ениколопов С.К. Наблюдения по биологии гамбузий, акклиматизированных в Дагестанской АССР // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 1935. Т. 4. Вып. 5. С. 408–413.

Иванов И. К. Рыбы-гамбузии и их роль в борьбе с малярией в Казахстане. Алма-Ата, 1950. 41 с.

Каландадзе Л., Мчедлидзе Д. Материалы к биологии рыб-гамбузий // Вестник тропической медицины. 1932. Вып. 5. С. 88–90.

Карпова Е.П. Чужеродные виды рыб в пресноводной ихтиофауне Крыма // Российский журнал биологических инвазий. 2016. № 3. С. 47–60.

Карпова Е.П., Болтачев А.Р. Рыбы внутренних водоёмов Крымского полуострова. Симферополь: Бизнес-Информ, 2012. 200 с.

Крыжановский С.Г., Троицкий С.К. Материалы об ихтиофауне рек черноморского побережья (в пределах Краснодарского края) // Вопросы ихтиологии. 1954. Вып. 2. С. 144–150.

Кулагин С.М., Марциновский В.И. Опыт акклиматизации гамбузии в прудах-холодильниках электростанций под Москвой // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 1936. Т. 5. № 1.

Линдберг Г.У. Рыбное хозяйство и малярия // Природа. 1935. № 7.

Маруашвили Г.М. История завоза гамбузии в СССР: К 100-летию со дня рождения Н.П. Рухадзе // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 1980. Т. 49. № 1. С. 80–82.

Мовчан Ю.В. Фауна Украины. Т.8. Вып.3. Рыбы. Вьюновые, сомовые, икталуровые, пресноводные угри, конгеровые, саргановые, тресковые, колюшковые, игловые, гамбузиевые, зеусовые, сфиреновые, кефалевые, атериновые, ошибневые. Киев, 1988. 368 с.

Пашков А.Н., Плотников Г.К., Шутов И.В. Новые данные по структуре и распространению видов-акклиматизантов в ихтиоценозах континентальных водоемов Северо-Западного Кавказа // Бюл. высшей школы. Северо-Кавказский регион. Естественные науки. 2004. Вып. 1. С. 124–130.

Протасов А.А. Допустимо ли заселение гамбузией карповых прудов? // Рыбное хозяйство. 1939. № 12. С. 1–5.

Резник П.А. Об акклиматизации гамбузии на Северном Кавказе (г. Ворошиловск) // Природа. 1938. № 5. С. 97–99.

Решетников Ю.С., Соколов Л.И. *Gambusia holbrooki* (Girard, 1859) – хольбрукская гамбузия // В кн.: Атлас пресноводных рыб России: В 2-х т. / Ред. Ю.С. Решетников. М.: Наука, 2003. Т. 2. С. 34–37.

Решетников А.Н. Поведенческие особенности инвазионных рыб (*Perccottus glenii* и *Gambusia holbrooki*) при питании личинками аборигенных амфибий // Тезисы IV Всероссийской конференции по поведению животных (Москва, 4–7 декабря 2017) / Ред.: Д.С. Павлов, В.В. Рожнов. Москва: КМК, 2017. С. 132.

Слынько Ю.В., Дгебуадзе Ю.Ю., Новицкий Р.А., Христов О.А. Инвазии чужеродных видов рыб в бассейнах крупнейших рек Понто-Каспийского бассейна: состав, векторы, инвазионные пути и темп // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 4. С. 74–89.

Соколов Н.П. Гамбузии и их роль в борьбе с малярией. Ташкент, 1939. 182 с.

Сулейманова А.В. Паразиты и основные паразитозы рыб Абшеронского рыботоварного хозяйства в Азербайджане // Биоразнообразие и экология паразитов наземных и водных ценозов. Сб. мат-лов Междунар. конф., посвященной 130-летию ак. К.И. Скрябина (9–11 декабря 2008, Москва) / Ред.: Мовсесян С.О., Беэр С.А., Зиновьева С.В., Пельгунов А.Н. , Спиридонов С.Э. М.: Издание Центра паразитологии ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, 2008. С. 371–374.

Шатуновский М.И., Огнев Е.Н., Соколов Л.И., Цепкин Е.А. Рыбы Подмосковья. Москва: Наука, 1988. 144 с.

Arthington A.H., Lloyd L. *Gambusia holbrooki* (eastern mosquitofish) (Электронный документ) // CABI/Invasive Species Compendium. 2008. // (https://www.cabi.org/isc). Проверено 24.04.2018

Cabrera-Guzmán E., Díaz-Paniagua C., Gomez-Mestre I. Competitive and predatory interactions between invasive mosquitofish and native larval newts // Biological Invasions. 2017. Vol. 19. № 5. P. 1449–1460.

Cherry D.S., Guthrie R.K., Rodgers J.H., Cairns J., Dickson K.L. Responses of mosquitofish (*G. affinis*) to ash effluent and thermal stress. Transactions of American Fishery Society. 1976. V. 105. P. 686–694.

Froese R., Pauly D. FishBase (Электронный документ) // (http://www.fishbase.org). 2008. Проверено 24.04.2018.

Fuller P.L., Nico L.G., Williams J.D. Nonindiginous fishes introduced into inland waters of the United States. American Fisheries Society, Special Publication 27. Meriland: Bethesda, 1999. 613 p.

Hubbs C.L. Studies of the fishes of the order Cyprinodontes. 6 // Misc. Publ. Mus. Zool.Michigan.1926. N 16. 87 P.

Seale A. Report of Mr. Alvin Seale of the United State Fish Commission on the introduction of top-minnows to Hawaii from Galveston, Texas // The Hawaiian Forester and Agriculturist, 1905. № 2. P. 364–367.

Vannini A., Bruni G., Ricciardi G., Platania L., Mori E., Tricarico E. *Gambusia holbrooki*, the 'tadpolefish': The impact of its predatory behaviour on four protected species of European amphibians // Aquatic Conservation: Marin and Freshwater Ecosystems. 2018. V. 28. № 2. P. 476–484.

Wooten M.C., Scribner K.T., Smith M.H. Genetic variability and systematics of *Gambusia* in the southeastern United States // Copeia. 1988. № 2. P. 283–289.

84. *Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758)

Солнечный окунь / Pumpkinseed

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia; Тип – Хордовые, Chordata; Надкласс – Костные рыбы, Osteichthyes; Класс – Лучепёрые рыбы, Actinopterygii; Отряд – Окунеобразные, Perciformes; Семейство – Центрарховые, Centrarchidae; Вид – Солнечный окунь, *Lepomis gibbosus*.

Основные синонимы. Солнечный окунь; Обыкновенный солнечник; Обыкновенная солнечная рыба; Царёк; Pond perch; Common sunfish; Punkys; Sunfish; Sunny; Kivver; *Eupomotis gibbosus* Linnaeus, 1758; *Perca gibbosa* Linnaeus, 1758; *Pommotis vulgaris* Richardson, 1836.

Нативный ареал. Северная Америка – северо-восточные штаты США и некоторые прилегающие провинции Канады (Gilbert, Williams, 2002).

Современный ареал. За пределами своего нативного ареала встречается в Азии (Грузия, Китай, Турция), в Африке (Конго, Марокко), в Северной Америке (Канада: Британская Колумбия), в Центральной и Южной Америке (Бразилия, Венесуэла, Гватемала, Куба, Чили), в Европе (Австрия, Беларусь, Бельгия, Болгария, Босния и Герцеговина, Великобритания, Венгрия, Германия, Греция, Дания, Испания, Италия, Латвия, Литва, Люксембург, Македония, Молдавия, Нидерланды, Норвегия, Польша, Португалия, Румыния, Сербия и Черногория, Словакия, Словения, Украина (низовья Дуная, Днестра и Южного Буга, Каховское и Запорожское водохранилища), Франция, Хорватия, Чешская Республика, Швейцария, Эстония) (Федоненко, Маренков, 2013; Демченко, Демченко, 2015; Froese, Pauly, 2008; Przybylski, Ziêba, 2011; Copp, Godard, 2016).

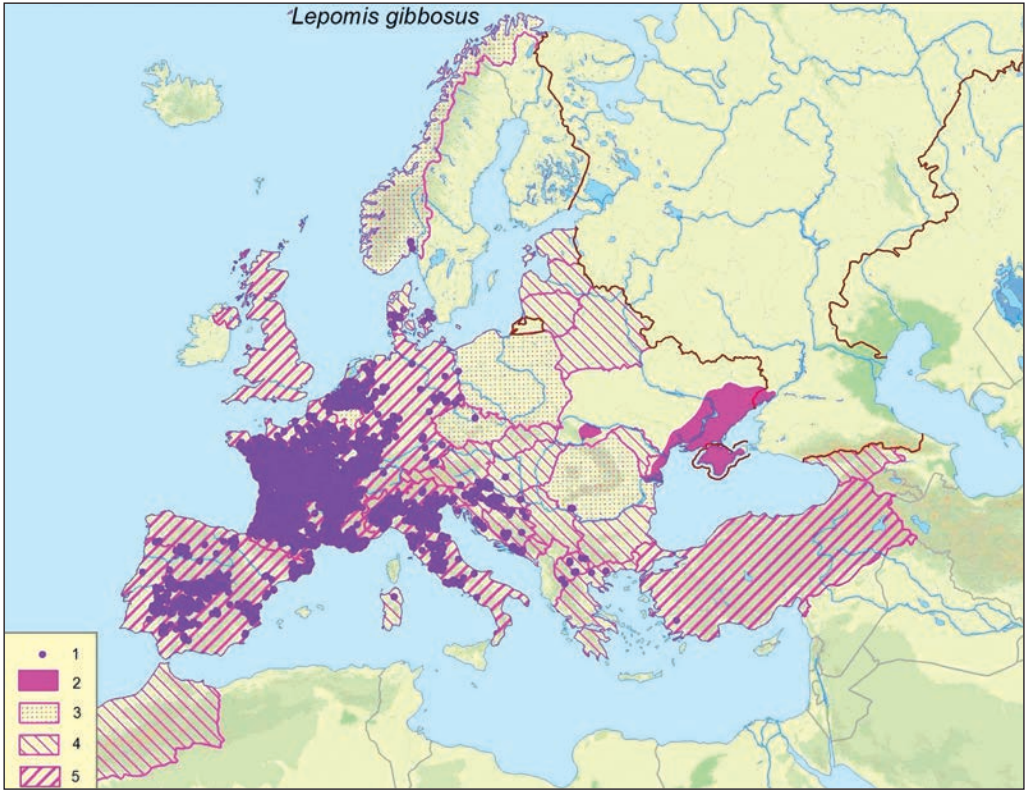


Рис. 84.2. Инвазионная часть ареала *Lepomis gibbosus* в Евразии (без Китая) и на севере Африки. 1 – места обнаружения по GBIF (17 March 2017, DOI 10.15468/dl.gpcjzb, DOI 10.15468/dl.deepzn); 2 – распространение в России и Украине. Другие страны, где распространен: 3 – локально; 4 – присутствует; 5 – широко.

Самая северная из известных в Европе популяций находится в Норвегии (Sterud, Jørgensen, 2006).

В России может быть встречен в бассейне р. Дон (Слынько и др., 2010). Распространен в водоемах Крымского полуострова в бассейнах рек Биюк-Карасу, Кача, Салгир, Чёрная (Болтачев и др., 2003; Мирошниченко, 2004, Самойлов, 2012; Карпова, Болтачев, 2014, Карпова, 2016).

Пути и способы инвазии. Солнечный окунь был преднамеренно интродуцирован для товарного разведения или спортивной рыбной ловли на северо-запад Европы (Франция, Германия, Бельгия – 1877, 1881, 1885 гг. соответственно). В дальнейшем был вселен также в водоемы Великобритании и распространился в восточные районы Европы. Вид стал обычен в низовьях многих рек бассейна Чёрного моря. В Данию вид был вселен преднамеренно (но нелегально) в озера с радужной форелью из-за мнения, что солнечные окуни могут избавлять крупных особей форели от кожных паразитов – рыбьих вшей *Argulus* spp. (Przybylski, Ziêba, 2011).

На территории бывшего СССР (Украина) солнечный окунь известен с 1946 г. из дельты Дуная, в бассейн которого попал еще во время Первой мировой войны (Берг, 1949). По генетическим признакам его популяции из северного Причерноморья наиболее близки (среди популяций, избранных для сравнения) солнечному окуню из бассейна р. Потомак, штат Мэриленд, США (Слынько и др., 2015). В начале XXI в. основным источником расселения этого инвайдера в Приазовье стала Каховская оросительная система, откуда он проник в Крым, а также в ряд рек, а по ним – в лиманы Азовского моря (Демченко, Демченко, 2015). В Крыму, где изначально был идентифицирован как *L. macrochirus*, обитает, по крайней мере, с начала XXI в. (Болтачев и др., 2003).

Солнечный окунь не является объектом аквакультуры в Украине и России, но присутствует в качестве сорной рыбой во многих рыбоводных хозяйствах, а основными векторами его распространения называют строительство межбассейновых каналов, что способствовало его саморасселению, а также случайные интродукции в рыбоводные пруды с завозимым рыбопосадочным материалом (Демченко, Демченко, 2015).

О его присутствии на территории России впервые стало известно в начале XXI в. (Болтачев и др., 2003; Мирошниченко, 2004). Дальнейшее расширение инвазионного ареала на территории нашей страны ожидается в нижней части бассейна р. Дон вследствие саморасселения вниз по течению правых притоков этой реки, в том числе по р. Северский Донец, а также из дельты Дона (Демченко, Демченко, 2015). Анализ литературы показывает, что векторами инвазии могут быть аквариумистика, деятельность предприятий аквакультуры, расселение из рыбоводных водоемов и

садовых прудов (особенно во время паводков), преднамеренная интродукция (Атлас…, 2002; Froese, Pauly, 2008; Przybylski, Ziêba, 2011; Copp, Godard, 2016). Необходимо также отметить сравнительно высокую способность к саморасселению по основным руслам рек и притокам, а также через опресненные участки морских вод от устья к устью вид проникает таким образом в новые реки (Федоненко, Маренков, 2013).

Местообитание. Населяет пресные и солоноватые водоемы с илистым дном и погруженной растительностью. Предпочитает стоячие водоемы: пруды, озера, водохранилища, слабопроточные каналы. Может встречаться и в реках, однако не достигает в них высокой численности (Gilbert, Williams, 2002).

Особенности биологии. Солнечный окунь – подвижная стайная рыба. Может достигать 40 см (Copp, Godard, 2016), однако обычно не превышает длины 14.4 см и возраста 10 лет в нативном ареале, в инвазионном ареале (в Европе) – 9.0 см и 8 лет (Copp et al., 2004). Максимальные размеры в Причерноморье по данным Е.В. Федоненко и О.Н. Маренкова (2013) составили: абсолютная длина 12 см и масса 45 г в возрасте 5 лет. Взрослые особи в нативном ареале растут быстрее, чем в инвазионном (Copp et al., 2004). Достигает половой зрелости в возрасте двух–трех лет. Абсолютная плодовитость 0.6–5.0 тыс. икринок (Copp, Godard, 2016). Нерест солнечного окуня начинается при температуре воды 17 °С и происходит на мелководье (Soes et al., 2011). В водоемах Крыма нерестится с мая по август (Карпова, Болтачёв, 2012). Самцы строят гнездо из песка и гравия глубиной до 7 см, предварительно очищая место нереста от ила; ветки и листья растений в качестве субстрата для откладки икры используются редко (Balon, 1959). Один самец поочередно нерестится с несколькими самками. Самцы охраняют икру и вылупившихся личинок. Солнечный окунь предпочитает сравнительно высокую температуру 26–32 °С, однако летальная температура не превышает 35 °С (Kieffer, Cooke, 2009). Хорошо переносит низкие температуры в зимний период, может выдерживать низкие концентрации кислорода (Карпова, Болтачев, 2012). Встречается в опресненных морских водах, например, в Утлюкском лимане при солености воды 11.9‰ (Демченко, Демченко, 2015). Питается ракообразными, личинками и имаго насекомых, моллюсками, пиявками, а также личинками земноводных, икрой и молодью рыб (Welcomme, 1988; Soes et al., 2011).

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Обладая высоким репродуктивным потенциалом (охрана потомства, продолжительный нерест) и широким диапазоном адаптаций к абиотическим факторам среды, солнечный окунь успешно расселяется и быстро образует относительно многочисленные популяции. В инвазионном ареале предполагается пищевая конку-

ренция солнечного окуня с аборигенными видами рыб (Welcomme, 1988). Известны факты снижения биоразнообразия в водоемах, колонизованных солнечным окунем. Считается ответственным за сокращение и исчезновение популяций некоторых аборигенных для Европы беспозвоночных (Van Kleef et al., 2008) и земноводных, таких как обыкновенная чесночница *Pelobates fuscus*, гребенчатый тритон *Triturus cristatus* и обыкновенная квакша *Hyla arborea* (Soes et al., 2011; Copp, Godard, 2016). Вместе с этим видом могут распространяться паразиты (Sterud, Jørgensen, 2006). В водоемах Европы является хозяином не менее 62 видов паразитов (Stoyanov et al., 2011). Проявляет агрессивное поведение, отмечено нанесение повреждений сравнительно крупным особям серебряного карася и карпа кои (Soes et al., 2011). Повышение численности солнечного окуня в р. Сухая (приток р. Чёрная, юг Крыма) совпало с исчезновением южной быстрянки *Alburnoides fasciatus*, пескаря *Gobio krymensis* и крымского усача *Barbus tauricus* (Карпова, 2016). Образует гибриды с другими видами рода *Lepomis*, в том числе с *L. macrochirus* и *L. cyanellus* (Moyle, 1976). В реках, особенно больших, влияние солнечного окуня на аборигенные виды, по всей видимости, небольшое. Съедобен, является объектом спортивного рыболовства (Атлас…, 2002; Przybylski, Ziêba, 2011; Copp, Godard, 2016). По некоторым оценкам входит в первую десятку чужеродных рыб с наиболее значительным экологическим влиянием в Европе (NOBANIS) и в мире (Casal, 2006).

Контроль. Необходимо информировать население, прежде всего аквариумистов и рыбаков-любителей, о том, что выпуск в естественные водоемы солнечного окуня недопустим. Применение ихтиоцидов или осушение некрупных изолированных водоемов возможно лишь при условии соблюдения законодательных актов как федерального, так и регионального уровней и под контролем специалистов, поскольку вышеупомянутые методы не избирательны, а в инвазионном ареале солнечного окуня (особенно в пределах полуострова Крым) обитает большое число эндемичных и редких исчезающих видов гидробионтов.

Авторы: Решетников А.Н., Зиброва М.Г., Дгебуадзе Ю.Ю.

Литература

Атлас пресноводных рыб России: В двух томах. / Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука, 2002. Т. 2. 251 с.

Берг Д.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 925 с.

Болтачёв А.Р., Данилюк О.Н., Пахоруков Н.П. О вселении солнечной рыбы *Lepomis macrochirus* (Perciformes, Centrarchidae) во внутренние водоёмы Крыма // Вопросы ихтиологии. 2003. Т. 43. № 6. С. 853–856.

Демченко В.А., Демченко Н.А. Чужеродные виды в ихтиофауне водоемов северо-западной части Азовского бассейна // Российский журнал биологических инвазий. 2015. № 1. С. 17–29.

Карпова Е.П. Чужеродные виды рыб в пресноводной ихтиофауне Крыма // Российский журнал биологических инвазий. 2016. № 3. С. 47–60.

Карпова Е.П., Болтачев А.Р. Рыбы внутренних водоемов Крымского полуострова. Симферополь: Бизнес-Информ, 2012. 200 с.

Карпова Е.П., Болтачев А.Р. Разнообразие ихтиофауны внутренних водоемов Крыма: прошлое, настоящее и будущее // В сб.: Современное состояние биоресурсов внутренних вод. Материалы докладов II Всероссийской конференции с международным участием. 6–9 ноября 2014 г., Борок, Россия. Том 1. М.: Полиграф-плюс, 2014. С. 260–267.

Мирошниченко А.И. Солнечная рыба *Lepomis gibbosus* (L., 1758) – новый вид для фауны Крыма // Вопросы развития Крыма. Вып. 15: Проблемы инвентаризации крымской биоты. Симферополь: Таврия-Плюс, 2004. С. 182–185.

Самойлов К.Ю. Биология солнечной рыбы *Lepomis gibbosus* (Centrarchidae, Perciformes) – вида-интродуцента в водоемах полуострова Крым. Дипломная работа, МГУ, 2012. (на правах рукописи).

Слынько Ю.В., Дгебуадзе Ю.Ю., Новицкий Р.А., Христов О.А. Инвазии чужеродных видов рыб в бассейнах крупнейших рек Понто-Каспийского бассейна: состав, векторы, инвазионные пути и темп // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 4. С. 74–89.

Слынько Е.Е., Новицкий Р.А., Бэнгс М.Р., Дуглас М.Р., Дуглас М.Э., Христенко Д.С., Касьянов А.Н., Слынько Ю.В. Филогеография и фенотипическое разнообразие солнечного окуня *Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758) Северного Причерноморья. // Генетика. 2015. Т. 51. № 2. С. 217–226.

Федоненко Е.В., Маренков О.Н. Расселение, пространственное распространение и морфометрическая характеристика солнечного окуня *Lepomis gibbosus* (Centratchidae, Perciformes) Запорожского водохранилища // Российский журнал биологических инвазий. 2013. № 2. С. 51–59.

Balon E.K. Spawning of *Lepomis gibbosus* (Linne, 1758) acclimatised in the back waters of the Danube and its development during the embryonic period // Acta Soc. Zool. Boh, 1959. V. 13. P. 1–22.

Casal C.M.V. Global documentation of fish introductions: the growing crisis and recommendations for actions // Biological Invasions. 2006. № 8. P. 3–11.

Copp G.H., Fox M.G., Przybylski M., Godinho F.N., Vila-Gispert F. Life-time growth patterns of pumpkinseed *Lepomis gibbosus* introduced to Europe, relative to native North American populations // Folia Zool. 2004. Vol. 53. № 3. P. 237–254.

Copp G., Godard M.G. *Lepomis gibbosus* (pumpkinseed) (Электронный документ) // CABI/ Invasive Species Compendium. 2016. // (https://www.cabi.org/isc). Проверено 24.04.2018.

Froese R., Pauly D. *Lepomis gibbosus* (Электронный документ) // FishBase. 2008. // (http://www.fishbase.org). Проверено 24.04.2018.

Gilbert C.R., Williams J.D. Field guide to fishes. North America. NY: Alfred A. Knopf, 2002. 608 p.

Moyle P.B. Inland fishes of California. University of California Press, Berkeley, 1976.

Kieffer J.D., Cooke S.J. Physiology and organismal performances of centrarchids // Cooke S.J., Philipp. Centrarchid Fishes. Diversity, biology, and conservation. Blackwell Publishing, West Succex, 2009.

Przybylski M., Ziêba G. *Lepomis gibbosus* (Электронный документ) // Online Database of the European Network on Invasive Alien Species (NOBANIS). 2011. // (https://www.nobanis.org/fact-sheets/). Проверено 24.04.2018.

Soes D.M., Cooke S.J., van Kleef H.H., Broeckx P.B., Veenvliet P. A risk analysis of sufishes (Centrarchidae) and pygmy sunfishes (Elassmomatidae) in the Netherlands // Report no. 11-042, Bureau Waardenburg, 2011. 110 p.

Sterud E., Jørgensen A. Pumpkinseed *Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758) (Centrarchidae) and associated parasites introduced to Norway // Aquatic invasions. 2006. Vol. 1. № 4. P. 278–280.

Stoyanov B., Mutafchiev Y., Pankov P., Georgiev B.B. Helminth parasites in the alien *Lepomis gibbosus* (L.) (Centrarchidae) from the lake Atanasovsko Wetlands, Bulgaria: Survey of species and structure of helminth communities // Acta zoological Bulgarica. 2018. V. 70. P.

Van Kleef H., van der Velde G., Leuven R.S.E.W., Esselink H. Pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*) invasions facilitated by introductions and nature management strongly reduce macroinvertebrate abundance in isolated water bodies // Biological Invasions. 2008. V. 10. № 8. P. 1481–1490.

Welcomme R.L. International introductions of inland aquatic species. FAO Rome, 1988. 318 p.

85. *Perccottus glenii* Dybowski, 1877

Ротан / Amur sleeper

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia; Тип – Хордовые, Chordata; Надкласс – Костные рыбы, Osteichthyes; Класс – Лучепёрые рыбы, Actinopterygii; Отряд – Окунеобразные, Perciformes; Семейство – Одонтобутовые, Odontobutidae; Вид – Ротан, *Perccottus glenii.*

Основные синонимы. Головешка Глена; Ротан-головешка; Ротан-головёшка; Головешка-ротан; Головёшка-ротан; Chinese sleeper; Rotan; *Eleotris glehni* Dybowski, 1877 (по Варпаховский, Гергенштейн (=Herzenstein, Warpachowski), 1887)*; Eleotris pleskei* Warpachowski, 1877 (в Варпаховский, Гергенштейн (=Herzenstein, Warpachowski), 1887); *Eleotris dybowskii* Herzenstein & Warpachowski, 1887.

Нативный ареал. Восток Азии: пресные воды северо-восточного Китая, северо-востока Корейского полуострова. Вероятно, всегда обитал в водоемах восточной Монголии (пограничные с Китаем оз. Буир-Нур и р. Халхин-Гол) (Баасанжав, Цэнд-Аюуш, 2001; Dgebuadze et al., 2012; Mendsaikhan et al., 2017). В России распространен в Амурской и Еврейской автономной областях, а также на территории Хабаровского и Приморского краев (нижнее и среднее течение р. Амур и его притоки, включая такие крупные как Зея, Сунгари и Уссури, бассейн оз. Ханка; на север до бассейна р. Уда), а также на севере о. Сахалин (Никольский, 1956; Решетников, 2009).

Современный ареал. За пределами своего нативного ареала этот вид обнаружен в Белоруссии, Болгарии, Венгрии, на севере Казахстана, в Латвии, Литве, Молдавии, Монголии (бассейн р. Селенги), Польше, России,

Рис. 85.2. Распространение *Perccottus glenii* в Евразии: 1 – нативная часть ареала (по Решетников, 2009); Инвазионная часть ареала: 2 –находки отдельных популяций в Сибири. Регионы России и другие страны, где распространен: 3 – локально, 4 – присутствует, 5 – широко, 6 – статус популяций на востоке Монголии не определен (см. обсуждение в тексте).

Румынии, Сербии, Словакии, Украине и Эстонии (Решетников, 2009). Его продвижение в западном направлении продолжается. Относительно недавно эта рыба обнаружена в Хорватии (Ćaleta et al., 2010), а также в водоемах Германии (Reshetnikov, Schliewen, 2013). Популяции ротана в восточной Монголии (пограничные с Китаем р. Халхин-Гол и оз. Буир-Нур) в ряде сводок по рыбам Монголии отнесены к естественному ареалу (Баасанжав, Цэнд-Аюуш, 2001; Dgebuadze et al., 2012; Mendsaikhan et al., 2017), т.к. эти водоемы принадлежат к бассейну Амура, где исторически обитает эта рыба. Есть предположение, что ротан попал в восточную Монголию в результате рыбохозяйственной деятельности с территории Китая (Решетников, 2009). Однако конкретная информация об этом отсутствует. Информация о нахождении ротана в Туркмении, Узбекистане и на юге Казахстана, видимо, ошибочна. Его путали с близкородственным видом из того же семейства: *Micropercops cinctus* (Васильева, Макеева, 1988), позже появилась точка зрения, что это *Hipseleotris cinctus* (Dabry de Thiersant, 1972) (Глуховцев и др., 1992). Необходимо отметить, что В.Н. Еловенко (1981) отмечал присутствие в водоемах Средней Азии и Казахстана двух видов вселенцев: ротана и *Micropercops cinctus* (=?*Hipseleotris cinctus*), хотя упомянутая работа опубликована еще до выхода статьи Е.Д. Васильевой и А.П. Макеевой (1988), в которой впервые был опубликован четкий ключ для различения этих двух внешне похожих видов рыб. После выхода публикации Е.Д. Васильевой и А.П. Макеевой (1988) сообщения о ротане в Средней Азии и южном Казахстане прекратились. Некоторые авторы высказывали мнение, что ротан мог присутствовать в этом регионе (совместно с *H. cinctus*), но потом исчез (Глуховцев и др., 1992).

Предполагается, что в России ротан расширил свой ареал в пределах бассейна Амура до верховьев Амура, рек Шилка и Аргунь (Решетников, 2009). В результате случайной интродукции с растительноядными рыбами ротан попал в бассейн Байкала (в частности, в бассейн р. Селенги) и в само озеро и многие водоемы Сибири и европейской части России (Решетников, 2009). Относительно недавно стало известно о находках ротана и в бассейне р. Селенги на сопредельной территории Монголии (Mendsaikhan et al., 2017).

Пути и способы инвазии. В западных районах Евразии ротан впервые появился в 1912 г., будучи привезенным с Дальнего Востока в качестве аквариумной рыбы, а в 1916 г. несколько особей были выпущены в садовый пруд в пригороде Петрограда (Санкт-Петербург), что послужило началом формирования Санкт-Петербургского субареала этого чужеродного вида. В 1948 г. участники Амурской Ихтиологической экспедиции Московского государственного университетапривезли нескольких ротанов для научных

наблюдений в аквариумных условиях на биологическом факультете МГУ (Москва). Потомство этих рыб попало в аквариумы любителей, а затем (с 1950 г.) – в пруды и реки Москвы и Московской области, что послужило началом формирования Московского субареала (Еловенко, 1981; Решетников, 2001). Появление ротана в некоторых рыбоводных хозяйствах стало следствием случайной интродукции вместе с растительноядными рыбами. К примеру, именно таким образом ротан проник в Западную Украину, где известен с 1967 г. (Reshetnikov, 2013) и бассейн оз. Байкал, где известен с 1969 г. (Пронин, 1982). Большинство инвазий ротана на большие расстояния (сотни километров) в Восточной Европе связывают с непреднамеренной интродукцией при перевозках рыб для прудового и пастбищного рыбоводства (Reshetnikov, Schliewen, 2013). Таким образом, основными векторами (способами) перемещения этой рыбы на дальние расстояния могут быть аквариумистика и аквакультура. Дальнейшее распространение ротана в пределах благоприятных климатических зон происходит по речной сети в результате саморасселения, а также вследствие неконтролируемых вторичных перевозок населением с целью «обогащения» местной ихтиофауны, но иногда даже без определенной мотивации, как это было установлено в Западной Сибири (Решетников, Петлина, 2007; Решетников, Чибилев, 2009). Важную роль в распространении ротана играет саморасселение. Так, при анализе пространственно-временной динамики Западно-Украинского субареала этой рыбы установлено, что за полувековой интервал времени ротан из единого центра (Львовская область Украины), расположенного на водоразделе сразу нескольких крупных рек Европы, распространился вниз по течению рек Днепр, Днестр, Дунай (бассейн Чёрного моря), Висла (бассейн Балтийского моря) на огромные расстояния, проникнув таким образом в Львовскую, Закарпатскую, Волынскую, Ровненскую, Ивано-Франковскую, Черновицкую и Хмельницкую области Украины, а также территории Польши, юго-западные районы Белоруссии, Словакию, Венгрию, Сербию, Болгарию, Румынию и Молдавию (Reshetnikov, 2013).

Современный ареал ротана сформирован в результате развития более 10 отдельных субареалов (Reshetnikov, Ficetola, 2011). Большинство из этих субареалов к настоящему времени слились воедино. Ввиду благоприятных климатических условий и отсутствия географических барьеров прогнозируется расширение ареала ротана в последующие годы на большую часть Западной Европы, включая, например, Францию, Великобританию, Нидерланды, Бельгию, Данию, а также в некоторые районы Сибири (Reshetnikov, Ficetola, 2011).

Местообитание. Населяет разнообразные стоячие пресные водоемы: пруды, озера, старицы рек, мелиоративные каналы и другие водоемы. В

крупных озерах и водохранилищах держится только в прибрежье на мелководье, часто на глубине 5–20 см, с густой растительностью. В водоемах с выраженным течением отсутствует или редок.

Особенности биологии. Ведет малоподвижный одиночный образ жизни, для маскировки использует заросли растений. Максимальные размеры ротана 27 см (но обычно не более 12–14 см), возраст, по крайней мере, 10 лет (Решетников, 2003). И индивидуальный, и групповой рост ротана весьма изменчив. Ротан может достигать половой зрелости в возрасте 1+, а в возрасте 2+ половозрелы все особи (Litvinov, O'Gorman, 1996). В брачный период самцы приобретают ярко выраженный брачный наряд: окраска становится черной, со светящимися неоновыми блестками, на лбу и жаберных крышках появляются заметные вздутия (Цепкин, 1977). Нерестится в мае-июле, при температуре выше 14 °С, нерест порционный (Залозных, 1984). Плодовитость повышается с возрастом, средняя плодовитость самок в возрасте 2–3 года составляет 6 тыс. икринок, у крупных самок может достигать 37 тыс. (Litvinov, O'Gorman, 1996). Икринки приклеиваются к поверхности водных растений и к различным погруженным в воду предметам. Самец охраняет и постоянно аэрирует оплодотворенные икринки. Ротан исключительно устойчив к широкому диапазону температур и к дефициту кислорода. Способен вмерзать в лед и при этом сохранять жизнеспособность (Соколов, 2001). Выдерживает прогрев воды до + 38 °С и высокий уровень антропогенного загрязнения. Есть сведения об обитании ротана в водоемах со сравнительно высокой минерализацией – до 6 г/л и pH до 9.0–9.5 (Пронин, Болонев, 2006; Долганова и др., 2008; Голованов, Ручин, 2011). Кормовые объекты ротана исключительно разнообразны. В нативном ареале (в частности, в бассейне Амура, включая эстуарий) в рационах ротана встречаются планктонные ракообразные, личинки (чаще всего личинки хирономид) и имаго насекомых, черви, моллюски, амфиподы, молодь и взрослые рыбы (Кирпичников, 1945; Никольский, 1956; Синельников, 1976; Долганова и др., 2008; Плюснина, 2008). В инвазионном ареале кроме представителей этих групп в питании ротана присутствовали (часто в значительном объеме) личинки земноводных (головастики) (Спановская и др., 1964; Мантейфель, Решетников, 2001; Решетников, 2001; Дгебуадзе, Скоморохов, 2005; Плюснина, 2008). Икрой земноводных ротан не питается (Решетников, 2008). Отличия в питании ротана из водоемов нативного и приобретенного ареалов заключались в разном видовом составе основных групп пищевых организмов, а также в том, что в исследованиях питания ротана из нативного ареала не были отмечены головастики (Плюснина, 2008). В водоемах Хабаровского края (нативный ареал ротана), было обнаружено большое количество головас-

тиков сибирской лягушки (*Rana amurensis*), однако, в пищевом комке ротана из этих мест личинки амфибий не отмечены (Плюснина, 2008).

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Благодаря устойчивости к колебаниям абиотических факторов среды, высоким репродуктивным способностям (порционный нерест, забота о потомстве) и исключительно широкому спектру питания ротан может быстро наращивать численность. При этом в малых водоемах, в которые вселился ротан, катастрофически снижается видовое разнообразие крупных форм фитофильных беспозвоночных, рыб и земноводных (Reshetnikov, 2003). Предполагается, что эффективное выедание ротаном личинок насекомых и амфибий, взрослые особи которых обитают на суше, ведет к снижению экспорта органического азота, что может ускорять эвтрофирование малых водоемов (Reshetnikov, 2003). Отмечается перекрывание спектра питания с аборигенными видами рыб, что создает предпосылки для пищевой конкуренции (Пронин и др., 1998; Litvinov, O'Gorman, 1996; Вечканов, Ручин, 2007; Koščo et al., 2008). В малых водоемах способен полностью вытеснять мелкие аборигенные виды рыб, участвовать в циркуляции боле 100 видов паразитов (Reshetnikov, 2013; Sokolov et al., 2014). В озерах и водохранилищах ротан является объектом питания ихтиофагов: рыб, рептилий и птиц (Шашуловский и др., 1992; Тупицын, 1995; Вечканов, Ручин, 2007; Litvinov, O'Gorman, 1996; Reshetnikov et al., 2013). Проникновение ротана в рыбоводные пруды может быть причиной существенного снижения рентабельности рыбоводных хозяйств (Залозных, 1984).

Контроль. Наиболее эффективной из мер может стать профилактика проникновения ротана в новые регионы, которая должна включать принятие законодательных актов, разъяснительную работу с населением, мониторинг водоемов и безотлагательное уничтожение первичных популяций, обнаруженных в новых для ротана районах. Известен лишь один случай успешного уничтожения популяции ротана в замкнутом водоеме (пожарный пруд) в Валдайском национальном парке (Россия), что позволило сдержать его экспансию в обширном районе (Reshetnikov, Ficetola, 2011). Поскольку одним из основных векторов инвазии ротана является его непреднамеренная интродукция в рыбохозяйственные водоемы с посадочным материалом, то необходим строгий контроль за этими перевозками. Крайне нежелательно использование рыболовами ротана в качестве живой наживки, чтобы снизить риск его распространения в новые водоемы. Необходимо также информировать население о недопустимости выпуска ротана в водоемы.

Если ротан успел распространиться, в том числе проник в крупные водоемы и пойменные системы, то борьба с ним крайне затруднительна.

Ихтиофаги, например, обыкновенная щука *Esox lucius* и речной окунь *Perca fluviatilis*, способны снизить численность ротана в водоемах, в которых нет значительных зарослей макрофитов (Litvinov, O'Gorman, 1996; Бакланов, 2001). Искусственное поддержание численности ихтиофагов можно использовать для контроля численности ротана. Для уничтожения ротана в искусственных некрупных изолированных водоемах возможно применение ихтиоцидов или осушение с длительным просушиванием дна либо с обработкой мокрого дна химикатами, но только при условии соблюдения всех норм федеральных и региональных законов. В оставшихся после осушения лужах ротан может быть уничтожен при помощи хлорной извести (0.3 г на литр воды; > 6 часов) (Залозных, 1984). Аммиачная вода при разведении 1мл на литр воды (наблюдение выполнено при 7–8 °С, pH 9) также может быть использована для борьбы с ротаном (Залозных, 1984). Эффективным средством, сдерживающим размножение ротана, может быть использование искусственных нерестилищ, выполненных из досок (например, ширина 10 см, длина 50 см), плавающих на поверхности воды и заякоренных веревкой на берегу. Один раз в 5 дней искусственные нерестилища переворачивают для обсушки икры ротана, отложенной на нижней стороне доски. Применять этот метод следует в период нереста ротана. В прудовых хозяйствах, в которые вселился ротан, рекомендуется удалять водную растительность с последующим отловом этого вселенца (Еловенко, 1979). В рыбоводных прудах снижение численности ротана возможно путем введения в культуру рыб-ихтиофагов и выкашивания макрофитов. Эффективными могут стать перспективные высокотехнологичные методы генетического контроля ротана (например, введение в популяцию «троянского» гена, вселение стерилизованных самцов и пр.) (Gutierrez, Teem, 2006; Махров и др., 2015), однако к настоящему времени такие методы применительно к ротану не используются. Необходимо подчеркнуть, что работа над созданием трансгенных организмов содержит риск возникновения непредсказуемых биологических свойств объектов исследований.

Авторы: Решетников А.Н. Зиброва М.Г., Дгебуадзе Ю.Ю.

Литература

Бакланов М.А. Головешка-ротан *Perccottus glenii* Dyb. в водоемах г. Перми // Вестник Удмуртского университета. Биология. Ижевск: 2001. № 5. С. 29–41.

Баасанжав Г., Цэнд-Аюуш Я. Монгол орны загас. Улаанбаатар: Адмон, 2001. 180 С.

Васильева Е.Д., Макеева А.П. Морфологические особенности и таксономия головешковых рыб (Pisces, Eleotridae) фауны СССР // Зоологический журнал, 1988. Т. 67. Вып. 8. С. 1194–1203.

Вечканов В.С., Ручин А.Б. О трофических связях щуки *Esox lucius*, окуня *Perca fluviatilis* и ротана *Preccottus glenii* при их совместном обитании в пойменном замкнутом озере // В сб.: Ихтиологические исследования на внутренних водоемах. Матер. Междунар. научн. конф. Саранск: Мордовский гос. ун-т. 2007. С. 23–25.

Глуховцев И.В., Дукравец Г.М., Карпов В.Е. Семейство Eleotridae – Головешковые, или Элеотровые // В кн.: Рыбы Казахстана. Алма-Ата: Гылым, 1992. Т. 5. С. 250–254.

Голованов В.К., Ручин А.Б. Критический термический максимум головешки-ротана *Perccottus glenii* в разные сезоны года // Вопросы ихтиологии. 2011. Т. 51. № 6. С. 822–827.

Дгебуадзе Ю.Ю., Скоморохов М.О. Некоторые данные по образу жизни ротана *Perccottus glenii* Dyb. (Odontobutidae, Pisces) озерной и прудовой популяций // Труды Гидробиологической станции на Глубоком озере. 2005. Т. 9. С. 212–231.

Долганова Н.Т, Колпаков Н.В., Чучукало В.И. Питание и пищевые отношения молоди рыб и креветок в эстуариях зал. Петра Великого в летне-осенний период // Изв. ТИНРО. 2008. Т. 153. С. 334–342.

Еловенко В.Н. Борьба с ротаном в биотехнике прудового рыбоводства // Сб. научн. тр. Растительноядные рыбы и новые объекты рыбоводства и акклиматизации. 1979. Вып. 26. М. ВНИИПРХ. С. 97–104.

Еловенко В.Н. Систематическое положение и географическое распространение рыб семейства Eleotridae (Gobioidei, Perciformes), интродуцированных в водоемы Европейской части СССР, Казахстана и Средней Азии // Зоологический журнал. 1981. Т. 60. Вып. 10. С. 1517–1522.

Залозных Д.В. Ротан в выростных прудах Горьковской области и борьба с ним // Сб. научных трудов ГосНИОРХ. 1984. Вып. 217. С. 95–102.

Кирпичников В.С. Биология *Perccottus glehni* Dyb. (Eleotridae) и перспективы его использования против японского энцефалита и малярии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1945. Т. 50. Вып. 5-6. С. 14–27.

Мантейфель Ю.Б., Решетников А.Н. Избирательность потребления хищниками головастиков трех видов бесхвостых амфибий // Журнал общей биологии. 2001. Т. 62. № 2. С. 150–156.

Махров А.А., Карабанов Д.П., Кодухова Ю.В. Генетические методы борьбы с чужеродными видами // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 2. С. 110–126.

Никольский Г.В. Рыбы бассейна Амура. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 551 с.

Плюснина О.В. Питание ротана *Perccottus glenii* Dyb (Odontobutidae, Pisces) в водоемах естественного и инвазийного ареалов // Поволжский экологический журнал. 2008. № 2. С. 120–125.

Пронин Н.М. Об экологических последствиях акклиматизационных работ в бассейне озера Байкал // В сб.: Бойков Т.Г., Доржиев Ц.З., Пронин Н.М., Прокопьев В.И. (отв. ред.), Хусаева Р.Д. (отв. ред.) Биологические ресурсы Забайкалья и их охрана. Улан-Удэ: Бурятский филиал СО АН СССР, 1982. С. 3–18.

Пронин Н.М., Болонев Е.М. О современном ареале вселенца ротана *Perccottus glenii* (Perciformes: Odontobutidae) в Байкальском регионе и проникновении его в экосистему открытого Байкала // Вопросы ихтиологии. 2006. Т. 46. № 4. С. 564–566.

Пронин Н.М., Селгеби Д.Х., Литвинов А.Г., Пронина С.В. Сравнительная экология и паразитофауна экзотических вселенцев в Великие озера мира: ротан-головешка (*Perccottus glehni*) в оз. Байкал и ерша (*Gymnocephalus* cernuus) в оз. Верхнее // Сибирский экологический журнал. 1998. Новосибирск. Т. 5. С. 397–406.

Решетников А.Н. Влияние интродуцированной рыбы ротана *Perccottus glenii* (Odontobutidae, Pisces) на земноводных в малых водоемах Подмосковья // Журнал общей биологии. 2001. Т. 62. № 4. С. 352–361.

Решетников А.Н. Влияние ротана, *Perccottus glenii*, на амфибий в малых водоемах. Диссертация … канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 2003. 179.

Решетников А.Н. Поедает ли ротан *Perccottus glenii* (Perciformes: Odontobutidae) икру рыб и амфибий? // Вопросы ихтиологии. 2008. Т. 48. № 3. С. 384-392.

Решетников А.Н. Современный ареал ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae, Pisces) в Евразии // Российский журнал биологических инвазий. 2009. № 1. С. 22–35.

Решетников А.Н., Петлина А.П. Распространение ротана (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) в реке Оби // Сибирский экологический журнал. 2007. Т. 14. № 4. С. 551–555.

Решетников А.Н., Чибилев Е.А. Распространение ротана (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) в бассейне р. Иртыш и анализ возможных последствий для природы и человека // Сибирский экологический журнал. 2009. Т. 16. № 3. С. 405–411.

Синельников А.М. Питание ротана в пойменных водоемах бассейна р. Раздольная (Приморский край) // В сб.: Биология рыб Дальнего Востока /Ред.: Иванков В.Н., Свирский В.Г. (отв. ред.), Шкарина Т.В. Владивосток: Дальневост. гос. ун-т., 1976. С. 96–99.

Соколов Л.И. О зимовке ротана *Perccottus glenii* в Амурских водоемах. // Вопросы ихтиологии. 2001. Т. 41. № 4. С. 572–573.

Спановская В.Д., Савваитова К.А., Потапова Т.Л. Об изменчивости ротана (*Perccottus glehni* Dyb., Eleotridae) при акклиматизации // Вопр. Ихтиологии. 1964. Т. 4, вып. 4 (33). С. 632–643.

Тупицын И.И. Изменение кормовой базы рыбоядных птиц в результате интродукции ротана-головешки в бассейн озера Байкал / В сб.: Вопросы орнитологии. Тезисы докладов к V конференции орнитологов Сибири. Барнаул, 1995. С. 75–77.

Цепкин Е.А. О брачном наряде самцов ротана *Perccottus glehni* Dyb. // Вопр. ихтиологии. 1977. Т. 17. Вып. 5 (106). С. 945–947.

Шашуловский В.А., Литвинов А.Г., Кильдюшкин В.А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб в озере Гусиное (Бурятия) // Сб. тр. ГосНИОРХ. С-Пб. 1992. Вып. 322. С. 156–166.

Ćaleta M., Jelić D., Buj, I., Zanella D., Marčić Z., Mustafić P., Mrakovčić M. First record of the alien invasive species rotan (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) in Croatia // Journal of Applied Ichthyology. 2010. Vol. 27. № 1. P.146–147.

Dgebuadze Yu., B. Mendsaihan, A. Dulmaa. Diversity and distribution of Mongolian fish: Recent state, trends and studies // Erforsch. Biol. Ress. Mongolei. Martin-Luther-Untversitat Halle Wittenberg, (Halle/Saale). 2012. V. 12. P. 219–230.

Gutierrez J.B., Teem J.L. A model describing the effect of sex-reversed YY fish in an established wild population: the use of a Trojan Y chromosome to cause extinction of an introduced exotic species // Journal of Theoretical Biology. 2006. V. 241. № 2. P. 333–341.

Koščo O., P. Manko, D. Miklisova, L. Košuthova. Feeding ecology of invasive *Perccottus glenii* (Perciformes, Odontobutidae) in Slovakia // Czech J. Anim. Sci.. 2008. V. 53. № 11. P. 479–486

Litvinov A.G., O'Gorman R. Biology of amur sleeper (*Perccottus glehni*) in the delta of the Selenga river, Buryatia, Russia // Journal of Great Lakes research. 1996. V. 22. № 2. P. 370–378.

Mendsaikhan B., Dgebuadze Yu. Yu., Purevdorj Surenkhorloo Guide book to Mongolian fishes. WWF, Mongolian Programme Office. Ulaanbaatar: Admon, 2017. 203 p.

Reshetnikov A.N. The introduced fish, rotan (*Perccottus glenii*), depresses populations of aquatic animals (macroinvertebrates, amphibians, and a fish) // Hydrobiologia. 2003. Vol. 510. № 1-3. P. 83–90.

Reshetnikov A.N. Spatio-temporal dynamics of the expansion of rotan *Perccottus glenii* from West-Ukrainian centre of distribution and consequences for European freshwater ecosystems // Aquatic Invasions. 2013. Vol. 8. № 2. P. 193–206.

Reshetnikov A.N., Sokolov S.G., Chikhlyaev I.V., Fayzulin A.I., Kirillov A.A., Kuzovenko A.E., Protasova E.N., Skomorokhov M.O. Direct and indirect interactions between an invasive alien fish (*Perccottus glenii*) and two native semi-aquatic snakes // Copeia. 2013. № 1. P. 103–110.

Reshetnikov A.N., Ficetola G.F. Potential range of the invasive fish rotan (*Perccottus glenii*) in the Holarctic // Biological Invasions. 2011. Vol. 13. № 12. P. 2967–2980.

Reshetnikov A.N., Schliewen U.K. First record of the invasive alien fish rotan *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae) in the Upper Danube drainage (Bavaria, Germany) // Journal of Applied Ichthyology. 2013. Vol. 29. № 6. P. 1367–1369.

Sokolov S.G., Reshetnikov A.N., Protasova E.N. A checklist of parasites of non-native populations of rotan *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae) // Journal of Applied Ichthyology. 2014. Vol. 30. № 3. P. 574–596.

86. *Pseudorasbora parva* Temminck et Schlegel, 1846

Амурский чебачок / Topmouth gudgeon

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia; Тип – Хордовые, Chordata; Надкласс – Костные рыбы, Osteichthyes; Класс – Лучепёрые рыбы, Actinopterygii; Отряд – Карпообразные, Cypriniformes; Семейство – Карповые, Cyprinidae; Вид – Амурский чебачок, *Pseudorasbora parva.*

Основные синонимы. Stone moroko; *Fundulus virescens* Temminck & Schlegel, 1846; *Leuciscus parvus* Temminck & Schlegel, 1846; *Micraspius mianowskii* Dybowski, 1896; *Pseudorasbora altipinna* Nichols, 1925; *Pseudorasbora depressirostris* Nichols, 1925; *Pseudorasbora fowleri* (non Nichols, 1925); *Pseudorasbora monstrosa* Nichols, 1925; *Pseudorasbora parva parvula* Nichols, 1929; *Pseudorasbora parva tenuis* Nichols, 1929; *Pseudorasbora parvus* (Temminck & Schlegel, 1846).

Нативный ареал. Вид широко распространен в большинстве рек Восточной Азии, западной и южной частях Корейского полуострова, оз. Буир-Нур (восточная Монголия, Китай), реках Монголии: Керулен, Онон, Оршун, Халхин-Гол (Никольский, 1956; Mendsaikhan et al., 2017). Нативный ареал включает Японские острова, бассейны рек Амур, Луанхэ, Хуанхэ, Янцзы и доходит на юге до границы с Вьетнамом и островов Тайвань и Хайнань. В России обитает практически во всем бассейне Амура, в том числе в придаточных водоемах и реках бассейна оз. Ханка, а также в реках Суйфун и Туманная (Берг, 1949; Никольский, 1956; Атлас…, 2002).

Таксономический статус и происхождение азиатских крупных групп популяций чебачков до сих пор обсуждается. Так, в Японии обитает эндемичный родственный вид чебачка (*P. pumila*), недавно выделенный из него новый вид *P. pugnax*, а также (вероятно, как результат палеоинвазии) – типичный вид *P. parva*. Для Южного Китая описаны два родственных вида – *P. interrupta* и *P. elongata*. В целом, современный таксономический ста-

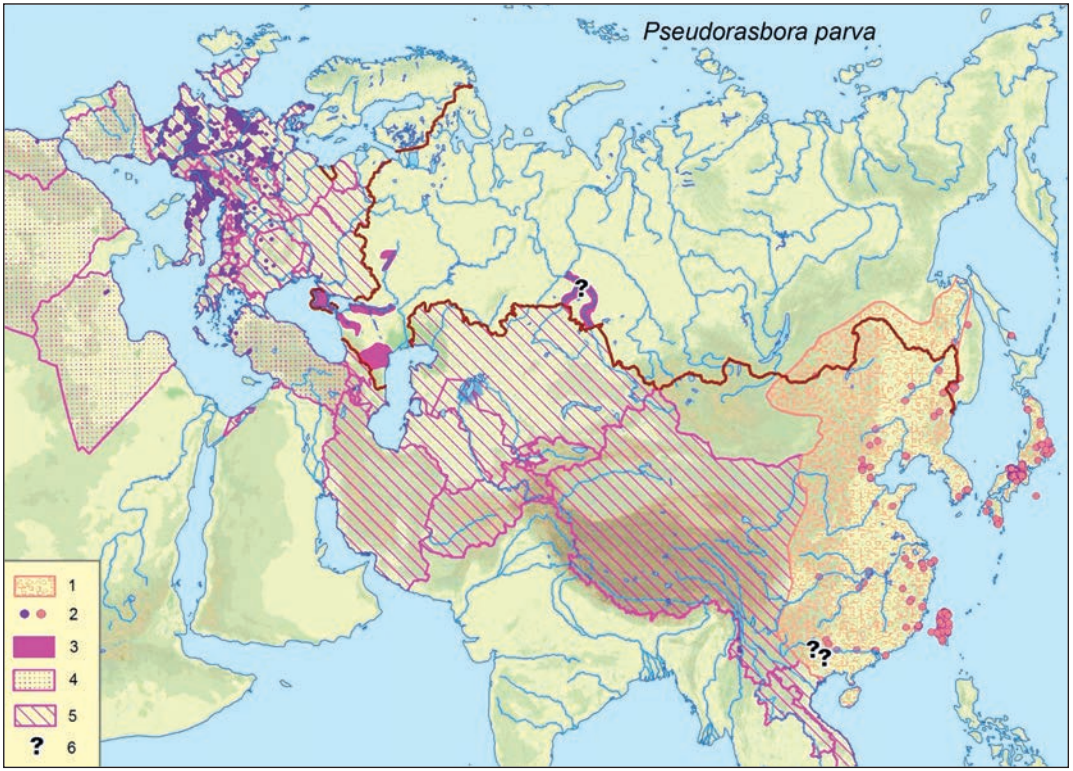


Рис. 86.2. Современное распространение амурского чебачка *Pseudorasbora parva* в Евразии и на севере Африки: 1 – нативная часть ареала; 2 – места обнаружения по GBIF (23 March 2017, DOI 10.15468/dl.mx7x6x; 23 March 2017, DOI 10.15468/dl.kbeb7m; 14 March 2017 DOI 10.15468/dl.gs051e); Инвазионная часть ареала: 3 – в России. В других странах: 4 – распространён локально; 5 – присутствует; 6 – видовая идентификация и (или) точное распространение требуют уточнений.

тус чебачков нуждается в уточнении. Имеются генетические данные (Yang et al., 2006), что род *Pseudorasbora* не является монофилическим, а таксономическое положение входящих в него видов требует особого изучения. Ещё А. Ничольс (Nichols, 1943) выделял до 7 видов или подвидов чебачков на основании сильно варьирующих пластических признаков (высота тела, межглазничное расстояние) и даже окраски тела, при этом по счетным признакам (количество чешуй в боковой линии) диагнозы подвидов перекрываются. Г.В. Никольский (1956) предполагал, что внутривидовые различия у амурского чебачка могут быть объяснены высокой экологической и морфологической пластичностью, наличием местных форм, а также половым диморфизмом и возрастными изменениями, но не существованием отдельных таксонов.

Современный ареал. За последние полвека этот вид крайне широко распространился, и в настоящее время инвазионный ареал амурского чебачка охватывает водоемы Средней Азии, Казахстана и почти всей Европы. В Азии отмечен в Армении, Афганистане, Грузии, Израиле, Иране, Казахстане, Киргизии, Лаосе, Тайване, Турции, Узбекистане (Карабанов и др., 2010). С 2006 г. известен во Вьетнаме (Карабанов, Кодухова, 2013), с 2008 г. – в Азербайджане (Карабанов и др., 2013), с 2015 г. – в Абхазии (Karabanov et al., 2016). В Европе найден в водоемах Австрии, Албании, Великобритании, Беларуси, Бельгии, Болгарии, Венгрии, Германии, Нидерландов, Греции, Дании, Испании, Италии, Литвы, Молдавии, Румынии, Польши, Сербии, Словакии, Украины, Франции, Черногории, Чешской Республики, Швейцарии. Имеются данные о находках в Турции, в Африке (Алжир) и в Океании (Фиджи) (Куницкий, Плюта,1999; Махров и др., 2013; Gozlan et al., 2002; Siriwardena, Copp, 2007; Kakalova, Shonia, 2008).

В европейской части России отмечен в бассейнах рек Кума, Терек, Дон, Кубань, в системе каналов Азовской водораспределительной системы (Позняк, 1988; Хатухов, Шахмурзов, 1996; Решетников и др., 1997; Пашков и др., 2004; Карабанов и др., 2009; Карабанов, Кодухова, 2015а). В Цимлянском водохранилище (р. Дон) встречается от плотины до г. Калач-на-Дону (Вехов и др., 2014), отдельный субареал образует в верхней части того же бассейна (Карабанов и др., 2009). Обитает в Крыму (Болтачев и др., 2006). Имеются данные об обитании амурского чебачка в Западной Сибири (р. Ишим и Иртыш выше точки слияния с Тоболом) (Интересова, 2016).

Пути и способы инвазии. В западной части бывшего СССР *P. parva* впервые зарегистрирован в 1972 г. в дельте р. Дунай и прудах в устье р. Днестр (Козлов, 1974). Предполагается случайное проникновение вида в эти водоемы с интродукцией в рыбоводческие хозяйства дальневосточных рыб в 1962 г. В низовьях рек Кумы и Терека амурский чебачок встречается с

1981 г. (Позняк, 1988; Решетников и др., 1997), позднее в верховьях р. Терек (Хатухов, Шахмурзов, 1996; Карабанов, Кодухова, 2015а). К 2000-м гг. распространился в системе Нижнего Дона, в равнинной части бассейна р. Кубань, в каналах рисовых чеков Краснодарского края (Пашков и др., 2004), в пойменных водоёмах и рыбоводных прудах дельты и нижнего течения рек Дон и Маныч и в системе каналов Азовской водораспределительной системы, а с 2005 г. амурский чебачок был обнаружен на границе верхнего и среднего течения р. Дон (Карабанов и др., 2009).

В 1960-е годы вместе с молодью белого амура и толстолобика амурский чебачок случайно был завезен из Китая в прудовые хозяйства республик Средней Азии и Казахстана (Алиев и др., 1963) и позже проник в естественные водоемы и водохранилища (Лебедев и др., 1969; Селезнев, 1972; Аманов, Рабиев, 1974).

В Европе *P. parva* появился в результате как преднамеренной, так и случайной интродукции при завозе молоди карповых рыб из Китая. Такие интродукции были осуществлены в Албанию и Румынию в начале 1960-х годов и позже (Cuirca, Angelescu, 1971). В те же годы или чуть позднее амурский чебачок попал в водоемы Украины, Болгарии и Чехословакии (Козлов, 1974; Мовчан, Козлов, 1978; Žitran, Holčik, 1976; Маринов, 1979). По-видимому, большая часть европейских интродукций случайны, но есть указания на преднамеренную интродукцию *P. parva* из Китая в качестве объекта питания рыб-ихтиофагов в оз. Скадарское, находящееся на границе Черногории и Албании, куда чебачок был интродуцирован в 1972 г., откуда произошло его успешное расселение по большинству стран Балканского полуострова уже к концу 1970-х гг. (Marinov, 1979; Jankovic, Karapetkova, 1992). Другие векторы инвазии: использование рыболовами в качестве наживки и случайное попадание в естественные водоемы от аквариумистов. Отмечено также саморасселение амурского чебачка, но скорость инвазии при этом значительно ниже (Gavriloaie et al., 2014).

Местообитание. Придерживается преимущественно тихих вод рек и озер с зарослями растительности и песчано-илистым грунтом. Обычно держится на небольших глубинах, иногда выходит в открытую часть озер и проток, но в русловой части рек практически не встречается. Значительных миграций не совершает. В зимнее время ведет малоподвижный образ жизни (Никольский, 1956; Баасанжав и др., 1985).

Особенности биологии. Амурский чебачок – пресноводная, стайная, подвижная рыба. Предельные размеры амурского чебачка в нативном ареале – 110 мм (Берг, 1949). Среди всех популяций инвазионной части ареала наибольших размеров достигали самцы амурского чебачка в 2006 г. в Днепровском водохранилище (Украина) – также 110 мм (Карабанов и др.,

2010). Однако чаще исследователи регистрируют несколько меньшие значения максимальной длины: в нативном ареале в Амуре и в водоемах Монголии – 100 мм (Мухачева, 1950; Баасанжав и др., 1985), в инвазионном ареале в водоемах Средней Азии и Казахстана – не более 65 мм (Батраева, 1975, 1975; Макеева, Заки Мохаммед, 1982), в Кременчугском водохранилище (Украина) – 89 мм (Котовская, Христенко, 2013). Предельный возраст амурского чебачка в нативном ареале (р. Амур) – 4 года (Никольский, 1956); в инвазионной части ареала (Средняя Азия и Казахстан) – 2+ (Батраева, 1975). Амурский чебачок достигает половой зрелости уже на 2-м году жизни в нативном ареале при размерах 32–55 мм в Амуре (Мухачева, 1950) и 50–55 мм в водоемах Монголии (Дашдорж, Демин, 1977); в инвазионном ареале – при 31–60 мм в водоемах Средней Азии и Казахстана (Батраева, 1975; Макеева, Заки Мохаммед, 1982). Нерест происходит при температуре 15–19 °С в июне-июле в Амуре (Никольский, 1956), в мае-июле в водоемах Корейского полуострова (Uchida, 1939). В инвазионном ареале, в Средней Азии и Казахстане – в апреле-июле (Батраева, 1970; Борисова, 1972) и даже в августе (Язева, 1974). Нерест порционный, до 60 порций икры, плодовитость составляет до 3.5 тыс. икринок у самок в возрасте 1+ и 7.3 тыс. икринок у самок в возрасте 2+ (Батраева, 1970, 1975; Макеева, Заки Мохаммед, 1982). Икра у амурского чебачка клейкая, откладывается в хорошо прогреваемых участках мелководьев водоемов на любой твердый субстрат. Самцы охраняют икру. Продолжительность инкубационного периода при температуре 23–28 °С длится 4–5 суток (Макеева, Заки Мохаммед, 1982). После выклева предличинки длиной 4.0–4.5 мм активно плавают и в возрасте 5.0–5.5 суток переходят на смешанное питание. Таким образом, у амурского чебачка отсутствует наиболее уязвимая для карповых рыб малоподвижная стадия развития. Все это обеспечивает большую численность и высокую выживаемость молоди, что позволяет амурскому чебачку за короткий период достигать высокой численности, а выход личинок и мальков в реки (особенно во время летних паводков) способствует их широкому расселению (Макеева, Заки Мохаммед, 1982). Молодь амурского чебачка сначала потребляет коловраток, затем ракообразных (главным образом Cladocera). Взрослые особи питаются зоопланктоном, а также личинками и имаго насекомых, нематодами, семенами и растительными остатками (Мухачева, 1950). Как в нативном ареале (бассейн Амура), так и в инвазионном (водоемы Средней Азии) в рационе амурского чебачка часто встречается икра и личинки рыб (Мухачева, 1950; Пивнев, 1990).

Значительное влияние на численность чебачка оказывают абиотические факторы, прежде всего температура и кислородный режим. Так, после

необычайно суровой зимы в прудовых хозяйствах и рукавах дельты р. Дон в 2005–2006-м гг., при сверхнизких для данного региона температурах (до -25–30 °С) и многочисленных заморах (даже в проточных водоемах), численность чебачка упала в 15–25 раз (Карабанов и др., 2010). Экспериментально показаны ограниченные возможности распространения вида через солоноватые воды (Scott et al., 2007), хотя он нередок в опреснённых участках Таганрогского залива Азовского моря (Карабанов и др., 2009).

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Формирует популяции с высокой численностью, что повышает риск пищевой конкуренции с аборигенными видами рыб. Выедая крупный зоопланктон, способствует размножению фитопланктона, эвтрофированию водоемов (Adamek, Sukop, 2000, цит. по: Witkowski, 2011). В связи с отмеченным питанием икрой и личинками аборигенных видов рыб как в пределах нативного (Мухачева, 1950), так и инвазионного ареалов (Britton, Brazier, 2006) снижает численность некоторых аборигенных видов рыб. Есть данные, что даже вода, в которой содержался *P. parva,* может оказывать отрицательное воздействие на аборигенные виды рыб, например, подавляя размножение верховки *Leucaspius delineatus* (Gozlan et al., 2005; Witkowski, 2011). Амурский чебачок является бессимптомным носителем возбудителей ряда вирусных, грибковых и паразитарных заболеваний рыб. При высокой численности способен наносить повреждения молоди выращиваемых коммерческих видов рыб (Тромбицкий, Каховский, 1987). Отмечен риск гибридизации с *L. delineatus* в Европе (Gozlan, Beyer, 2006) и с близким к амурскому чебачку эндемичным для Японских островов видом – *P. pumila* (Konishi et al., 2003). Амурский чебачок является пищей для рыб-ихтиофагов (Рыбы Казахстана, 1992), а также околоводных змей и птиц (Kaloska, Tamas, 2003; Sawara, 2013; перс. сообщение Д.А. Вехова). Однако в водоемах нативного ареала, изобилующих хищниками, доля этого вида в рационах хищников не так велика (Лишев, 1950). Роль амурского чебачка в снижении численности личинок кровососущих насекомых, видимо, небольшая (Никольский, 1956). Скорее всего, предлагавшиеся ранее рекомендации по преднамеренной интродукции этого вида по этим двум позициям не имеют достаточных оснований.

Контроль. Есть данные, что ихтиофаги, например, обыкновенная щука *Esox lucius*, способны существенно снизить численность и биомассу амурского чебачка в водоеме (Lemmens et al., 2015). Однако в силу высоких репродуктивных возможностей и избегания этот вид слабо поддается регуляции хищниками. Для уничтожения чебачка в искусственных некрупных изолированных водоемах возможно применение ихтиоцидов или осушение (Britton, Brazier, 2006). Однако есть данные о сравнительно высо-

кой устойчивости амурского чебачка к широко используемому ихтиоциду ротенону (Allen et al., 2006). Перспективным методом для контроля численности амурского чебачка может стать получение и выпуск в природную среду n-плоидных особей, полученных методами хромосомной инженерии (Махров и др., 2014; Карабанов, Кодухова, 2015). Для снижения риска дальнейшего распространения амурского чебачка необходимо просвещение населения (особенно аквариумистов) о недопустимости выпуска этих рыб в водоемы, а также контроль за использованием этого вида в качестве живой наживки рыболовами-любителями. Поскольку одним из основных векторов распространения является случайная интродукция амурского чебачка в рыбоводные хозяйства с посадочным материалом, то необходим строгий контроль при перевозке живых рыб.

Авторы: Решетников А.Н., Карабанов Д.П., Зиброва М.Г., Дгебуадзе Ю.Ю.

Литература

Алиев Д.С., Веригина И.А., Световидова А.А. Видовой состав рыб, завозимых вместе с белым амуром и толстолобиком из Китая // Проблемы рыбохозяйственного использования растительноядных рыб в водоемах СССР. Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1963. С. 178–180.

Аманов А.А., Рабиев А. Некоторые данные по экологии малоценных и сорных рыб республик Средней Азии и Казахстана // Биологические основы рыбного хозяйства республик Средней Азии и Казахстана. Вып. 2. Ашхабад: Ылым, 1974. С.13–15.

Атлас пресноводных рыб России: В 2-х т. / Ред. Ю.С. Решетников. М.: Наука, 2002. 379 с. (1 т.), 253 с. (2 т.).

Баасанжав Г., Дгебуадзе Ю.Ю., Демин А.Н. и др. Экология и хозяйственное значение рыб МНР. М.: Наука, 1985. 200 с.

Батраева М.Н. К биологии амурского чебачка // Биология водоемов Казахстана. Алма-Ата, 1970. С. 55–60.

Батраева М.Н. О воспроизводительной способности амурского чебачка в условиях прудового хозяйства предгорной зоны Казахстана // Рыбные ресурсы водоемов Казахстана и их использование. Вып. 9. Алма-Ата, 1975. С. 67–69.

Берг Д.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 925 с.

Болтачев А.Р., Данилюк О.Н., Пахоруков Н.П., Бондарев В.А. Распространение и некоторые особенности морфологии и биологии амурского чебачка *Pseudorasbora parva* (Cypriniformes, Cyprinidae) в водоемах Крыма // Вопросы ихтиологии. 2006. Т. 46. № 1. С. 62–67.

Борисова А.Т. Случайные вселенцы в водоемы Узбекистана // Вопросы ихтиологии. 1972. Т. 12. № 1. С. 49–53.

Вехов Д.А., Науменко А.Н., Горелов В.П., Голоколенова Т.Б., Шевлякова Т.П., Современное состояние и использование водных биоресурсов Цимлянского водохранилища (2009-2013 гг.) // Рыбохозяйственные исследования на водных объектах Европейской части России. С-Пб.: изд. ФГБНУ ГосНИОРХ, 2014. С. 116–145.

Дашдорж А., Демин А.И. Зоогеографический анализ ихтиофауны Монголии // Природные условия и ресурсы Прихубсугулья. Вып. 5. Иркутск – Улан-Батор, 1977. С. 141–158.

Интересова Е.А. Чужеродные виды рыб в бассейне Оби // Российский журнал биологических инвазий. 2016. № 1. С. 83–100.

Карабанов Д.П., Кодухова Ю.В., Слынько Ю.В. Новые находки амурского чебачка *Pseudorasbora parva* (Temm. et Schl., 1846) в европейской части России // Российский журнал биологических инвазий. 2009. № 1. С. 2–6.

Карабанов Д.П., Кодухова Ю.В., Куцоконь Ю.К. Экспансия амурского чебачка *Pseudorasbora parva* (Cypriniformes, Cyprinidae) в водоемы Евразии // Вестник зоологии. 2010. Т.44. № 2. С. 115–124.

Карабанов Д.П., Кодухова Ю.В., Мустафаев Н.Дж. Амурский чебачок *Pseudorasbora parva* (Cyprinidae) – новый вид в ихтиофауне Азербайджана // Российский журнал биологических инвазий. 2013. № 1. С. 41–50.

Карабанов Д.П., Кодухова Ю.В. Амурский чебачок *Pseudorasbora parva* (Cyprinidae) – новый вид в ихтиофауне Вьетнама // Вопросы ихтиологии. 2013. Т.53. № 2. С. 241–245.

Карабанов Д.П., Кодухова Ю.В. Распространение амурского чебачка *Pseudorasbora parva* (Actinopterygii: Cyprinidae) в водоемах Кавказа // Экологический Вестник Северного Кавказа. 2015а. Т.11. № 2. С. 55–61.

Карабанов Д.П., Кодухова Ю.В. Традиционные и перспективные методы борьбы с чужеродными видами рыб // Вестник АГТУ. Серия: Рыбное хозяйство. 2015б. № 1. С. 124–133.

Козлов В.И. Амурский чебачок – *Pseudorasbora parva* (Schl.) – новый вид ихтиофауны бассейна Днестра // Вестник зоологии. 1974. № 1. С. 77–78.

Котовская А.А., Христенко Д.С. Распространение и некоторые особенности биологии амурского чебачка *Pseudorasbora parva* (Temm. et Schl., 1846) литорали Кременчугского водохранилища // Российский журнал биологических инвазий. 2013. № 2. С. 11–17.

Куницкий Д.Ф., Плюта М.В. Амурский чебачок (*Pseudorasbora parva*) – новый вид в ихтиофауне Беларуси // Весці нацыянальнай акадэмии навук Беларусі. 1999. № 3. С. 122–125.

Лебедев В.Д., Спановская В.Д., Савваитова К.А., Соколов Л.И., Цепкин Е.А. Рыбы СССР. М.: Мысль, 1969. 446 С.

Лишев М.Н. Питание и пищевые отношения хищных рыб бассейна Амура // Труды Амурской ихтиологической экспедиции 1945-1949 гг. М: Изд-во МОИП, 1950. Т. 1. С.19–146.

МакееваА.П., Заки Мохаммед М.И. Размножение и развитие псевдоразборы *Pseudorasbora parva* (Schlegel) в водоемах Средней Азии // Вопросы ихтиологии. 1982. Т.22, № 1. С. 80–92.

Махров А.А., Артамонова В.С., Карабанов Д.П. Обнаружение амурского чебачка *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel) (Actinopterygii: Cyprinidae) в бассейне реки Брахмапутра (Тибетское плато, Китай) // Российский журнал биологических инвазий. 2013. № 3. С. 66–74.

Махров А.А., Карабанов Д.П., Кодухова Ю.В. Генетические методы борьбы с чужеродными видами // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 2. С. 110–126.

Маринов Б. *Pseudorasbora parva* (Schlegel, 1842) – новый представитель ихтиофауны Болгарии // Хидробиология. 1979. С. 75–78.

Мовчан Ю.В., Козлов В.Н. Морфологическая характеристика и некоторые черты экологии амурского чебачка (*Pseudorasbora parva* (Schlegel, 1842)) в водоемах Украины // Гидробиологический журнал. 1978. Т.14, № 5. С. 42–48.

Мухачева В.А. К биологии амурского чебачка (*Pseudorasbora parva* Schlegel) // Труды Амурской ихтиологической экспедиции 1945-1949 гг. М: Изд-во МОИП, 1950. Т. 1. С. 365–374.

Никольский Г.В. Рыбы бассейна Амура. Итоги Амурской ихтиологической экспедиции 1945-1949 гг. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 551 с.

Пашков А.Н., Плотников Г.К., Шутов И.В. Новые данные по структуре и распространению видов-акклиматизантов в ихтиоценозах континентальных водоемов Северо-Западного Кавказа // Известия ВУЗов. Северо-Кавказский регион. Естественные науки. 2004. Вып. 1. С. 124–130.

Пивнев И.А. Рыбы Киргизии. Фрунзе: Кыргызстан, 1990. 128 с.

Позняк В.Г. Амурский чебачок в бассейне реки Кумы // Животный мир Предкавказья и сопредельных территорий. Ставрополь: СПГИ, 1988. С. 64–65.

Решетников Ю.С., Богуцкая Н.Г., Васильева Е.Д., Насека А.М., Попова О.А., Савваитова К.А., Сиделева В.Г., Соколов Л.И. Список рыбообразных и рыб пресных вод России // Вопросы ихтиологии. 1997. Т. 37. № 6. С. 723–771.

Рыбы Казахстана. Акклиматизация, промысел. Под ред. Е.В. Гвоздева и В.П. Митрофанова. Алма-Ата: Гылым, 1992. Т. 5. 464 с.

Селезнев В.В. Представители амурской ихтиофауны в Капчагайском водохранилище // Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. Фрунзе: Киргиз ИНТИ, 1972. С. 75–77.

Тромбицкий И.Д., Каховский А.Е. О факультативном паразитизме псевдорасборы *Pseudorasbora parva* (Shlegel) в рыбоводных прудах // Вопросы ихтиологии. 1987. Т. 27. № 1. С. 166–167.

Хатухов А.М., Шахмурзов М.М. Ихтиофауна бассейна реки Терек // Рыбоводство и рыболовство. 1996. № 1. С. 17–18.

Язева Н.С. Распространение и некоторые биологические показатели амурского чебачка в оз. Балхаш // Биологические основы рыбного хозяйства республик Средней Азии и Казахстана. Вып. 2. Ашхабад: Ылым, 1974. С.103–105.

Adamek Z., Sukop I. Vliv střevličky východni (*Pseudorasbora parva*) na parametry rybničniho prostředi // Biodiverzita ichtiofauny ИR. 2000. № 3. P. 37–43.

Allen Y., Kirby S., Copp G.H., Brazier M. Toxicity of rotenone to topmouth gudgeon *Pseudorasbora parva* for eradication of this non-native species from a tarn in Cumbria, England // Fisheries Management and Ecology. 2006. Vol.13. № 5. P. 337–340.

Britton J.R., Brazier M. Eradicating the invasive topmouth gudgeon, *Pseudorasbora parva*, from a recreational fishery in northern England // Fisheries Management and Ecology. 2006. Vol.13. № 5. P. 329–335.

Cuirca P., Angelescu T. Consideratii privind biologia єi aria de ћaspinire geografica a cyprinidului *Pseudorasbora parva* (Shlegel) in apele Rumbniei // Bull. Inst. Certcetrri si proect. Piscic., 1971. Vol. 30, № 3–4. P. 99–109.

Gavriloaie C., Laurenţiu L., Bucur C., Berkesy C. Notes concerning the distribution of Asian fish species, *Pseudorasbora parva*, in Europe // AACL BIOFLUX. 2014. V. 7. № 1. P. 43–50.

Gozlan R.E., Pinder A.C., Shelley J. Occurrence of the Asiatic cyprinid *Pseudorasbora parva* in England // Journal of Fish Biology. 2002. № 61. P. 289–300.

Gozlan R.E., Beyer K. Hybridisation between *Pseudorasbora parva* and *Leucaspius delineatus* // Folia Zool. 2006. № 55. P. 53–60.

Gozlan R.E., St-Hilaire S., Feist S.W., Martin P., Kent M.L. Disease threat to European fish. Nature (London), 2005. V. 435. P. 1046.
Jankovic D., Karapetkova M. Present status of the studies on range of of distribution of Asian fish species *Pseudorasbora parva* (Shlegel) 1842 in Yugoslavia and Bulgaria // Ichthyologia. 1992. V. 24. № 1. P. 1–9.
Kakalova E., Shonia L. The results of ecological-parasitological study of *Pseudorasbora parva* populated in Kumisi reservoir and Basaleti lake // Proc. Inst. Zool. 2008. № 23. P. 41–42.
Kalocsa B., Tamas E.A. Addendum to the diet of the Black Stork (*Ciconia nigra*) in the Gemenc Region of the Danube-Drava National Park, Hungary 1996-2000 // Aves. 2003. V. 40. № 1–4. P. 75–83.
Karabanov D.P., Kodukhova Yu.V., Artaev O.N., Levin B.A. The topmouth gudgeon *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel, 1846) (Actinopterygii: Cyprinidae): a new species in the ichthyofauna of the Republic of Abkhazia // Inland Water Biology. 2016. Vol. 9. № 1. P. 104–106.
Konishi M., Hosoya K., Takata K. Natural hybridization between endangered and introduced species of *Pseudorasbora*, with their genetic relationships and characteristics inferred from allozyme analyses // Journal of Fish Biology. 2003. № 63. P. 213–231.
Lemmens P., Mergeay J., Vanhove T., De Meester L. and Declerck S.A.J. Suppression of invasive topmouth gudgeon *Pseudorasbora parva* by native pike *Esox lucius* in ponds // Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems. 2015. № 25. P. 41–48.
Marinov B. *Pseudorasbora parva* (Shlegel, 1842) (Pisces, Cyprinidae) nov predstavitel na ihtiofauna na Bolgaria // Khidrobiologia. 1979. № 8. P. 75–78.
Mendsaikhan B., Dgebuadze Yu. Yu. Purevdorj Surenkhorloo. Guide book to Mongolian fishes. WWF, Mongolian Programme Ofice. Ulaanbaatar. Admon. 2017. 203 p.
Nichols A.B. The Fresh-Water Fishes of China. N.Y.: The American Museum of Natural History, 1943. XXXVI + 322 p.
Sawara Y. Yellow Bittern, *Ixobrychus sinensis* // Bird Research News. 2013. Vol. 10. № 1. P. 28.
Scott D.M., Wilson R.W., Brown J.A. The osmoregulatory ability of the invasive species sunbleak *Leucaspius delineatus* and topmouth gudgeon *Pseudorasbora parva* at elevated salinities, and their likely dispersal via brackish waters // Journal of Fish Biology. 2007. № 70. P. 1606–1614.
Siriwardena S., Copp G. *Pseudorasbora parva* (topmouth gudgeon) (Электронный документ) // CABI/Invasive Species Compendium. 2007 // (http://www.cabi.org/isc/datasheet/67983). Проверено 24.04.2018.
Uchida K. The fishes of Korea. Nematignathi. Eventognathi // Bull. Fish. Exp. Station Govern. Työsen. 1939. Husan. P. 1–458.
Witkowski A. *Pseudorasbora parva* (Электронный документ) // Online Database of the European Network on Invasive Alien Species (NOBANIS). 2011 // (www.nobanis.org). Проверено 24.04.2018.
Yang J., He S., Freyhof J. et al. The phylogenetic relationships of the Gobioninae (Teleostei: Cyprinidae) inferred from mitochondrial cytochrome b gene sequences // Hydrobiologia. 2006. Vol. 553. P. 255–266.
Žitňan R., Holčik J. On the first find of *Pseudorasbora parva* in Czechoslovakia // Zool. Listy. 1976. Vol. 25. N 1. P. 91–95.

АМФИБИИ

87. *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771)

Озерная лягушка / Marsh frog

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia. Тип – Хордовые, Chordata. Класс – Земноводные, Amphibia. Отряд – Бесхвостые, Anura. Семейство – Настоящие лягушки, Ranidae. Вид – Озёрная лягушка, *Pelophylax ridibundus*.

Синонимы. *Rana ridibunda* Pallas, 1771.

Нативный ареал. От Великобритании на восток до Урала и от южного побережья Балтийского моря до севера Италии, Греции, Ирана и Саудовской Аравии. На территории бывшего СССР северная граница ареала проходит от Эстонии на западе в северные регионы европейской России (Псковская, Ленинградская, Ярославская, Костромская, Кировская, Пермская области, Удмуртия, Башкортостан) (Кузьмин, 2012).

Современный ареал. Северная граница ареала в России проходит примерно по линии Санкт-Петербург – Псков – Тверь – север Ярославской области – юг Костромской области – Кировская область – от северо-запада на юго-восток Удмуртии – Пермская область – Башкирия – Курганская область, где вид расселяется вдоль р. Миасс. Восточнее за Уралом – популяции *P. ridibundus*, образовавшиеся в результате непреднамеренной интродукции. Популяции в Сибири существуют благодаря тепловому загрязнению среды (водоемы-охладители). Вид продолжает расселяться на восток и юг (Кузьмин, 2012).

Пути и способы инвазии. Появление *P. ridibundus* за Уралом связано с завозом ее человеком. Интродукции происходили в первую очередь при зарыблении водоемов, когда лягушек завозили с мальками рыб (Кузьмин, 2012). Так вид попал в Верхне-Тагильское и Рефтинское водохранилища, соответственно в 1969 и 1980 гг. (Топоркова и др., 1979; Иванова, 1995). К 1977 г. лягушки расселились по берегам водохранилищ, по р. Тагил на 2 км вверх и на 4 км вниз (Топоркова и др., 1979). Их потомки заселили

Рис. 87.2. Современное распространение озерной лягушки *Pelophylax ridibundus.* 1 – нативная часть ареала (по Kuzmin et al., 2009), Места находок: 2 – по GBIF.org (26 October 2018) Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.jzhfud, 3 – на границе нативного ареала и за его пределами (по карте IUCN, Кузьмин, 2012); 4 – инвазионная часть ареала (по Kuzmin et al., 2009).

прилежащие реки и озера, но только с теплой водой (летом до +38–40 °С) из водоема-охладителя. Расселение от мест интродукции происходило, в основном, по искусственным каналам.

В 1960-х гг. с мальками рыб несколько раз завезли озерную лягушку в Алтайский край (Яковлев, 1987; 1990), и в настоящее время на Алтае озерная лягушка распространена шире, чем в других регионах Сибири. За 50 лет на юге и юго-востоке Западной Сибири интродуцированная озерная лягушка расселилась по разнообразным ландшафтам лесной, лесостепной, степной зон долины Оби (от посёлка Алтайский и г. Горно-Алтайска до юга Томской области) на расстояние свыше 900 км (Куранова и др., 2016).

В лесостепи Средней Сибири впервые озёрная лягушка зарегистрирована в 1983 г. близ г. Назарово (Жуков, 1984). Через 20 лет, в 2003 г., в лесостепи Средней Сибири *P. ridibundus*, обнаружена в Июсо-Ширинской лесостепи, а в Ачинской и Назаровской лесостепи – в 2005 г. (Городилова, 2010). В настоящее время, по сравнению с 1980-ми гг., в Назаровской лесостепи *P. ridibundus* распространена гораздо шире и имеет значительно более высокое обилие (Баранов, Городилова, 2015). Интродукция в Хакасии способствовала расселению вида по долине р. Чулым и её притокам на север к юго-восточной границе Томской и на восток к северо-восточной границе Кемеровской областей (Куранова и др., 2016).

В 1988–1990 гг. с мальками рыб озерная лягушка попала в Петропавловск-Камчатский (Шейко, Никаноров, 2000). В 2005 г. вид появился на западной стороне Авачинской губы вокруг термальных источников в окрестностях поселка Паратунка и в долине одноименной реки (Бухалова, Велигура, 2006). В настоящее время проверено и подтверждено наличие сформировавшихся популяций в 10 локалитетах Камчатки, где имеются естественные источники с теплой водой или стоки антропогенного происхождения (Ляпков, 2016). Показано, что озерная лягушка завозилась на Камчатку однократно, небольшим числом особей, происходящих из одного локалитета на Черноморском побережье Кавказа, в Крыму или между Волгой и Доном (Ляпков и др., 2017).

Кроме этого, интродукции *P. ridibundus* часто были связаны с её использованием в качестве лабораторного животного. Например, так вид попал в Томск после открытия Императорского университета (1888 г.) и Медицинского института (1930 г.), откуда неиспользованных озерных лягушек неоднократно выпускали в водоемы города (Куранова, 2001). Более ста лет в озерах Университетское и Мавлюкеевское в центральной части Томска обитала малочисленная популяция *P. ridibundus*, которая была уничтожена после механической очистки озер города в 2010–2012 гг. Сходным способом в 1970-х гг. озерная лягушка попала в водоемы г. Якутска (Белимов, Седалищев, 1980).

В некоторые, особенно южные, регионы озерная лягушка расселилась самостоятельно, в первую очередь, по искусственным каналам. Расселение на север выражено слабо, но не исключено, что некоторые популяции – реликты (Кузьмин, 2012). Высокая устойчивость к нарушениям среды способствует расселению озерной лягушки в антропогенных ландшафтах (Брушко, 1988).

Таким образом, расселение озерной лягушки по территории России происходит, в основном, вследствие антропогенных факторов. Вселение обычно носило «точечный» характер и было успешным лишь при благоприятных местных условиях. Существование уральских и сибирских популяций связано с термальным загрязнением среды. Его отсутствие – главный фактор, лимитирующий дальнейшее расселение озерной лягушки в Сибири и на Дальнем Востоке (Кузьмин, 2012).

Местообитания. Населяет различные проточные и стоячие воды от ручьев и мелких луж до крупных рек и озер в разных природных зонах – смешанных и лиственных лесах, лесостепи, степи, полупустыне и пустыне. Предпочитает открытые, хорошо прогреваемые водоемы с богатой травянистой растительностью (Кузьмин, 2012).

Особенности биологии. Крупный пресноводный вид, размеры взрослых могут достигать 170 мм (Кузьмин, 2012). Вид ведет полуводный образ жизни, во влажную погоду озерная лягушка способна преодолевать большие расстояния по суше и встречаться вдали от воды. Зимует преимущественно в водоемах, иногда в норах и углублениях по берегам (Кузьмин, 2012). Откладка икры начинается при температуре воды + 15 °С, плодовитость положительно коррелирует с размерами самки до 11-ти летнего возраста, позже снижается, и может достигать 16400 яиц (Дунаев, Орлова, 2012). Вид устойчив к высоким температурам, что дает способность обитать даже в термальных источниках при температурах +35–40 °С, и размножаться при температуре воздуха до +40 °С и воды до +26 °С (Вершинин, 2007). Размножение может быть растянуто на весь активный сезон, откладка икры происходит порциями. Личиночное развитие длится два-три месяца, нередки случаи зимовки головастиков и завершения метаморфоза следующей весной. Такое, например, наблюдается в неблагоприятных условиях в инвазионном ареале (Белимов, Седалищев, 1980). В отличие от большинства других видов земноводных, *P. ridibundus* в большей степени может питаться гидробионтами (водными беспозвоночными и позвоночными животными). Доля такой пищи может достигать 60%. Эта особенность помогает питаться на территориях с неблагоприятными условиях за пределами нативной части ареала (Белимов, Седалищев, 1980; Вершинин, 2007). Отличается высокой устойчивостью к загрязнениям среды.

Влияние на другие виды, экосистемы и здоровье человека. Важный компонент водных экосистем. Будучи одной из самых крупных амфибий нашей фауны, может существенно влиять на другие виды земноводных. В пище *P. ridibundus* присутствуют около 10 видов амфибий, из них чаще всего поедаются головастики и сеголетки лягушек (Кузьмин, 2012). Характерен каннибализм. По предварительным наблюдениям, проведенным в Казахстане и Киргизии, в водоёмах, где появляется *P. ridibundus*, нередко происходит исчезновение зеленых жаб, хотя в местах естественного совместного обитания этих видов (Приаралье, долина р. Сырдарьи) они благополучно сосуществуют (Дуйсебаева и др., 2005; Кузьмин, 2001).

Вселение лягушки может влиять на рыбное население водоемов, так как она поедает молодь не менее 24 видов рыб. Крупные особи иногда заглатывают карасей длиной 10–12 см (Зеленова и др., 1962). Эта особенность *P. ridibundus*, наряду со склонностью концентрироваться на рыбоводных прудах, послужила основой для предположений о том, что этот вид вреден для рыбного хозяйства (Умрихина, 1984). Однако специальные исследования показали, что даже в рыбоводных прудах рыбы обычно обнаруживаются в меньшинстве желудков лягушек и не превышают 16% объектов питания. При этом, лягушки часто потребляют водных насекомых – врагов мальков рыб (Климов и др., 1999; Вершинин, Иванова, 2006). Лишь один раз в рационе лягушек зафиксировано 84.9% мальков рыб (Маркузе, 1964). Не только рыбы и земноводные, но и детеныши высших позвоночных становятся добычей крупных *P. ridibundus*, причем в некоторых популяциях это происходит более-менее регулярно. Лягушка охотится на ящериц, ужей, птиц и млекопитающих. Сама озерная лягушка является одним из основных компонентов рациона некоторых змей (*Natrix natrix, Natrix tessellata, Elaphe dione* и *Naja oxiana*), водоплавающих птиц (*Ciconia ciconia, Ciconia nigra, Ardea cinerea, Ardea purpurea, Ardeola ralloides, Botaurus stellaris, Egretta alba, Egretta garzetta, Podiceps cristatus, Podiceps griseigena* и *Podiceps nigricollis*) и куньих (Mustellidae) (Кузьмин, 2012).

Контроль. Поскольку распространение *P. ridibundus* за пределами нативного ареала зачастую связано с антропогенными водоемами и термальными водами, контроль численности возможен через продуманное управление подобными объектами. Кроме этого, предотвратить дальнейшее вселение новых особей возможно при более внимательном контроле процессов зарыбления прудов. Сокращению численности *P. ridibundus* за пределами нативного ареала может способствовать использование вида как потенциальное пищевое сырье (Ван и др., 2013).

Авторы: Башинский И.В., Осипов Ф.А., Куранова В.Н.

Литература

Баранов А.А. Городилова С.Н. Земноводные лесостепи Средней Сибири: монография. Красноярск: Красноярский гос. пед.ун-т, 2015. 193 с.

Белимов Г.Т., Седалищев В.Т. Озерная лягушка (*Rana ridibunda*) (Amphibia, Anura) в водоемах Якутска // Вестник зоологии. 1980. № 3. С. 74–75.

Большаков В.Н., Вершинин В.Л. Амфибии и рептилии Среднего Урала. Екатеринбург: УрО РАН, 2005. 124 с.

Брушко З.К. Земноводные. Систематический обзор. Озерная и сибирская лягушки // Позвоночные животные Алма-Аты (фауна, размещение, охрана). Алма-Ата: Наука, 1988. С. 170–186.

Бухалова Р.В., Велигура Р.М. Лягушка озерная *Rana ridibunda* (Pallas, 1771) в Паратунской долине // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы VII междунар. науч. конф. Петропавловск-Камчатский, 2007. С. 37–43.

Ван Х.Д., Мукатова М.Д., Сколков С.А. О возможности использования озерной лягушки (*Rana ridibunda*) в качестве пищевого сырья // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. 2013. № 1. С. 190–193.

Вершинин В.Л. Амфибии и рептилии Урала. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 172 с.

Вершинин В.Л., Иванова Н.Л. Специфика трофических связей вида-вселенца – *Rana ridibunda* Pallas, 1771 в зависимости от условий местообитаний // Поволжский экологический журнал. 2006. № 2/3. С. 119–128.

Дуйсебаева Т.Н., Березовиков Н.Н., Брушко З.К., Кубыкин Р.А., Хромов В.А. Озерная лягушка (*Rana ridibunda* Pallas, 1771) в Казахстане: изменение ареала в XX столетии и современное распространение вида // Современная герпетология. 2005. Том 3/4. С. 29–59.

Дунаев Е.А., Орлова В.Ф. Земноводные и пресмыкающиеся России. Атлас-определитель. Москва: Фитон+, 2012. 320 с.

Городилова С.Н. Эколого-фаунистический анализ земноводных (*Amphibia*) лесостепи Средней Сибири: автореф. дис. … канд. биол. наук. Улан-Удэ, 2010. 24 с.

Жуков В.С. Антропогенная трансформация населения земноводных в районе строительства КАТЭКа // Вид и его продуктивность в ареале: мат-лы 4-го Всесоюз. совещ. (Свердловск, апр. 1984 г.). Свердловск, 1984. Ч. V. С. 17–18.

Зеленова Л., Кунаков М. Животный мир // Растительный и животный мир Калужской области (2). Калуга: Книгоиздат, 1962. 186 с.

Иванова Н.Л. Особенности экологии озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.), интродуцированной в водоемы-охладители // Экология. 1995. № 6. С. 473–476.

Климов С.М., Климова Н.И., Александров В.Н. Земноводные и пресмыкающиеся Липецкой области. Липецк: Липецкий гос. педагогический институт, 1999. 82 с.

Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2012. 370 с.

Кузьмин С.Л. Проблема глобального сокращения численности земноводных // Вопросы герпетологии / Ред. Ананьева Н.Б. и др. Пущино–Москва, 2001. С. 142–145.

Куранова В.Н. Динамика популяций бесхвостых земноводных на юго-востоке Западной Сибири // Вопросы герпетологии / Ред. Ананьева Н.Б. и др. Пущино–Москва, 2001. С. 147–149.

Куранова В.Н., Яковлев В.А., Симонов Е.П., Ищенко В.Г., Ярцев В.В., Богомолова И.Н. Разнообразие, распространение, распределение и природоохранный статус земноводных Западной Сибири // Принципы экологии. 2016. Т. 5. № 3. С. 70.

Ляпков С.М. Места находок и состояние популяций озерной лягушки на Камчатке // Вестник Тамбовского университета. Серия Естественные и технические науки. 2016. Т. 21. В. 5. С. 1821–1824.

Ляпков С.М., Ермаков О.А., Титов С.В. Распространение и происхождение двух форм озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* complex (Anura, Ranidae) на Камчатке по данным анализа митохондриальной и ядерной ДНК // Зоологический журнал. 2017. Т. 96. № 11. С. 1384–1391.

Маркузе В.К. Озерная лягушка (*Rana ridibunda* Pall.) и ее значение в нерестово-выростных хозяйствах дельты Волги // Зоологический журнал. 1964. Т. 43. № 10. С. 1511–1516.

Топоркова Л.Я., Боголюбова Т.В., Хафизова Р.Г. К экологии озерной лягушки, интродуцированной в водоемы горно-таежной зоны Среднего Урала // Фауна Урала и Европ. Севера / Отв. ред. Топоркова Л.Я. Свердловск: Уральский гос. университет, 1979. С. 108–115.

Фоминых А.С. Новые данные о распространении озерной лягушки *Rana ridibunda* Pallas, 1771, в Южном Зауралье (Курганская область, Россия) // Герпетологические. исследования в Казахстане и сопредельных странах / отв. ред. Дуйсебаева Т.Н. Алматы: АСБК – СОПК, 2010. С. 203–207.

Умрихина Г.С. Животный мир Чуйской долины. Фрунзе: Илим, 1984. 215 с.

Шейко Б.А., Никаноров А.П. Класс Amphibia – Земноводные; Класс Reptilia – Пресмыкающиеся // Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский, 2000. С. 70–72.

Яковлев В.А. К распространению амфибий в Алтайском крае // Исчезающие, редкие и слабо изученные растения и животные Алтайского края и проблемы их охраны. Барнаул, 1987. С. 98–99.

Яковлев В.А. К экологии озерной лягушки на Алтае // Экология. 1990. № 1. С. 67–71.

Dujsebayeva T.N., Berezovikov N.N., Chirikova M.A. Recent status of populations of Central Asian Frog (*Rana asiatica*) in Kazakhstan. 1. *Rana asiatica* in the highland of the Central Tien-Shan Mountains (Southeastern Kazakhstan) // Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union. 2002. V. 7. P. 163–180.

Kuzmin S., Tarkhnishvili D., Ishchenko V., Dujsebayeva T., Tuniyev B., Papenfuss T., Trevor Beebee T., Ugurtas I.H., Sparreboom M., Rastegar-Pouyani N., Disi A.M.M., Anderson S., Denoël M., Andreone F. 2009. *Pelophylax ridibundus* // The IUCN Red List of Threatened Species. 2009: e.T58705A11825745. http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2009.RLTS.T58705A11825745.en. Downloaded on 04 December 2018.

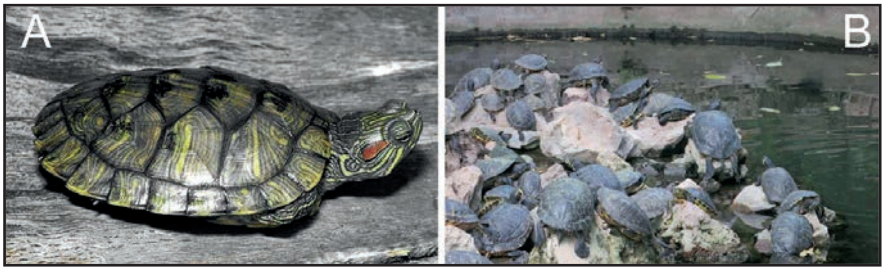
РЕПТИЛИИ

88. *Trachemys scripta* (Schoepff 1792)

Подвид *Trachemys scripta elegans* (Wied-Neuwied, 1839)

Красноухая черепаха / Red-eared slider

Систематическое положение. Царство — Животные, Animalia. Тип — Хордовые, Chordata. Класс — Пресмыкающиеся, Reptilia. Отряд — Черепахи, Testudines. Семейство — Американские пресноводные черепахи, Emydidae. Вид — *Trachemys scripta*. Подвид — Красноухая черепаха, *Trachemys scripta elegans*.



Основные синонимы. Pond slider; *Testudo scripta* Schoepff, 1792; *Emys elegans* Wied, 1839; *Emys holbrooki* Gray, 1844; *Emys sanguinolenta* Gray, 1855; *Trachemys lineata* Gray, 1873; *Pseudemys scripta elegans* Stebbins, 1985; *Chrysemys scripta* (Boulenger 1889); *Chrysemys scripta* var. *elegans* Boulenger, 1889; *Pseudemys scripta* (Jordan 1899).

Вид *Trachemys scripta* включает более 10 подвидов. Очерк, в том числе русское название, относится к подвиду *T. s. elegans*. Эти рептилии популярны как домашние питомцы, чем во многом объясняется их высокий инвазионный статус. Черепах некоторых других подвидов – *T. s. scripta* (желтоухих) и *T. s. troostii* – тоже содержат и разводят в неволе, но значительно реже.

Нативный ареал. Юг и юго-восток США в долине р. Миссисипи (от штата Иллинойс до Мексиканского залива) и прилежащая часть Мексики (Ernst, 1990).

Современный ареал. Заселяет большую часть США, юг Канады (Онтарио), северо-восток Мексики, Центральную Америку и ряд стран Южной Америки (Колумбия, Эквадор, Гайана, Бразилия, Чили, Аргентина),

Рис. 88.2. Инвазионная часть ареала красноухой черепахи (Trachemys scripta elegans) в Евразии и на севере Африки. 1 – места находок зимующих особей на территории России (Семенов, 2009; Ильюх, 2014; Кукушкин и др., 2017; Моллаева, Кулиева, 2018); 2 – страны, где находки обычны; 3 – места обнаружения по GBIF.org (25 December 2018) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.kgyav4.

страны Карибского бассейна. Известна из Австралии, Новой Зеландии, островных государств Океании и некоторых стран Африки (Египет, ЮАР). В Азии распространена в Бахрейне, Вьетнаме, Израиле, Индии, Индонезии, Иордании, Иране, Камбодже, Китае (включая Гонконг, остров Хайнань), Малайзии, Мьянме, Саудовской Аравии, Северной Корее, Сингапуре, Таиланде, Тайване, Турции, Филиппинах, Шри-Ланке, Южной Корее, Японии. В Европе отмечена в большинстве стран, среди которых Австрия, Белоруссия, Бельгия, Болгария, Великобритания, Венгрия, Германия, Греция, Дания, Ирландия, Испания, Италия, Латвия, Литва, Молдова, Нидерланды, Польша, Португалия, Республика Кипр, Румыния, Сербия, Словакия, Словения, Украина, Финляндия, Франция, Хорватия, Чехия, Швейцария, Швеция, Эстония (Pendelbury, 2010; Merzlikin, 2013; Чёрная книга…, 2016; GBIF, 2018).

В России встречается локально, преимущественно в городских водоемах европейской части (Кукушкин и др., 2017; Моллаева, Кулиева, 2018). Достоверные сведения о зимовке красноухих черепах имеются для Москвы и области (Семенов, 2009; Pakhnevich, 2017), Ставропольского края (Ильюх, 2014), Кабардино-Балкарской Республики (Моллаева, Кулиева, 2018), Крыма (Кукушкин и др., 2017), однако эта информация не полна. Предполагается более широкое распространение зимующих особей и группировок. В южных районах страны, с более благоприятными климатическими условиями, нельзя исключить существование самовоспроизводящихся популяций.

Пути и способы инвазии. С середины XX в. красноухая черепаха приобрела популярность как декоративное животное, были созданы десятки ферм по ее промышленному разведению. Для продажи любителям животных, и в меньшей степени для приготовления блюд в ресторанах азиатской кухни, ее стали массово экспортировать из США в другие страны. Например, экспорт в 1989–1997 гг. превысил 52 млн особей (Ficetola et al., 2012).

Мелкие, яркоокрашенные черепашата чрезвычайно привлекательны. Они быстро растут, а крупные особи требуют больше усилий по содержанию, менее приятны, к тому же могут кусаться. Обычный способ избавиться от надоевшего питомца – выпуск «на волю». Красноухие черепахи легко адаптируются к новым условиям. Успешному освоению новых местообитаний способствуют: биотопический генерализм (в том числе синантропия), высокая подвижность (черепахи способны преодолеть по суше несколько километров), всеядность, способность к длительному существованию при дефиците кислорода и низких температурах воды, до 3 °C, сравнительно раннее наступление половой зрелости и высокая плодовитость (Семенов, 2009).

Впервые на опасность натурализации красноухих черепах в природе обратили внимание в Израиле (Bouskila, 1986). В наши дни эта инвазионная черепаха встречается во многих странах (см. выше). На юге Европы: в Испании, Франции и Италии, – образует стабильные популяции, как в антропогенных, так и в природных ландшафтах (Cadi et al., 2003; Perez-Santigosa et al., 2006; Ficetola et al., 2012). Отмечают вероятность образования новых популяций в Германии, Словении, Польше и Латвии (Najbar, 2001; Pieh, Laufer, 2006; Pupins, 2007; Standfuss et al., 2016). На севере Европы успешное размножение возможно лишь в исключительных случаях в отдельные годы (Bringsoe, 2006).

Местообитание. Являясь типичной пресноводной черепахой, предпочитает стоячие или слабопроточные мелководные водоемы с мягким дном, открытыми прогреваемыми участками воды и развитой водной растительностью (Ernst, 1990). В инвазионном ареале, в том числе в Европе, часто заселяет озера и пруды в пределах городских поселений и в парках.

Особенности биологии. Всеядная рептилия, потребляющая широкий спектр водных организмов: водоросли, макрофиты, моллюсков, насекомых, ракообразных, мелких позвоночных. Молодые особи преимущественно хищники, в то время как взрослые более склонны к потреблению растительной пищи (Ficetola et al., 2012). Продолжительность жизни в природе около 20 лет. Длина карапакса самок до 29, по некоторым данным до 35 см (Pendelbury, 2010), самцы несколько мельче. Самцы достигают половозрелости в 3–5 лет, самки – в 5–7 лет. Яйца откладывает в мягкий грунт на глубину 11–12 см, в поисках удобного места самка может отдалиться от водоема на 1.6 км. Размер кладки в среднем составляет 6–11 яиц, изредка до 30 (Bringsoe, 2006). Яйца развиваются 2–3 месяца. Для их развития необходима температура от 26 °C до 32.5 °C. При более низких температурах (в пределах данного диапазона) из кладки выводятся преимущественно самцы, при более высоких – самки (Ficetola et al., 2012). На зимовку уходит при температуре воды ниже 10 °C. Зимует на дне водоемов, а также в прибрежных ямах и углублениях.

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. В присутствии красноухих черепах потенциально уязвимы макрофиты, водные личинки насекомых, другие важные для функционирования экосистем водные и околоводные беспозвоночные, земноводные (черепахи поедают головастиков, но могут нападать и на взрослых) (Семенов, 2009). Личинки земноводных не реагируют на запах чужеродной черепахи, как на запах хищника (Polo-Cavia et al., 2010), поэтому легко становятся их добычей. Благодаря крупным размерам и нередко агрессивному поведению, красноухая черепаха может успешно конкурировать с аборигенными видами черепах за

пищу, места откладки яиц и места для баскинга (Cadi, Joly, 2003, 2004; Ficetola et al., 2012). Она имеет преимущество также в связи с более высокими репродуктивными показателями (Perez-Santigosa et al., 2008). В большинстве регионов России ситуация с аборигенной болотной черепахой относительно благополучна, но может ухудшиться, поскольку вероятно увеличение числа водоемов, заселенных красноухой (Семенов, 2009). В европейских водоемах красноухая черепаха участвует в циркуляции местных видов паразитов, а также может быть вектором инвазии чужеродных видов паразитов, способных инфицировать аборигенных черепах (Demkowska-Kutrzepa et al., 2018). Кроме того, она может распространять возбудителей сальмонеллёзов (Nagano et al., 2006). По этой причине в 1970-е гг. в США был введен запрет на продажу черепах, что привело к сокращению количества черепашьих ферм в 3 раза (Bringsoe, 2006).

Контроль. С 1997 г. в Европе действует запрет на импорт красноухой черепахи *T.s.elegans*. Представителей других подвидов продолжают поставлять на продажу в европейские страны. Данных о распространении красноухой черепахи в России пока не достаточно, что затрудняет оценку необходимости контроля численности. Специальные меры по борьбе с этой рептилией в северных районах нашей страны не целесообразны, поскольку в холодном климате она не размножается. Однако в южных районах размножение этой черепахи, по-видимому, возможно, и разработка методов контроля необходима. Прежде всего, требуется научно-обоснованная оценка потенциального распространения на территории России с учетом климатических различий в разных регионах. Необходимы также наблюдения за обнаруженными группировками, так как имеющиеся разрозненные данные не отражают реальную ситуацию проникновения красноухой черепахи в различные регионы страны, и нет точной информации о районах, где возможно размножение и образование устойчивых самовоспроизводящихся популяций данного вселенца. Для предотвращения возможного расширения инвазии *T. s. elegans* требуется ряд законодательных мер для контроля над торговлей и содержанием в неволе этих рептилий, разъяснительная работа с населением о недопустимости выпуска домашних питомцев в природу. Для контроля численности популяций красноухой черепахи в районах, где возможно ее размножение, применим опыт европейских стран: отлов различными ловушками (Ficetola et al., 2012).

Авторы: Решетников А.Н., Башинский И.В., Неймарк Л.А., Бобров В.В.

Литература

Ильюх М.П. Красноухая черепаха *Trachemys scripta* – новый вид герпетофауны Ставропольского края // Наука. Инновации. Технологии. 2015. № 1. С. 122–126.

Кукушкин О.В., Доронин И.В., Туниев Б.С., Ананьева Н.Б., Доронина М.А. Интродукция земноводных и пресмыкающихся на Кавказе и в Крыму: общий обзор и некоторые факты // Современная герпетология. 2017. Т. 17. № 3-4. С. 157–197.

Моллаева А. Б., Кулиева Т.Д. Контроль выживаемости инвазивного вида красноухой черепахи (*Trachemys scripta elegans*) в окрестностях г. Нальчика методом наименьших квадратов // Человек и природа. 2018. С. 149–151.

Семенов Д.В. Красноухая черепаха, *Trachemys scripta elegans*, как инвазивная угроза (Reptilia; Testudines) // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2009. № 1. С. 36–44.

Чёрная книга инвазивных видов животных Беларуси / ред. Семенченко В.П. Минск: Издательский дом «Белорусская наука», 2016. 108 с.

Bouskila A. On the danger of spreading of the red-eared terrapin, *Chrysemys scripta*, in natural habitats in Israel // Hardun. 1986. V. 4. P. 27–30.

Bringsoe H. NOBANIS Invasive Alien Species Fact Sheet – *Trachemys scripta* // Online Database of the North European and Baltic Network on Invasive Alien Species – NOBANIS (Электронный документ). 2006. // (http://www.nobanis.org) (проверено 18.10.2018.)

Cadi A., Joly P. Competition for basking places between the endangered European pond turtle (Emys orbicularis galloitalica) and the introduced red-eared slider (*Trachemys scripta elegans*) // Canadian Journal of Zoology. 2003. V. 81(8). P. 1392–1398.

Cadi A., Joly P. Impact of the introduction of the red-eared slider (*Trachemys scripta elegans*) on survival rates of the European pond turtle (*Emys orbicularis*) // Biodiversity and Conservation. 2004. V. 13. P. 2511–2518.

Demkowska-Kutrzepa M., Studzicska M., Roczec-Karczmarz M., Tomczuk K., Zahrai A., Ryïacski P. A review of the helminths co-introduced with *Trachemys scripta elegans* – a threat to European native turtle health // Amphibia-Reptilia. 2018. V. 39. Iss. 2. P. 1-13.

Ernst C.H. Systematic, taxonomy, variation, and geographic distribution of the slider turtle // Life History and Ecology of the Slider Turtle / Ed. J.W. Gibbons. Washington, DC: Smithsonian Institution Press. 1990. P. 57–67.

Ficetola G.F., Rodder D., Padoa-Schioppa E. *Trachemys scripta* (Slider terrapin) // Francis R (ed.) Handbook of global freshwater invasive species. Abingdon. Earthscan, Taylor & Francis Group. 2012. P. 331–339.

GBIF.org (25 December 2018) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.kgyav4

Merzlikin I.R. Finds of the Red-eared slider *Trachemys scripta elegans* (Reptilia, Testudines) in the natural biotopes of Ukraine // The IV Intern. Symp. Invasion of Alien Species in Holarctic. Yaroslavl: Filigran', 2013. P. 118.

Nagano N., Oana S., Nagano Y., Arakawa Y. A severe *Salmonella enterica* serotype paratyphi B infection in a child related to a pet turtle, *Trachemys scripta elegans* // Japanese Journal of Infectious Diseases. 2006. V. 59. Iss. 2. P. 132–134.

Najbar B. The red-eared terrapin *Trachemys scripta elegans* (Wied, 1839) in the Lubuskie Province (western Poland) // Przeglad Zoologiczny. 2001. V. 45 (1-2). P. 103–109.

Pakhnevich A.V. New data on a turtle *Trachemys scripta* (Schoepff, 1972) invasion in Moscow // The V Intern. Symp. Invasion of Alien Species in Holarctic. Yaroslavl: Filigran', 2017. P. 84.

Pendelbury P. Global Invasive Species Database (2010). Species profile: *Trachemys scripta elegans*. Downloaded from http://www.iucngisd.org/gisd/species.php?sc=71 on 25-12-2018.

Perez-Santigosa N., Diaz-Paniagua C., Hidalgo-Vila J. The reproductive ecology of exotic *Trachemys scripta elegans* in an invaded area of southern Europe // Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems. 2008. V. 18. № 7. P. 1302–1310.

Perez-Santigosa N., Diaz-Paniagua C., Hidalgo-Vila J., Marco A., Andreu A., Portheault A. Caracteristicas de dos poblaciones reproductoras del galapago de Florida, *Trachemys scripta elegans*, en el suroeste de Espana // Rev. Esp. Herp. 2006. 20. P. 5–16.

Pieh A., Laufer H. Die Rotwangen-Schmuckschildkrote (*Trachemys scripta elegans*) in Baden-Wurttemberg – mit Hinweis auf eine Reproduktion im Freiland // Z. f. Feldherp. 2006. V. 13. № 2. P. 225–234.

Polo-Cavia N., Gonzalo A., Lopez P. Martin J. Predator recognition of native but not invasive turtle predators by naive anuran tadpoles // Animal Behaviour. 2010. V. 80. P. 461–466.

Pupins M. First report on recording of the invasive species *Trachemys scripta elegans*, a potential competitor of *Emys orbicularis* in Latvia // Acta Universitatis Latviensis. 2007. V. 723. P. 37–46.

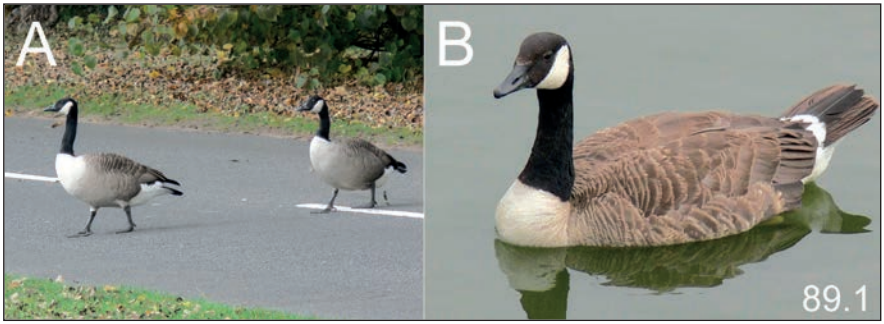
Standfuss B., Lipovsek G., Fritz U. Vamberger M. Threat or fiction: is the pond slider (*Trachemys scripta*) really invasive in Central Europe? A case study from Slovenia // Conserv Genet. 2016. V. 17. P. 557–563.

ПТИЦЫ

89. *Branta canadensis* (Linnaeus, 1758)

Канадская казарка / Canada Goose

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia; Тип – Хордовые, Chordata; Класс – Птицы, Aves; Отряд – Гусеобразные, Anseriformes; Семейство – Утиные, Anatidae; Вид – Канадская казарка, *Branta canadensis*.



Основные синонимы. *Anas canadensis* Linnaeus, 1758.

Нативный ареал. Гнездится на Аляске, в северных штатах США и в Канаде; зимует на юге США и в Мексике.

Современный ареал. Из Северной Америки расселилась в Европе: Великобритания, Норвегия, Швеция, южная Финляндия, Нидерланды, Бельгия, север Германии. Небольшие изолированные популяции существуют в центральной Германии и во Франции. В России гнездится на островах Финского залива и Ладожского озера. Небольшая популяция обитает в Приазовье (Сыроечковский, 2011; Bird Species Distribution Maps…, 2012; Полный определитель…, 2013). Известна из Новой Зеландии.

Пути и способы инвазии. История преднамеренной интродукции канадской казарки в Европу началась в 1678 г., когда первая из этих птиц была выпущена в одном из английских парков. С этого времени вид распространялся все шире и шире. Казарок выпускали для охотничьих целей и как декоративных птиц для парков и прудов. Во второй половине XX в. вид был успешно интродуцирован в Норвегии, Швеции и южной Финляндии. В настоящее время британская популяция насчитывает несколько тысячей особей, ее обогнала по численности шведская популяция: здесь обитает более

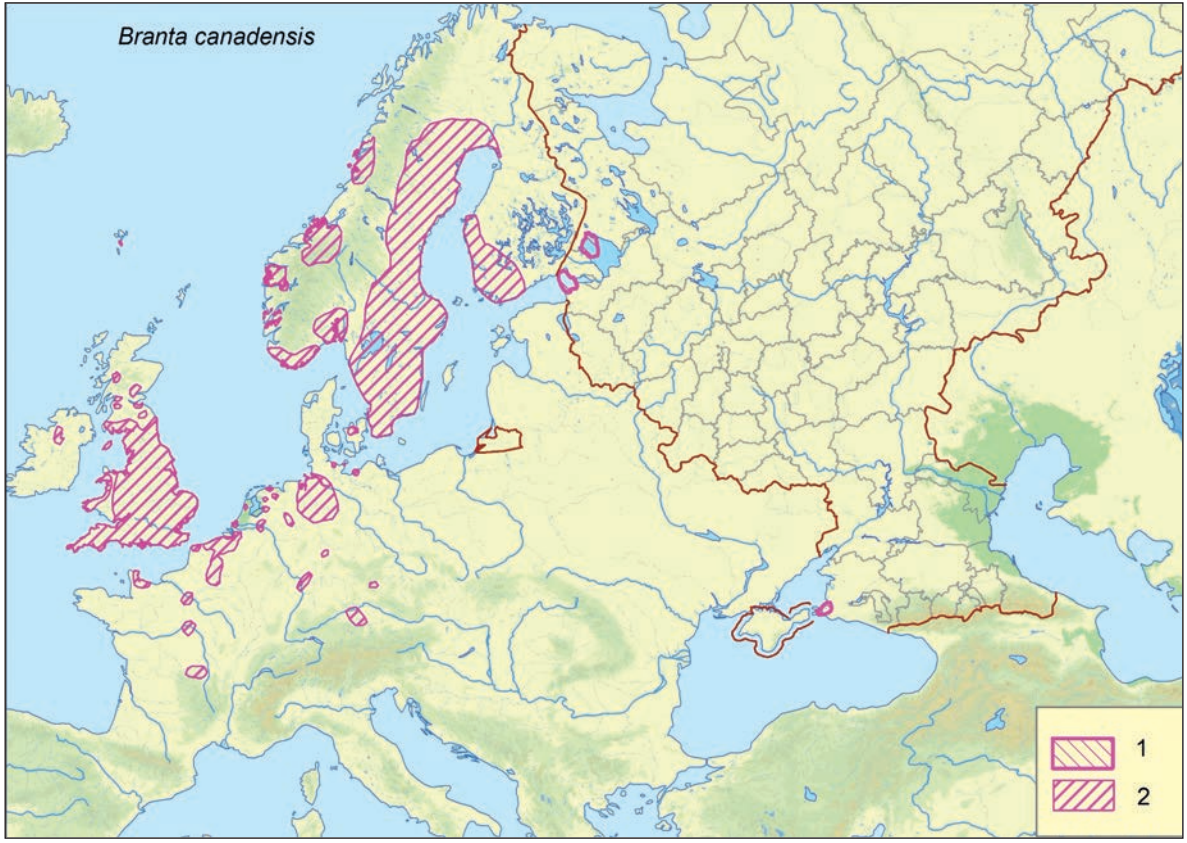


Рис. 89.2. Инвазионная часть ареала *Branta canadensis* в Европе. Регионы обитания: 1 – в России; 2 – в других странах (см. текст).

10 000 особей. Небольшие поселения образовались вокруг крупных европейских городов, например, Гамбурга и Мюнхена, здесь птицы расселяются в природу из парков и зоопарков. В 1905 г. несколько канадских казарок были выпущены в Новой Зеландии. Примерно 25 лет они оставались здесь незаметными, но затем птицы полностью приспособились к местным условиям, и началось их лавинообразное размножение. В России очаг расселения был создан в низовьях р. Кубань в Краснодарском крае в 1980-х гг. (Сыроечковский, 2011). Численность кубанской популяции в начале 2000-х гг. составляла 10-100 гнездящихся пар (Белик, 2005). Регулярные миграции интродуцированных в южной Финляндии и Норвегии казарок в составе стай лебедей на водоемы северо-запада России стали наблюдаться во второй половине XX в. С 1990-х гг. казарка в небольшом количестве начала гнездиться на ряде островов Финского залива и Ладожского озера (Полный определитель…, 2013). Численность вселенца здесь медленно растет за счет притока птиц из финских и норвежских популяций.

Местообитание. На Финском заливе и Ладоге населяет морские острова с обширными прибрежными мелководьями, занятыми богатой полупогруженной и погруженной растительностью. В Краснодарском крае гнездится в плавнях р. Кубань. Территория плавней покрыта густыми тростниково-камышовыми крепями высотой 2.5–3.0 метра, с большими участками рогозовых зарослей, роголистника, рдестов. В небольших озерах среди тростника и камыша в прогреваемых солнцем местах развиваются различные виды мягкой водной растительности.

Особенности биологии. Моногам. Гнездится на островах озер и морских заливов, по берегам рек и водохранилищ. Пара устраивает гнездо в одном месте в течение многих лет. В кладке 4-6 яиц, насиживание продолжается 24–30 дней. Как правило, после вылупления выводок держится поблизости от гнезда. Водят и защищают птенцов оба родителя. Травоядная птица, широко использующая для кормежки сельскохозяйственные угодья и газоны в городах и на спортивных площадках.

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Канадская казарка экологически весьма сходна с серым гусем (*Anser anser*), численность которого в европейской части России снизилась настолько, что вид предложен к занесению в Красную книгу Российской Федерации. Между этими двумя видами наблюдается пищевая конкуренция, конкуренция за удобные места гнездования и выращивания птенцов. По-видимому, канадская казарка вытесняет серого гуся в ряде водно-болотных угодий. Возможны эпизоотии в результате переноса возбудителей инфекций казарками из финских и норвежских популяций в процессе миграции на острова Финского залива и Ладоги.

Контроль. В России, в связи с низкой численностью, ее контроль в настоящее время не требуется.

Автор очерка. Мищенко А.Л.

Литература

Белик В.П. Кадастр гнездовой орнитофауны Южной России // Стрепет. 2005. Т. 3. В. 1–2. С. 5–37.

Полный определитель птиц европейской части России / Под общей редакцией д.б.н. М.В. Калякина. Ч. 1. М.: ООО «Фитон XXI», 2013. 268 с.

Сыроечковский Е.Е. (редактор-составитель). Полевой определитель гусеобразных птиц. М.: Рабочая группа по гусеобразным Северной Евразии, 2011. 323 с.

90. *Phasianus colchicus* Linnaeus, 1758

Фазан / Common Pheasant

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia; Тип – Хордовые, Chordata; Класс – Птицы, Aves; Отряд – Курообразные, Galliformes; Семейство – Фазановые, Phasianidae, Вид – Фазан, *Phasianus colchicus.*

Основные синонимы. Обыкновенный фазан, охотничий фазан, Ring-necked Pheasant (сев.-амер.).

Нативный ареал. Евразия – Кавказ, Закавказье, южный берег Каспия в Иране, Центральная Азия, северо-запад Монголии, Корейский п-ов, Китай и граничащие с ним районы Мьянмы, Лаоса и Вьетнама. В России – дельта Волги, северо-западный Прикаспий, Приамурье и юг Приморья. В настоящее время в пределах естественного ареала большое число популяций представляет собой географические изоляты (Гладков, 1952; Степанян, 2003).

Современный ареал. В результате интродукции (в основном преднамеренной, т.к. вид является ценным объектом спортивной охоты) фазан заселил всю зарубежную Европу, кроме Пиренейского п-ова и Альп, до юга Норвегии, Швеции и Финляндии, север Турции, Северную Америку, Гавайские острова, Японию и Новую Зеландию. Вид заселил весь юг и часть юго-западных и западных областей европейской части России (The Birds…, 1998; Степанян, 2003; Bird Species Distribution Maps…, 2015).

Пути и способы инвазии. В России разведением фазанов на дичефермах начали заниматься еще в начале XIX в. Были созданы крупные питомники вблизи Петербурга, под Москвой, в Орловской губернии и некоторых других местах. Однако искусственно выведенные фазаны выпуска-

Рис. 90.2. Современное распространение фазана в Евразии. Части ареала: 1 – нативная; 2 – инвазионная.

лись в природу лишь перед началом сезона осенней охоты и практически целиком отстреливались. Инвазия фазана была успешной лишь в Южном и Северо-Кавказском федеральных округах, где вид широко расселился с начала 1950-х годов. Попытки интродукции фазана в Нечерноземье и Среднем Поволжье не увенчались особым успехом, т.к. вид не переживает холодные многоснежные зимы. В этих регионах фазаны живут и размножаются только в отдельных охотхозяйствах и пригородных лесопарках, при налаженной зимней подкормке.

Местообитание. Основные местообитания фазана в европейской части России – плавни рек с зарослями тростника, камыша, терна, ежевики и шиповника, пойменные ивняки и фруктовые сады, а также полезащитные полосы и насаждения вдоль шоссейных и железных дорог.

Особенности биологии. Моногам. Весной между самцами происходят турнирные бои, в это время участки голой кожи по бокам головы у них становятся ярко-красными. Гнезда устраивает на земле. В кладке от 8 до 24 яиц. Насиживание длится 22–28 суток. Насиживает и водит птенцов только самка; самцы не принимают участия в выведении птенцов. Питается семенами, мелкими плодами, ягодами, побегами. Поедает также насекомых, моллюсков, червей. Зимой придерживается малоснежных участков. При опасности уходит пешком, скрываясь в густых зарослях, или шумно взлетает вертикально вверх, а затем летит, постепенно снижаясь.

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Интродуцированный «охотничий фазан» выведен в результате гибридизации различных подвидов. Он уже давно представляет серьезную опасность для малочисленного аборигенного предкавказского (северокавказского) подвида *Phasianus colchicus septentrionalis* из-за поглотительного скрещивания. В настоящее время генетически чистые группировки предкавказского фазана сохранились только в низовьях р. Самур в Дагестане, где не осуществлялся выпуск охотничьего фазана. Общая численность прекавказского подвида в весеннее время в Дагестане в 2001–2011 гг. составляла 9–11 тыс. особей (Плакса, Плакса, 2010, 2011). Часть этих птиц, вероятно, были гибридами с охотничьим фазаном. Отрицательное воздействие охотничьего фазана на экосистемы, агроценозы и здоровье человека не выявлено.

Контроль. Отстрел путем проведения спортивной охоты. Необходимо поддерживать численность интродуцированных популяций на минимальном уровне, обеспечивающем их стабильность для нужд охотничьего хозяйства. В случае роста численности необходимо увеличивать квоты добычи.

Автор: Мищенко А.Л.

Литература

Гладков Н.А. Род фазаны // Птицы Советского Союза. Т. IV. Под ред. Г.П. Дементьева и Н.А. Гладкова. М.: Советская наука, 1952. С. 199–226.

Плакса С.А., Плакса Д.С. Состояние популяций фазана в Дагестане // Вестник охотоведения: научно-практический и теоретический журнал. М. 2010. Т. 7. №2. С. 118–122.

Плакса С.А., Плакса Д.С. Биотехния в охотничьем хозяйстве Дагестана. Ретроспективный обзор и перспективы развития // Проблемы развития АПК региона: научно-практический журнал. Махачкала. 2011. № 1 (5). С. 68–77.

Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий. М.: ИКЦ Академкнига, 2003. 808 с.

The Birds of the Western Palearctic. Concise Edition. Vol.1 Non-Passerines. Eds. D.W. Snow and C.M. Perrins. Oxford – New York: Oxford University Press, 1998. 1008 p.

МЛЕКОПИТАЮЩИЕ

91. *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771)

Полевая мышь / Striped Field Mouse

Систематическое положение. Царство – Животные Animalia; Тип – Хордовые Chordata; Класс – Млекопитающие Mammalia; Отряд – Грызуны Rodentia; Семейство – Мышиные Muridae; Вид – Полевая мышь *Apodemus agrarius*.

Основные синонимы. *Mus agrarius albostriatus* Bechstein, 1801; *Mus agrarius maculatus* Bechstein, 1801; *Mus rubens* Oken, 1816; *Mus ningpoensis* Swinhoe, 1870; *Mus harti* Thomas, 1898; *Mus agrarius mantchuricus* Thomas, 1898; *Apodemus agrarius coreae* Thomas, 1908; *Apodemus agrarius pallidior* Thomas, 1908; *Apodemus agrarius nikolskii* Migouline, 1927; *Apodemus agrarius gloveri* Kuroda, 1939; *Apodemus ognevi* Johansen, 1923; *Apodemus agrarius septentrionalis* Ognev, 1924; *Apodemus agrarius caucasicus* Kuznetzov, 1944; *Apodemus agrarius volgensis* Kuznetzov, 1944.

Нативный ареал. Границы нативного ареала не ясны. Ареал имеет две изолированные части: западную – Европейско-Сибирско-Казахстанскую и восточную – Дальневосточно-Китайскую. В Западной части нативный ареал предположительно охватывал лесостепь, включая предгорные и горные участки. Его значительная площадь лежит в пределах России. Заходящая на территорию России дальневосточная оконечность восточной части ареала, на наш взгляд, почти полностью относится к нативной области

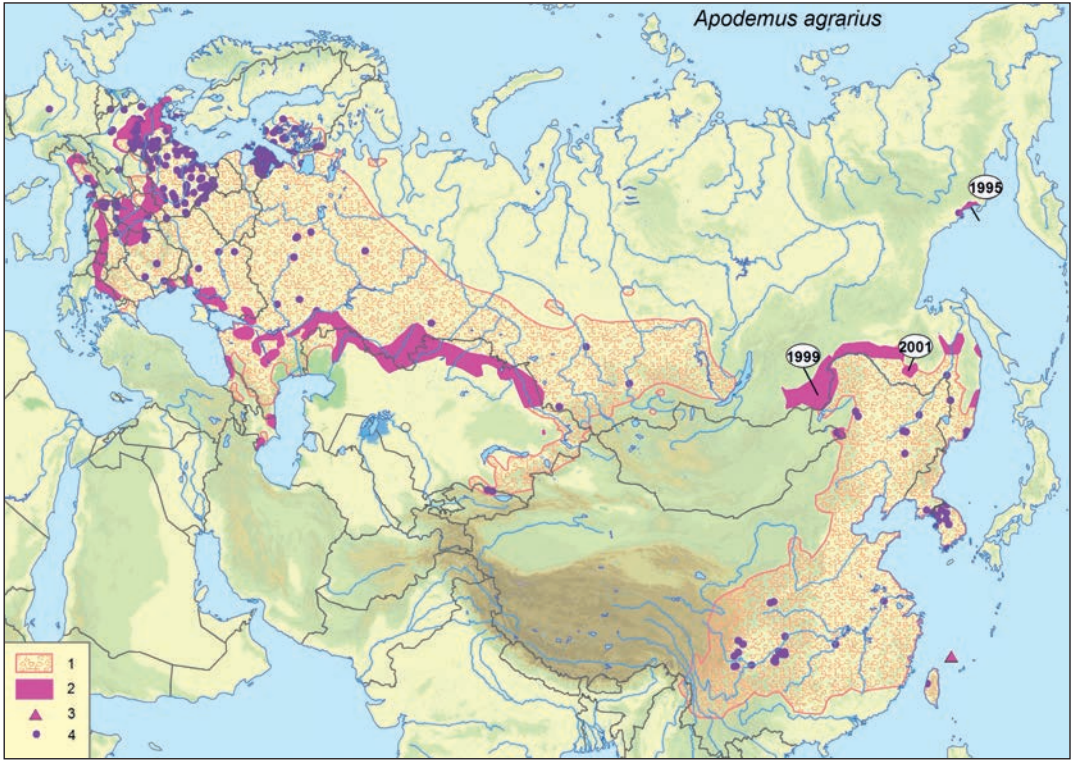


Рис. 91.2. Динамика ареала *Apodemus agrarius*. 1 – распространение в первую половину XX века; 2 – расширение ареала за вторую половину XX в. и начало XXI в. (по Тихоновой и др., 1992 с добавлениями); 3 – расселение на островах Сенкаку (Uotsuri) – 1979 г. (Abe et al., 2005); 4 – места находок по GBIF (03 April 2018, GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.xz0fd8; https://doi.org/10.15468/dl. zmubis). Цифры — годы находок инвазионных популяций на востоке России.

распространения полевой мыши. Древний участок ареала и возможное его расширение на территории Китая не изучены.

Современный ареал. В настоящее время изоляция двух крупных частей ареала сохраняется. До середины XX в. Европейско-Сибирско-Казахстанская часть простиралась от центра Европы до верховий Ангары, к югу Кавказ и по Тянь-Шаню до севера Киргизии. На север распространилась до Финляндии и юга Карелии (до г. Кондопоги), юга Архангельской области (Емельянова, 2017), отдельные поселения, в районе Архангельска (Тихонова и др., 1992). К западу далее всего проникла в Германии, находка во Франции (GBIF, 2018) требует верификации. На юге до севера Балканского полуострова (Gliwicz et al., 1999; Spitzenberger, Engelberger, 2014) и европейской части Турции (Kefelioglu et al., 2003). Встречается на Кавказе: в Грузии, Азербайджане (Тихонова и др., 1992). Дальневосточно-Китайская часть ранее простиралась от Приамурья и юга Приморья широкой полосой до юга Китая. В последние десятилетия известно расширение: на запад в Забайкалье (Павленко и др., 2007; Bazhenov et al., 2015), на север в окрестности оз. Эворон (Картавцева и др., 2011) и в Приохотье (Докучаев и др., 2001; Переверзева и др., 2016). Отлавливали на востоке Монголии (Stubbe, Chotolchu, 1968; Dulamtseren, 1970). Распространена на Тайване (возможно древнее расселение), найдена на островах близ Тайваня (Abe et al., 2005), достигла севера Мьянмы (Kaneko et al., 2016).

Пути и способы инвазии. Полевая мышь – древний инвайдер-агрофил. С началом возделывания человеком земель она стала заселять посевы зерновых и сопутствующие им бурьяны, где численность мышей становилась выше, чем в природных биотопах, при этом кружево ареала уплотнялось (Тупикова и др., 2000; Неронов и др., 2001). По мере сведения лесов под посевы – полевая мышь продвигалась к северу. С ростом урбанизации стала типичным полусинантропом (Кучерук, 1988; Карасева и др., 1999а, б; Тихонова и др., 2012; Хляп, Варшавский, 2010). Северная часть современного ареала полевой мыши в Восточной Европе – результат древней инвазии по пахотным землям, огородам и населенным пунктам. На наш взгляд, эта часть ареала в основном сформировалась до XIX в., хотя в отдельные регионы мышь могла проникать и позже по мере сведения лесов и освоения севера (Хляп, Варшавский, 2010). Например, полагают, что малоосвоенный регион водораздела Волги и Западной Двины проникла на рубеже 1960–1970-х годов (Истомин и др., 2013).

Во второй половине XX в. расширение ареала (саморасселение) отмечено в Германии, Италии (Gliwicz et al., 1999; Spitzenberger, Engelberger, 2014; GBIF, 2018), в Молдавии Азербайджане, Киргизии. Существенное расширение ареала полевой мыши отмечали в Чехии, Словакии, Украине,

Венгрии (Kaneko et al., 2016). В конце 1990-х годов достигла Австрии (Spitzenberger, 1997; Spitzenberger, Engelberger, 2014). Наибольшее продвижение к югу, вызванное распашкой целинных земель и мелиорацией, наблюдалось на севере Казахстана. К инвазиям второй половины XX в. относятся также расселение полевой мыши в Приазовье и Прикаспии (Тихонова и др., 1992). В Восточно-Китайском море на островах Сенкаку (Uotsuri) в 200 км к северо-востоку от Тайваня 2 полевые мыши отловлены в 1979 г. (Abe et al., 2005). Расселение полевой мыши в новые регионы на востоке России отмечено в Приамурье во второй половины XX в. (Тихонова и др., 1992). Оно продолжалось и на рубеже XX и XXI вв. В 1995 г. обнаружена в Северном Приохотье (Докучаев и др., 2001). Показано, что сюда она была завезена морским транспортом из портов юга Дальнего Востока и из Китая – случайная интродукция (Переверзева и др., 2016). С 1999 г. начали обнаруживать в Забайкалье (Павленко и др., 2007; Bazhenov et al., 2015), в 2001 г. 5 особей полевой мыши отловлено в окрестностях оз. Эворон (Картавцева, 2011).

Местообитание. В ненарушенных экосистемах селится по поймам рек с травянистой растительностью и негустым лесом, сырым оврагам и балкам, берегам водоемов, поросших кустами, тростником, рогозом, осокой. По мере замены природных биотопов агроценозами стала селиться на полях зерновых, по окраинам полей и зарослям бурьяна. Типичный агрофил (Тупикова и др., 2000). При прежней системе уборки урожая с осени скапливалась в необмолоченных скирдах и ометах, что имело существенное значение для сохранения популяции в зимний период (Кулик, 1951; Кучерук, Рубина, 1953). К югу расселяется по берегам оросительных каналов и лесополосам. Продвижение на север связано с проникновением в населенные пункты, где предпочитает поросшие сорняками пустоши, парки (гемисинантроп), огороды, сады. Во многих современных городах средней полосы России – типичный обитатель незастроенных территорий – скверов и парков. Может вселяться и в сами постройки, преимущественно сельские, не порывая при этом связи с окружающими биотопами (Andrzejewski et al., 1978; Кучерук, 1988; Карасева и др., 1999а, б; Тихонова и др., 2012). В краевых частях ареала, например на юго-западе Валдайской возвышенности, доля среди мелких млекопитающих составляла 61% и 40% на полях зерновых и в населенных пунктах, снижаясь до 3% на суходольных и низинных лугах и до 0.1–0.3% в ельниках и на вырубках (Истомин и др., 2013).

Особенности биологии. Характеризуется высокой подвижностью, легко преодолевая малопригодные для нее биотопы (Никитина, 1958; Хляп и др., 1986). Характерно смешанное питание. Преобладают семена, роль

которых возрастает к осени, велика доля зеленых кормов, насекомых, реже поедает ягоды (Окулова и др., 2011). Предпочитает влажные местообитания, склонна к обитанию на полях и в населенных пунктах. Нередко достигает высокой численности. Показатели выше 30 зверьков на 100 ловушко-суток характерны для среднего течения р. Амур и его притока – Уссури, предгорий Алтая и Кавказа, дельты Волги (Плятер-Плохоцкий, 1936; Шкилев, 1960; Кулик, 1971; Тихонова и др., 1992; Окулова и др., 2011; 2012). Сезонный пик размножения в Центральном Черноземье приходится на июнь-август, а в Приамурье – на август. Средняя величина выводка в Центральном Черноземье варьирует от 4.7 до 7.8. В Тамбовской области и в Приамурье отмечено подснежное зимнее размножение (Окулова и др., 2012). Полевой мыши свойственна высокая экологическая пластичность, которая позволяет адаптироваться к антропогенно нарушенной среде с помощью разнообразных популяционных, в том числе поведенческих, механизмов (Москвитина, Сучкова, 1994; Агулова и др., 2008). Все эти экологические характеристики обуславливают адаптации полевых мышей к антропогенным биотопам и широкое саморасселение, особенно вдоль ручьев, по уремам рек и сельскохозяйственным землям. Проникает в заготовки сельскохозяйственной продукции (сено, овощи в контейнерах и т.п.), с которыми может перевозиться человеком на дальние расстояния, например, завезена в Северное Приохотье (Переверзева и др., 2016).

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Наносит существенный вред сельскому хозяйству, особенно в годы пика численности. Один из важнейших вредителей зерновых культур. В лесопитомниках уничтожает семена ценных пород деревьев, обгрызает кору молодых побегов широколиственных пород и ягодных кустарников. В складах загрязняет и уничтожает готовую сельскохозяйственную продукцию (Плятер-Плохоцкий, 1936; Свириденко, 1949; Карлик, 2008).

Участвуя в циркуляции возбудителей многих природноочаговых заболеваний, входит в число лидеров среди грызунов, имеющих медицинское значение. Основной носитель возбудителя лептоспироза Pomona, наиболее интенсивные очаги которого в России известны на Северном Кавказе (Карасева, Коковин, 1965). Полевые мыши служат основным источником заражения людей геморрагической лихорадкой с почечным синдромом, нередко имеющей летальные исходы (Lee, 2003). Из хантавиросов на Дальнем Востоке в популяциях полевых мышей циркулирует вирус Хантаан, а в лесостепях Центрального Черноземья – Добрава/Белград, подтип Добрава-Аа (Ткаченко и др., 2012). В этих регионах обитание полевых мышей в населенных пунктах весьма опасно с эпидемиологической точки зрения. Кроме упомянутых инфекций полевые мыши участвуют в циркуляции

возбудителей туляремии, лимфоцитарного хориоминенгита, листериоза, эризипелоида, клещевого энцефалита и других зоонозных инфекций (Карасева, 1979; Шеханов, 1979). Хорошие прокормители преимагинальных фаз клещей (Никитина и др., 1960).

Контроль. Обычно проводят в рамках программ, разработанных для всего комплекса дератизационных работ в населенных пунктах или на полях. Полевые мыши хорошо ловятся в ловушки разнообразных конструкций. При использовании ядов в качестве пищевой основы применяют зерно (не овощи). Дворы плодоовощных баз обрабатывают путем расстановки контейнеров с заложенным в них отравленным гнездовым материалом (сено, солома, пакля, вата) и зерновой приманкой с аттрактантом (растительным маслом, сахаром). Контейнеры с дератизационными средствами расставляют во всех пригодных для этого местах – под кучки ботвы, сена, соломы или другие укрытия (Тощигин и др., 2000). Постоянная очистка территории от мусора значительно ухудшает условия для обитания мышевидных грызунов и зачастую делает ненужным проведение дератизации. В лесных участках, прилегающих к населенным пунктам или местам отдыха людей, проводят лесотехнические мероприятия по очистке леса, снижающие численность мышей.

Автор: Хляп Л.А.

Литература

Агулова Л.П., Сучкова Н.Г., Клыкова А.И., Андреевских А.В., Кравченко Л.Б., Большакова Н.П., Москвитина Н.С. Поведенческие особенности полевой мыши (*Apodemus agrarius*) из двух городских популяций // Зоологический журнал. 2008. Т. 87. № 2. С. 231–238.

Докучаев Н.Е., Поспехов В.В., Лазуткин А.Н. Нежелательная интродукция полевой мыши в Магаданскую область // Колымские вести. 2001. № 14. С. 19–20.

Емельянова Л.Г., Горяинова И.Н., Мяло Е.Г., Серегин А.П., Левик Л.Ю. Флора и фауна средней тайги Архангельской области (междуречье Устьи и Кокшеньги). М.: Географический ф-т МГУ, 2003. 70 с.

Истомин А.В., Кораблёв Н.П., Кораблёв М.П. Особенности популяционной биологии некоторых чужеродных видов млекопитающих в зоне южной тайги Европейской части России // Вестник Псковского государственного университета. Серия «Естественные и физико-математические науки». 2013. В. 2. С. 16–29.

Карасева Е.В. *Apodemus agrarius* Pallas, 1771 – полевая мышь // Медицинская териология / Ред. В.В. Кучерук. М.: Наука, 1979. С. 194–203.

Карасева Е.В., Ермолаева Е.З., Телицына А.Ю., Степанова Н.В. Особенности распространения и образа жизни полевой мыши (*Apodemus agrarinus* Pall.) в незастроенных участках Москвы // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.. 1999а. Т. 104. № 5. С. 73–80.

Карасева Е.В., Коковин И.Л. Зимние наблюдения за циркуляцией лептоспир *Pomona* среди полевых мышей Северной Осетии // Журн. микробиологии, эпидемиологии и иммунологии. 1965. № 7. С. 89–93.

Карасева Е.В., Телицина А.Ю., Самойлов Б.Л. Млекопитающие Москвы в прошлом и настоящем. М.: Наука, 1999б. 244 с.

Карлик Ф.А. *Apodemus agrarius* Pallas – Полевая мышь (электронный ресурс) // Агроэкологический атлас России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их вредители, болезни и сорные растения /Афонин А.Н.; Грин С.Л.; Дзюбенко Н.И.; Фролов А.Н. (ред.) [Интернет-версия 2.0]. 2008 // (http://www.agroatlas.ru/ru/content/pests/Apodemus_agrarius/). Проверено 17.06.2018.

Картавцева И.В., Фрисман Л.В., Высочина Н.П., Рябкова А.В. Новые данные о границах распространения мелких млекопитающих Дальнего Востока России // Териофауна России и сопредельных территорий. Международное совещание (IX Съезд Териологического общества при РАН). М.: Тов-во научных изданий КМК, 2011. С. 202.

Кулик И.Л. Грызуны скирд и ометов // Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. Т. 7. М.: Изд-во АМН СССР, 1951. С. 284–317.

Кулик И.Л. Экологическая структура популяции полевой мыши // Фауна и экология грызунов. Вып. 10 / Ред. В.В. Кучерук. М.: Изд. Московского университета, 1971. С. 187–198.

Кучерук В.В. Грызуны – обитатели построек человека и населенных пунктов различных регионов СССР // Общая и региональная териогеография. М.: Наука, 1988. С. 165–237.

Кучерук В.В., Рубина М.Л. Причины, определяющие видовой состав и численность грызунов в скирдах, ометах и стогах южных районов Московской области // Зоол. журн. 1953. Т. 32. В. 3. С. 495–505.

Москвитина Н.С. Сучкова Н.Г. О популяционных адаптациях синурбизированных видов грызунов в городской среде // Актуальные вопросы биологии. Барнаул: Изд-во БГУ, 1994. С. 124–127.

Неронов В.М., Хляп Л.А., Тупикова Н.В., Варшавский А.А. Изучение формирования сообществ грызунов на пахотных землях Северной Евразии // Экология. 2001. № 5. С. 355–362.

Никитина Н.А. Особенности использования территории полевыми мышами (*Apodemus agrarius* Pall.) // Зоол. журн. 1958. Т. 37. В. 9. С. 1387–1408.

Никитина Н.А., Шлугер И.С., Рубина М.А. Подвижность полевых мышей в связи с их значением в прокормлении клещей в предгорьях Алтая // Мед. паразитология и паразитарные болезни. 1960. Т. 29. В. 1. С. 31–39.

Окулова Н.М., Калинкина Е.В., Миронова Т.А., Сапельников С.Ф., Егоров С.В., Власов А.А., Майорова А.Д. К экологии полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pall.) в лесостепном Черноземье. II. Биотопы и питание // Поволжский экологический журнал. 2011. № 3. С. 370–378.

Окулова Н.М., Калинкина Е.В., Миронова Т.А., Сапельников С.Ф., Егоров С.В., Майорова А.Д., Власов А.А., Мутных Е.С. К экологии полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pall.) в лесостепном Черноземье. III. Состав популяции и размножение // Поволжский экологический журнал. 2012. № 3. С. 268–277.

Павленко М.В., Кораблёв В.П., Картавцева И.В., Кардаш А.И. Изменение границ ареала полевой мыши *Apodemus agrarius* Pallas, 1771 (Rodentia, Muridae) в Забайкалье: новые находки из зоны дизъюнкции и их генетическая характеристика // При-

родоохранное сотрудничество Читинской области (Российская Федерация) и автономного района Внутренняя Монголия (КНР) в трансграничных экологических регионах: Мат-лы междунар. конф. Чита: Забайкал. гос. гум.-пед. ун-т, 2007. С. 260–265.

Переверзева В.В., Примак А.А., Павленко М.В., Докучаев Н.Е., Евдокимова А.А. Генетические особенности и возможные источники формирования изолированных популяций полевой мыши *Apodemus agrarius* Pallas, 1771 на территории Магаданской области // Российский журнал биол. инвазий. 2016. № 4. С. 93–109.

Плятер-Плохоцкий К.А. К биологии и экологии *Apodemus agrarius mantschuricus* Thom. и динамика ее размножения // Вестник Дальневосточного филиала АН СССР. 1936. № 19. С. 93–111.

Свириденко П.А. О распространении, размножении и гибели полевой мыши // Тр. Инта зоологии АН УССР. 1949. Т. 2. С. 18–47.

Тихонова Г.Н., Карасева Е.В., Богомолов П.Л. Основные изменения ареала полевой мыши в Советском Союзе за последние 30-40 лет // Синантропия грызунов и ограничение их численности. М.: Наука. 1992. С. 301–322.

Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Суров А.В., Богомолов П.Л., Котенкова. Е.В. Экологические аспекты формирования фауны мелких млекопитающих урбанистических территорий Средней полосы России. М: Т-во научных изданий КМК, 2012. 371 с.

Ткаченко Е.А., Дзагурова Т.К., Бернштейн А.Д., Окулова Н.М., Коротина Н.А., Транквилевский Д.В., Морозов В.Г., Юничева Ю.В., Завора Д.Л., Баловнева М.В., Соцкова С.Е., Мутных Е.С., Смирнова М.С., Леонович О.А., Шевелёв А.Б., Малкин Г.А. Геморрагическая лихорадка с почечным синдромом в России – проблема XXI века // Вестник Российской академии естественных наук. 2012. №1. С. 48–54.

Тощигин Ю.В., Рыльников В.А., Иваницкая Е.Г. Усовершенствование и повышение эффективности дератизации путем использования специальных емкостей // РЭТ-инфо. 2000. № 1(33). С. 48–52.

Тупикова Н.В., Хляп Л.А., Варшавский А.А. Грызуны полей Северо-Восточной Палеарктики // Зоологический журнал. 2000. Т. 79. В. 4. С. 480–494.

Хляп Л.А., Варшавский А.А. Синантропные и агрофильные грызуны как чужеродные млекопитающие // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 3. С. 73–91.

Хляп Л.А., Карулин Б.Е., Альбов С.А., Фильчагов А.В. Суточные участки обитания полевых мышей // IV съезд Всес. териол. об-ва. Тез. докл. Т. 1. М., 1986. С. 366–367.

Шеханов М.В. Естественное носительство возбудителей болезней человека представителями отрядов зайцеобразных (Lagomorpha) и грызунов (Rodentia) фауны СССР // Медицинская териология. М.: Наука, 1979. С. 280–293.

Шкилев В.В. Особенности изменений численности полевой мыши в Приморском крае // Известия Иркутского противочумного ин-та Сибири и Дальнего Востока. 1960. Т. 23. С. 171–195.

Abe H., Ishii N., Ito T., Kaneko Y., Maeda K., Miura S. and Yoneda M. A Guide to the Mammals of Japan. Japan. Kanagawa: Tokai University Press, 2005. 206 c.

Andrzejewski R, Babinskawerka J, Gliwicz J, Goszczynski J Synurbization processes in a population of *Apodemus agrarius* // Acta Theriol. 1978. V. 23. P. 341–358.

Bazhenov Yu.A., Pavlenko M.V., Korablev V.P., and Kardash A.I. Current Distribution of the Striped Field Mouse (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) in Eastern Transbaikalia: New Findings in the Disjunction Area // Russian journal of biological invasions. 2015. V. 6. № 1. P. 1–5.

Dulamtseren, S. Guide Book of the Mammals in Mongolia. Publishing House of the Mongolian Academy of Science, Ulaanbaatar. 1970. 390 p.

Gliwicz J. and Kryštufek B. *Apodemus agrarius* // Mitchell-Jones A.J., Amori G., Bogdanowicz W., Kryštufek B., Reijnders P. J. H., Spitzenberger F., Stubbe M., Thissen J. B. M., Vohralík V. and Zima J. (eds), The Atlas of European Mammals. UK. London: Academic Press, 1999. 560 p.

Kaneko, Y., Kryštufek, B., Zagarondnyuk, I., Vohralík, V., Batsaikhan, N., Avirmed, D. & Sukhchuluun, G. 2016. *Apodemus agrarius*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T1888A22422191. http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T1888A22422191.en. Downloaded on 22 March 2017.

Kefelioglu H., Tez C., Gündüz I. The taxonomy and distribution of *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771) (Mammalia: Rodentia) in the European part of Turkey // Turk J. Zool. 2003. V. 27. P. 141–146.

Lee H.W. Emergence and control of hantavirus disease // Хантавирусы и хантавирусные инфекции (к 70-летию изучения ГЛПС на Дальнем Востоке России). Владивосток: Примполиграфкомбинат, 2003. С. 20–42.

Spitzenberger F. Erstnachweis der Brandmaus (*Apodemus agrarius*) für Österreich // Zoologicheskii Säugetierkunde. 1997. 62. P. 250–252.

Spitzenberger F., Engelberger S. A new look at the dynamic western distribution border of *Apodemus agrarius* in Central Europe (Rodentia: Muridae) // *Lynx*, n. s. (Praha). 2014. V. 45. P. 69–79.

Stubbe M., Chotolchu N. Zur Säugetierfauna der Mongolei // Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin. 1968. Bd. 44. P. 5–121.

92. *Canis familiaris* Linnaeus, 1758

Домашняя собака бродячая / Stray dog

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia. Тип – Хордовые, Chordata. Класс – Млекопитающие, Mammalia. Отряд – Хищные, Carnivora. Семейство – Псовые, Canidae. Вид – Домашняя собака бродячая, *Canis familiaris.*

Основные синонимы. Бездомная собака, безнадзорная собака, бесхозяинная (бесхозная) собака, собаки-парии, Street dog, Domestic dog, *Canis familiarus domesticus* Linnaeus, 1758, *Canis lupus familiaris* Linnaeus, 1758. Последнее название, когда собака рассматривается как подвид волка, в ряде источников признается валидным (Wilson, Reeder, 2005). Бродячая собака в таксономическом плане не отличается от других домашних собак.

Нативный ареал. Бродячие (безнадзорные) собаки существовали, видимо, начиная с первых этапов одомашнивания, и появлялись всесветно по мере расселения человека вместе с сопровождавшими его собаками. Их роль и доля в общем населении собак менялась в измеряемом тысячелетиями процессе перехода от приручения и становления пород к цивилизованному ограниченному законами содержанию домашних питомцев. Для домашних собак следует признать полицентричное происхождение. Это справедливо и для бродячих собак. Их появление и возможности существования имеют множественные корни и причины, а очаги их распространения, как правило, разрознены и не связаны между собой ни в пространстве, ни во времени.

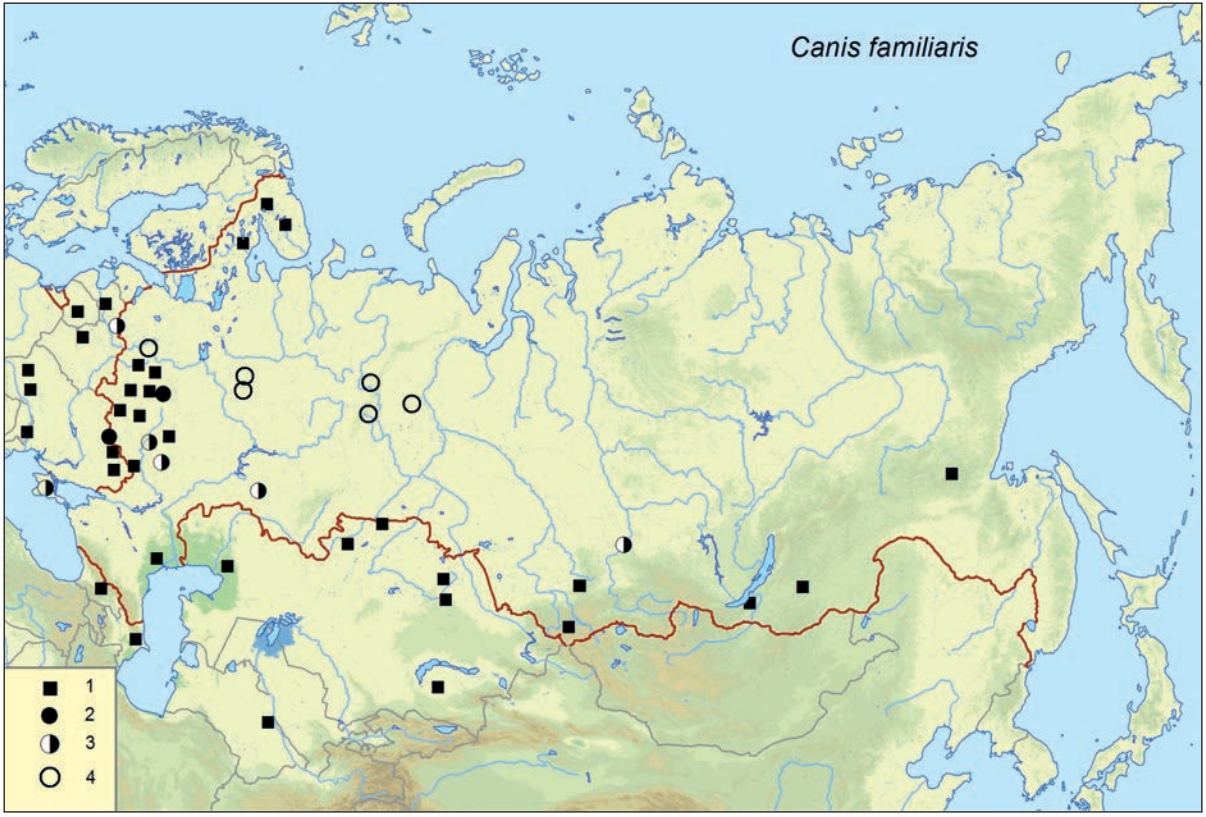


Рис. 92.2. Распространение одичавших и бродячих собак в ООПТ. 1 – регистрации 1966–1980 гг. в пределах СССР (по Рябов, 1985); Современные данные (2010–2017 гг., 13 ООПТ России): 2 – только собака; 3 – собака и волк; 4 – только волк.

Современный ареал. Могут встречаться всесветно, как одичавшее домашнее животное, хотя свободное обитание собак на улицах городов в большинстве стран Европы и США считается неприемлемым. В России встречаются преимущественно в населенных пунктах и вблизи них. Заселяют некоторые заповедные территории, как правило, при отсутствии волка или его низкой численности.

Пути и способы инвазии. Группировки бродячих собак в современном мире формируются различными путями. Часть из них появляется за счет домашних питомцев, брошенных хозяевами; потерявшихся или убежавших, но она по оценкам М.Т. Макенова (2006) незначительна. Некоторые собаки бродяжничают не постоянно, а лишь на время уходят из дома, но немало и таких, которые постоянно живут без связи с жильем человека. Последние, размножаясь, также пополняют число бродячих собак. Есть собаки, которые полностью дичают и могут длительно существовать без поддержки человеком. Предлагается различать бесхозных собак по стадии их одичания (Поярков, 1989). Первые 2 ориентированы на человека. Собак можно считать по-настоящему бродячими, начиная с третьей стадии одичания. Они могут знать некоторых людей, но социализированы на собаках. Широко перемещаются, особенно ночью. В городе кормятся чаще у столовых и магазинов. Имеют постоянные места отдыха – дневок на территории баз, складов, заводов и пр. Четвертая стадия – дикие скрытные и осторожные собаки, дневки имеют в труднодоступных местах. Возможен рост численности в городах (Поярков и др., 2011) и проникновение в природные экосистемы, где бродячие собаки могут жить самостоятельно без человека.

При заселении природных экосистем бродячая собака становится обитателем тех из них, где нет волка или его численность крайне низка (Рябов, 1985; Бадридзе, 2016), что типично для видов-вселенцев, которые при инвазионном процессе в первую очередь заселяют нарушенные сообщества, лишенные видов-конкурентов (Дгебуадзе, 2006). Как инвазионный вид, имеет такую краткую характеристику: безнадзорный одомашненный хищник, в разной степени зависимый от людей. Основной вектор инвазии – «бегство из культуры» (случайная интродукция). В густонаселенных пригородных районах возможен раннеосенний подъем численности, когда некоторые владельцы, уезжая после дачного сезона, намеренно оставляют своих собак, и они переходят в разряд безнадзорных.

Местообитание. Чаще живут в населенных пунктах и вблизи них, но встречаются и в природных биотопах, в том числе в пределах особо охраняемых природных территорий (ООПТ).

Особенности биологии. Бродячие собаки экологически пластичны. Они легко адаптируются как к жаркому, так и холодному климату. Могут приносить до 3 пометов в год, рожая круглогодично. Количество щенков зависит от многих факторов и иногда достигает 10–15. В популяции бродячих собак г. Омска в каждый месяц года можно было наблюдать сук, находящихся в состоянии эструса. Пики приходились на октябрь, декабрь и февраль (Макенов, 2006). В городах питаются часто отбросами, которые находят на помойках, улицах, вблизи магазинов, базаров. Нередко бродячих собак подкармливают сердобольные люди. В природе питаются дикими животными.

При высокой подвижности легко осваивают новые территории. Гончие собаки за час пробегали до 20–25 км, а лайка за день могла пройти 72 км. Освоение новых территорий и адаптация к новым условиям облегчается за счет высоких когнитивных способностей.

Бродячие собаки предпочитают держаться стаями. В г. Омске средний размер стаи – 5.2 особей, максимальный – 15 (Макенов, 2006). Встречи с бродячими собаками в заповеднике Столбы (устное сообщение В.В. Кожечкина) упоминаются в Летописях природы с 1970 г. Особенно высокая численность собак в заповеднике зарегистрирована в 1986 г., когда было учтено 227 встреч с этими животными, обыкновенно державшимися группами. Наибольшие средние показатели стайности были в ноябре-феврале: 3.2–3.4 особи в стае. В 2016 г. на территории заповедника и в охранной зоне встречено 132 бродячие собаки. Максимальные показатели стайности приходятся на холодный период, а средний размер стаи составил 2.1 особи. В последние годы численность собак в заповеднике быстро растет.

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. В городах опасны прямым нападением на людей, количество таких случаев из года в год возрастает. Часто бродячие собаки подвержены грибковым заболеваниям кожи (стригущий лишай, вызываемый– микроспоридиями). Ряд гельминтозов собак передается человеку, особенно детям. К их числу относится токсокароз. Во время миграции личинок токсокар по организму промежуточного хозяина, каким является человек, они могут локализоваться в глазах, что приводит к слепоте (Березина, 2012). Бродячие собаки могут быть дефинитивными хозяевами цестоды *Echinococcus granulosus* и рассеивать их яйца и зрелые членики, которые, попав в организм человека или сельскохозяйственных животных, вызывает эхинококкоз. Из инфекционных болезней, связанных с собаками, для человека наиболее опасно (смертельно) бешенство. С 2007 по 2011 г. собаки служили источниками 43.3% случаев бешенства среди людей (Полещук и др., 2013). Представляют также угрозу лептоспирозы. В 2005–2009 гг. инфицированность собак лептоспи-

рами составила по России 21.6% (от 10.9% в Сибирском федеральном округе до 27.1% – в Северо-Западном). В этиологической структуре лептоспироза собак ведущее место занимают патогенные для человека лептоспиры серологических групп Icterohaemorrhagiae, Canicola, Grippotyphosa. Происходят изменения этиологической структуры лептоспирозов, встречающихся у собак. Если в 1990–1999 гг. преобладало количество положительных реакций с лептоспирами серогруппы Canicola (51.1%), то в 2007–2011 гг. на 1 место выходят лептоспиры Icterohaemorrhagiae (43.6%) (Соболева и др., 2013).

В мегаполисах бродячие собаки препятствуют сохранению биоразнообразия участков близких к природным, нападая на обитающих там зайцев, ежей, мелких куньих, наземногнездящихся птиц и других диких животных (Ильинский, Рыбалко, 2017). Нападают и на серых крыс (Кассал и др., 2006). Проникая в природные экосистемы, бродячие собаки оказывают воздействие, порой большое и непредсказуемое, на популяции диких животных. На Кольском полуострове стаи бездомных собак охотились на северных оленей. В Калмыкии неоднократно отмечалась гибель молодняка сайгака от хищничества собак, потери оценивались в 50% всей численности молодняка. Одичавшие собаки – потомки брошенных японским населением домашних собак – круглогодично живут на Курильских островах, где от них страдают ластоногие и каланы (Бобров и др., 2008). В Приокско-Террасном биосферном заповеднике отмечена гибель от бродячих собак косуль, пятнистых оленей, лесной куницы, белки, бобра, крота (Альбов, Хляп, 2015). В Воронежской области собаки, охотясь на копытных, оставляли много подранков. Последнее обстоятельство характерно и для других мест и свидетельствует о том, что собаки в природе не могут качественно заменить волка, т.к. в их охоте отсутствует избирательность (Рябов, 1979; Рябов, 1985). В наши дни в Воронежском заповеднике постоянно обитает 2 стаи волков, и безнадзорные собаки встречаются лишь на границах ООПТ (устное сообщение А.С. Мишина). В заповеднике Столбы (устное сообщение В.В. Кожечкина) жертвами безнадзорных собак были: марал, сибирская косуля, барсук, длиннохвостый суслик, заяц-беляк, лисица. Из домашних животных: овцы, козы, коровы (телята). В многоснежную суровую зиму 2009–2010 гг. на территории заповедника «Столбы» и в охранной зоне от собак погибло в январе 7 косуль, в феврале – 15, в марте 16, а в апреле – 27, т.е в общей сложности уничтожено 65 косуль Основная доля собачьих жертв приходится на более слабых животных – годовалых и сеголеток (65.7%); взрослые самки и самцы составили 22.9% и 11.4% соответственно (n=35). Стаи собак часто охотились вдоль снегоходных дорог, которые были проложены по льду реки. Отмечены случаи,

когда собаки целиком выедали семейные группы косуль. Кроме того, собаки активно охотились на косуль на открытых склонах гор, сгоняя их на лед. Для загона и успешной охоты собаки нередко использовали ограды дачных поселков и оздоровительных лагерей. К ним бродячие собаки выгоняли диких животных, и непрерывная линия заборов значительно облегчала задачу добычи. Нередко, спасаясь от собак, израненные животные гибли при попытке протиснуться в проемы металлических изгородей. Поведение собак по отношению к человеку зачастую агрессивно. По опросным данным, трактористы, пашущие по ночам поля близ заповедника, опасаются подвергнуться нападению стай одичавших собак.

Показано, что снижение численности волка ведет к появлению и росту волчье-собачьих гибридов, что влияет на генетическую структуру популяций волка (Рябов, 1979; Рябов, 1985). Волчье собачьи гибриды успешно охотятся на диких животных, хотя их поведение отличается от воздействия волка и может приводить к нарушениям в популяциях жертв (Данилкин, 1979; Рябов, 1985).

Контроль. Вопрос о контроле численности собак до сих пор не имеет однозначного решения, но нет сомнений в необходимости мониторинга численности, а при необходимости применения мер по её ограничению. Стратегия регуляции численности бродячих собак должна быть экологически обоснована, планова, долгосрочна, учитывать разнообразные факторы и дифференцированно подходить к изъятию собак, различающихся по стадии одичания (Поярков, 1989). Разрабатываемые программы ограничения численности собак в населенных пунктах, в том числе и программа стерилизация бездомных животных (Отлов-Стерилизация-Вакцинация-Возврат – ОСВВ или ОСВ), пока не дают (а порой и не могут дать) желаемого эффекта и имеют как многочисленных сторонников, так и противников.

В заповедниках бродячими признают собак, находящихся без владельца далее 200 м от жилья, их отстрел производится инспекторами по охране заповедника, без специальных разрешений повсеместно и круглогодично. При добыче бродячих собак и волчье-собачьих гибридов допускается использование автомототранспортных средств и авиации. Любые регуляционные мероприятия осуществляются при максимальной гуманизации процесса добычи (Положение…, 2000).

Авторы: Хляп Л.А., Сотская М.Н.

Литература

Альбов С.А., Хляп Л.А. Современное состояние фауны млекопитающих Приокско-Террасного заповедника // Труды Приокско-Террасного заповедника. Вып. 6. Тула: Аквариус. 2015. С. 109–144.

Бадридзе Я.К. Волк. Проблемы, связанные с реинтродукцией крупных хищных млекопитающих. М.: Модерн, Архэ. 2016. 132 с.

Березина Е.С. Популяционная структура, особенности поведения и морфологии свободноживущих собак и кошек и значение этих животных в эпизоотических и эпидемических процессах при бешенстве, токсокарозе и токсоплазмозе: Диссертация … доктора биологических наук. Омск, 2012. 411 с.

Популяционная структура, особенности поведения и морфологии свободноживущих собак и кошек и значение этих животных в эпизоотических и эпидемических процессах при бешенстве, токсокарозе и токсоплазмозе: Диссертация … доктора биологических наук. Омск, 2012. 411 с.

Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А., Чужеродные виды млекопитающих в экосистемах России. Ред. Дгебуадзе Ю.Ю., Неронов В.М. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 232 с.

Данилкин А.А. Охота волчье-собачьих гибридов на косуль // Охота и охотничье хозяйство. 1979. № 3. С. 18–19.

Дгебуадзе Ю.Ю. Собака как инвазийный вид // Проблемы исследований домашней собаки / Отв. ред. А.В. Шубкина. М.: Уч.-науч. центр «Экспериментальный питомник собак отечественных пород», 2006. С. 14–19.

Ильинский Е. Рыбалко В. Опубликованные данные о негативном влиянии безнадзорных собак на дикую фауну. Центр правовой защиты. http://www. animals-protectiontribune.ru/DokPubl.html. Проверено 26 ноября. 2017.

Кассал Б.Ю., Сидоров Г.Н., Макенов М.Т. 2006. Биотические отношения собак-парий с серыми крысами и другими животными // Ветеринарная патология, №2 (17). С. 29–35.

Макенов М.Т. Основные позиции выживания собак-парий г. Омска // Проблемы исследований домашней собаки Материалы совещания / Отв. ред. А.В. Шубкина. М.: Уч.-науч. центр «Экспериментальный питомник собак отечественных пород», 2006. С 141–147.

Полещук Е.М., Сидоров Г.Н., Березина Е.С. Бешенство в Российской Федерации. Информационно-аналитический бюллетень. Омск: Изд-во Полиграфический центр КАН, 2013. 65 с.

Положение о порядке добывания диких животных в регуляционных и научно-исследовательских целях на территориях государственных природных заповедников Российской Федерации // Сборник руководящих документов по заповедному делу М. ЦОДП. 2000. С. 262–271.

Поярков А.Д. Стратегия контроля и регуляции численности бродячих собак в городских условиях // Экология, поведение и управление популяциями волка. Ред.: Бибиков Д.И. М.: ИМЭЖ АН СССР, 1989. С. 130–139.

Поярков А.Д., Верещагин А.О., Богомолов П.Л. Исследование популяции бездомных собак: сообщение 2. Учет численности 2006 года. // Зоологический журнал. 2011. Т. 94, В. 6. С. 724–732.

Рябов Л.С. Бродячие и одичавшие собаки в Воронежской области // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. Т. 84. В. 4. С. 18–27.

Рябов Л.С. Последствия нарушения структуры популяций волка // Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология / отв. ред. Д.И. Бибиков. М.: Наука, 1985. С. 431–446.

Соболева Г.Л., Непоклонова И.В., Алипер Т.И. Лептоспироз собак // Российский ветеринарный журнал. Мелкие домашние животные». 2013. №3. С. 33–34.

93. *Castor canadensis* Kuhl, 1820

Канадский бобр / American beaver

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia; Тип – Хордовые, Chordata; Класс – Млекопитающие, Mammalia; Отряд – Грызуны, Rodentia; Семейство – Бобровые, Castoridae; Вид – Канадский бобр *Castor canadensis*.

Основные синонимы. Американский бобр; североамериканский бобр; North American beaver; Canadian beaver; American beaver; *Castor caecator* Bangs, 1913.

Нативный ареал. Северная Америка – Канада, США, Мексика.

Современный ареал. К началу XX в. нативный ареал сократился, но в 1940–1950-е гг. был полностью восстановлен. Инвазионная часть ареала фрагментирована. В 1940-х гг. интродуцирован на архипелаг Огненная Земля (юг Чили и Аргентины). В Евразии самая крупная область распространения охватывает Финляндию и прилежащие части России. Мелкие фрагменты на границе Германии, Люксембурга и Бельгии, а также в восточной части Евразии (Приамурье, Приморский край, Камчатка). В России распространен на Карельском перешейке, в Карелии и прилежащих районах Архангельской области, в Приамурье, Приморском крае и на Камчатке (Lahti, Helminen, 1974; Сафонов и др., 1983; Novak, 1987; Сафонов, Савельев, 1988; Данилов, 2005; 2009; Данилов и др., 2008; Бобров и др., 2008; Никаноров, 2000; Олейников, 2013; Frosch et al., 2014; Cassola. 2016; Каньшиев, 2016). Не исключено наличие недиагносцированных популяций канадского бобра в других регионах (Petrosyan et al., 2016).

Рис. 93.2. Инвазионная часть ареала *Castor canadensis* в Евразии. 1 – места современного обитания.

Пути и способы инвазии. На юге Южной Америки – преднамеренно интродуцирован (1940-х гг.) как пушной ресурс. Из США завезен на северо-восток Польши (Мазурия) в 1926 г., на реку Горынь (ранее Польша, ныне северо-запад Украины) в 1933–1934 гг., в Финляндию – в 1937 г. Цель этих выпусков – реинтродукция, т.к. бобров Европы (*Castor fiber*) и Америки (*C. canadensis*) до 1973 г. считали одним видом. На Украине вымер в 1957 г., в Польше – в 1979 г. (Parker et al., 2012). В Финляндии расселился по её южной половине, тяготея к восточным границам, реже встречается на северо-западе близ границ с Норвегией (Kauhala, Turkia, 2013). Есть сведения о случайной интродукции канадских бобров из неволи в Австрию, Бельгию, Францию, Германию, Венгрию, Люксембург, но сейчас считается, что в большинстве этих регионов бобров этого вида нет (Parker et al., 2012). Не всегда имеются достоверные сведения о видовой принадлежности бобров, завезенных в другие страны Западной Европы из Баварии, куда могли быть переселены канадские бобры из Финляндии (Lahti, Helminen, 1974; Petrosyan et al., 2016). В начале XXI века в Западной Европе канадского бобра достоверно удалось зарегистрировать, используя молекулярно-генетические методы, на стыке Германии, Бельгии и Люксембурга (Frosch et al., 2014).

В России первые канадские бобры появились в начале 1950-х гг. в результате саморасселения из Финляндии в прилежащие районы Карелии (Сортавальский и Суоярвский районы) и Карельского перешейка (северо-запад Выборгского района Ленинградской области). С конца 1960-х до начала 1980-х гг. канадских бобров отлавливали и преднамеренно интродуцировали в другие районы Карелии (Заикин, 1959; Сегаль, Орлова, 1961; Иванов, 1975; Лавров, 1965; 1981; Данилов, 2005; 2009;. Данилов и др., 2008). Преднамеренно интродуцированы также в Хабаровском (1969) и Приморском (1986, 1987 гг.) краях, на Камчатке (впервые завезен в 1977 г.) и Сахалине (1980). На Сахалине и в Ровенском районе Хабаровского края (р. Ташина) не прижились. В Приамурье, Приморье и на Камчатке, распространены локально, численность небольшая. В начале XXI века обитают на правобережье Амура в верхнем течении р. Обор, среднем течении рек Сита и Дурмин, единично в среднем течении р. Чирки (Большехехцирский заповедник), в Приморском крае – в верхнем течении р. Большая Уссурка. Численность в Приамурье не более 30–40 особей, т.е. с начала 1980-х гг. сократилась в 5–6 раз (Сафонов и др., 1983: Сафонов, Савельев, 1988; Олейников, 2011; 2013). На Камчатке по оценке Агентства лесного хозяйства и охраны животного мира Камчатского края к 2015 г. сохранилось около 100 бобров в верхнем и среднем течении р. Камчатка – притоки рек Вызит, Вахвина, Кораковая (А. Валенцов, устное сообщение). Интен-

сивность расселения относительно невелика: на Сев.-Зап. России выше, чем в восточных регионах.

Местообитание. Малые реки, протоки, озера с лиственными породами деревьев и кустарниками по берегам. Благоприятно богатство макрофитов в прибрежной полосе и на мелководьях.

Особенности биологии. Биология и образ жизни близки к обыкновенному бобру. Считали, что канадский бобр строит больше плотин (Данилов и др., 2008), но последние исследования этого не подтверждают (Данилов, Федоров, 2015). По сравнению с обыкновенным (речным) бобром канадский раньше созревает, размер семьи больше и выше рождаемость. В выводке в среднем 5.2±1.4 детеныша, против 3.8±1.0 у обыкновенного бобра (Parker et al., 2012). Это дает канадскому бобру конкурентные преимущества при совместном обитании с обыкновенным бобром (Petrosyan et al., 2016). В российском Приморье канадские бобры преодолели за 5 лет как минимум 330 км (Савельев и др., 2010). В Северной Америке бобры чаще расселялись на 1–4 км, а максимальное расстояние составляло 20.9 км (McNew, Woolf, 2005). На Камчатке по сообщению А. Валенцова бобры в первые 10–12 лет широко расселились, вплоть до нижнего течения р. Камчатка (до 300 км от мест выпуска), возросла их численность. В дальнейшем пагубное влияние на бобров оказали многочисленные в регионе бурые медведи. Они редко ловят бобров, но раскапывают их норы и разрушают хатки. Уничтожение зимовальных жилищ ведет к гибели бобровых семей. Два вида бобров различаются по набору хромосом и не дают потомства.

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. По воздействию на экосистемы сходен с обыкновенным бобром (Rosell et al., 2005; Nummi 2005; 2010; Данилов, Федоров, 2015). В Водлозерском национальном парке построенные канадским бобром плотины изменяют гидрологический режим территории, приводят к ослаблению и усыханию пойменных ельников, которые становятся очагами распространения вредителей леса, поваленные деревья уменьшают рекреационную привлекательность территории (Данилов и др., 2008а; Бобров и др., 2008; Каньшиев, 2016). Вызывает тревогу наблюдающееся сближение и частичное перекрывание областей распространения бобров двух видов на Карельском перешейке и в Карелии (Данилов и др., 2008; Каньшиев, 2016), возможность проникновения канадского бобра на запад за пределы Финляндии (Parker et al., 2012) и угроза роста популяции канадских бобров на стыке Германии, Бельгии и Люксембурга (Dewas et al., 2012). Это опасно обострением конкуренции за убежища и пищевые ресурсы и возможным вытеснением аборигенного/реинтродуцированного европейского бобра. Известная в наши дни область

симпатрии бобров двух видов лежит в регионах, где скорость возобновления древесных кормов невелика, что неблагоприятно для бобра (Петросян и др., 2016). Отсюда конкуренция за пищевые ресурсы здесь выше, чем она могла бы быть в более южных регионах. Математические модели указывают, что со временем канадский бобр может вытеснить обыкновенного бобра (Petrosyan et al., 2016). Механизмы взаимодействия этих видов нуждаются в дальнейших исследованиях, требуется мониторинг численности и при необходимости проведение мероприятий по ограничению численности, а возможно и полному искоренению канадского бобра на территории Евразии. В Финляндии в результате строительной деятельности бобра подтапливаются леса, что наносит вред лесному хозяйству (Härkönen, 1999). Канадский бобр способствует образованию локальных водно-болотных экосистем, повышению биоразнообразия околоводной флоры и фауны. Потенциальная пища волка, рыси, росомахи. У канадского бобра отмечено 14 видов гельминтов: 5 видов трематод, 8 видов нематод и 1 вид – из числа скребней. Большинство из них встречаются не только у бобров, но есть 4 специфичных для канадского бобра вида: трематоды *Stichorchis subtriquetrus*, *Stephanoproraoides lawi* и нематоды *Travassosius americanus*, *Castorstrongilus castoris*. Все они отмечены у канадских бобров в его нативном ареале, но высокие показатели встречаемости характерны для 2 видов: *S. subtriquetrus* и *T. americanus* (Ромашов, 2015). Именно эти 2 вида были завезены с канадскими бобрами в Финляндию, а затем проникли в Ленинградскую область. Дальнейшее расселение канадского бобра в Карелию и Хабаровский край привело к обеднению числа специфических видов гельминтов до одного (*T. americanus*) (Савельев, 2005; Ромашов, 2015). В Костомукшском заповеднике строительная деятельность бобров ведет к затоплению дорог и размыванию железнодорожных насыпей (Федоров, Каньшиев, 2003).

Контроль. Доступный путь ограничения численности бобра – охота, особенно в весенний период (Parker et al., 2012). В Центральной Европе предложена программа стерилизации канадских бобров (Dewas et al., 2012). Возможен также вылов живых зверьков с последующим содержанием в специальных питомниках или зоопарках. Выпуск канадских бобров в природу вне мест его нативного ареала, в том числе в пределах всей Евразии, включая Россию, нецелесообразен. Для предотвращения угрозы отдельным особо ценным деревьям рекомендуется их ограждение. Для предотвращения нежелательного затопления местности – применение устройств, понижающих уровень воды в пруду.

Автор: Хляп Л.А., Осипов Ф.А., Дергунова Н.Н., Петросян В.Г.

Литература

Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А. Чужеродные виды млекопитающих в экосистемах России / Ред. Дгебуадзе Ю.Ю., Неронов В.М. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 232 с.

Данилов П.И. Охотничьи звери Карелии. М.: Наука, 2005. 340 с.

Данилов П.И. Новые виды млекопитающих на Европейском Севере России. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. 308 с.

Данилов П.И., Каньшиев В.Я., Фёдоров Ф.В. Европейский (*Castor fiber*) и канадский (*Castor canadensis*) бобры на Северо-Западе России // Зоологический журнал. 2008. Т. 87. № 3. С. 348–360.

Данилов П.И., Федоров Ф.В., Каньшиев В.Я. Роль некоторых североамериканских видов животных в прибрежных биоценозах Карелии // Естественные науки. 2008а. № 3. С. 20–24.

Данилов П.И., Фёдоров Ф.В. Сравнительная характеристика строительной активности канадского и европейского бобров на европейском севере России // Экология. 2015. № 3. С. 212–218.

Заикин А. Г. Бобры в Ленинградской области // Охота и охотничье хозяйство. 1959. № 6. С. 23.

Иванов П.Д. Канадский бобр на Карельском перешейке Ленинградской области // Тр. Воронеж. гос. заповедника. Воронеж: Центрально-черноземное книжное изд-во, 1975. Вып. 21. Т. 1. С. 114–120.

Каньшиев В.Я. История и современное состояние популяции бобров на территории национального парка «Водлозерский» // Труды гос. Природн. Заповедника «Кивач». В.7. Петрозаводск, 2016. С. 161–165.

Лавров Л.С. Канадские бобры в Карелии // Охота и охотничье хозяйство. 1965. № 9. С. 13–16.

Лавров Л.С. Бобры Палеарктики. Воронеж: Изд-во Воронежск. ун-та, 1981. 272 с.

Никаноров А.П. Класс Mammalia – Млекопитающие // Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск Камчатский: Камчатский печатный двор, 2000. С. 100–110.

Олейников А.Ю. Современное состояние популяций двух видов бобров (*Castor sp.*), акклиматизированных в Хабаровском крае // Исследования бобров в Евразии: сб. науч. тр. ГНУ ВНИОЗ им. Б.М. Житкова РАСН. Вып. 1. / Отв. ред. А.П. Савельев. Киров: Альфа- Ком, 2011. С. 79–86.

Олейников А.Ю. Размещение аборигенных и интродуцированных полуводных млекопитающих на Сихоте-Алине // Российский журнал биологических инвазий. 2013. № 2. С. 35-50.

Петросян В.Г., Голубков В.В., Завьялов Н.А., Горяйнова З.И., Дергунова Н.Н., Омельченко А.В., Бессонов С.А., Альбов С.А., Марченко Н.Ф., Хляп Л.А. Закономерности динамики численности речного бобра (*Castor fiber* L.) после его вселения в особо охраняемые природные территории Европейской части России // Российский журнал биологических инвазий. 2016. № 3. С. 66–89.

Ромашов Б.В. Гельминты речных бобров: *Castor fiber* и *Castor canadensis*. Воронеж: ФГБОУ ВПО Воронежский ГАУ, 2015. 214 с.

Савельев А.П. Изменение гельминтофауны бобров в результате искусственного расселения // Паразитол. исследования в Сибири и на Дальнем Востоке: Мат-лы 2 междунар. науч. конф. паразитологов Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 2005. С. 173–177.

Савельев А.П., Штуббе М., Штуббе А., Путинцев Н.И., Олейников А.Ю. Перемещения бобров в естественной обстановке и в местах интродукции // Вестник охотоведения. 2010. Т. 7. №2. С. 340–344.

Сафонов В.Г., Савельев А.П. Состояние популяций двух видов бобров на периферии ареала (Приамурье) // Вид и его продуктивность в ареале. Тбилиси. 1988. С. 64–65.

Сафонов В.Г., Савельев А.П., Павлов П.М. Акклиматизация бобров на Дальнем Востоке // Экология и промысел охотничьих животных. М.: ВНИИОЗ, 1983. С. 132–145.

Сегаль А.Н., Орлова С.А. Появление бобров в Карелии // Зоол. журн. 1961. Т. 40. В. 10. С. 1580–1583.

Федоров Ф.В., Каньшиев В.Я. Канадский бобр (*Castor canadensis* Kuhl) в заповеднике «Костомукшский». Состояние популяции, роль в биоценозах и сфере хозяйственной деятельности человека // Материалы III Международного симпозиума "Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы" (16–20 июня 2002 г., Сортавала). Петрозаводск. 2003. С. 65–69.

Cassola F. *Castor canadensis* (Электронный ресурс) // The IUCN Red List of Threatened Species. 2016: e.T4003A22187946 // (http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T4003A22187946.en.). Downloaded on 12 October 2017.

Dewas M., Herr J., Schley L., Angst C., Manet B., Landry P., Catusse M. Recovery and status of native and introduced beavers *Castor fiber* and *Castor canadensis* in France and neighboring countries // Mammal Review. 2012. V. 42. P.144–165.

Frosch C., Kraus R.H.S., Angst C., Allgo R., Michaux J., Teubner J., Nowak C. The Genetic Legacy of Multiple Beaver Reintroductions in Central Europe // PLoS ONE. 2014. 9(5). P. 1–14.

Härkönen S. Forest damage caused by the Canadian beaver (*Castor canadensis*) in South Savo, Finland // Silva Fennica. 1999. V. 33. P. 247–259.

Kauhala K., Turkia T. Majavien elinympäristönkäyttö: alkuperäislajin ja vieraslajin alustavaa vertailua // Suomen Riista. 2013. V. 59. P. 20–33 (in Finnish).

Lahti S. and Helminen M. The beaver *Castor fiber* (L.) and *Castor canadensis* (Kuhl) in Finland // Acta Theriologica. 1974. V. 19. P. 177–189.

McNew Jr. L.B., Woolf A. Dispersal and survival of juvenile beavers (*Castor canadensis*) in southern Illinois // Am. Midl. Nat. 2005. V. 154. P. 217–228.

Novak M. Beaver // Wild Furbearer Management and Conservation in North America / Novak M., Baker J.A., Obbard M.E., Malloch B. (Eds.). Canada. Ontario Ministry of Natural Resources, Toronto, and Ontario Trappers Association, North Bay, 1987. P. 282–312.

Nummi P. Beavers // Nummi P., Väänänen V.-M. (eds). Jahtimailla 2. Porvoo: Weilin+Göös, 2005. P. 216–219.

Nummi P. Invasive Alien Species Fact Sheet – *Castor canadensis* (электронный ресурс) // Online Database of the European Network on Invasive Alien Species – NOBANIS 2010. www.nobanis.org, // https://www.nobanis.org/globalassets/speciesinfo/c/castor-canadensis/castor_canadensis.pdf. Downloaded on 17 June 2018.

Parker H., Nummi P., Hartman G., Rosell F. Invasive North American beaver *Castor canadensis* in Eurasia: a review of potential consequences and a strategy for eradication // Wildlife Biology. 2012. V. 18. № 4. P. 354–365.

Petrosyan V., Golubkov V., Zavyalov N., Goryainova Z., Dergunova N., Omelchenko A., Bessonov S., Albov S., Marchenko N., Khlyap L., Dgebuadze Y. The Eurasian (*Castor fiber* L.) and Canadian (*Castor canadensis* Kuhl) beavers in the European part of Russia: long-term population dynamics and interrelationships between the species // Biological Invasions: Interactions with Environmental Change. Book of abstracts. NEOBIOTA 2016

– 9th International Conference on Biological Invasions. Vianden, Luxembourg, 14-16 September 2016 / Ries C. & Y. Krippel (eds). Luxembourg, 2016. P. 38.
Rosell F., Bozser O., Collen P., Parker H. Ecological impact of beavers *Castor fiber* and *Castor canadensis* and their ability to modify ecosystems // Mammal Review. 2005. V. 35. № 3–4. P. 248–276.

94. *Mus musculus* Linnaeus, 1758

Домовая мышь / House Mouse

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia; Тип – Хордовые, Chordata; Класс – Млекопитающие, Mammalia; Отряд – Грызуны, Rodentia; Семейство – Мышиные, Muridae; Вид – Домовая мышь, *Mus musculus*.

Основные синонимы. Домовая мышь (House Mouse) имеет несколько внутривидовых форм (мтДНК – линий), которые чаще рассматривают на уровне подвидов, иногда и на уровне видов. Шире всех распространена *M. m. domesticus* (Western house mouse): Западная Европа, в Азии – страны Средиземноморья, Африка (без Мадагаскара), Северная и Южная Америки, Австралия. В России почти повсеместно обитает *M. m. musculus* (Eastern house mouse или Eurasian house mice) северной погруппы (MUS-1), на Дальнем Востоке возможны её гибриды с *M. m. musculus* южной подгруппы (MUS-2), реже, особенно в крупных городах, возможны её гибриды с *M. m. domesticus.* Рассматривают еще несколько форм внутри подвида *M. m. musculus*: из которых на юге Европейской России распространены мыши *wagneri*, а в Туве и Забайкалье – *gansuensis*, но чаще гибриды этих форм с *musculus* (Macholán et al., 2012; Suzuki et al., 2013; Спиридонова, 2014; Jing et al., 2014; Мальцев и др., 2016 и др.). Устоявшихся русских названий мышей разных форм – нет. Ниже, когда это касается домовых мышей в любой части нашей планеты и не оговаривается особо, речь идет о синантропных формах домовых мышей (*Mus musculus* sensu lato), а для территории России о *M. m. musculus* и её гибридах.

Рис. 94.2. Инвазионная часть ареала *Mus musculus* в России и на прилежащих территориях (в пределах б. СССР) 1–4 – распространение к концу первой половины XX в. (по Тупиковой, 1947), где обитает: 1 – только в постройках; 2 – в постройках, летом еще и на полях; 3 – круглогодично как в постройках, так и вне них; 4 – как «3», но еще и оптимум ареала – посевы зерновых, где домовая мышь доминирует среди грызунов (Тупикова и др., 2000; Неронов и др., 2001); 5 – места расселения во второй половине XX в. (кроме Командорских островов, куда завезена в 1870 г.) (по Кучеруку, 1994).

Нативный ареал. Наибольшее разнообразие домовых мышей различных генетических линий найдено на Иранском плато (Hardouin et al., 2015), откуда и предполагается расселение *M. m. musculus* в Восточную Европу и другие регионы (Harr et al., 2016).

Современный ареал. Инвазионная часть ареала существенно превышает нативную. Домовые мыши (sensu lato), расселились по всем материкам, кроме Антарктиды, и островам всех океанов. *M. m. musculus* распространена от Восточной Европы по всему северу Евразии, включая всю Россию, Среднюю Азию, Казахстан и север Китая (Macholбn et al., 2012). В России встречается почти повсеместно, за исключением высокогорий Кавказа и малонаселенных частей севера и северо-востока. Далеко на север проникает только с человеком. Показано, что российская часть ареала относительно хорошо совпадает с освоенной территорией (плотность населения – более 1 чел. на 1 кв. км), установлена высокая степень совпадения густоты пунктов регистрации домовой мыши с пахотными угодьями (Кучерук, 1994).

Пути и способы инвазии. От первых этапов появления земледелия до наших дней человек, расселяясь сам и перевозя пищевые продукты и, прежде всего, зерно, развозит вместе с собой домовых мышей. История формирования ареала сложная, далеко нерешенная задача. Современные молекулярно-генетические исследования подтверждают древность расселения, формирование нескольких основных генетических линий и наличие зон гибридизации, которые могут занимать обширные пространства (Cucchi et al., 2005; Searle et al., 2009; Спиридонова и др., 2008; 2011; Macholбn et al., 2012; Suzuki et al., 2013; Спиридонова, 2014; Gray et al., 2014; Jing et al., 2014; Jones, Searle, 2015; Liu et al., 2015; Мальцев и др., 2016 и др.).

Начало заселения домовыми мышами юга современной территории России уходит в далекое прошлое освоения этой территории племенами древних людей и их переходом к жизни в настоящих жилищах и земледелию (около 10 тыс. лет до н.э.) (Лавренченко, 1994). Вероятней всего мыши сюда проникли из Иранского плато через Среднюю Азию (Harr et al., 2016). На плодородных землях аридных территорий в полной мере могла проявляться и совершенствоваться экологическая пластичность вида, сочетающая адаптации к обитанию в дикой природе, к синантропии и к агрофилии. К районам древнего обитания домовых мышей на территории современной России, по-видимому, следует отнести освоенные в древности людьми участки степных и околоводных пустынных местообитаний юга европейской части России, юга Сибири и Дальнего Востока. По мере развития Российского государства, освоения и расширения его земель происходило дальнейшее расселение домовой мыши, для которого существен-

ное значение имели транспортные потоки. В.В. Кучерук (1994) показал, что основным средством расселения домовых мышей служили перевозки зерна водным транспортом. Для европейской части СССР это были реки бассейнов Чёрного, Каспийского и Белого морей. Для Сибири, за исключением ее южной части, основными путями расселения служили и продолжают служить судоходные реки. В бассейнах Печоры, Оби, Енисея и Лены распространение мышей осуществлялось в двух направлениях: с юга (центральных частей материка) на север и с севера (от морских побережий) на юг. По рекам Яна, Индигирка, Колыма, Анадырь – только вглубь материка. В Якутии и Магаданской области большую роль для расселения домовых мышей сыграли автомобильные магистрали: Беркатит-Якутск, Ленск-Мирный, Якутск-Вилюйск-Кемпендяй, Якутск-Магадан, Магадан-Усть Нера, Магадан-Омсукчан. Мыши могут распространяться и по железным дорогам, но в России они успели заселить трассы будущих рельсовых магистралей раньше, чем началось их строительство (первая железная дорога в России была открыта в 1837 г.). Не исключены перевозки авиатранспортом. Проникновение домовых мышей в лесные и тундровые части территории России шло вместе с формированием сети сельских и городских населенных пунктов, где мыши обитали в жилищах, выходя из них летом в центральных частях России на посевы или (реже) в природные биотопы. На значительной части территории России домовые мыши – древние инвайдеры, однако север Сибири и северо-восток России заселяли лишь во второй половине XX в. (Бобров и др., 2008; Хляп, Варшавский, 2009), что связано с бурным экономическим развитием этих регионов и ростом транспортных потоков. Доказательством продолжающегося современного расселения домовых мышей служит обнаружение генома *M m. domesticus* на северо-востоке России, где до 2000 г. таких находок не было (Yonekawa et al., 2003). Другим фактом широкого переселения домовых мышей вместе с человеком служат обширные зоны гибридизации, не типичные для мелких млекопитающих, расселяющихся естественными путями (Котенкова, 2002; Kotenkova, 2004; Фрисман и др., 2010; Спиридонова и др., 2011 и др.)

Местообитание. Основные места обитания: населенные пункты, поля зерновых, в степях – тростниковые заросли. Домовая мышь теплолюбива. Не встречается в высокогорьях. В России повсеместно обитает в городских и сельских населенных пунктах, регионально – на полях зерновых и в природных биотопах. По возможности домовых мышей обитать вне жилищ различают 3 полосы: южная, центральная и северная (Тупикова, 1947; Хляп, Варшавский, 2009). В южной полосе (аридные территории юга Европейской России и Приморье) домовые мыши могут круглогодично жить

на пахотных землях, а также в природных местообитаниях. Среди последних наиболее благоприятны тростниковые заросли вдоль водоемов. Новыми местами концентрации домовых мышей становятся берега созданных в XX в. оросительных каналов и водохранилищ. С первых этапов земледелия распределение и плотность поселений домовых мышей в южной полосе в значительной степени определяются площадью и конфигурацией полей зерновых и способа уборки урожая. В результате распашки общий запас численности этих грызунов здесь увеличился по сравнению с доагрикультурным временем в сотни раз (Тупикова и др., 2000; Неронов и др., 2001; Хляп, Варшавский, 2010). В центральной полосе мыши могут покидать жилье человека только летом, выселяясь на 1–2 км от жилья на приусадебные земли, поля зерновых, в заросли бурьяна, единично в кустарники и леса. В северной полосе (северная тайга и тундры) домовая мышь обитает только в жилищах человека. Однако чумы и землянки оленеводов-кочевников для нее не пригодны. Граница ареала и его структура в центральной и северной зонах тесно связаны с динамикой людских поселений, и территория, заселенная домовыми мышами, постоянно меняет свои очертания, т.к. в жилых постройках домовые мыши появляются, а с ликвидацией жилья – исчезают (Кучерук, 1994).

Особенности биологии. Домовые мыши – древнейшие и постоянные спутники человека. Расселение и широкий ареал этого вида, прежде всего, связаны с его синантропностью, т.е. обитанием на большей части ареала в населенных пунктах, и с агрофильностью , т.е. с обитанием летом на полях зерновых на юге постоянно, а севернее сезонно. Н.В. Тупикова (1947) пришла к выводу, что домовую мышь как синантропа отличает отсутствие специфических приспособлений и экологическая пластичность. Эти зверьки обитают в жилище человека и даже предпочитают их другим биотопам т.к.: а) всеядны, а отсюда не испытывают недостатка в корме; б) не имеют узкой специализации в типе передвижений, хорошо лазают, бегают, прыгают; развитый грызущий аппарат и небольшие размеры дают возможность проникать во все части зданий и переезжать с товарами; в) не требовательны к обстановке гнездования; г) имеют лабильный ритм активности, который позволяет приспособиться к расписанию людей в заселенных мышами помещениях; д) характеризуются хорошо развитой терморегуляцией и поведенческими особенностями, позволяющими теплолюбивой мыши приспособиться к разнообразным температурным условиям. По мнению Е.В. Котенковой (2000) разгадка феномена синантропии кроется в уникальном сочетании эколого-этологических и физиологических характеристик домовых мышей. Им присущи свойства тропических видов (нечувствительность к фотопериоду), видов аридных территорий (физиологичес-

кие приспособления к минимальной потери влаги и ее постоянному дефициту), высокая стрессоустойчивость и уникальный набор эколого-этологических адаптаций, включающих: лабильность пространственно-этологической структуры; наличие в популяции лабильного резерва особей, способных к размножению; высокую исследовательскую активность и др. Становление синантропного образа жизни имело весомое значение в процессе эволюции домовых мышей (Котенкова, Мунтяну, 2007).

Другая черта биологии домовых мышей – агрофилия – на первых этапах эволюции вида неразрывно сочеталась с синантропией, т.к. жилища человека и возделываемые им поля располагались поблизости, а урожай зерновых перевозили в жилые или специальные помещения. Позже синантропные и агрофильные популяции разделились в пространстве. Интенсивная распашка земель стала существенной причиной изменения ареала, роста численности домовых мышей и повышения их ценотической роли (Тупикова и др., 2000; Неронов и др., 2001; Хляп, Варшавский, 2010). Развитие городов и сети поселений человека позволили мышам обитать в холодных широтах.

Вне помещений домовые мыши питаются в основном семенами диких и культурных растений. Основная активность приурочена к тёмному времени суток. Для отдыха и размножения устраивают небольшие гнезда, в природе могут рыть несложные норы. В выводке от 1 до 15 детенышей, в среднем 6–7. В отапливаемых помещениях могут размножаться круглогодично, в природе – в теплое время года. Максимальной численности достигают в конце лета-начале осени, в отдельные годы наблюдаются вспышки массового размножения (Тупикова, 1947; Кулик, 1979 и др.).

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Домовые мыши относятся к особой группе чужеродных видов, т.к. основной вред наносят человеку (Хляп и др., 2008). Они поедают и загрязняют продукты питания, при высокой численности наносят ощутимый урон своей грызущей деятельностью. В домах могут заражать людей лимфоцитарным хориоменингитом и псевдотуберкулезом. Обнаружены антитела к *Yersinia enterocolitica*. В регионах, где домовые мыши могут постоянно или периодически жить в природе, они включаются в циркуляцию туляремийного микроба и др. инфекций, а на юге играют значимую роль в очагах чумы (Кулик, 1979; Левченко и др., 2014 и др.). При миграции в населенные пункты могут служить причиной заноса возбудителей в жилища человека. В учебных заведениях г. Омска находили домовых мышей, зараженных возбудителем токсоплазмоза (Сидоров, Путин, 2010). Показано, что, поселяясь в жилых постройках, домовые мыши могут препятствовать вселению туда рыжих полевок (*Myodes glareolus* Schreber, 1780), что уменьшает

возможность заражения людей геморрагической лихорадкой с почечным синдромом (Краснов, Хохлова, 1989).

Контроль. Контроль численности домовых мышей, как и других синантропных грызунов, имеет глубокую историю. Чаще применяют физические (отлов) и химические (яды-антикоагулянты) методы ограничения численности. При химическом методе истребления мышей необходимо учитывать, что домовые мыши относительно устойчивы к ядам, и концентрация действующих веществ в приманках от мышей должна быть выше, чем в отравленных приманках от крыс. Показано, что антикоагулянты II поколения более эффективны в отношении домовых мышей. Хорошие результаты дает также применение препаратов, содержащих витамин D. Имеются некоторые различия в приемах проведения истребительных мероприятий. Мыши не любят долго кормиться в одном месте, поэтому можно раскладывать маленькие порции отравленных приманок, но их должно быть много. Из-за высокой устойчивости к ядам нередко отлов мышей бывает эффективней, чем применение отравленных приманок. Современные подходы к изъятию грызунов (особенно в природных местообитаниях островов) предусматривают проведение предварительных исследований, включая диагностику видовой принадлежности грызунов (Campbell et al., 2015).

Авторы: Хляп Л.А., Петросян В.Г.

Литература

Бобров В. В., Варшавский А. А., Хляп Л. А.. Чужеродные виды млекопитающих в экосистемах России / Ред. Дгебуадзе Ю. Ю., Неронов В. М. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 232 с.

Котенкова Е.В. Синантропные и дикоживущие мыши надвидового комплекса *Mus musculus* s.l.: систематика, распространение, образ жизни, механизмы изоляции и эволюция. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. докт. биол. н. М., 2000. 56 с.

Котенкова Е.В. Гибридизация синантропных видов домовых мышей и её роль в эволюции // Успехи современной биологии. 2002. Т. 122. № 6. С. 580–593.

Котенкова Е.В., Мунтяну А.И. Феномен синантропии: адаптации и становление синантропного образа жизни в процессе эволюции домовых мышей надвидового комплекса *Mus musculus* // Успехи современной биологии. 2007. Т. 127. № 5. С. 514–528.

Краснов Б. Р., Хохлова И. С. Взаимоотношения синантропных и диких грызунов в сельских населенных пунктах и последствия мероприятий по контролю численности // Зоол. журн. 1989. Т. 67. В. 4. С. 600–609.

Кулик И.Л. Домовая мышь // Медицинская териология. М.: Наука, 1979. С. 204–219.

Кучерук В.В. Ареал домовых мышей надвидового комплекса *Mus musculus* s. lato // Домовая мышь. Происхождение, распространение, систематика, поведение / Ред. Е.В. Котенкова, Н.Ш. Булатова. М.: Наука, 1994. С. 56–61.

Лавренченко Л.А. Палеонтология и зооархеология // Домовая мышь. Происхождение, распространение, систематика, поведение / Ред. Е.В. Котенкова, Н.Ш. Булатова. М.: Наука, 1994. С. 9–13.

Левченко Б.И., Дегтярева Л.В., Зайцев А.А., Григорьев М.П., Остапович В.В. Роль отдельных видов мелких млекопитающих в поддержании природной очаговости на территории лесостепной части природного очага туляремии Ставропольского края // Проблемы особо опасных инфекций. 2014. № 3. С. 30–33.

Мальцев А.Н., Стахеев В.В., Котенкова Е.В. Роль инвазий в формировании филогеографической структуры домовой мыши *Mus musculus* некоторых территорий России и ближнего зарубежья // Российский журнал биологических инвазий. 2016. Т. 9, № 2. С. 72–91.

Неронов В.М., Хляп Л.А., Тупикова Н.В., Варшавский А.А. Изучение формирования сообществ грызунов на пахотных землях Северной Евразии // Экология. 2001. № 5. С. 355–362.

Сидоров Г.Н., Путин А.В. Домовая мышь (*Mus musculus* L.) в образовательных учреждениях города Омска: сезонные миграции, численность, размножение, распределение, питание и вредоносное значение // Сибирский экологич. журн. 2010. Т. 17. № 5. С. 819–825.

Спиридонова Л.Н. Интрогрессия маркеров ядерной и митохондриальной ДНК Mus musculus musculus в аборигенные популяции мышей Средней Азии (*M. m. wagneri*) и юга Сибири (*M. m. gansuensis*) // Молекулярная биология. 2014. Т. 48. № 1. С. 89.

Спиридонова Л.Н., Киселёв К.В., Коробицина К.В. Несогласованность распространения маркеров разных систем наследования (я-, мтДНК и хромосомы) в надвидовом комплексе *Mus musculus* как следствие обширной гибридизации в Приморье // Генетика. 2011. Т. 47. №1. С. 115–125.

Спиридонова Л.Н., Коробицына К.В., Якименко Л.В., Богданов А.С. Генетическая дифференциация подвидов домовой мыши *Mus musculus* и их таксономические взаимоотношения: данные RAPD-PCR-анализа // Генетика. 2008. Т. 44. № 6. С. 841–849.

Тупикова Н.В. Экология домовой мыши средней полосы СССР // Фауна и экология грызунов / Ред. А.Н. Формозов. М.: Моск. об-во испыт. природы, 1947. В. 2. С. 5–67.

Тупикова Н.В., Хляп Л.А., Варшавский А.А. Грызуны полей Северо-Восточной Палеарктики // Зоологический журнал. 2000. Т. 79. В. 4. С. 480–494.

Фрисман Л.В., Бородин П.М., Фрисман Е.Я. Эволюционная динамика гибридных зон млекопитающих // Региональные проблемы. 2010. Т. 13. № 2. С. 56–61.

Хляп Л. А., Бобров В. В., Варшавский А. А. Биологические инвазии на территории России: млекопитающие // Российский журнал биологических инвазий. 2008. № 2. С. 78–95.

Хляп Л. А., Варшавский А. А. Структура ареала домовой мыши как инвазийного вида // Вестник Мордовского университета. Серия «Биологические науки». 2009. № 1. С. 152–153.

Хляп Л.А., Варшавский А.А. Синантропные и агрофильные грызуны как чужеродные млекопитающие // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 3. С. 73–91.

Campbell K.J., Beek J., Holmes N.D., Howald G.R., Wegmann A.S., Baxter G.S., Eason C.T., Glen A.S., Godwin J., Gould F., Madden F.M., Ponder J.B., Threadgill D.W. The next generation of rodent eradications: innovative technologies and tools to improve species specificity and increase their feasibility on islands // Biological Conservation. 2015. T. 185. C. 47–58.

Cucchi T., Vigne J.D., Auffray J.C. First occurrence of the house mouse (*Mus musculus domesticus* Schwarz and Schwarz, 1943) in the Western Mediterranean: a zooarchaeological revision of subfossil occurrences // Biological Journal of the Linnean Society. 2005. V. 84. P. 429–445.

Gray M.M., Haasl R.J., White M.A., Payseur B.A., Wegmann D., Gabriel S.I., Searle J.B., Cuthbert R.J., Ryan P.G. Demographic history of a recent invasion of house mice on the isolated island of Gough // Molecular Ecology. 2014. V. 23. № 8. P. 1923–1939.

Hardouin E.A., Orth A., Teschke M., Darvish J., Tautz D., Bonhomme F. Eurasian house mouse (*Mus musculus* L.) differentiation at microsatellite loci identifies the Iranian plateau as a phylogeographic hotspot // Bmc Evolutionary Biology. 2015. V.15. № 26. P.1.

Harr B., Karakoc E., Neme R., Teschke M., Pfeifle C., Pezer Z., Babiker H., Linnenbrink M., Montero I., Scavetta R. et al. Genomic resources for wild populations of the house mouse, *Mus musculus* and its close relative *Mus spretus* // Sci. Data. 2016. 3:160075 doi: 10.1038/sdata.2016.75.

Jing M., Bi X., Huang L., Yu H.-T., Lai Y.-C., Jiang W. Phylogeography of chinese house mice (*Mus musculus musculus/castaneus*): distribution, routes of colonization and geographic regions of hybridization // Molecular Ecology. 2014. V. 23. № 17. P. 4387–4405.

Jones E.P., Searle J.B. Differing y chromosome versus mitochondrial DNA ancestry, phylogeography, and introgression in the house mouse // Biological Journal of the Linnean Society. 2015. V. 115. № 2. P. 348–361.

Kotenkova E.V. Hybrid zones of house mice of genus *Mus* in Russia and neighboring countries: role of hybridization in evolution of commensal taxa // Russian Journal of Theriology. 2004. V. 3. № 1. P. 25–32.

Liu K.J., Steinberg E., Yozzo A., Nakhleh L., Song Y., Kohn M.H. Interspecific introgressive origin of genomic diversity in the house mouse // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 2015. V. 112. № 1. P. 196–201.

Macholán M., Baird S., Munclinger P., Piálek J. (Eds.). Evolution of the House Mouse. Cambridge: Cambridge University Press, 2012. 526 p.

Searle J.B., Jones C.S., Gündüz I, Scascitelli M., Jones E.P., Herman J.S. et al. Of mice and (Viking?) men: phylogeography of British and Irish house mice // Proc. R. Soc. B. 2009. V. 276. P. 201–207.

Suzuki H., Nunome M., Kinoshita G., Aplin K.P., Vogel P., Kryukov A.P., Jin M-L., Han S-H., Maryanto I., Tsuchiya K., Ikeda H., Shiroishi T., Yonekawa H., Moriwaki K. Evolutionary and dispersal history of Eurasian house mice *Mus musculus* clarified by more extensive geographic sampling of mitochondrial DNA // Heredity. 2013. V. 111. № 5. P. 375–390.

Yonekawa H., Tsuda K., Tsuchiya K. Yakimenko L.V., Korobitsyna R.V., Chelomina G.N., Spiridonova L.N., Frisman L.V., Krykov A.P., Morivaki K. Genetic diversity, geographic distribution and evolutionary relationships of *Mus musculus* suspecies based on polymorphisms of mitochondrial DNA // In: Проблемы эволюции. Сборник научных трудов / Ред. А.П. Крюков, Л.В. Якименко. Владивосток: Дальнаука, 2003. Т. 5. С. 90–108.

95. *Neovison vison* (Schreber, 1777)

Американская норка / American Mink

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia; Тип – Хордовые, Chordata; Класс – Млекопитающие, Mammalia; Отряд – Хищные, Carnivora; Семейство – Куньи, Mustelidae; Вид – Американская норка, *Neovison vison*.

Основные синонимы. Mink; *Mustela vison* Schreber, 1777; *Mustela canadensis; Mustela rufa; Lutra vison; Vison lutreola.*

Нативный ареал. Нативный ареал – Северная Америка от Аляски до атлантического побережья на востоке и засушливых районов на юге.

Современный ареал. Завезена в Южную Америку (Аргентина, Чили). В результате интродукции стала обычна в различных регионах Евразии от Британских о-вов до Хоккайдо: Австрия; Белоруссия; Бельгия, Болгария, Великобритания, Германия; Греция; Дания; Ирландия; Исландия; Испания; Италия; Китай, Корея, Латвия; Литва; Норвегия; Польша; Португалия; Россия; Румыния; Словакия, Украина, Финляндия; Франция; Черногория; Чешская Республика; Швеция; Эстония; Япония (Bonesi, Tom, 2012; Reid et al., 2016). Редкие встречи в Бельгии, Венгрии, Люксембурге; Сербии, Словении (CABI, 2018). Незначительно заходит в Казахстан, Монголию. Изолировано обитает в Киргизии. В России, в настоящее время распространена широко по околоводным биотопам лесных зон от ее западных до восточных границ, кроме северных регионов и безлесных южных (Чащухин, 2009; Хляп и др., 2011). На северо-востоке страны обитает в бассейнах Пенжины и Анадыря, встречается на Камчатке и на о. Сахалин (Андреев и др., 2006).

Пути и способы инвазии. В Западной Европе первые регистрации во Франции (1920-е гг.). В Финляндии – с 1927 г., Швеции – с 1928 г.; Норвегии – 1929 г.; Великобритании – 1929 г., Дании – 1930 г.; Исландии – 1930 г.; Польше – 1962 г.; Испании – 1978 г.; Италии – с 1980-х гг., в Португалии –

Рис. 95.2. Инвазионная часть ареала американской норки *Neovison vison* в Евразии. 1 – Область распространения на рубеже XX и XXI вв. (Россия по: Хляп и др., 2011; Казахстан по: Млекопитающие Казахстана, 1982; Окулова и др., 2017; Киргизия по: Янушевич и др., 1972; другие регионы по: Bonesi, Tom, 2012); 2 – Места обнаружения по GBIF (1 March 2017; GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.ougwjh; DOI10.15468/dl.ougwjh). Цветом и цифрами отмечены десятилетия XX века, в которые норка впервые появилась в регионе.

с конца 1980 гг. В Россию стали завозить с 1923 г. как ценного пушного зверька для клеточного разведения. Ее мех до сих пор считается одним из лучших для пошива дамских шуб и головных уборов. С 1928 г. стали преднамеренно выпускать в природу с принятой в то время целью изменения природы – «обогащение фауны» ресурсами пушного промысла. С этого времени до 1970 г. в разных регионах России было выпущено около 19 тыс. норок (Бобров и др., 2008). Кроме того, американские норки, которых разводили на звероферме и прочих хозяйствах, как пушных зверьков, убегали из клеток, обосновываясь в природе (Терновский, Терновская, 1994; Чащухин, 2009). Такая случайная интродукция американских норок была возможной также во многих регионах. Полагают, что беглые норки относительно легко и успешно проходили фазу натурализации и в последующем широко расселялись. В то же время анализ краниометрических признаков американской норки позволяет предполагать, что имеются ограничения гибридизации диких (уже несколько поколений живущих в природе) и доместицированных животных (Кораблев и др., 2014). К настоящему времени ареал американской норки в России практически достиг максимально возможных пределов. Вероятен дальнейший рост численности на северо-западе России, что может отрицательно сказаться на состоянии еще сохранившейся, но малочисленной там популяции европейской норки (Туманов, 2009).

Местообитание. Селится в околоводных местообитаниях лесных ландшафтов.

Особенности биологии. Американская норка – крупнее европейской. Хищник. Основа питания – мышевидные грызуны. Добывает ондатру, может добыть зайца. На втором месте в рационе – рыбы и лягушки. Большое значение имеют водные насекомые. Может охотиться на птиц как лесных, так и водоплавающих. Убивает больше, чем может съесть. В неволе потребляет в сутки до 20% собственного веса мясной пищи, а рыбы несколько больше (Попов, 1949; Новиков, 1956). В Якутии основу зимнего корма составляла рыба (91.5%) (Седалищев, Однокурцев, 2012). Убежища устраивает в прикорневых пустотах, комлевых дуплах, в упавших колодах или в норах близ воды. Гон в феврале-марте. Характерно многократное спаривание и кратковременный латентный период. В помете в среднем 5–6 детенышей (до 17). Молодые выходят в середине лета, к осени достигают размеров взрослых особей, и семья распадается. Участки обитания имеют 0.3–6.0 км в длину. В бассейне р. Омолон длина суточного хода самок составляла около 0.4 км, самцов от 1.3 км в октябре до 3.4 км в апреле. Отмечали переходы норок зимой более чем на 20 км (Дубинин, 1996; Birnbaum, 2013; Raid et al., 2016).

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Обитает практически в тех же местообитаниях, что и аборигенная европейская норка и экологически близка к ней. Считают важной (но далеко не единственной) причиной сокращения численности, а местами и полного исчезновения европейской норки (Rozhnov, 1993; Туманов, 2009). В окрестностях Телецкого озера американская норка конкурирует с колонком и выдрой, истребляет рыбу, приносит ощутимый вред домашнему птицеводству (Терновский, 1958). В Карелии рыба встречалась в 42.4% исследованных желудков и экскрементов, в Ленинградской области – 41% в бесснежный период и 23% зимой. Однако питание рыбой не причиняет существенного вреда рыбному хозяйству, т.к. зверек добывает в основном мелкие малоценные виды рыб. Сравнение рационов питания выдры и американской норки показало разницу их пищевых предпочтений: лягушки составляли (соответственно) 73 и 42%, рыбы – 67 и 21%, млекопитающие – 6.1 и 44%. На отдельных водоемах может наносить существенный урон поголовью ондатры. На Курильских островах наличие норки отрицательно сказывается на численности птиц, гнездящихся на земле.

Показано участие в циркуляции лептоспир *Grippotiphos*а, вызывающих у людей водную лихорадку. Играет ключевую роль в очагах описторхидозов Воронежской области (Ромашов и др., 2013). В Якутии обнаружены нематоды – *Capillaria putorii* (Rudolphi, 1819), *Soboliphyme baturini* Petrow, 1930, *Skrjabingylus nasicola* (Leuckart, 1842). Вместе с американской норкой в Евразию занесен вирус алеутской болезни норок – опасного заболевания куньих, которое приносит серьезный экономический ущерб звероводческим хозяйствам и может снижать численность свободноживущих куньих (Скуматов, Бельтюкова, 2002).

Ценный пушной зверек, но при добыче капканами одновременно могут изыматься редкие виды куньих, в том числе европейская норка.

Контроль. В России американская норка прочно вошла в околоводные экосистемы многих регионов, и далеко не всегда необходимо ее полное изъятие. Частичное изъятие можно осуществлять общепринятыми приемами ее промысла. Наиболее остро вопрос ограничения численности американской норки стоит в регионах ее совместного обитания с аборигенной европейской норкой. Однако приемы добычи этих видов сходны. И.Л. Туманов (2009) считает, что в местах совместного обитания норок двух видов возможна лишь кратковременная охота на американскую норку в IV квартале года. Возможно также ловить норок живыми с последующим изъятием только инвазионного вида. Опыт других стран (Исландия и Великобритания), где осуществляли программы по элиминации американских норок из природных биотопов, показывает, что добиться желаемого

эффекта не всегда удается (Birnbaum, 2013). В любом случае принятие решения о необходимости изъятия американской норки, разработка программ и действия по ограничению численности этого инвазионного вида должны строиться на научной информации, которой все еще недостаточно (Bones, Palazon, 2007).

Автор: Хляп Л.А., Рожнов В.В.

Литература

Андреев А.В., Докучаев Н.Е., Кречмар А.В., Чернявский Ф.Б. Наземные позвоночные Северо-Востока России: аннотированный каталог. Издание 2-е, исправленное и дополненное. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2006. 315 с.

Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А. Чужеродные виды млекопитающих в экосистемах России. Ред. Дгебуадзе Ю.Ю., Неронов В.М. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2008. 232 с.

Дубинин Е.А. Американская норка (*Mustela vison* Schreber, 1777) севера Дальнего Востока России (акклиматизация, экология и промысловое значение). Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Магадан, 1996. 25 с.

Кораблёв Н.П., Кораблёв М.П., Кораблёв П.Н., Туманов И.Л. Факторы морфологического разнообразия краниометрических признаков американской норки (*Neovison vison*) // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 4. С. 30–54.

Млекопитающие Казахстана: Хищные (куньи, кошки), ластоногие (настоящие тюлени) /ред. У.В. Гвоздев, У.И. Страутман. Алма-Ата: Наука, 1982. 263 с.

Новиков Г.А. Хищные млекопитающие фауны СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 396 с.

Окулова Н.М., Гражданов А.К., Неронов В.В. Структура и динамика сообществ млекопитающих Западного Казахстана. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2017. 980 с.

Попов В.А. Материалы по экологии норки (*Mustela vison*) и результаты акклиматизации её в Татарской АССР // Тр. Казан. фил. АН СССР. Сер. биол. и с.-х. наук. Вып. 2. Казань, 1949. 140 с.

Ромашов Б.В., Рогов М.В., Беспалова Н.С., Манжурина О.А., Скогорева А.М., Ромашова Н.Б., Галюзина Н.А., Фофонова Е.Н., Меза Х. Наиболее распространенные природно-очаговые гельминтозы в Воронежской области – эпидемиологические риски // Теория и практика паразитарных болезней животных. 2013. № 14. С. 317–320.

Седалищев В.Т., Однокурцев В.А. К экологии американской норки (*Neovison vison* Schreber, 1777) Южной Якутии // Поволжский экологический журнал. 2012. № 3. С. 302–310.

Скуматов Д.В., Бельтюкова З.Н. Распространение алеутской болезни норок у свободноживущих куньих // VIII Молодежная научная конференция «Актуальные проблемы биологии и экологии». Сыктывкар, 2002. С. 54–56.

Терновский Д.В. Биология и акклиматизация американской норки (*Lutreola vison* Brisson) на Алтае / ред. Максимов А.А. Новосибирск: Новосиб. кн. изд-во, 1958. 139 с.

Терновский Д.В., Терновская Ю.Г. Экология куницеобразных / Отв. ред. Евсиков В.И. Новосибирск: Наука: Сиб. изд. фирма, 1994. 221 с.

Туманов И.Л. Редкие хищные млекопитающие России (мелкие и средние виды). СПб: ООО «Бранко», 2009. 448 с.

Туманов И.Л. Распространение и численность американской норки (*Mustela vison* Schreb.) в Ленинградской и Вологодской областях // Вестник охотоведения. 2010. Т. 7. № 2. С. 368.

Хляп Л.А., Варшавский А.А., Бобров В.В. Разнообразие чужеродных видов млекопитающих в различных регионах России // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 3. С. 79–88.

Чащухин В.А. Норка американская. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2009. 103 с

Янушевич А.И., Айзин Б.М., Кыдыралиев А.К. и др. Млекопитающие Киргизии. Фрунзе: Илим. 1972. 463 с.

Birnbaum C. NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet – *Neovison vison* (электронный ресурс) // Online Database of the European Network on Invasive Alien Species – NOBANIS www.nobanis.org, Date of access x/x/201x. 2013. (Downloaded 18.06.2018).

Bonesi L., Palazon S. The American mink in Europe: Status, impacts, and control // Biological Conservation. 2007. V. 134. № 4. P. 470–483.

Bonesi L., Tom M. *Neovison vison* Schreber (American mink) // A Handbook of Global Freshwater Invasive Species / R. A. Francis (Ed.). London-New York: Earthscan, 2012. P. 378–390.

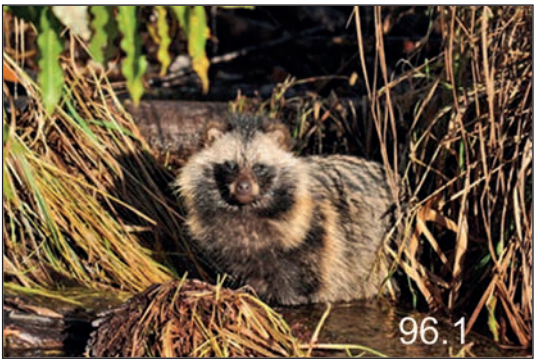
Reid F., Schiaffini M., Schipper J. *Neovison vison* (электронный ресурс) // The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T41661A45214988. http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T41661A45214988.en. (Downloaded on 17.03.2017).

Rozhnov V.V. Extinction of the European mink: ecological catastrophe or a natural process? // Lutreola. 1993. No. 1. P. 10–16.

96. *Nyctereutes procyonoides* (Gray, 1834)

Енотовидная собака / Raccoon Dog

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia; Тип – Хордовые, Chordata; Класс – Млекопитающие, Mammalia; Отряд – Хищные, Carnivora; Семейство – Псовые, Canidae; Вид – Енотовидная собака, *Nyctereutes procyonoides.*



Основные синонимы. Уссурийский енот; енотка, енот (ошибочно), Asiatic Raccoon, Tanuki, *Canis procyonoides* Gray, 1834.

Нативный ареал. Восточная Азия: от восточного Забайкалья, Приамурья и Приморья до севера Вьетнама, включая Японию. В России – Приамурье и Приморье.

Современный ареал. Интродуцирована из Уссурийского края в Восточную Европу, Сибирь и Среднюю Азию. Расселилась во многие страны Западной Европы и Кавказа: от северо-востока Франции до Азербайджана и Закавказья. Образовалось 2 крупных изолированных участка: 1) нативная часть ареала, которая увеличилась до Байкала; 2) обширная новая инвазионная часть ареала в Европе (без её самых западных, южных и северных частей), простирающийся в Азию до Закавказья и фрагментами до Западной Сибири и Алтая – результат интродукции.

В России в настоящее время –1) северная часть нативного ареала (восточное Забайкалье, Приамурье, Приморье), расширившаяся до Байкала в результате саморасселения и включающая Сахалин (реинтродукция); 2) восточная часть инвазионного ареала в европейской части России (кроме севера) и изолированные интродуцированные популяции в Западной Сибири, на Алтае и в Предбайкалье (Бобров и др., 2008; Neronov et al., 2008). Все енотовидные собаки, обитающие как на востоке России, так и в западной (инвазионной) части ареала, принадлежат к подвиду *ussuriensis*, кариотип которого представлен 54 хромосомами (Юдин, 1977; Сафронова и др., 2017).

Пути и способы инвазии. С 1929 г. начата преднамеренная интродукция из Уссурийского края в Восточную Европу и Сибирь (Россия). Выпус-

Рис. 96.2. Современное распространение *Nyctereutes procyonoides*. 1 – нативная часть ареала, 2 – основная территория инвазионной части ареала: 3 – районы саморасселения преимущественно в 1960-х – 1970-х гг. (восточнее Байкала) и в последние десятилетия (крымский регион); 4 – места выпуска, в которых енотовидная собака не натурализовалась.

кали также в Киргизию и Казахстан, но здесь в большинстве мест выпуска енотовидная собака не прижилась; она изредка встречается на севере Иссык-Куля, обычна по побережью Каспия до низовий р. Урал и вверх по Уралу, встречается в Северо-Западном Казахстане, проникнув сюда с территории России в конце 1930-х – начале 1940-х гг., из Омской и Новосибирской областей заходит на север Казахстана (Млекопитающие …, 1981; Окулова и др., 2016). Из ядра инвазионного ареала – центра Европейской России вскоре (в 1935 г.) появилась в Финляндии. Дальнейшее расселение датируется так: Украина – 1936 г., Швеция – 1945 г., Латвия и Литва – 1948 г., Молдова – 1949 г., Эстония – 1950 г., Румыния – 1951 г., Германия – ранее 1955 г., Польша – 1955 г., Чешская Республика и Словакия – 1959 г., Венгрия – 1961–62 гг., Австрия – 1962 г., Беларусь – 1963 г., Болгария – 1967 г., Босния и Герцеговина, Франция – 1979 г., Нидерланды и Дания – 1980 г., Швейцария – 1997 г. Изолированные от основной территории находки: в Норвегии – 1983 г., в Македонии – 2001 г., в Испании – 2008 г. (Kauhala, Kowalczyk, 2011; Kowalczyk, 2014; CABI, 2018). В последние 1.5–2.0 десятилетия активно расселяется в Крыму, проникнув на Керченский полуостров и горные районы у Севастополя (Волох, 2012).

С 1929 по 1955 г. на территории России преднамеренно выпущено около 5.5 тыс. енотовидных собак для «обогащения» фауны пушными животными. В результате сформировалась обширная западная часть ареала, где во многих регионах зверь многочислен и промышляется. Однако выпуск енотовидных собак в северо-таежных районах европейской части России (на Кольском полуострове, в Архангельской области, Коми АССР) себя не оправдал. Они исчезли из этих районов большей частью полностью, а если где и сохранились до наших дней, то в незначительном количестве (в некоторых районах за счет эпизодических заходов из соседних областей с более мягкими климатическими условиями) (Лавров, 1946; Морозов, 1953; Бобров и др., 2008). Выпуск енотовидных собак в Сибири не привел к образованию там сплошного ареала, хотя имеются разрозненные очаги обитания. Например, енотовидная собака встречена в природном парке «Самаровский Чугас» – близ устья Иртыша (Панкова, 2015). Побеги енотовидных собак со звероферм, где их разводят, как пушного зверя, начиная с 1928 г., по-видимому, не имели существенного значения для формирования населения этих хищников в Восточной Европе. В настоящее время в России имеется лишь 4 крупных зверохозяйства с маточным поголовьем 214 голов (Сафронова и др., 2017). Однако некоторые регионы Западной Европы, например, юг Нидерландов, видимо, были заселены енотовидными собаками, сбежавшими из неволи (Mulder, 2011).

В Забайкалье, предположительно, проникла из Китая (Хэйлуньцзян) по пойменным местообитаниям; встречается здесь не повсеместно, а по долинам рек, составляющим вместе «кружево» ареала (Баранов, 2007).

В Китае живых енотовидных собак продают на рынках, вероятно, на мясо. Возможно, таким путем эти животные проникли по территории Китая западнее их нативного ареала: в Тибет, Синьцзян и др., где встречаются в помещениях (Kauhala, 2017).

Местообитание. Увлажненные биотопы, преимущественно среди смешанных и лиственных лесов. По долинам рек проникает в степи и полупустыни. Предпочитает поймы, овраги, балки, берега водоемов, тростниковые заросли. Привлекательны также места, где есть норы (лисьи, барсучьи, сурчиные), особенно заброшенные. Может селиться вблизи сельскохозяйственных земель и заходить в населенные пункты (Насимович, Исаков, 1985; Kauhala, Kowalczyk, 2011; 2012; Камалова и др., 2016).

Особенности биологии. Характеризуется высокой экологической пластичностью, всеядна (околоводные беспозвоночные и мелкие позвоночные, грызуны, растительные корма, падаль). Норная, зимоспящая. Легко адаптируется к новым условиям и способна размножаться уже в первые годы после выпуска. Другая биологическая особенность вида – высокая подвижность, как в границах участка обитания (длина около 2 км (Mulder, 2011)), так и за его пределами, что позволяет животным расселяться, осваивая новые территории. В ряде районов енотовидная собака проявляет склонность к синантропии, животные часто концентрируются вблизи населенных пунктов, посещая помойки, пищевые свалки, животноводческие комплексы. Высокая плодовитость (в выводке может быть до 18–19 щенков) и забота о потомстве обоими родителями (енотовидная собака – моногам) способствуют выживаемости вида на новых территориях. Численность енотовидной собаки подвержена меньшим колебаниям, чем численность лисицы, а более широкий набор кормов и зимняя спячка (2–3 месяца) позволяют енотовидной собаке благополучно переживать периоды зимней бескормицы (Геллер, 1959; Насимович, Исаков, 1985).

Отмечаемая многими исследователями склонность енотовидной собаки к бродяжничеству способствовала быстрому расселению зверей из мест их выпуска и проникновению, как в соседние, так отдаленные районы, подчас отстоящие на десятки и сотни километров от первых. Например, в Горьковской (ныне Нижегородской) области, за 6 лет енотовидные собаки разошлись в радиусе до 700 км от мест выпуска, некоторые из них перешли зимой по льду Волгу. На Кавказе по лесополосам и долинам рек, используя неубранные кукурузные поля, этот вид проника-

ет далеко в малосвойственные ему степные биотопы, а в Прикаспии – и в полупустыни (по Бобров и др., 2008).

Таким образом, расширению ареала енотовидной собаки в значительной мере способствовали ее высокая экологическая пластичность: всеядность, высокая плодовитость, склонность к естественному расселению, в т.ч. широкие кочевки (Насимович, Исаков, 1985 и др.).

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. В гнездовой период может разорять гнезда птиц и уничтожать выводки уток, куликов и других наземно-гнездящихся птиц. В Ленинградской области в угодьях, населенных енотовидной собакой, резко сократилась численность гадюки, которую охотно поедает этот хищник, и перестали гнездиться журавли, гнезда которых, видимо, разоряла енотовидная собака. Из-за небольшой доли птиц в рационе тезис о вредоносности енотовидной собаки нередко подвергается сомнениям. Енотовидная собака нежелательна в охотничьих хозяйствах, ориентированных на разведение пернатой дичи, а также в заповедниках и заказниках, в которых восстановление и сохранение пернатой дичи является первостепенной задачей, как, например, в Астраханском. (Юдин, 1977; Бобров и др., 2008; Mulder, 2011; Kauhala, 2017 и др.).

Служит носителем таких заболеваний, как бешенство, чума плотоядных, пироплазмоз, трихинеллез, саркоптоз (зудневая чесотка). Хозяин *Echinococcus multilocularis* (Бобров, 2008; Kauhala, 2017), По частоте заражения людей бешенством занимает второе место среди диких животных. С 1945 по 1960 г. среди сельскохозяйственных животных Астраханской области неоднократно отмечались эпизоотии бешенства, которые были непосредственно связаны со случаями бешенства у енотовидной собаки. В 1997–2003 гг. енотовидные собаки инфицировали 4.1±2.3% людей, заболевших бешенством. С 2007 по 2011 г. от енотовидных собак заразилось 14.9% людей, заболевших бешенством (Сидоров и др., 2004; 2010; Полещук и др., 2013). В Воронежской области участвует в циркуляции трихинелл и описторхид.

Имеются также сведения, что енотовидная собака приносит и весьма значительную пользу в сельском и лесном хозяйствах, истребляя вредителей полей и лесных посадок – мышей, полевок, сусликов и вредных насекомых (саранчу, хрущей, медведок, майских жуков, долгоносиков, хлебную черепашку) (Данилов и др., 1979). Объект пушного промысла. Из меха енотовидной собаки шьют шубы, воротники и шапки. Жир, который енотовидные собаки накапливают на зиму, используется в медицинских целях.

Контроль. Один из основных путей контроля численности – регуляция сроков охоты и норм изъятия. При необходимости возможен вылов зверей. Анализ особенностей биологии и распространения енотовидной

собаки показывает, что полное ее изъятие из экосистем Европы в наши дни невозможно (Kauhala, Kowalczyk, 2012).

Автор: Хляп Л.А.

Литература

Баранов П.В. Динамика ареала енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides*) в Забайкалье на рубеже XX–XXI веков // Зоологический журнал. 2007. Т. 86. № 7. С. 124–129.

Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А. Чужеродные виды млекопитающие в экосистемах России. Ред. Дгебуадзе Ю.Ю., Неронов В.М. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 232 с.

Волох А.М. Интродукция охотничьих зверей в Крыму и её результаты // Вестник охотоведения. 2012. Т. 9. № 2. С. 237–252.

Геллер М.Х. Биология уссурийского енота (*Nyctereutes procyonoides* Gray), акклиматизированного на северо-западе Европейской части СССР // Вопросы звероводства и промыслового хозяйства (Тр. НИИ сельского х-ва крайнего севера, Т. 9). Л., 1959. С. 55–142.

Данилов П.И., Русаков О.С., Туманов И.Л. Хищные звери Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1979. С. 5–25.

Камалова Е.С., Мартынова В.В., Фокина М.Е. Некоторые сведения о распространении енотовидной собаки на территории Самарской области // Самарский научный вестник. 2016. № 3(16). С. 25–30.

Лавров Н.П. Акклиматизация и реакклиматизация пушных зверей в СССР. М: Заготиздат, 1946. 219 с.

Млекопитающие Казахстана. Т. 3, ч. 1. Алма-Ата: «Наука» КазССР, 1981. 244 с.

Морозов В.Ф. 1953. Акклиматизация уссурийского енота (*Nyctereutes procyonoides* Gray) как пример успешного преобразования фауны пушных зверей Европейской территории СССР // Зоологический журнал. Т. 32. № 3. С. 524–533.

Насимович А.А., Исаков Ю.А. (Отв. ред.) Песец, лисица, енотовидная собака (Серия «Промысловые животные СССР и среда их обитания). М.: Наука, 1985. 160 с.

Окулова Н.М., Гражданов А.К., Неронов В.В. Структура и динамика сообществ млекопитающих Западного Казахстана М.: Товарищество научных изданий КМК, 2016. 980 с.

Панкова Н.Л. Встречи енотовидной собаки в природном парке «Самаровский Чугас» (Ханты-Мансийский автономный округ – Югра) // Фауна Урала и Сибири. 2015. № 1. С. 148–150.

Полещук Е.М., Сидоров Г.Н., Березина Е.С. Бешенство в Российской Федерации. Информационно-аналитический бюллетень. Омск: Изд-во Полиграфический центр КАН, 2013. 65 с.

Сафронова Л.Д., Сычева В.Б., Малыгин В.М., Сергеев Е.Г. Кариологические исследования енотовидной собаки // Вестник российской сельскохозяйственной науки. 2017. № 6. С. 50–53.

Сидоров Г.Н., Полещук Е.М., Сидорова Д.Г. Природные очаги бешенства в России в XX – начале XXI веков // Ветеринарная патология. 2004. № 3 (10). С. 86–101.

Сидоров Г.Н., Сидорова Д.Г., Полещук Е.М. Бешенство диких млекопитающих на территории России в конце 20 – начале 21 веков // Зоологический журнал. 2010. Т. 89. № 1. С. 26–36.

Юдин В.Г. Енотовидная собака Приморья и Приамурья. М.: Наука, 1977. 162 с.

CABI (Centre for Agriculture and Biosciences International) (электронный ресурс) // 2018. Invasive Species Compendium. Wallingford, UK: CAB International. www.cabi.org/isc (Downloaded 12/07/2018).

Neronov V.M., Khlyap L.A., Bobrov V.V, Warshavsky A.A. Alien species of mammals and their impact on natural ecosystems in the biosphere reserves of Russia // Integrative zoology. No 3. 2008. P. 83–94.

Kauhala K., Kowalczyk R. Invasion of the raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* in Europe: History of colonization, features behind its success, and threats to native fauna // Current Zoology. 2011. 57. 584–598.

Kauhala K, Kowalczyk R. The raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in the community of medium-sized carnivores in Europe: its adaptations, impact on native fauna and management of the population // Carnivores: Species, Conservation, and Management / F.I. Álvares and G. E. Mata (eds). Publisher: Nova Publishers, 2012. P. 49–77.

Kowalczyk R. NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet – *Nyctereutes procyonoides* (электронный ресурс) // Online Database of the European Network on Invasive Alien Species, 2014. NOBANIS www.nobanis.org, Date of access x/x/201x (проверено 2.07.2018).

Mulder J.L. The raccoon dog in the Netherlands – a risk assessment. Netherlands: Rapport Bureau Mulder-natuurlijk, De Bilt, 2011. 54 p.

97. *Ondatra zibethicus* (Linnaeus, 1766)

Ондатра / Muskrat

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia; Тип – Хордовые, Chordata; Класс – Млекопитающие, Mammalia; Отряд – Грызуны, Rodentia; Семейство – Хомяковые, Cricetida; Вид – Ондатра, *Ondatra zibethicus.*

Основные синонимы. Мускусная крыса, Muskbeaver, Common muskrat *Castor zibethicus* Linnaeus, 1766, *Ondatra americana* Tiedemann, 1808, *Fiber zibethicus* Richardson, 1829.

Нативный ареал. Северная Америка: Канада; США.

Современный ареал. Интродуцирована во многих регионах. Завезена в Мексику, Чили и южную Аргентину. Обширная часть инвазионного ареала, превышающая нативную часть, лежит в Северной Евразии. В число стран, где ондатра инвазионна, входят: Австрия, Беларусь, Бельгия, Болгария, Венгрия, Германия, Италия, Казахстан, Киргизия, Китайская Народная Республика, Латвия, Литва, Молдова, Монголия, Нидерланды, Норвегия, Польша, Румыния, Словакия, Словения, Таджикистан, Туркменистан, Узбекистан, Украина, Финляндия, Франция, Чешская Республика, Швеция, Швейцария, Эстония, Япония, упоминается Албания и Гибралтар (Cassola, 2016). В Великобритании просуществовала с 1929 по 1937 г. В настоящее время обитает почти по всей России, кроме северных и северо-восточных регионов. Встречается от тундр до степей (Соколов, Лавров 1993; Бобров и др., 2008; Neronov et al., 2008; Shenbrot, Krasnov, 2005).

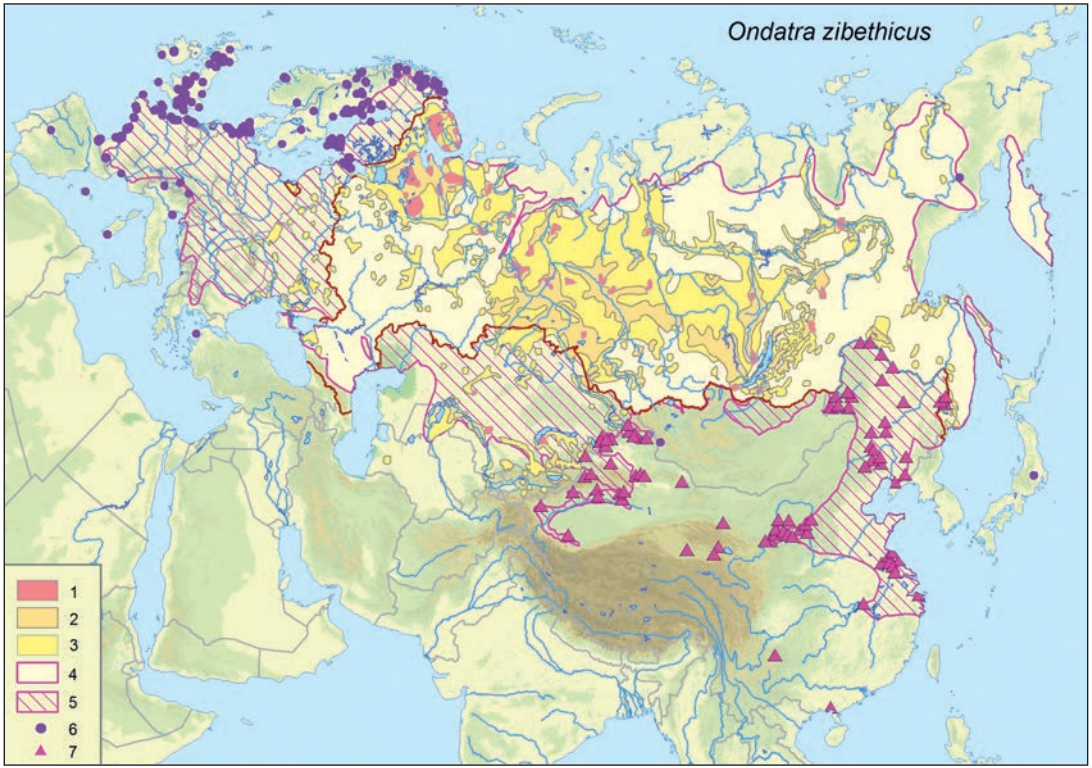


Рис. 97.2. Инвазионная часть ареала ондатры в Евразии. 1 – обитание к началу 1936 г. Приращение ареала к началу: 2 – 1941 г.; 3 – 1956 г.; 4 – XXI в.; 5 – динамика ареала не показана. Места обнаружений: 6 – по GBIF (14 June 2018, GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.ufxzxx; DOI10.15468/dl.ufxzxx); 7 – по (Sheng, 2005). Границы ареала за пределами России по: (Shenbrot, Krasnov, 2005).

Пути и способы инвазии. Появление в Евразии датируется 1905 г., когда ондатра, как пушной зверек, была завезена в Чешскую Республику. В Россию впервые преднамеренно интродуцирована из Финляндии (1928 г.), как ценный пушной зверек. До 1932 г. завозили также из Англии и Канады, с 1930 г. зверьков для расселения отлавливали из популяций, натурализовавшихся в России и других странах, входивших в СССР. Огромное число мест интродукции по всей России, неоднократные завозы и большие масштабы интродукции (всего на территории СССР выпущено более 330 тыс. ондатр) способствовали образованию многих ядер для последующего саморасселения ондатр по всей России (Лавров, 1957; Корсаков, 1963; Корсаков, Корсакова, 1973; Седалищев, Однокурцев, 2012 и др.). Возможности дальнейшего распространения ондатры в значительной степени ограничены, т.к. ареал этого вида к 1970-м годам стабилизировался и включает почти все места, пригодные для его обитания. Натурализация вида в разных регионах имеет свою историю, которая отражает влияние многих факторов как естественных, например: ландшафтная структура, гидрохимические параметры водных систем, динамика водного режима, формирование биоценотических связей, в т.ч. паразитарных, – так и антропогенных, например, масштабы интродукции, охоты и браконьерства. Во многих регионах после достижения максимальных значений наблюдается падение численности до уровня, обеспечивающего устойчивое существование популяций (Соколов, Лавров, 1993; Чащухин, 2007, Кассал, 2017 и др.). Наряду с этим, незначительное расселение продолжается, например, р. Вишера была заселена ондатрой в конце XX в. (Животный мир …, 2004). С 2005 г. проникла в Южную Корею (YeongSeok et al., 2017). Судя по обнаружению ондатры за пределами ареала, обозначенного к 2005 г. (Shenbrot, Krasnov, 2005): в Норвегии, Испании, Турции, Центральном Китае, Японии и др. – расселение ондатры может продолжаться как на западе, так и на востоке Евразии и в наши дни.

Местообитание. Непромерзающие пресные и слабоселеные водоемы и водотоки (озера, небольшие речки, старицы, пруды) с богатой травянистой растительностью (камыш, осоки, рогоз, тростник и др.) от тундр до степей (Соколов, Лавров, 1993; Чащухин, 2007). Важный показатель высокого качества местообитаний для ондатры – насыщенность вод растворенными минеральными соединениями выше 0.1 г/л (Чащухин, 2007).

Особенности биологии. Ведёт полуводный образ жизни, хорошо плавает и ныряет; под водой может находиться до 12–17 минут. При наличии крутых берегов роет сложные норы с выходом в воду; на заболоченных берегах строит хатки; Активна круглогодично и круглосуточно с пиком в темное время. В первые годы после вселения почти не имела врагов. В

настоящее время на неё охотятся многие четвероногие и пернатые хищники, в том числе американская норка. Плодовита. За лето приносит 2–3 выводка, в помёте в среднем 6–7 детёнышей. Месячные зверьки самостоятельны. Некоторые самки становится половозрелыми уже в первый год жизни. Основа рациона – подводные части водных макрофитов: тростника, осок, камыша; рогоза и др., из животной пищи ест моллюсков, мальков рыб, лягушек, насекомых (Соколов, Лавров, 1993; Чащухин, 2007).

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Внедрение ондатры в состав различных типов водно-болотных экосистем вызвало значительные изменения в биотических отношениях полуводных и отчасти наземных видов фауны позвоночных и беспозвоночных. Эти изменения коснулись в первую очередь трофических связей, пространственной структуры популяций, территориального перераспределения и консортивной организации водных и околоводных сообществ (Соколов, Лавров, 1993).

Трофическая деятельность ондатры стала сильным экологическим фактором в формировании береговых экосистем, воздействуя, прежде всего, на гидрофильную растительность. Наблюдается изъятие значительной части фитомассы, снижение скорости лесовозобновления, ухудшение защитных и репродуктивных функций среды, возрастание степени абразионного процесса. Ондатра – важный фактор трансформации водных растительных ценозов в местах ее обитания. Будучи прожорливой, она потребляет массу растений и наносит огромный ущерб их зарослям. Поедая корневища, ондатра уничтожает и развивающиеся на них почки возобновления, что губительно для водных макрофитов (Чащухин, 2007). Это особенно значимо в северных широтах, где вегетация водной растительности замедлена. При этом кормовые условия обитания ондатры ухудшаются, порой до такой степени, что водоемы становятся совершенно непригодными для ее дальнейшего существования (Данилов и др., 2008). В Ленинградской области озера, заселенные ондатрой, заполнялись неиспользованными зверьком частями растений, дно заиливалось, водоем мелел, берега интенсивно заболачивались. Чрезмерное возрастание телореза вытесняло ценные кормовые растения ондатры. Это наносило ущерб не только самому грызуну, но и другим обитателям водоемов: водоплавающим и болотным птицам, многим видам рыб. Воздействие трофической деятельности ондатры особенно велико в регионах, где она достигает высокой численности, но слабо промышляется. Отмечено отрицательное влияние ондатры на водяную крысу. Наносит большой урон двустворчатым моллюскам (беззубке и перловице), на Урале в местах обитания выхухоли вытесняет этот редкий вид (Лавров, 1957; Соколов, Лавров, 1993; Данилов и др., 2008; Бобров и др., 2008 и др.).

Роющая деятельность ондатры приводит к формированию нежелательного нанорельефа, к разрушению целостности почвенного покрова, ускорению процессов круговорота веществ в экосистемах, к изменению гидротермического режима и повышению биологической активности почв. Норы ондатры пронизывают берега водоемов различных типов, а при их создании выносятся большие объемы почвогрунтов. В Восточной Сибири роющая деятельность ондатры ускоряет процесс образования провальных (термокарстовых) озер. Трофическая и роющая деятельность ондатры – важный экологический фактор формирования биологической продуктивности и целостности почвенного покрова по берегам водно-болотных экосистем.

Ондатра освоила в разных условиях довольно широкий спектр кормов и сама стала добычей для 69 видов позвоночных животных – млекопитающих, птиц, пресмыкающихся, рыб. Сформировались различные формы пищевых, пространственных и паразитических связей. Многие грызуны, насекомоядные, птицы, беспозвоночные используют убежища и кормовые столики ондатры как места отдыха, гнездования, устройства жилищ и убежищ, добычи пищи. Зимой поддерживает незамерзающие лунки во льду, что способствует аэрации воды и предупреждает заморы рыб (Соколов, Лавров, 1993; Чащухин, 2007; Бобров и др., 2008 и др.).

Местами наносит большой экономический ущерб, разрушая прибрежные обочины дорог, береговые зоны водохранилищ, ирригационные и другие околоводные сооружения. В Якутии было установлено, что эта деятельность ондатры достаточно заметна и приносит повреждения сенокосным лугам и пастбищам, сокращая их площадь и делая непригодными для хозяйственного использования (Чибыев, Мордосов, 2006; Чибыев, 2010).

Известна как носитель возбудителей болезней человека: омской геморрагической лихорадки (ОГЛ), туляремии, паратифа, сальмонеллеза, токсоплазмоза, кокцидиозов и др. Эпизоотии ОГЛ и туляремии губительны для ондатры (Максимов, Харитонова, 1975; Ястребов, Якименко, 2014;. Кассал, 2017 и др.).

Имеет хороший красивый мех, изделия из которого во второй половине XX в. были в России популярны. Во многих регионах занимала ведущее место в заготовках пушнины. В настоящее время в связи с падением спроса на пушнину промысел угасает.

Контроль. В основе контроля лежит мониторинг численности популяций и регистрация негативных воздействий. При необходимости численность можно снизить организацией интенсивного промысла ондатры. Возможно дополнительное изъятие зверьков в периоды естественных спадов численности, в том числе под воздействием таких факторов, как: засуха,

частичное или полное промерзание водоемов, образование наледей. Некоторые приемы позволяют добиться локального снижения ущерба от деятельности ондатры. Например, можно огораживать склоны берегов, не допуская тем самым строительство нор, или спускать воду на зиму в фермерских прудах. Для уничтожения ондатр применяли массовый отлов, отстрел, яды антикоагулянты (Kadleca et al., 2007). На первых этапах вселения удавалось добиться полного изъятия ондатры, что было достигнуто в 1932–1935 гг. для Великобритании (Robertson et al., 2016). В Нидерландах затраты на контроль численности ондатры варьировали от 97 до 314 Евро/км и в 2016 г. составили 4.5 млн Евро. В зависимости от скорости восстановления популяции полный контроль может поддерживаться с использованием 0.5–1 человеко-час/км в год, что соответствует 50–100 Евро/км в год (Bos, 2017).

Автор: Хляп Л.А.

Литература

Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А. Чужеродные виды млекопитающие в экосистемах России / ред. Дгебуадзе Ю.Ю., Неронов В.М. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 232 с.

Данилов П.И., Федоров Ф.В., Каньшиев В.Я. Роль некоторых североамериканских видов животных в прибрежных биоценозах Карелии // Естественные науки. 2008. № 3. С. 20–24.

Животный мир Вишерского края: позвоночные животные / ред. А. И. Шепель. Пермь: Книжный мир, 2004. 208 с.

Кассал Б.Ю. Инвазия ондатры в Омской области // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 2. С. 46–60.

Корсаков Г. К. Результаты акклиматизации ондатры в СССР // Акклиматизация животных в СССР. Материалы конференции по акклиматизации животных в СССР 10-15 мая 1963 г., г. Фрунзе (отв. ред. А. И. Янушевич). Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1963. С. 111–114.

Корсаков Г.К., Корсакова И.Б. Результаты акклиматизации ондатры в СССР // Акклиматизация и реакклиматизация охотничьих животных. Тезисы докладов 2-го Всес. совещ. по акклиматизации и реакклиматизации охотничьих животных, Москва, июль 1973 г. (ред. Б.А. Галака). Киев, 1973. С. 21–24.

Лавров Н. П. Акклиматизация ондатры в СССР. М.: Изд-во Центросоюза, 1957. 531 с.

Максимов А.А., Харитонова Н.Н. Болезни ондатры в СССР // Эпизоотии в популяциях ондатры в СССР. Новосибирск: Наука, 1975. С. 18–31.

Седалищев В.Т., Однокурцев В.А. Итоги акклиматизации ондатры (*Ondatra zibetica* L.) в северо-восточной Якутии // Успехи наук о жизни. 2012. № 5. С. 94–103.

Соколов В. Е., Лавров Н. П. (Отв. ред.). Ондатра. Морфология, систематика, экология. М.: Наука, 1993. 542 с.

Чащухин В. А. Ондатра: причины и следствия биологической инвазии. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. 133 с.

Чибыев В.Ю. Ондатра аласных экосистем Лено-Амгинского междуречья: систематика, экология, воздействие на аласные биогеоценозы, биотехния. Якутск: Изд-во ЯГУ, 2010. 131 с.

Чибыев В.Ю., Мордосов И.М. Методика расчета разрушения береговой линии водоемов роющей деятельностью ондатры // Вестник Северо-Восточного федерального университета им. М.К. Аммосова. 2006. Т. 3. № 1. С. 134–135.

Ястребов В.К., Якименко В.В. Омская геморрагическая лихорадка: итоги исследований (1946-2013) // Вопросы вирусологии. 2014. Т. 59. № 6. С. 5–11.

Bos D. Information on measures and related costs in relation to species included on the Union list: *Ondatra zibethicus* (электронный ресурс) // Technical note prepared by IUCN for the European Commission. 2017 // https://circabc.europa.eu/sd/a/7cf3a0bb-8ac3-48be-8e12-12c7783caa3e/TSSR-2016-003%20Ondatra%20zibethicus.pdf (Downloaded 21 June 2018).

Cassola F. *Ondatra zibethicus* (электронный ресурс) // The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T15324A22344525 // http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T15324A22344525.en. Downloaded on 29 November 2017.

Kadleca R.H., Pries J., Mustard H. Muskrats (*Ondatra zibethicus*) in treatment wetlands // Ecological Engineering. 2007. V. 29. I. 2. P. 143–153.

Neronov V.M., Khlyap L.A., Bobrov V.V., Warshavsky A.A. Alien species of mammals and their impact on natural ecosystems in the biosphere reserves of Russia // Integrative zoology. 2008. № 3. P. 83–94.

Robertson P. A., Adriaens T., Lambin X., Mill A., Roy S., Shuttleworth C. M., Sutton-Croft M. The Large-Scale Removal of Mammalian Invasive Alien Species in Northern Europe // Pest Management Science. 2016. https://doi.org/10.1002/ps.4224.

Sheng H. Atlas of mammals of China. Zhengzhou: Henan Science and Technoledge Press, 2005. 527 p.

Shenbrot G.I., Krasnov B.R. An Atlas of the Geographic Distribution of the Arvicoline Rodents of the World (Rodentia, Muridae: Arvivolinae). Sofia & Moscow: Pensoft Publishers, 2005. 336 p.

YeongSeok Jo; Derbridge J.J., Baccus J.T. History and current status of invasive nutria and common muskrat in Korea // Wetlands. 2017. V. 37. №2. P. 363–369.

98. *Procyon lotor* (Linnaeus, 1758)

Енот-полоскун / Raccoon

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia; Тип – Хордовые, Chordata; Класс – Млекопитающие, Mammalia; Отряд – Хищные, Carnivora; Семейство – Енотовые, Procyonidae. Вид – Енот-полоскун, *Procyon lotor*.

Основные синонимы. Енот, *Ursus lotor* L., 1758, *Lotor vulgaris* Tiedemann, 1808, *Procyon annulatus* G. Fischer, 1814; *Procyon gloveralleni* Nelson & Goldman, 1930.

Нативный ареал. Северная Америка: листопадные леса от тихоокеанского до атлантического побережья (Kaufmann, 1982).

Современный ареал. Из нативного ареала расселился на север в Канаде и на юг вплоть до Панамского перешейка и, возможно, Колумбии (Timm et al., 2016). Завезен в Японию (CABI, 2018). В Европе впервые выпущен в Германии. В настоящее время встречается еще и в Австрии, Беларуси (р. Припять и ее некоторые притоки), Бельгии, Венгрии, Дании, Лихтенштейне, Люксембурге, Нидерландах, Польше, Словакии, Словении, Франции, Чехии, Швейцарии и на территории бывшей Югославии. Отмечен в Великобритании, Ирландии, Испании, Италии (Canova, Rossi, 2008; GBIF, 2017; CABI, 2018). В Дании, Швеции и Норвегии встречаются ненатурализовавшиеся зверьки – побеги домашних питомцев (Bartoszewicz, 2011). В России – Краснодарский Край, Адыгея, юг Ставрополья и Дагестан (Павлов и др., 1973; Бобров и др., 2008; Туманов, 2009; Хляп и др., 2016). Енот живет также в Азербайджане и Грузии (Туманов, 2009; Кулиев, Аскеров, 2012). Встречается на севере Армении и Ирана (Farashi et al., 2013). Обитал на юге Киргизии: юг Ферганской долины и в урочище Дашман (Янушевич и др., 1972), но нет данных о современном состоянии. Выпуски в Узбекистане не были успешными, также не прижились еноты в Приморском крае России.

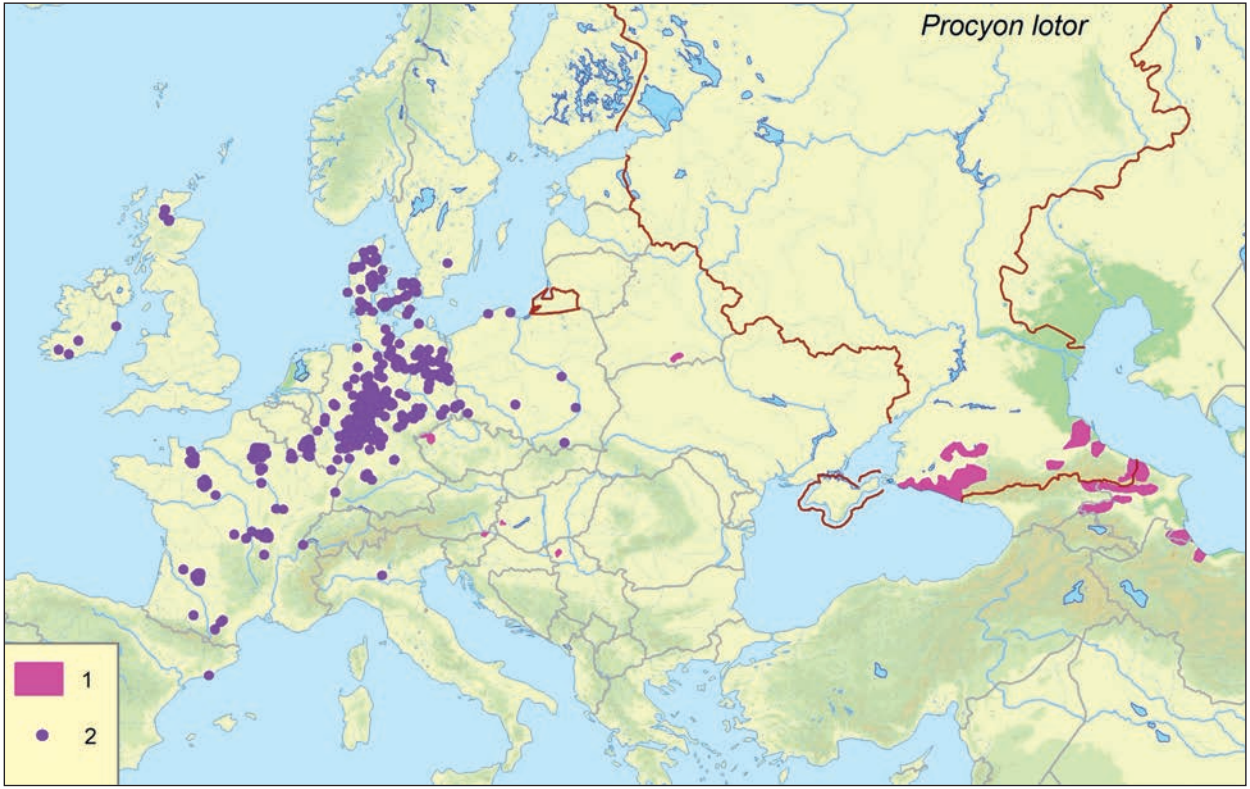


Рис. 98.2. Инвазионная часть ареала *Procyon lotor* в Евразии (без популяций в Японии и Киргизии) 1 – места распространения в России и в других странах (литературные данные); 2 – места находок в Западной Европе по GBIF (doi:10.15468/39omei Accessed via http://www.gbif.org/species/5218786 last modified on 14.02.2017).

Пути и способы инвазии. В Западной Европе преднамеренная интродукция, выпуски из племенных хозяйств (случайная интродукция), побеги домашних питомцев (Lutz, 1996; Leger, 1999;. Bartoszewicz, 2011). В России – преднамеренный выпуск с целью обогащения фауны пушными охотничьими животными, в последние годы – побеги из хозяйств, где разводят енотов для продажи как домашних питомцев, а также выпуск особей, содержавшихся в домашних условиях и надоевших своим хозяевам.

В Европе первые еноты были выпущены на территории Германии: в 1927, 1934 и 1935 гг., звери были взяты из зоопарка. Позже близ Берлина образовалась относительно устойчивая популяция за счет несколько десятков енотов, сбежавших во время Второй мировой войны из звероводческих ферм. Из Германии еноты расселились и были зарегистрированы во Франции (1934 г., дополнительно в 1966 г. выпуск из питомника – Leger, 1999 г.), Нидерландах (1960 г.), Австрии (1974 г.), Швейцарии (1975 г.), Люксембурге (1979 г.) (Bartoszewicz, 2011). В Польше первые регистрации на северо-востоке страны – в 1941 г., на юго-западе (вселение по Одеру) – в 1988 г. (Kopij, 2017), в Югославии – в 1998 г. (Cirovic, Milenkovic, 2003). В Италии – с 1980-х гг., но чаще после 2004 г.; предполагается, что первые появления в Италии – это побеги зверей, т.к. нет условий для самостоятельного преодоления Альп (Mori et al., 2015). В Азербайджан впервые преднамеренно интродуцирован в 1941 г. Отсюда расселяли в разные регионы (Гинеев, 2012), в том числе в Беларусь (впервые в 1954 г.), где к 1965 г. численность енота достигла 1.5 тыс. особей и была разрешена их добыча. В настоящее время он здесь малочислен, и известен из долины р. Припять и на её притоках, преимущественно в Лельчинском р-не Гомельской области (Бурко, Гричик, 2003; Саварин, 2007; Туманов, 2009). На территории России первые выпуски в Приморском крае (1936 г.), где, несмотря на продолжавшиеся до 1958 г. завозы енотов (выпущено 490 особей), звери не прижились (Абрамов, 1961; Бобров и др., 2008). Очаги современного обитания енота в России расположены на Кавказе и в Предкавказье. Они сформировались за счет преднамеренной интродукции из Азербайджана в Краснодарский край, Ставрополье, Кабардино-Балкарию и Дагестан, где с 1950 по 1965 гг. выпущено 324 особи (Павлов и др., 1973). В Кабардино-Балкарии енот не сохранился. В Дагестане 18 енотов из Азербайджана было выпущено в долину р. Самур (Магарамкентский р-н), в 1965 г. 15 самок и 15 самцов из Присулакского заказника (Кизилюртовский р-н) были переселены в Хамаматюртовский заказник (Бабаюртовский р-н), а с 1965 г. была открыта охота на енота-полоскуна (Плакса, Плакса, 2011). В Краснодарском крае енотов выпускали неоднократно, последние документированные выпуски – в 1985 г. в Крымском районе, и в 1987 г. – в

окрестностях города Новороссийск. С начала 2000-х годов в 40 км от г. Краснодара функционирует питомник, специализирующийся на разведении енотов-полоскунов (Питомник …, 2018), откуда, естественно, эти животные могут убегать. Внешне привлекательные, еноты сложны для содержания в качестве домашних питомцев. Не исключено, что многие люди, которые приобретают енотов для таких целей, потом выпускают этих зверей в природу. По статистическим данным МПР Краснодарского края, с 2004 по 2013 гг. численность енота-полоскуна в этом крае увеличилась на 63% и превышает 5090 особей (Кудактин, Быхалова, 2015). Еноты стали обычны в Кавказском регионе России и входят в промысловую фауну. Это один из немногих видов, численность которого возрастает по мере окультуривания угодий (Бобров и др., 2008). В сентябре 2017 г. енота-полоскуна зафиксировала фотоловушка в заповеднике «Калужские засеки» (Литвинова, 2017). Таких случайных зверей, можно ожидать во многих доступных для людей регионах России, но их натурализация в регионах с долгой холодной зимой мало вероятна.

Местообитание. Широколиственные леса с дуплистыми деревьями и кустарниковым подлеском, пойменные и байрачные леса, тростниковые и тростниково-тугайные заросли, влажные местообитания вдоль рек и водоемов, богатые земноводными. На крутых склонах редок. Выходит кормиться в ореховые и плодовые сады, на кукурузные поля (Туманов, 2009). Нередко заходит в населенные пункты, может поселяться в постройках человека.

Особенности биологии. Неспециализированный хищник, который может охотиться на земле, в воде и на деревьях. Зимоспящий, но сон неглубокий. В морозные годы он может длиться 3 месяца. Осенью накапливает жировые запасы. Зимует обычно в дуплах старых деревьев, реже в старых норах барсуков и лисиц, в пустотах среди камней. (Туманов, 2009). Брачный период в феврале-апреле, но может растягиваться до августа. Ведет сумеречный и ночной образ жизни. Всеяден. В рационе обычны беспозвоночные, земноводные и пресмыкающиеся, ягоды, фрукты, орехи. Может ловить мелких грызунов и птиц, лакомиться яйцами. Легко входит в контакт с людьми, отдыхающих у моря, разыскивая пищу на их стоянках. В помете чаще 3–5 детенышей. Распространение енота на большей части России ограничивает долгая холодная зима и сведение лесов со старыми дуплистыми деревьями. В Беларуси у енотов были выявлены аномалии зубной системы и патологии мозгового отдела черепа (Саварин, 2007).

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. При заселении енотами заболоченных угодий они могут наносить ущерб молодняку ондатры. Для взрослых ондатр и водоплавающих птиц еноты опасности не

представляют, т.к. поедают только подранков. На черноморском побережье Кавказа представляет угрозу многим редким и исчезающим видам амфибий: тритон Карелина, тритон Ланца, жаба колхидская, лягушка малоазиатская. Енот уничтожает на нерестилищах от 50% до 100% половозрелых особей тритонов. Он разоряет кладки уникального эндемика Кавказа – средиземноморской черепахи Никольского (*Testudo graeca nikolskii*) и поедает молодых черепах. В рацион енота входит пресноводный краб (*Potamon ibericum*), который по Красному списку МСОП относится к «видам, близким к уязвимым» – NT (Кудактин, Быхалова, 2015). В природных экосистемах Японии – дополнительный фактор снижения численности саламандры, находящейся под угрозой исчезновения. Кроме того, в этой стране стал серьезной проблемой производства сельскохозяйственной продукции, поедая и повреждая на полях кукурузу и арбузы. В пределах нативного ареала (Северная Америка) и инвазионного (Германия) зарегистрировано носительство вируса бешенства (Lutz, 1996). В нативном ареале носители более десятка патогенов, вызывающих, например, заболевание людей лептоспирозом, туляремией, листериозом, энцефалитом (Zeveloff, 2002). Носители аскариды *Baylisascaris procyonis*. В Германии 70-80% обследованных енотов на этого паразита дали положительный результат (Gey, 1998, Hofmann et al., 2002). В западной части Польши около 3% всех енотов также заражены этим паразитом. У енотов обнаружено 6 видов нематод: *Ancylostoma* spp., *Baylisascaris procyonis*, *Strongyloides procyonis*, *Placoconus lotoris*, *Capillariidae*, *Spirocerca lupi* и один вид трематод: *Echinostoma* sp. (Bartoszewicz, 2011). В Азербайджане из 23 видов гельминтов, обнаруженных у енотов, 16 видов (1 трематода, 2 цестоды, 13 нематод) были общими для домашних животных и человека; 17 видов паразитируют среди зверей, 7 видов – среди грызунов, 15 видов – среди собак, 1 вид – среди баранов, коз, верблюдов и лошадей, 3 вида – среди птиц и 8 видов среди людей. К последним относятся *Spirometra erinacei-europei*, *Ancylostoma caninum*, *Uncinaria stenocephala*, *Gongylonema pulchrum*, *Toxocara canis*, которые, попадая в организм человека, вызывают серьезные патологические изменения (Азизова, 2010). Заходя в дома, может причинять разнообразный вред и беспокойство, более ощутимые, чем наносят крысы.

Мех енота высоко ценится. Сам зверь представляет эстетическую ценность, т.к. людям приятно на него смотреть (Boggess, 1994).

Контроль. В нативной части ареала (Америка) считается, что широкомасштабные программы борьбы с енотами могут быть оправданы лишь для предотвращения распространение енотами бешенства. В других случаях применяют локальный специфический контроль для решения возни-

кающих проблем. Вблизи мест, где наличие енотов не желательно, рекомендуется удалить возможный корм и убежища. Положительные результаты дает вылов и охота (Boggess, 1994). В России вопрос регуляции численности енотов разработан слабо. По-видимому, снижения численности можно достичь, увеличив сроки охоты (которая сейчас разрешена только зимой). Проблема ограничения численности енота на территории ООПТ – не решена.

Автор: Хляп Л.А.

Литература

Абрамов В.К. К акклиматизации енота-полоскуна в Приморском крае // Тез. 1-го всесоюзн. совещ. по млекопитающим. М., 1961. С. 12–15.

Азизова А.А. Эколого-фаунистический анализ паразитов енота-полоскуна (*Procyon lotor* L.) по различным зонам Азербайджана // Юг России: экология, развитие. 2010. № 1. С. 86–90.

Бобров В. В., Варшавский А. А., Хляп Л. А. Чужеродные виды млекопитающие в экосистемах России. Ред. Дгебуадзе Ю. Ю., Неронов В. М. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 232 с.

Бурко Л.Д., Гричик В.В. Позвоночные животные Беларуси. Минск: БГУ, 2003. 373 с.

Гинеев А. М. Енот-полоскун (*Procyon lotor* Linnaeus, 1758) в Евразии // Горные экосистемы и их компоненты: Мат-лы IV Междунар. конф., посвящ. 80-летию А.К. Темботова и 80-летию Абхазского гос. ун-та. Нальчик: Изд-во М. и В. Котляровых (ООО «Полиграфсервис и Т»), 2012. С. 55–56.

Кудактин А.Н., Быхалова О.Н. Енот-полоскун *Procyon lotor* в заповеднике «Утриш» – компонент экосистем или адвентивный вид // Устойчивое развитие особо охр. прир. территорий. Т. 2: Сб. статей II Всеросс. Науч.-практич. конф. (2-4 декабря 2015 г., Сочи). Сочи: ГБУ КК «Природный орнит. парк в Имеретинской низменности», Дониздат, 2015. С. 121–127.

Кулиев С. М., Аскеров Э. К. Современное состояние некоторых млекопитающих аридных и семиаридных экосистем Западного Азербайджана // Вестник Пермского университета. Биология. 2012. Вып.3. С. 58–62.

Литвинова Е. Енот-полоскун, фото (электронная публикация) // Портал данных Млекопитающие России // http://zmmu.msu.ru/rusmam/search/?species=328 (проверено 22.06.2018).

Павлов М. П., Корсакова И. Б., Тимофеев В. В., Сафонов В. Г. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР, ч. 1. Киров, 1973. 536 с.

Питомник по разведению енотов-полоскунов (электронный ресурс) // http://www.tvoi-enot.ru/ (проверено 22.06.2018).

Плакса С.А., Плакса Д.С. Обзор состояния популяций диких животных в региональных заказниках Дагестана // Труды государственного природного заповедника «Дагестанский». Вып. 3. /Ред. Джамирзоев Г.С. Махачкала: АЛЕФ, 2010. С. 133–146.

Плакса С.А., Плакса Д.С. Биотехния в охотничьем хозяйстве Дагестана // Проблемы развития АПК региона. Дагестанский ГАУ. 2011. №1 (5). С. 68–77.

Саварин А.А. О причине исчезновения енота полоскуна (*Procyon lotor* L., 1758) в белорусском Полесье (патофизиологический аспект) // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. 2007. №1. С. 365–366.

Туманов И.Л. Редкие хищные млекопитающие России (мелкие и средние виды). СПб: ООО «Бранко», 2009. 448 с.

Хляп Л.А., Альбов С.А., Леонтьева О.А., Быхалова О.Н. Биологические инвазии млекопитающих в ООПТ (на примере Национального парка «Валдайский» и заповедников Приокско-Террасный и «Утриш») // «Природа, наука, туризм в ООПТ». Матлы Международ. юбилейной научн. конференции, посвященной 20-летию Рицинского реликтового национального парка (15-19 октября 2016 г., Гудаута). Гудаута: Рицинский реликтовый национальный парк, 2016. С. 44–51.

Янушевич А.И., Айзин Б.М., Кыдыралиев А.К. и др. Млекопитающие Киргизии. Фрунзе: Илим, 1972. 463 с.

Bartoszewicz M. NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet – *Procyon lotor* // Online Database of the European Network on Invasive Alien Species – NOBANIS. 2011. www.nobanis.org, Date of access x/x/200x.

Boggess E.K. Raccoons *(Procyon lotor*) // The Handbook: Prevention and Control of Wildlife Damage. 1994. 40. P. 101-107. http://digitalcommons.unl.edu/icwdmhandbook/40.

Canova L., Rossi S. First records of the northern raccoon *Procyon lotor* in Italy // Hystrix It. J. Mamm. 2008, 19: 179–182.

Cirovic D., Milenkovic, M. The first record of the free-ranging raccoon (*Procyon lotor* Linnaeus, 1758) in Yugoslavia // Mammalian Biology. 2003. 68. P. 116-117. 10.1078/1616-5047-00070.

Farashi, A., Kaboli M., Karami M. Predicting range expansion of invasive raccoons in northern Iran using ENFA model at two different scales // Ecological Informatics. 2013. 15. P. 96-102. DOI 10.1016/j.ecoinf.2013.01.001.

Gey A. B. Endoparasite fauna of the raccoon (*Procyon lotor*) in Hesse, Germany (In German with English summary). PhD thesis, Justus-Liebieg University Giesen, Germany. 1998. 137 p.

Hohmann U., Voight S., Andreas U. Raccoons take the offensive. A current assessment // Kowarik I., Starfinger U. (ed.) Biologische Invasionen, herausforderung zum Handelsn, Neobiota 1: 2002. P. 191–192.

Kaufmann J. H. Raccoon and allies // Wild mammals of North America Biology, Management and Economics. / Eds. J.A. Chapman and G.A. Feldhammer Baltimore:: The Johns Hopkins University Press, 1982. P. 567–585.

Kopij G. Expansion of alien carnivore and ungulate species in SW Poland // Russ. J. Biol. Invasions. 2017. V. 8 (3). P. 290–299. https://doi.org/10.1134/S2075111717030031.

Leger F. The raccoon in France (Le raton-laveur en France) // Le Bulletin Mensuel de L'Office National de la Chasse. 1999. 241: P. 16–37.

Lutz W. The introduced raccoon *Procyon lotor* population in Germany // Wildlife Biology. 1996. 2. P. 228.

Mori E., Mazza G., Menchetti M., Panzeri M., Gager Ya., Bertolino S., Di Febbraro M. The masked invader strikes again: The conquest of Italy by the Northern raccoon // Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy. 2015. V. 26 (1). P. 47–51. DOI: 10.4404/hystrix-26.1-11035.

Timm, R., Cuaryn, A.D., Reid, F., Helgen, K. & Gonzбlez-Maya, J.F. *Procyon lotor*. The IUCN Red List of Threatened Species. 2016: e. T41686A45216638. http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T41686A45216638.en. (Дата обращения 07.12.2016).

Zeveloff S. I. Raccoons – a natural history. Washington and London: Smithsonian Institution Press. 2002. 200 p.
GBIF, *Procyon lotor* (Linnaeus, 1758) // GBIF Secretariat: GBIF Backbone Taxonomy. (doi:10.15468/39omei Accessed via http://www.gbif.org/species/5218786 last modified on 14.02.2017) (дата обращения 17.04.2017).

99. *Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769)

Серая крыса / Brown Rat

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia; Тип – Хордовые, Chordata; Класс – Млекопитающие, Mammalia; Отряд – Грызуны, Rodentia; Семейство – Мышиные, Muridae; Вид – Серая крыса, *Rattus norvegicus*.

Основные синонимы. Пасюк, норвежская, амбарная или рыжая крыса, Norway rat; House rat; Barn rat; Sewer rat; Gray rat; Wharf rat; Common rat; rat; Norwegian rat; Water rat; *Mus caraco* Pallas, 1779; *Mus decumanus* Pallas, 1779; *Mus surmolottus* Severinus, 1779.

Нативный ареал. Родиной серой крысы считают Великую Китайскую равнину (Северо-восточный Китай), откуда известны самые древние находки, датируемые поздним плейстоценом. К нативному ареалу относят также Юго-Восточное Забайкалье, Приамурье, Приморье (Кучерук, 1990), Японские о-ва. В одной из недавних публикаций родиной серых крыс считается юго-восточная Азия (Zeng et al., 2018).

Современный ареал. В настоящее время инвазионная часть ареала во много раз превышает нативный ареал, охватывая все материки, кроме Антарктиды. Серая крыса с человеком заселила почти всю Европу, включая Шпицберген, Исландию, Британские о-ва и о-ва Средиземного моря. В Азии распространилась по умеренным широтам, на север вдоль крупных рек, встречается на Чукотке. С середины XX в. проникла местами в сухие степи и пустыни. Отсутствует в высокогорьях. Заселила всё тихоокеанское побережье. Вглубь Евразии распространена по равнинам Китая; заселила всё побережье Индийского океана и вглубь материка проникла

Рис. 99.2. Распространение *Rattus norvegicus* в России и на прилежащих территориях (в пределах б. СССР) (по Кучеруку, 1990 с дополнениями). 1 – российская часть нативного ареала (предположительно). Инвазионная часть ареала: 2 – к концу первой половины XX в.; 3 – приращение за вторую половину XX в. 4 – разрозненные места расселения во второй половине XX в.

до предгорий Гималаев; от Персидского залива к побережью Средиземного и Чёрного морей, Закавказье, западное и южное побережье Каспийского моря (на восточном берегу – портовые города). В Северной Америке от севера Аляски встречается по западу материка и широко по умеренным широтам к Атлантическому океану. На остальных материках – небольшие участки по побережьям. Заселяет некоторые о-ва всех океанов. Таким образом, наибольшие площади ареала лежат в Северной Америке и Евразии, исключая малонаселенные людьми холодные районы, пустыни, высокогорья (Кучерук, 1990). Современные молекулярно генетические исследования показали принадлежность европейских крыс к кладе, отличной от крыс из Китая, кроме того, показано, что заселение Америки шло как из Азии, так и из Европы (Puckett et al., 2016), а население крыс Европы формировалось из ближневосточной и африканской клад (Iacucci et al., 2016).

Заселила почти всю Россию, кроме засушливого Прикаспия, северных и центральных районов Сибири. За исключением Забайкалья, Приамурья и Приморья везде в России чужеродна, встречаясь от западных границ до правобережья Оби, кроме центра Кольского п-ова, междуречья Мезени и Печоры, Большеземельской тундры, Ямала, пустынь северо-западного Прикаспия и высокогорий Кавказа. К востоку от Оби распространена по южной части Сибири и Дальнего Востока. На север по Енисею (до его устья) и Лене, по побережью Охотского моря, к р. Колыме и по ней до устья, низовья Яны. Заселяет всю Камчатку, бассейн Анадыря, Чукотку, портовые города Северного Ледовитого океана. На востоке – о-ва Командорские, Курильские, Сахалин (Кучерук, 1990; Бобров и др., 2008).

Распространение в России тесно связано с густотой населенных пунктов, в которых серая крыса охотно селится. Она практически не встречается в районах, где плотность населения ниже 1 чел. на 1 кв. км (Кучерук, 1990). Распространение серой крысы в России в XXI в. изучено недостаточно.

Пути и способы инвазии. Чаще случайная интродукция с транспортными потоками и животноводческими товарами (транспорт). Вместе с человеком преодолела океанические барьеры. Европейскую часть России и юг Западной Сибири заселяла с запада, начиная с XVII в. Серую крысу можно отнести к числу археоинвайдеров, хотя в европейской части России она появилась позже черной крысы и домовой мыши. В середине XX в. максимальные экспансии отмечены на юге Западной Сибири, по Енисею и на северо-востоке Сибири, но расселялась также на юге России (Предкавказье), а также на западе России, где, как например, в Тульской области, вытеснила черную крысу (Кащенко, 1912 (1913); Кучерук, 1988, 1990; Панина,1986; Бобров и др., 2008; Хляп, Варшавский, 2010).

Первое место по значимости в распространении вида занимает водный транспорт, но крысы расселяются и по железной дороге, автотрассам и даже на самолетах. Описано, что натурализация крыс происходит при увеличении грузопотоков и зависит от качества перевозимых грузов и особенностей их хранения. Например, крысы обосновались в Якутске после регулярного завоза туда больших партий комбикормов для вновь построенных крупных животноводческих комплексов, включающих теплые складские помещения (Романова, 1986). Среди факторов, благоприятных для расселения серых крыс по территории России во второй половине XX века, первостепенное значение имели: развитие промышленности и строительство современных городов и поселков, особенно в северных районах, где крысы не могут существовать вне поселений человека. Большую роль играл рост производства сельскохозяйственной продукции и, прежде всего, животноводства. В области животноводства ключевое значение для крыс имеют крупные свиноводческие хозяйства и птицефабрики, которые оптимальны для существования крыс в связи с обилием полноценных кормов и благоприятных условий для размножения. Эти хозяйства везде становились ядрами концентрации крыс, откуда происходило их дальнейшее распространение по окружающей местности (Варшавский и др., 1989; Серая крыса …, 1990). В Заволжской полупустыне, например, серая крыса первоначально появлялась около свиноферм, затем заселяла скотные дворы, загоны и др. (Линдеман и др., 2005). Существование серых крыс во многом лимитирует доступность воды, что особенно актуально для аридных районов. В степях Северо-Западного Прикаспия крысы расселялись по долинам рек и по мере продвижения постепенно обосновывались в расположенных в долинах населенных пунктах (Кузякин, 1951; Варшавский и др., 1986). Скорость такого самостоятельного (активного) расселения крыс невелика. Во второй половине XX века с освоением целинных земель и стремительным ростом поливного земледелия в южных районах появились дополнительные созданные человеком стации переживания крыс и инвазионные коридоры их расселения. Проникновение крыс в новые районы идет вдоль ирригационных каналов и вновь построенных водохранилищ. Изменение хозяйствования в последние 10-летия и отсутствие современных данных об изменении распространения серых крыс затрудняют прогнозирование дальнейшие изменения ареала. Не исключено замедление расселения пасюка и сокращение ареала в северо-восточной его части.

Местообитание. Основное местообитание, которое серые крысы, завезенные в новый регион, как правило, заселяют в первую очередь – это постройки человека. Здесь крысы достигают максимальных показателей численности, и отсюда они нередко выселяются в незастроенные части

населенных пунктов (хотя возможно и обратное). В городах крысы охотнее всего селятся там, где есть для них доступный корм: жилые строения, включая современные многоэтажные здания с мусоропроводами, места общественного питания, объекты производства, хранения и продажи пищевых продуктов. Они могут устраивать норы и вне жилищ, особенно вблизи небольших пунктов общепита, помоек, местах подкормки городских птиц. В сельской местности серые крысы предпочитают жить вблизи скота. Особенно благоприятны свинарники и рисовые поля (Кучерук, 1988; Рыльников, Карасева, 1985; Серая крыса …, 1990; Khlyap et al., 2012). Из других созданных человеком местообитаний укоренению крыс способствуют: рыборазводные пруды, незамерзающие зимой от сброса теплой технической воды водоемы, поля фильтрации около крупных городов, свалки (особенно с пищевыми отходами), места отдыха людей (Серая крыса …, 1990). Показано, что серые крысы вселяются даже в леса, деградировавшие в результате рекреационной нагрузки (Жигарев, 2004). Вдали от человека селится редко, преимущественно по берегам различных водоемов, где в умеренных и южных широтах может жить круглогодично. На севере в естественные биотопы выселяется только летом.

Особенности биологии. Серая крыса довольно крупный влаголюбивый норный грызун родом из теплых широт. Она относится к числу немногих видов млекопитающих, расселившихся практически по всему миру, что, прежде всего, связано с ее способностью жить в среде, созданной человеком. Пасюку позволяют соседствовать с человеком и широко расселяться следующие его биологические особенности. Серые крысы могут преодолевать различные преграды: хорошо лазают, передвигаясь даже по горизонтальной проволоке, могут подниматься по деревьям, вертикальному шесту, шероховатым вертикальным стенам и вьющимся вдоль них растениям, хорошо прыгают (до 1.2 м в длину и около 80 см в высоту), плавают и ныряют. По нашим наблюдениям, крысы пересекали широкие открытые пространства: городские улицы, двухполосное шоссе, пришкольное футбольное поле. Благодаря прекрасным грызущим и роющим способностям, они проделывают отверстия во многих твердых материалах, прогрызая ходы и проникая в разнообразные помещения или полости. Легко осваивают новые пространства. Серые крысы всеядны, хотя способны обходится только одним видом корма. Питание высококонцентрированными кормами и относительно невысокий уровень обмена веществ позволяет им несколько дней голодать и не покидать своего убежища. Крысы способны жить на ограниченной территории (40–50 м^2), но при необходимости перемещаются на 4 км и более. Плодовиты (самка в среднем имеет около 10 эмбрионов) и при благоприятных условиях могут размножаться круглогодично, долго живут. В результа-

те обычен быстрый рост численности популяций, образование стойких поселений в местах случайного завоза и восстановление после истребительных работ. Отличаются высокой эколого-физиологической пластичностью: могут жить как при высоких (+28 – +30 °С), так и при низких температурах (-10 – -12 °С), улучшая порой условия своего обитания строительством гнезда, или скучиваясь с сородичами. Социальны. Легко обучаются, по интеллектуальным способностям лишь немного уступают собакам (Крушинский, 1977; Соколов, Карасева, 1985; Серая крыса …, 1990; Карасева и др., 1999; Котенкова и др., 1999).

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Серая крыса входит в число самых вредных животных. Степень этого вреда оценивают, прежде всего, по отношению к человеку, с которым крыса непосредственно соседствует. Серые крысы участвуют в циркуляции возбудителей более 20 инфекций человека. Из них на территории России наибольшее значение она имеет в очагах таких тяжелых заболеваний, как болезнь Васильева-Вейля (иктерогеморрагический лептоспироз, возбудитель – лептоспиры Icterohaemorrhagiae) и чума (Попов, Тесленко, 1984: Серая крыса …, 1990; Himsworth et al., 2014; Kosoy et al., 2015, Хляп и др., 2016а и др.). В последние годы в Центральном округе России у серых крыс обнаруживали вирус бешенства, антиген хантавирусов, выявлен антиген и антитела к туляремийному микробу, антитела к иерсиниям (*Yersinia enterocolitica* и *Y. pseudotuberculosis*), к лептоспирам различных серогрупп. От крыс из Москвы получен положительный результат на листерии (*L. monocytogenes*) (Хляп и др., 2016б). Одно из опасных последствий современного расселения – проникновение серой крысы в природные очаги чумы и возможное ее включение в функционирование природных очагов с последующим переносом инфекции в жилища человека. Бывает агрессивна и может нападать на человека, кусая его. Как крупный грызун, наносит вред, поедая и загрязняя пищевые продукты и сырье, а в животноводческих помещениях – комбикорм и другой фураж. Повреждает тару, электрические провода и другие элементы инженерных коммуникаций. Наносит вред в рыборазводных прудах (Серая крыса …, 1990).

В естественных экосистемах, благоприятных для серых крыс, может наносить существенный урон. Так, оказавшись в бамбуковых зарослях на о. Итуруп, уничтожила все, что было ей подвластно, и стала единственным грызуном, обитающим на острове (Сурков, 1986). Наносит серьезное отрицательное воздействие на морских птиц, уступая по значимости лишь черной крысе (Jones et al., 2008). Во многих регионах служит причиной сокращения численности другого синантропного грызуна – черной крысы.

Разводят как лабораторное или домашнее животное.

Контроль. Контроль численности крыс (дератизация) имеет многовековую историю разработок и производства средств дератизации и подходов их применения. Существуют специализированные службы борьбы с крысами. Наиболее широко пользуются ядами-антикоагулянтами. Успехи приносят планомерные дератизационные работы, охватывающие обширные территории. Важен также комплексный подход, включающий санитарно-технические мероприятия и ограничение доступа крыс к пище (Тощигин, 1990; Рыльников, 2010).

Автор: Хляп Л.А.

Литература

Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А. Чужеродные виды млекопитающие в экосистемах России / Ред. Дгебуадзе Ю.Ю., Неронов В.М. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 232 с.

Варшавский С.Н., Шилов М.Н., Сурвилло А.В., Попов Н.В., Денисов П.С., Викулина А.Е., Павлов Г.Б. 1986. Расширение ареала и современное состояние серой крысы в северо-западном Прикаспийском очаге чумы // Серая крыса (Экология и распространение). Т. 2. М. С. 32–44.

Варшавский С.Н., Шилов М.Н., Попов Н.В., Сурвилло А.В., Тарасов М.А., Козакевич В.П., Денисов П.С., Варшавский Б.С., Сорокина З.С., Адамян А.О., Голубев П.Д., Коржов П.Н. Современное распространение серой крысы Rattus norvegicus на европейском юго-востоке СССР и задачи противочумной службы // Зоологический журнал. 1989. Т. 68. № 10. С. 85–94.

Жигарев И.А. Мелкие млекопитающие рекреационных и естественных лесов Подмосковья. М.: Прометей, 2004. 232 с.

Карасева Е.В., Телицина А.Ю., Самойлов Б.Л. Млекопитающие Москвы в прошлом и настоящем. М.: Наука, 1999. 245 с.

Кащенко Н.Ф. Крысы и их заместители в Западной Сибири и Туркестане // Ежегодник зоол. музея АН. 1912 (1913). Т. 17. С. 370 – 390.

Котенкова Е.В., Мешкова Н.Н., Шутова М.И. О крысах и мышах. (2-е издание). М.: Эребус, 1999. 184 с.

Крушинский Л.В. Биологические основы рассудочной деятельности. М.: Изд-во МГУ, 1977. 271 с.

Кузякин А.П. История расселения, современное распространение и места обитания пасюка в СССР // Фауна и экология грызунов. Вып. 4. М.: Изд-во Моск. о-ва испыт. Природы, 1951. С. 22–81.

Кучерук В.В. Грызуны – обитатели построек человека и населенных пунктов различных регионов СССР // Общая и региональная териогеография. М.: Наука, 1988. С. 165–237.

Кучерук В.В. Ареал // Серая крыса. Систематика, экология, регуляция численности / отв. ред. Соколов В.Е., Карасева Е.В. М.: Наука, 1990. С. 34–84.

Линдеман Г.В., Абатуров Б.Д., Быков А.В., Лопушков В.А. Динамика населения позвоночных животных Заволжской полупустыни. М.: Наука, 2005. 252 с.

Панина Т.В. Расширение ареала серой крысы в Тульской области и взаимоотношения между серой и черной крысой // Серая крыса (Экология и распространение). Т. 1. М. 1986. С. 178–216.
Попов В.П., Тесленко Е.Б. Чума у серых крыс // Соврем. аспекты профилактики зоонозных инфекций. Иркутск, 1984. Ч. 1. С. 42–44.
Романова Г.А. Экология серой крысы в Якутии // Серая крыса (Экология и распространение). Т. 1. М., 1986. С. 103–113.
Рыльников В. А., Карасева Е. В. Особенности экологии серых крыс на рисовых полях Кубани и меры ограничения их численности // Распространение и экология серой крысы и методы ограничения ее численности. М.: Наука, 1985. С. 71–112.
Рыльников В.А. Серая крыса (*Rattus norvegicus* Berck.). Экологические основы и подходы к управлению численностью / Ред. проф. С.А. Шилова. М.: НЧНОУ Институт пест-менеджмента, 2010. 367 с.
Соколов В. Е., Карасева Е. В. Серая крыса – жизненная форма грызуна-синантропа // Распространение и экология серой крысы и методы ограничения ее численности. М.: Наука, 1985. С. 6–17.
Серая крыса: Систематика. Экология. Регуляция численности / Отв. ред. В.Е. Соколов, Е.В. Карасева. М.: Наука, 1990. 452 с.
Сурков В.С. Некоторые экологические особенности серой крысы Сахалина и Южных Курил // Серая крыса (Экология и распространение). 1986. Т. 1. С. 114–128.
Тощигин Ю.В. История развития контроля численности крыс // Новые материалы по биологии серой крысы. М., 1990. С. 145–153.
Хляп Л.А., Варшавский А.А. Синантропные и агрофильные грызуны как чужеродные млекопитающие // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 3. С. 73–91.
Хляп Л.А., Косой М., Попов В.П., Коссон Ж.-Ф., Моранд С. Крысы рода *Rattus* как хозяева возбудителей природноочаговых инфекций // Медицинская паразитология и паразитарные болезни 2016а. № 1. С. 47–52.
Хляп Л.А., Транквилевский Д.В., Корзиков В.А. Изменение эпидемического значения крыс рода Rattus в результате их инвазий // Актуальные вопросы современной зоологии и экологии животных: мат-лы Всерос. научн. конф., посвящ. 70-летию кафедры «Зоология и экология» Пенз. Гос. ун-та и памяти проф. В.П. Денисова (г. Пенза, 15-18 ноября 2016 г.). Пенза: Изд-во ПГУ, 2016б. С. 104.
Himsworth C.G., Zabek E., Tang P., Parsons K.L., Koehn M., Jardine G.M., Patrick D.M. Bacteria isolated from conspecific bite wounds in Norway and black rats: Implications for rat bite-associated infections in people // Vector Borne and Zoonotic Diseases. 2014. V. 14. № 2. P. 94–100.
Iacucci A., Colangelo P., Gamberi V., Mori E., Esther A., Baert K., Leirs H., Petit T., Ribas Salvador A., Aloise G., Renzi R., Annesi F., Caetiglia R. Reconstructing the phylogeography of an invasive species: Tracing invasion routes of Norway rats (*Rattus norvegicus*) using mtDNA control region // Hystrix Ital. J. Mammol. 2016. V. 27. P. 5.
Jones H.P., Tershy B.R., Zavaleta E.S., Croll D.A., Keitt B.S., Finkelstein M.E., Howald G.R. Severity of the effects of invasive rats on seabirds: a global review // Conserv Biol. 2008. V. 22. № 1. P. 16–26.
Khlyap L., Glass G., Kosoy M. Rodents in urban ecosystems of Russia and the USA. Chapter 1 // Rodents: Habitat, Pathology and Environmental Impact. Ed. Triunveri A., Scalise D. NY: Nova Science Pub Inc., 2012. P. 1–22.

Kosoy M., Khlyap L., Cosson J.-F., Morand S. Aboriginal and Invasive Rats of Genus Rattus as Hosts of Infectious Agents // Vector Borne and Zoonotic Diseases. 2015. V. 15. № 1. P. 3–12.

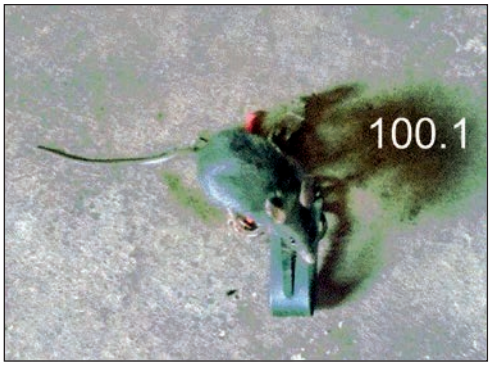
Puckett E.E., Park J., Combs M., Blum M.J., Bryant J.E., Caccone A., Costa F., Deinum E.E., Esther A., Himsworth C.G., Keightley P.D., Ko A., Lundkvist E., McElhinney L.M., Morand S., Robins J., Russell J., Strand T.M., Suarez O., Yon L., Munshi-South J. Global population divergence and admixture of the brown rat (*Rattus norvegicus*) // Proc Biol Sci. 2016 Oct 26; 283(1841). Pii/ 20161762. DOI: 10.1098/rspb.2016.1762.

Zeng L., Ming C., Li Y., Su L.Y., Su Y.H., Otecko N.O., Dalecky A., Donnellan S., Aplin K., Liu X.H., Song Y., Zhang Z.B., Esmailizadeh A., Sohrabi S.S., Nanaei H.A., Liu H.Q., Wang M.S., Atteynine S.A., Rocamora G., Brescia F., Morand S., Irwin D.M., Peng M.S., Yao Y.G., Li H.P., Wu D.D., Zhang Y.P. Out of Southern East Asia of the brown rat revealed by large-scale genome sequencing // Molecular Biology and Evolution. 2018. V. 35. № 1. P. 149–158.

100. *Rattus rattus* (Linnaeus, 1758)

Черная крыса / Black Rat

Систематическое положение. Царство – Животные, Animalia; Тип – Хордовые, Chordata; Класс – Млекопитающие, Mammalia; Отряд – Грызуны, Rodentia; Семейство – Мышиные, Muridae; Вид – Черная крыса, *Rattus rattus.*



Синонимы. Карабельная крыса; чердачная крыса; European House Rat; Ship Rat; Roof Rat; Blue rat; Old English rat; *Mus rattus* Linnaeus, 1758; *Mus alexandrinus* Geoffroy; 1803; *Musculus frugivorus* Rafinesque, 1814; *Rattus domesticus* Fitzinger, 1867; *Mus novaezelandiae* Buller, 1870; *Epimys rattus* Miller, 1913.

Нативный ареал. Индостан (Aplin et al., 2011).

Современный ареал. Инвазионная часть ареала существенно превосходит нативную часть. Вместе с человеком (преимущественно с водным транспортом) расселилась по всем материкам, кроме Антарктиды. Заселила большое число океанических островов, преимущественно в Индийском океане (Кучерук, Лапшов, 1994). Некоторые популяции крыс постоянно живут на морских судах (Литвинов, Карнаухова, 1954; Алексеев и др., 1992). Современные систематики рассматривают черную крысу как комплекс видов (*Rattus rattus* complex), из которых шире других распространена 38-хромосомная форма (*Rattus rattus* s.str.). Современные молекулярно-генетические методы позволили подтвердить ее присутствие в Северной и Южной Америке, в Африке, Австралии, Европе, Азии и на океанических островах (Мадагаскаре, Хоккайдо, юго-востоке Новой Гвинеи, в Новой Зеландии, о-ва юга Тихого океана) (Aplin et al., 2011). На материках распространена не повсеместно – шире в поясах с жарким влажным климатом и по окраинам материков. В России и на сопредельных территориях самые древние поселения (до н.э.) на побережьях Чёрного: Кавказ (Абхазия и Аджария), Крым, – и Азовского морей, а также в устье Дона. С V в., особенно в VIII–IX вв., расселилась в верховья Дона, Днепра и Западной Двины, к северу до Финского залива, на восток в X–XII вв. в бассейн вер-

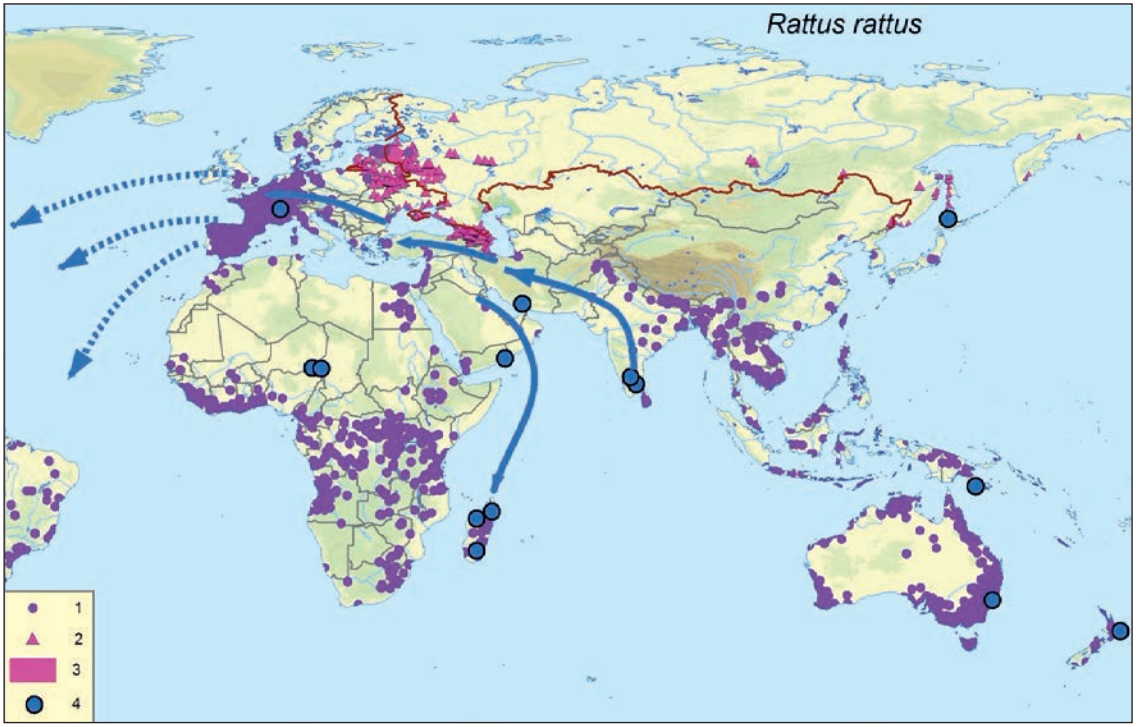


Рис. 100.2. Распространение *Rattus rattus*. s.l. в восточном полушарии и на СЗ Южной Америки. 1 – места находок по GBIF (GBIF Occurrence Download DOI10.15468/dl.buqt6o, 6 March 2017; GBIF Occurrence Download DOI10.15468/dl.w5mkde, 7 March 2017); 2 – разрозненные места находок на территории России и сопредельных государств (Кучерук, 1991; 1994); 3 – области относительного сплошного распространения на СЗ России и в Прибалтике (Кучерук, 1991); 4 – места, где молекулярно генетическими исследованиями доказано обитание *Rattus rattus* s.str. Стрелками показана реконструкция направлений древнего расселения (Aplin et al., 2011).

хней Оки, включая Москву. Обычна в Калининградской области. Локальные находки по Волге (выше Камы и в Астрахани), на западном берегу Каспия, в Архангельске. Заселение Дальнего Востока произошло не раньше конца XIX в. Разреженные поселения в портовых городах юга Приморья, Сахалина и Камчатки, на о-вах Монерон и Шикотан. По железным дорогам проникла (без современной видовой идентификации) в города Приамурья и юга Средней Сибири (до Тайшета) (Кучерук, 1994). С середины XVII в. и в наши дни на большей части Европейской России численность и ареал сокращаются, местами вплоть до полного исчезновения. Отмечена существенная фрагментация ареала. К 2016 г. в европейской части России достоверное обитание черной крысы (*Rattus rattus* s.str.) подтверждено в Калужской области, а молекулярно-генетическими исследованиями еще и в Псковской и Липецкой областях (Хляп, 2016). Встречается в Крыму, по-видимому, обитает в Калининградской области, в морских портах востока России. Сохраняются поселения в Абхазии (Хляп и др., 2017) и в Аджарии.

Пути и способы инвазии. Древняя и современная случайная интродукция. Океанические барьеры преодолевала на морских судах, внутрь континентов в древние времена проникала с водным транспортом, преимущественно по торговым путям. С развитием железнодорожной сети – по железной дороге (Кучерук, 1994), в некоторых регионах распространение идет по автомобильным дорогам (Сенегал) (Lucaccioni et al., 2016). В европейской части России расселилась задолго до появления серой крысы. Один из основных путей расселения по России в древности был торговый путь «из варяг в греки» по рекам: из Чёрного моря в верховья Днепра и волоком в притоки Западной Двины, спускаясь в Балтийское море по Западной Двине или через реки Ловать, Волхов и Неву. Другой водный путь: Азовское море – Дон – Северский Донец или от верховий Дона в Оку (Волжский бассейн). Вдоль водных путей размещались важнейшие города, кроме того, были оборудованы помещения для людей и хранения зерна, конюшни, сеновалы для фуража, что было благоприятно для укоренения черных крыс (Кучерук, 1991). В настоящее время ареал катастрофически сокращается, что связано как с вытеснением черной крысы другим инвазионным видом – серой крысой (Панина, 1986; Miljutin et al., 1991; Калинин, 1995; Хляп, 2016), так и с изменением хозяйствования: замена постоянного сельского населения сезонными (летними) жителями; низкая доля подсобных хозяйств, где круглогодично содержат скот; разрушение жилищ старого типа (малоэтажных бревенчатых построек с чердаками); повышение общего уровня санитарии; доступность средств ограничения численности крыс. В некоторых регионах, например, в Липецкой области в 1970-х

– 1980-х гг. наблюдался общий подъем численности чёрных крыс, их расселение на восток (до г. Грязи) и проникновение в Воронежскую область (до п. Рамонь), как правило, на территории, не занятые серыми крысами (Козлов, 1986; Кучерук, 1991). Не исключено дальнейшее расселение и завоз из тропических стран в портовые города морскими судами. Однако вдали от морей более вероятно сокращение ареала.

Местообитание. Настоящий синантроп (Хляп, Варшавский, 2010, Khlyap et al., 2012). Обитает в населенных пунктах, преимущественно сельских. Охотно заселяет постройки, где содержат скот или птицу. На лето может выселяться в природные местообитания. В Центрально-Лесном заповеднике летом встречали в лесных биотопах до 2 км от жилья (Истомин, 2005). Также в лесу чёрных крыс ловили и на Валдае (Khlyap et al., 2017).

В некоторых заброшенных деревнях оставалась жить в течение 6-10 лет после выселения человека. В теплых влажных регионах (Крым, Абхазия, Аджария, тропический пояс) может жить круглогодично в природных биотопах (Бернштейн, 1959; Калинин, 1995 и др.). Обычна на морских судах.

Особенности биологии. Чёрная крыса – теплолюбивый синантропный грызун, расселившийся вместе с человеком. По способности к лазанию превосходит пасюка, охотно селится на морских судах, за что ее нередко называют корабельной крысой. Связь с кораблями настолько сильна, что на Дальнем Востоке их основное местообитание – морские суда как дальнего, так и каботажного плавания. Во время их стоянки у причалов крысы могут уходить на берег и поселяться в строениях, имеющих постоянную положительную температуру (Костенко, 1976). В прошлом чёрная крыса обитала практически на всех судах, в последние десятилетия заселенность судов уменьшилась. Всеядна. Потребляет растительные и животные корма, но преобладают растительные. По сравнению с серой крысой больше употребляет сочных кормов, фруктов. Плодовита. Может размножаться круглогодично, принося выводки минимально через 27 дней. В выводке в среднем 3–6 особей (Tobin et al., 1994). Все 5 самок, отловленные в сентябре 2015 г. в Заповеднике «Галичья гора», были кормящими и имели 6–12 эмбрионов (Хляп, 2016).

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Основной вред наносит человеку, поедая и загрязняя продукты, в животноводческих помещениях – комбикорм и другой фураж (Stejskal, Aulicky, 2014), на рыбопромысловых судах – рыбу. Повреждает тару, электрические и коммуникативные системы.

Считается самым вредным животным на земле, от которого погибло больше людей, чем от всех войн вместе взятых. Такое мнение сформировалось,

т.к. чёрная крыса входит в число основных носителей чумы, обитающих рядом с человеком. Пандемии чумы в средние века, сопровождавшиеся высокой смертностью людей, по-видимому, были связаны с развитием очагов чумы на многочисленных в то время чёрных крысах. Неоспоримо участие чёрных крыс в распространении связанного с крысами варианта возбудителя чумного микроба (*Yersinia pestis orientalis*) по всем континентам во время третьей пандемии чумы (Drancourt et al., 2004 и др.). Известны случаи заражения людей псевдотуберкулезом при употреблении овощей, загрязненных выделениями чёрных крыс. Принимает участие в циркуляции возбудителей гепатита Е (HEV), лихорадки Ку, бартонеллеза, лептоспирозов (*Ballum* и *Icterohaemorrhagiae*), туляремии, бореллиозов и др. (Himsworth et al., 2015; Kosoy et al., 2015; Хляп и др., 2016; Babolin et al., 2016). Чёрные крысы известны еще как носители возбудителей лимфоцитарного хориоменингита, висцерального лейшманиоза, болезни Чагаса (Дубровский, 1979).

В тропическом поясе наносит вред урожаю многих культурных растений. Расселяясь в природные биотопы островов, очень опасна для птиц, в том числе редких видов (Jones, 2008).

Контроль. Контроль численности обычно осуществляют специализированные дератизационные службы. В России ограничение численности чёрных крыс наиболее актуально на морских судах из-за опасности завоза зараженных крыс из других стран. Разработана система мер, препятствующих сходу крыс на берег. Из ядов чаще применяют антикоагулянты, из которых более чувствительна к дифасинону, и антикоагулянтам II поколения. Иногда отлавливают капканами или живоловками. Разработаны программы для снижения численности чёрных крыс. В свободной продаже имеются средства, предназначенные для использования населением. Наибольший эффект дают регулярные планомерные дератизационные работы и интегральные подходы к ограничению численности и элиминации чёрных крыс (Ogden, Gilbert, 2009). В настоящее время численность чёрных крыс в ряде внетропических регионов очень низка и ставится вопрос не столько о снижении её численности, сколько о сохранении вида.

Автор: Хляп Л.А.

Литература

Алексеев А.Ф., Чирний В.И., Арутюнян Л.С., Дулицкий А.И., Евстафьев И.Л. Крысы на судах заграничного плавания и в портах Азово-Черноморского бассейна // Синантропия грызунов и ограничение их численности. М., 1992. С. 142–150.

Бернштейн А.Д. Некоторые особенности биологии чёрной крысы в Абхазии // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1959. Т. 64. В. 1. С. 5–14.

Дубровский Ю.А. Род *Rattus* Fischer, 1803 – обыкновенные крысы; *Rattus norvegicus* Berkentheut, 1769 – серая крыса (пасюк); *Rattus rattus* Linnaeus, 1758 – чёрная крыса // Медицинская териология. М.: Наука, 1979. С. 222–236.

Истомин А.В. Мелкие млекопитающие в мониторинге лесных экосистем // Методические рекомендации по ведению мониторига на особо охраняемых природных территориях (на примере Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника). М., 2005. С. 65–113.

Калинин А.А. Межвидовые отношения серых и чёрных крыс. М., 1995. 129 с.

Козлов А.Н. Распространение и места обитания серых крыс (*Rattus norvegicus* Berk.) в сравнении с чёрными крысами (*Rattus rattus* L.) в Центрально-Черноземном районе РСФСР // Серая крыса (Экология и распространение). Т. 1. М., 1986. С. 68–82.

Костенко В.А. Закономерности биотопического размещения и распределения грызунов на дальнем Востоке СССР // Наземные млекопитающие Дальнего Востока СССР. Тр. Биолого-почвенного ин-та ДВНЦ АН СССР. Т. 37 (140). Владивосток, 1976. С. 3–62.

Кучерук В.В. Ареал чёрной крысы в СССР. Европейская часть и Кавказ // Бюл. Моск. о-ва исп. природы. Отд. биол. 1991. Т. 96. В. 6. С. 19–30.

Кучерук В.В. Распространение чёрной крысы в России: Сибирь и Дальний Восток // Бюл. Моск. о-ва исп. природы. Отд. биол. 1994. Т. 99. В. 5. С. 33–36.

Кучерук В.В., Лапшов В. А. Океанический ареал чёрной крысы (*Rattus rattus* L.). // Зоологический журнал. 1994. Т. 73. № 8. С. 179–193.

Литвинов Н.И., Карнаухова Н.Г. О видовом составе крыс, населяющих морские суда порта Владивосток // Изв. Иркутск. гос. Противочумн. института Сиб. и Дальн. Востока. 1954. Т. 13. С. 235–137.

Панина Т.В. Расширение ареала серой крысы в Тульской области и взаимоотношения между серой и чёрной крысой. // Серая крыса. Т. 1. М., 1986. С. 178–216.

Хляп Л.А. Современное состояние чёрной крысы в европейской части России // Управление численностью проблемных биологических видов. Мат-лы II Евразийской научно-практической конференции по пест-менеджменту. Москва: НЧНОУ «Институт пест-менеджмента». 2016. С. 93–95.

Хляп Л.А., Баскевич М.И., Богданов А.С., Альбов С.А., Тания И.В., Авидзба В.З. Заметки по видовому разнообразию грызунов Абхазии // «Горные экосистемы и их компоненты», Мат-лы VI Всеросс. конференции с международным участием, посвященной году экологии в России и 100-летию заповедного дела в России. (Нальчик, 11–16 сент. 2017) /под ред. член-корр. РАН Ф.А. Темботовой/. Махачкала: Изд-во АЛЕФ, 2017. С. 185–186.

Хляп Л.А., Варшавский А.А. Синантропные и агрофильные грызуны как чужеродные млекопитающие // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 3. С. 73–91.

Хляп Л.А., Косой М., Попов В.П., Коссон Ж.-Ф., Моранд С. Крысы рода *Rattus* как хозяева возбудителей природноочаговых инфекций // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 2016. № 1. С. 47–52.

Aplin K.P., Suzuki H., Chinen A.A., Chesser R.T., ten Have J. et al. Multiple Geographic Origins of Commensalism and Complex Dispersal History of Black Rats // PLoS ONE 2011. V. 6. № 11. 77 p.

Babolin L.S., Freire de Almeida-Silva MJ, Potenza M.R., Del Fava C., Castro V. et al. Zoonoses associadas à *Rattus rattus* e os impactos das açőes públicas de controle sobre a espécie // Arquivos do Instituto Biológico, [S.l.]. 2016. V. 83. P. 1–7.

Drancourt M., Roux V., Dang L.V., Tran-Hung L., Castex D., Chenal-Francisque V., Ogata H., Fournier P.-E., Crubézy E., Raoult D. Genotyping, Orientalis-like Yersinia pestis, and plague pandemics // Emerg. Infect. Dis. 2004. V. 10. №9. P. 1585–1592.

Himsworth C.G., Kosoy M., Bai Y., Wood H., Dibernardo A., Lindsay R., Bidulka J., Tang P., Jardine C.M., Patrick D.M. An investigation of *Bartonella spp*., *Rickettsia typhi*, and *Seoul hantavirus* in rats (*Rattus* spp.) from an inner-city neighborhood of Vancouver, Canada: Is pathogen presence a reflection of global and local rat population structure? // Vector Borne and Zoonotic Diseases. 2015. V. 15. №1. P. 21–26.

Jones H.P., Tershy B.R., Zavaleta E.S., Croll D.A., Keitt B.S., Finkelstein M.E., Howald G.R. Severity of the effects of invasive rats on seabirds: a global review // Conserv Biol. 2008. V. 22. №1. P. 16–26.

Khlyap L., Glass G., Kosoy M. Rodents in urban ecosystems of Russia and the USA. Chapter 1 // Rodents: Habitat, Pathology and Environmental Impact / Ed. Triunveri A., Scalise D. NY: Nova Science Pub Inc., 2012. P. 1–22.

Khlyap L.A., Shvarts E.A., Baskevich M.I., Nikolaev V.I., Tishkov A.A., Leonteva O.A., Cherepanova E.V., Glazov P.M. Mammals of Valdai Lakeland – 80 Years later // Zoology and Ecology. 2017. P. 83–99.

Kosoy M., Khlyap L., Cosson J.-F., Morand S. Aboriginal and Invasive Rats of Genus Rattus as Hosts of Infectious Agents // Vector Borne and Zoonotic Diseases., 2015. V. 15. № 1. P. 3–12.

Lucaccioni H., Granjon L., Dalecky A., Fossati O., Le Fur J., Duplantier J.-M. et al. From Human Geography to Biological Invasions: The Black Rat Distribution in the Changing Southeastern of Senegal // PLoS ONE. 2016. 11(9): e0163547. doi:10.1371/journal.pone.0163547.

Miljutin A., Maran T., Olman V. Experimental research of the relationships between the black rat, *Rattus rattus*, and the Norway rat, *R. norvegicus* // Folia Theriologica Estonica. 1991. V. 2. P. 18–30.

Ogden J., Gilbert J. Prospects for the eradication of rats from a large inhabited island: community based ecosystem studies on Great Barrier Island, New Zealand // Biological Invasions. 2009. V. 11. № 7. P. 1705–1717.

Stejskal V., Aulický R. Field evidence of roof rat (*Rattus rattus*) faecal contamination of barley grain stored in silos in the Czech Republic // J Pest Sci. 2014. V. 87. P. 117.

Tobin M.E., Koehler A.E., Sugihara R.T. Seasonal patterns of fecundity and diet of roof rats in a Hawaiian macadamia orchard // Wildlife Research. 1994. V. 21. P. 519–529.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для количественного анализа инвазионного процесса на территории России была разработана и применена специальная система преобразования (кодирования) текстовой информации видовых очерков в цифровую. Полученные переменные использованы для анализа таксономического состава ТОП-100, оценки географического положения нативных ареалов ИВ, долей различных векторов инвазии видов, временной динамики и выявления тренда вселения, потенциальной характеристики последствий вселения ИВ в новые для них регионы России. Ключевые характеристики инвазионного процесса были получены на основе анализа количественных и качественных переменных, включающих основные географические коридоры инвазии, векторы инвазии, регионы-доноры, качественную характеристику обилия видов, характеристику инвазионности, воздействие видов на гидроэнергетику, здоровье населения, сельское, лесное, рыбное и охотничье хозяйства и др. Данные по годам вселения различных видов на территорию России позволили выявить динамику инвазионного процесса в водные и наземные экосистемы. Изучение закономерностей инвазионного процесса – необходимое условие для прогнозирования рисков инвазий, разработки мер контроля и смягчения нежелательных последствий, вызванных вселением чужеродных видов.

Выявленный набор переменных, характеризующих инвазионные виды ТОП-100, отражен в проблемно-ориентированной базе данных в среде информационной системы Biosystem office. Информационная система с базой данных позволяет решать набор задач по следующим направлениям: изучение особенностей инвазионного процесса отдельных групп живых организмов; обобщение информации о путях, векторах и регионах инвазий натурализовавшихся на территории России чужеродных видов; использование данных для построения моделей расселения чужеродных видов в экосистемы РФ. Функциональные возможности информационной системы включают: накопление, обработку, представление данных в форме сводной таблицы чужеродных видов крупных регионов, оценка тренда вселения чужеродных видов. Эта база данных в 2017 г. была зарегистрирована в Федеральной службе по интеллектуальной собственности, патентам и товарным знакам. Перечень, включающий 1344 чужеродных вида (Global Register of Introduced and Invasive Species – Russian Federation: DOI: 10.15468/f6joyb), опубликован в международной базе данных GBIF (https://www.gbif.org/dataset/089ede6e-6496-4638-915e-f28f016c2f89).

которой еще не ясны, 43 вида могут существенно менять экосистемы, воздействуя на их структуры, функции и, тем самым, на аборигенные виды.

В настоящее время только для 62 видов из списка ТОП-100 имеются способы борьбы, относящиеся к одному или нескольким основным методам контроля (механическому, химическому или биологическому). Для 38

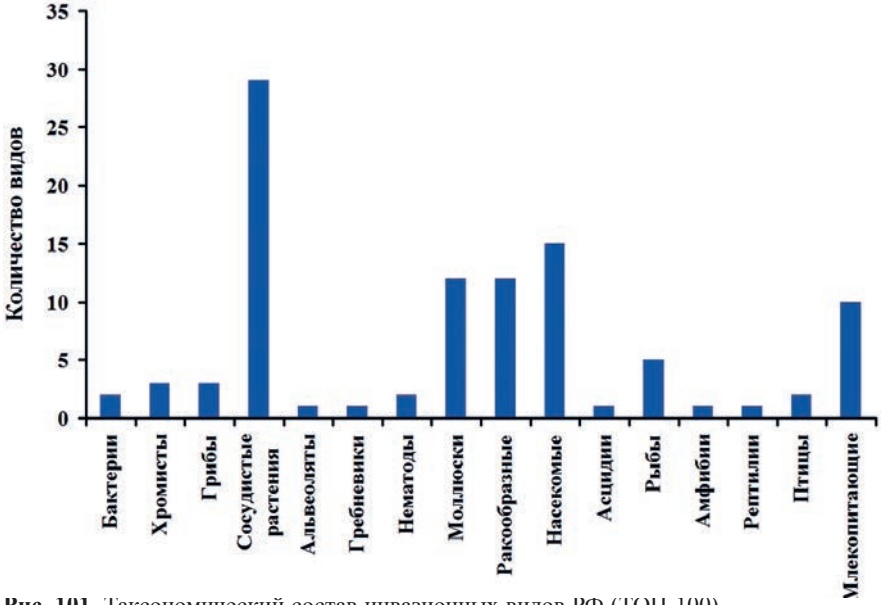


Рис. 101. Таксономический состав инвазионных видов РФ (ТОП-100).

Проведенный анализ самых опасных инвазионных видов организмов в России (ТОП–100) показал, что в их составе преобладают 5 таксономических групп: сосудистые растения – 29 видов, насекомые – 15 видов, моллюски – 12, ракообразные – 12 и млекопитающие – 10 видов (рис. 101). Остальные таксономические группы включают от 1 вида до 5.

Нативные ареалы 74 видов лежат вне России, и у 26 видов они полностью расположены на территории России или заходят на нее (рис. 102).

Нативные ареалы (регионы-доноры) инвазионных видов России располагались на всех материках, кроме Антарктиды, но родина большинства видов-вселенцев (53 вида) – Северная Америка. На втором месте – Восточная Азия, для водных видов – Понто-Каспийский бассейн (рис. 103). Список ТОП-100 также включает виды из Южной Америки, Австралии и Новой Зеландии (рис. 103). Некоторые из инвазионных видов проникли в Россию не напрямую, а через Западную Европу (ступенчатая инвазия). Для 7 видов нативные ареалы не установлены.

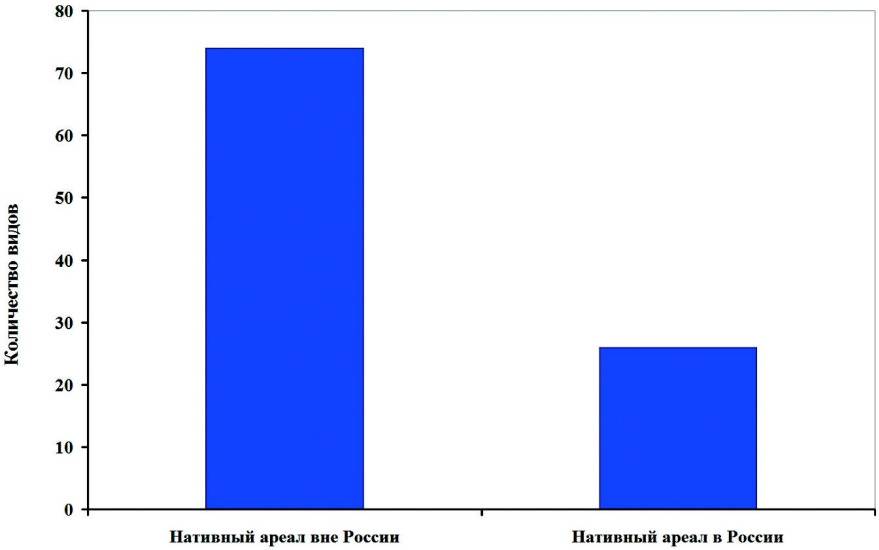


Рис. 102. Соотношение инвазионных видов, не свойственных автохтонной фауне России (левый столбик) и обитавших в России, но натурализовавшихся вдали от нативного ареала (правый столбик).

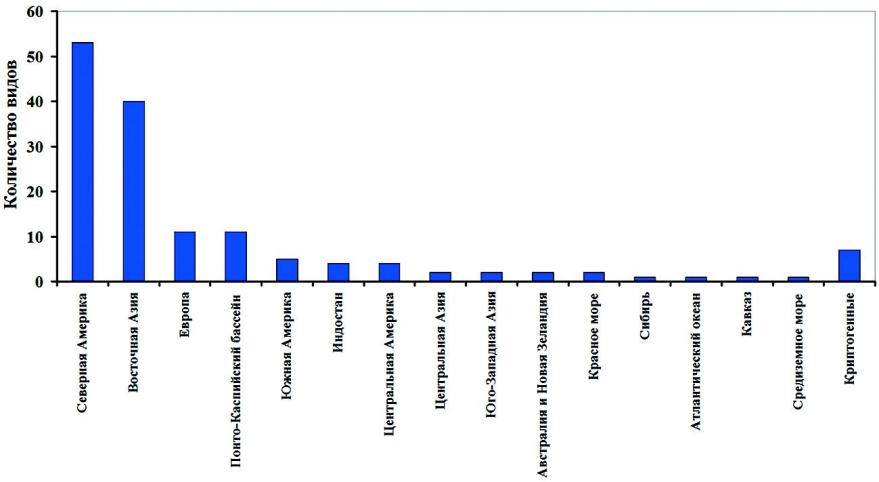


Рис. 103. Происхождение (географическое расположение нативного ареала) инвазионных видов РФ, включенных в ТОП-100.

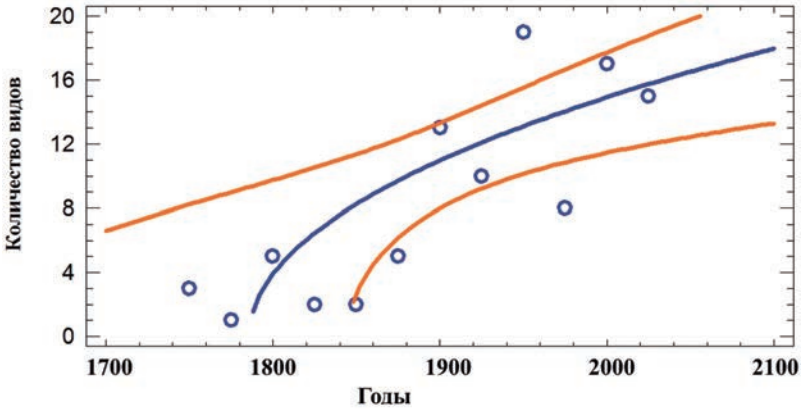


Рис. 104. Динамика количества случаев первых инвазий организмов из списка ТОП-100 в экосистемы России, начиная с 1700 г. и прогноз до 2100 г. (кружки – количество видов, вселившихся за 25-летний период; синяя линия – нелинейный тренд типа Y=SQRT(a + b*SQRT(Годы)); коричневые линии 95% доверительный интервалы линии тренда).

Анализ вселения агрессивных видов различных таксономических групп для исследованного временного интервала показал, что наблюдается положительный нелинейный тренд увеличения количества вселившихся видов от прошлого к настоящему (рис. 104). Причем количество агрессив-

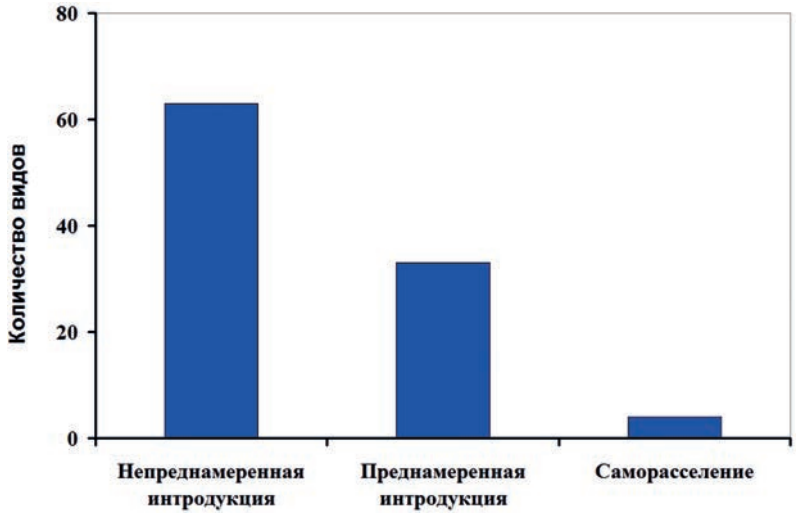


Рис. 105. Основные векторы инвазий видов из списка ТОП-100.

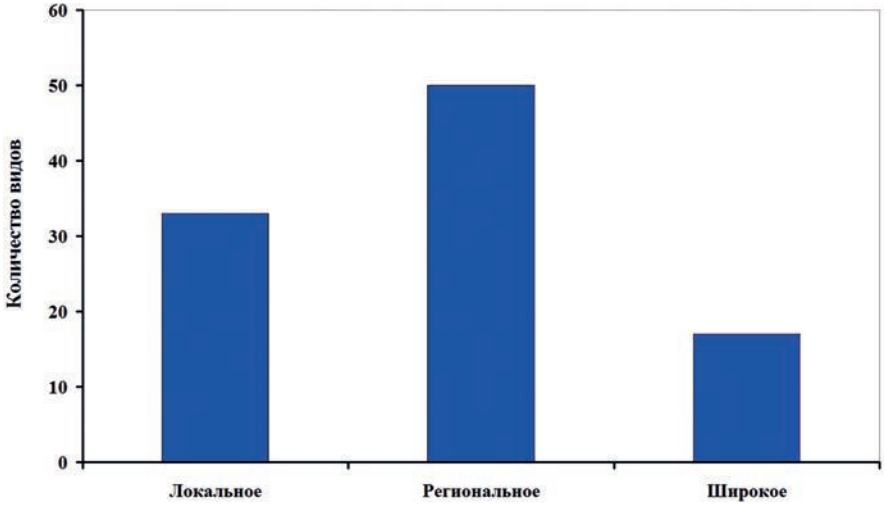


Рис. 106. Характеристика широты области инвазий видов ТОП–100 в России.

ных видов, проникших и расселяющихся в экосистемах России, начало резко расти с начала XX в., а за 1950–2018 гг. (68 лет) составило 59% от видов списка ТОП-100.

Большинство самых опасных инвазионных видов (63%) были интродуцированы в экосистемы России непреднамеренно (случайно), треть (33%) – преднамеренно и у 4% видов преобладало саморасселение (рис. 105).

В списке ТОП-100 преобладают завезенные в Россию: с балластными водами – 22 вида, с культурными растениями – 16, с обрастанием судов – 13, для ландшафтного дизайна – 12, с продуктами сельского хозяйства – 11, с транспортными потоками – 10 видов и др.

Большинство инвазионных видов (50%) из списка ТОП-100 расселились в отдельных регионах России, чуть меньше (33%) встречаются локально, относительно недалеко от мест инвазий. Видов, широко распространившихся по России (17%), почти вдвое меньше (рис. 106), но именно они наносят самый большой ущерб.

Полученные материалы позволили создать каталог инвазионных видов, имеющих наибольшее воздействие на различные аспекты экономики и здоровье населения: оказывают существенное влияние на гидроэнергетику 9 видов, здоровье населения – 35, на сельское хозяйство – 29, лесное – 15, рыбное – 14 и охотничье – 5, на другие аспекты экономики – 28 видов (рис. 107). 17 видов – конкуренты аборигенных видов и/или способны их вытеснять, 5 видов участвуют в процессах гибридизации, последствия

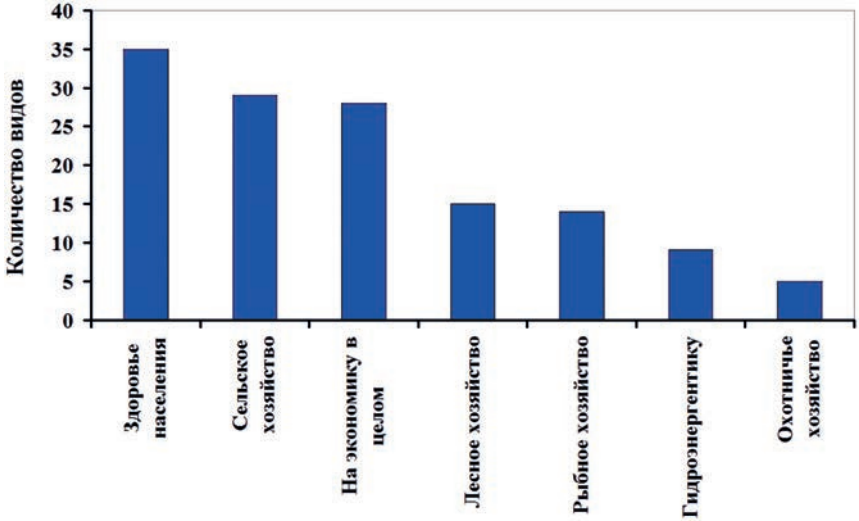


Рис. 107. Воздействие ИВ на экономику и здоровье населения.

которой еще не ясны, 43 вида могут существенно менять экосистемы, воздействуя на их структуры, функции и, тем самым, на аборигенные виды.

В настоящее время только для 62 видов из списка ТОП-100 имеются способы борьбы, относящиеся к одному или нескольким основным методам контроля (механическому, химическому или биологическому). Для 38 видов такие способы не разработаны как в России, так и за рубежом. В России только для 19 видов из 100 ведутся работы, связанные с ограничением их численности и применяются профилактические меры, препятствующие их саморасселению.

Приведенные в монографии сведения можно использовать для оценки риска и прогнозирования опасных инвазий, планирования мероприятий, снижающих воздействие инвазионных видов на экосистемы, биоразнообразие, экономику и здоровье населения как России, так и сопредельных государств.

БЛАГОДАРНОСТИ

Сбор и анализ материала для монографии, а также её издание стали возможными благодаря финансовой поддержке Российского научного фонда: грант № 16-14-10323. В рамках этого же проекта выполнены работы по созданию глобальной и локальной версий базы данных «Чужеродные виды России», первоначальных версий видовых очерков, библиотеки цифровых векторных карт, представленных в монографии. Авторы благодарны международной организации ESRI за предоставление бесплатной лицензии для использования ArcGIS Desktop 10.4.1 в рамках создания базовых карт распространения видов ТОП-100. Информация по растениям (кроме борщевика Сосновского) собрана в рамках государственного задания по теме «Выявление биотических индикаторов устойчивого развития и оптимизации природопользования, создание биогеографических основ территориальной охраны природы» (0148-2018-0014, ИГ РАН), промежуточные карты для большинства сосудистых растений подготовлены при финансировании по проекту 17-05-4120 «Оценка и картографирование изменений состояния Великого Евразийского природного массива как фактора глобальной экологической стабильности и источника экосистемных услуг» (ИГ РАН). Сотрудники Сибирского института физиологии и биохимии растений Сибирского отделения РАН выполнили исследование по *Pectobacterium carotovorum,* частично поддержанное проектом РФФИ № 17-29-05074.

Подписи к фотографиям

Рис. 1.1. *Cylindrospermopsis raciborskii*, Цилиндроспермопсис Раciборского. Фото из: Karadžić et al., 2013.

Рис. 2.1. *Pectobacterium carotovorum*, Пектобактериум каротоворум – возбудитель бактериальной водянки (БВ) древесных растений. Диагностические признаки бактериальной водянки древесных растений на лиственных (A–G) и на хвойных (H–M) породах. Фото авторов очерка – В.В. Черпаков и др. 2017–2018 гг.

(A) Многолетняя трещина ствола с потёками. Хроническая форма БВ – бук восточный, Кавказский биосферный заповедник.

(B) Патологическое ядро БВ звёздчатой формы на торцевом срезе ствола – бук восточный, Кавказский биосферный заповедник.

(C) Трещина ствола с потёками бактериального экссудата – ясень маньчжурский, Приморский край.

(D) Внутреннее развитие патологического ядра БВ в стволе ильмовых пород без участия голландской болезни вязов. Выход газов патологического ядра по радиальным лучам и формирование трещины – берест листоватый (карагач), Западный Кавказ.

(E) Вскрытый волдырь БВ под берестой, мацерированые луб и камбий с бактериальным потёком – берёза бородавчатая, Западный Кавказ.

(F) Мацерация с размочаливанием древесных волокон под воздействием пектолитических ферментов – осина, Западный Кавказ.

(G) Патологическое ядро БВ в стволе с переходом в корневую систему и развитием мокрой гнили с мацерацией ксилемных тканей – берёза бородавчатая, Украина, Черниговская область.

(H-M) Радиальные разрывы стволов хвойных пород в результате выработки газов возбудителем БВ:

(H) Пихта белокорая, Приморский край.

(I) Пихта сибирская, Томская область.

(J) Пихта Нордманна (кавказская), Западный Кавказ.

(K) Ель аянская, Приморский край, плато Нахтахэ.

(L) Пихта сибирская, Южное Прибайкалье.

(M) Кедр сибирский, Южное Прибайкалье.

Рис. 3.1. *Aphanomyces astaci*, Возбудитель афаномикоза. Мицелиальные нити на мембранах *Pacifastacus leniusculus*. Фотограф Théo Duperray, март 2009. CC BY-SA 3.0, https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=9019829.

Рис. 4.1. *Odontella chinensis,* Одонтелла китайская. Фото из http://www.sevin.ru/top100worst/priortargets/Chromista/chinensis.html.

Рис. 5.1. *Pseudo-nitzschia calliantha,* псевдонитшия каллианта. Фото из http://www.sevin.ru/top100worst/priortargets/Chromista/calliantha.html.

Рис. 6.1. Спорангий и зооспоры грибка *Batrachochytrium dendrobatidis.* Изображение при помощи сканирующего электронного микроскопа по Berger et al. (2005) с разрешения © Inter-Research. Фото любезно предоставлено Lee Berger (James Cook University, Australia). Линейка = 10 μm.

Рис. 7.1. *Melampsoridium hiratsukanum*. По: Metla/Erkki Oksanen, by Hantula, Scholler (2013): NOBANIS https://www.nobanis.org/globalassets/speciesinfo/m/melampsoridium-hiratsukanum/ melampsoridium-hiratsukanum.pdf. Date of access 7/7/2018.

Рис. 8.1. *Ophiostoma novo-ulmi,* Офиостома вязовая. Фотографы: Louis Bernier (A): вяз, засохший от поражения голландской болезнью вязов, Dian-Qing Yang (B): колония O. novo-ulmi и Karine Plourde (C): репродуктивная структура с конидиеносцами (https://genome.jgi.doe.gov/Ophnu1/Ophnu1.home.html) (Проверено 11.07.2018)

Рис. 9.1. *Acer negundo,* Клён ясенелистный (A), цветы (B) и плоды (C). Фото Ю.К. Виноградовой. Россия, Московская обл., пойма р. Москва.

Рис. 10.1. *Amaranthus retroflexus,* Ширица запрокинутая. Фото О.В. Морозовой, 6 июля 2013 г. Россия, Воронежская обл., Хреновской бор, обочина дороги.

Рис. 11.1. *Ambrosia artemisiifolia*, Амброзия полыннолистная. Фото Е.А. Стародубцевой, 5 августа 2007 г. Россия, Воронежская область, близ ж.-д. станции Беляево.

Рис. 12.1. *Ambrosia psilostachya,* Амброзия голометельчатая. Фото А. Тульского, 20 августа 2016 г. Россия, Краснодарский край, окрестности г. Крымск, обочина грунтовой дороги (Plantarium, электронный ресурс).

Рис. 13.1. *Ambrosia trifida,* Амброзия трехраздельная. Фото А. Зайцевой, 18 сентября 2011 г. Россия, Владимирская обл., г. Владимир, пустырь на окраине города (Plantarium, электронный ресурс).

Рис. 14.1. *Amelanchier spicata*, Ирга колосистая. Ирга в подлеске сосняка (A). Россия, Ярославская обл., окрестности г. Мышкин. Ирга колосистая: цветы (B) и плоды (C). Россия, Московская обл., Ромашково. Фото Ю.К. Виноградовой. Подлесок из ирги в сосновом лесу (D). Фото О.В. Морозовой, 6 июля 2012 г. Россия, Воронежская обл., Воронежский заповедник.

Рис. 15.1. *Bidens frondosa,* Череда олиственная. Фото О.В. Морозовой, 6 июля 2012 г. Россия, Воронежская обл., Воронежский заповедник, увлажненная западина (A). Лист (B) и соцветие (C). Фото Ю.К. Виноградовой. Россия, Московская обл., Лосиный остров.

Рис. 16.1. *Cyclachaena xanthiifolia,* Циклахена дурнишниколистная. Фото О.В. Морозовой, 16 июля 2013 г. Россия, Воронежская обл., край поля.

Рис. 17.1. *Echinocystis lobata,* Эхиноцистис лопастной. Россия, Московская обл., окрестности г. Звенигород, пойма р. Москвы (A). Эхиноцистис лопастной: цветы (B) и плоды (C) Россия, Московская обл., окрестности г. Звенигород и окрестности г. Углич. Фото Ю.К. Виноградовой.

Рис. 18.1. *Elodea canadensis,* Элодея канадская. Общий вид (A) и цветок (B). Фотограф А.Л. Озеров. Россия, Московская обл., Шаховской р-н, пруд на р. Костинке (окрестности д. Андреевское).

Рис. 19.1. *Epilobium adenocaulon,* Кипрей железистостебельный. Вырубка с кипреем (A, C), растение и его верхняя часть крупным планом (B). Россия, Московская обл., окрестности г. Звенигород. Фото Ю.К. Виноградовой.

Рис. 20.1. *Erigeron annuus,* Мелколепестник однолетний. Заросли мелколепестника (A) и цветы (B) крупным планом, 6 июля 2012 г. Россия, Воронежская обл., Воронежский биосферный заповедник. Залежь с мелколепестником (C), 10 июня 2014 г. Россия, Московская обл., Наро-Фоминский р-н. Фото О.В. Морозовой.

Рис. 21.1. *Erigeron canadensis*, Мелколепестник канадский. Фото Ю.К. Виноградовой. Россия, Московская обл., окрестности г. Звенигород, вырубка.

Рис. 22.1. *Fraxinus pennsylvanica,* Ясень Пенсильванский. Фото И. Михеева, 24 ноября 2013 г. Россия, Ростовская обл., г. Ростов-на-Дону, левый берег Дона (A) (Plantarium, электронный ресурс). Побег (B). Фото О.В. Морозовой, 8 июля 2012 г. Россия, Воронежская обл., лесопосадки.

Рис. 23.1. *Galinsoga parviflora*, Галинзога мелкоцветковая. Заросли галинзоги на газоне (A). Растение (B) и цветки крупным планом (C). Фото Ю.К. Виноградовой. Россия, Приморский край, г. Владивосток.

Рис. 24.1. *Galinsoga quadriradiata*, Галинзога четырехлучевая. Фото Ю.К. Виноградовой, август 2008 г. Россия, Ивановская обл., г. Кинешма.

Рис. 25.1. *Heracleum sosnowskyi,* Борщевик Сосновского. Фотограф А.Л. Озеров, 8 июля 2003 г. Московская обл., Шаховской р-н, СНТ «Природа».

Рис. 26.1. *Hordeum jubatum*, Ячмень гривастый. Цветущее растение. Фото А. Белехова, 1 августа 2015 г. Россия, Республика Татарстан, г. Набережные Челны, окрестности железнодорожного вокзала, близ путей (Plantarium, электронный ресурс).

Рис. 27.1. *Impatiens glandulifera*, Недотрога железконосная: заросли вдоль речки (A); цветущее растение (B). Фото Ю.К. Виноградовой. Россия, Калужская обл. Верхняя часть растения (C). Фото О.В. Морозовой, 13 августа 2013 г. Россия, Тверская обл., у оз. Селигер.

Рис. 28.1. *Impatiens parviflora,* Недотрога мелкоцветковая под пологом леса (A). Россия, Московская область. Растение крупным планом (B, C). Фото Ю.К. Виноградовой.

Рис. 29.1. *Lupinus polyphullus*, Люпин многолистный. Одновидовые заросли (A). Фото Н.М. Решетниковой. Россия, Смоленская область. Цветы (B) и плоды (C). Фото Ю.К. Виноградовой. Россия, Московская обл., Одинцовский р-н, близ Ромашково.

Рис. 30.1. *Oenothera biennis,* Ослинник двулетний: цветущее растение. Фото Ю.К. Виноградовой. Россия, Калужская обл.

Рис. 31.1. *Parthenocissus vitacea,* Девичий виноград виноградный. Фото О.В. Морозовой. Россия, Воронежская обл., Хреновской бор, дубовый лес.

Рис. 32.1. *R.* × *bohemica,* Рейнутрия богемская (A). Молодые растения (B), соцветие (C). Россия, Московская область. Фото Ю.К. Виноградовой.

Рис. 33.1. *Rosa rugosa,* Шиповник морщинистый: заросли на морском побережье (A). Россия. Цветки (B, C) и плоды(D). Фото Ю.К. Виноградовой.

Рис. 34.1. *Solidago canadensi*s, Золотарник канадский (A). Растение крупным планом (B) и корневая система золотарника (C). Россия, Калужская обл. Фото Ю.К. Виноградовой.

Рис. 35.1. *Solidago gigantea*, Золотарник гигантский (A). Соцветие (B) и корневая система (C) крупным планом. Фото Ю.К. Виноградовой. Россия, Московская обл. Фото Ю.К. Виноградовой.

Рис. 36.1. *Symphyotrichum* × *salignum,* Американская астра ивовая. Фото Е.А. Стародубцевой, 6 сентября 2006 г. Россия, Воронежская обл., Воронежский заповедник, кв. 539.

Рис. 37.1. *Xanthoxalis stricta,* Желтокислица прямостебельная. Фото О.В. Морозовой, 6 июля 2012. Россия, Воронежская обл., Воронежский биосферный заповедник, обочина лесной дороги.

Рис. 38.1. *Prorocentrum minimum,* Жгутиконосцы–динофлагелляты. Живые клетки в культуре, шкала 10 мкм (A). Фото М.А. Бердиевой. Клетка в сканирующем электронном микроскопе (B). Фото M.A. Faust; http://www.vieraslajit.fi/lajit/MX.52909/show. Электронограмма, шкала 2 мкм (C) и схема строения клетки (D) по: Бердиева и др. (2016).

Рис. 39.1. *Mnemiopsis leidyi,* Мнемиопсис. Фото Т.А. Шигановой.

Рис. 40.1. Половая бурса самца *Ashworthius sidemi*. Фото Д.Н. Кузнецова (2018).

Рис. 41.1. *Globodera rostochiensis,* Золотистая картофельная нематода. Самки (1536×1021) (A). Фото Theirry Vrain, Agriculture and Agri-food Canada; самки и цисты на корнях картофеля (B). Фото Ulrich Zunke, University of Hamburg, Bugwood.org. www.forestryimages.org.

Рис. 42.1. *Anadara kagoshimensis,* Анадара. Севастополь. По Солдатову, Андреенко, (2008).

Рис. 43.1. *Arcuatula senhousia*, Азиатская мидия. Фото из Encyclopedia of Life (EOL) – http://eol.org/pages/396005/overview.

Рис. 44.1. *Corbicula fluminea*, Восточная корбикула. Фото из Encyclopedia of Life (EOL) – http://eol.org/pages/395903/overview.

Рис. 45.1. *Dreissena bugensis*, Бугская дрейссена. Фото из Encyclopedia of Life (EOL) http://eol.org/pages/398968/overview.

Рис. 46.1. *Dreissena polymorpha*, Речная дрейссена. Фото из Encyclopedia of Life (EOL) http://eol.org/pages/493165/overview.

Рис. 47.1. *Lithoglyphus naticoides*, Гравийная улитка. Фото А.А. Гусева, река Неман, Калининградская обл.

Рис. 48.1. *Magallana gigas,* Тихоокеанская устрица. Фото из Encyclopedia of Life (EOL) https://media.eol.org/content/2012/05/23/10/66612_580_360.jpg.

Рис. 49.1. *Mytilopsis leucophaeata,* Ложная мидия. Внешний вид друзы (A), отдельных раковин (B) и основного диагностического признака – апофизы (зубовидного отростка на внутренней стороне раковины, отсутствующей у других представителей семейства – дрейссен) (C). Фото Орловой М.И., сентябрь 2014 г.

Рис. 50.1. *Potamopyrgus antipodarum*, Новозеландская улитка. Фото из Encyclopedia of Life (EOL) http://eol.org/pages/586334/overview

Рис. 51.1. *Rangia cuneata*, Атлантическая рангия. Фото А.А. Гусева, Вислинский залив

Рис. 52.1. *Rapana venosa*, Венозная рапана. Фото из http://www.sevin.ru/top100worst/priortargets/Mollusca/venosa.gif

Рис. 53.1. *Teredo navalis*, Шашень. Фото из http://www.sevin.ru/Top100worst/priortargets/Mollusca/navalis.gif

Рис. 54.1. *Acartia tonsa,* самка. Фото А.Д. Губановой.

Рис. 55.1. *Amphibalanus improvisus*, Морской желудь. Фото из https://www.gbif.org/occurrence/gallery?taxon_key=6467647).

Рис. 56.1. *Cercopagis pengoi*, Церкопагис Пенго: самка с тремя каудальными коготками (A); самка с двумя покоящимися яйцами в выводковой камере (B); самец (C); самка с эмбрионами в выводковой камере (D); ювенильная особь на стадии I (E). По Telesh, Heerkloss (2004). A, D-E, фото И.В. Телеш; шкала: мкм; B, C, по Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987, с изменениями.

Рис. 57.1. *Dikerogammarus villosus*. Креветка-убийца. Фото из WoRMS http://images.marinespecies.org/resized/74304_dikerogammarus-villosus.jpg

Рис. 58.1. *Eriocheir sinensis*, Китайский мохнаторукий краб. Фото из Encyclopedia of Life (EOL) https://media.eol.org/content/2012/05/23/12/97604_580_360.jpg

Рис. 59.1. *Gammarus tigrinus,* Тигровый гаммарус Фото из Encyclopedia of Life (EOL) http://eol.org/pages/1023333/overview.

Рис. 60.1. *Monocorophium acherusicum.* Длина 1,5 мм, бухта Большой Камень, Уссурийский залив, Залив Петра Великого, Японское море, 2017 г. Фото: А.А. Гусева.

Рис. 61.1. *Oithona davisae,* самка. Фото А.Д. Губановой.

Рис. 62.1. *Paralithodes camtschaticus,* Камчатский краб. Фото из https://www.gbif.org/species/2224359.

Рис. 63.1. *Platorchestia platensis*, Пляжная блоха. Фото Larry West, https://www.britannica.com/animal/common-sand-flea (обращение 8.09.2018).

Рис. 64.1. *Pontogammarus robustoides*, Понтогаммарус выносливый. Фото из CABI (E.A. Kurashov, 2006) https://www.cabi.org/isc/datasheet/119602.

Рис. 65.1. *Rhithropanopeus harrisii,* Краб Харриса. По A. Anker/Aquatic Invasions; https://www.cabi.org/portfolio/compendia/medium/10392.img.

Рис. 66.1. *Aedes albopictus*, Азиатский тигровый комар. Фото из http://www.sevin.ru/top100worst/priortargets/Insects/albopictus.html.

Рис. 67.1. *Agrilus planipennis,* Ясеневая изумрудная узкотелая златка. Фото из http://www.sevin.ru/top100worst/priortargets/Insects/planipennis.html.

Рис. 68.1. *Aproceros leucopoda*, Ильмовый пилильщик-зигзаг. По: А.Г. Блюммер (2015).

Рис. 69.1. *Cameraria ohridella*, Каштановая минирующая моль. Фото А.Л. Озерова, 10 мая 2018 г., Москва; 20 июля 2018 г., Московская обл., п. Шаховская.

Рис. 70.1. *Corythucha ciliata*, Клоп-кружевница платановый. Фото из http://www.sevin.ru/top100worst/priortargets/Insects/ciliata.html.

Рис. 71.1. *Cydalima perspectalis*, Самшитовая огнёвка. Фото повреждений: Л.А. Хляп, октябрь 2016 г., Ущелье р. Бзыпь; огнёвка http://krasnodar.rcfh.ru/25_12_2014_3f359.html).

Рис. 72.1. *Diabrotica virgifera virgifera*, Западный кукурузный жук. Фото из http://www.sevin.ru/top100worst/priortargets/Insects/virgifera.html.

Рис. 73.1. *Quadraspidiotus perniciosus*, Калифорнийская щитовка. Фото А.Л. Озерова, 14 августа 2018 г., Московская обл., п. Шаховская.

Рис. 74.1. *Harmonia axyridis*, Гармония изменчивая или божья коровка-арлекин. Фото Н.А. Озеровой, 16 июня 2004 г., Москва, Измайловский парк.

Рис. 75.1. *Hyphantria cunea*, Американская белая бабочка. Фото из http://www.sevin.ru/Top100Worst/priortargets/Insects/cunea.html.

Рис. 76.1. *Leptinotarsa decemlineata*, Колорадский жук. Фото из http://www.sevin.ru/top100worst/priortargets/Insects/decemlineata.html.

Рис. 77.1. *Phthorimaea operculella*, Картофельная моль. По: Шутова, 1970.

Рис. 78.1. *Phyllonorycter issikii*, Липовая моль-пестрянка. Фото из http://www.sevin.ru/Top100Worst/priortargets/Insects/issikii.html.

Рис. 79.1. *Polygraphus proximus*, Уссурийский полиграф. По: Кривец С.А. и др., 2015.

Рис. 80.1. *Viteus vitifoliae*, Филлоксера. Фото из http://www.sevin.ru/top100worst/priortargets/Insects/vitifoliae.html.

Рис. 81.1. *Molgula manhattensis*, Асцидия. Фото из Encyclopedia of Life (EOL) http://eol.org/data_objects/17747494.

Рис. 82.1. *Carassius auratus* complex, Серебряный карась. Типичная окраска (А). Фотограф А.Н. Решетников, 3 сентября 2016 г., оз. Киово, Московская обл., Россия; разнообразие окраски (Б). Фотограф Д.А. Вехов, 28 октября 2018 г., г. Волгоград, Россия.

Рис. 83.1. *Gambusia holbrooki*, Гамбузия хольбрукская (самка). Фотограф А.Н. Решетников, 2018 г., бассейн р. Анапка, г. Анапа, Краснодарский край, Россия.

Рис. 84.1. *Lepomis gibbosus*, Солнечный окунь. Рис.: Wikimedia Commons: artwork by Raver Duane Jr., U.S. Fish and Wildlife Service, https://www.cabi.org/ISC/datasheet/77080

Рис. 85.1. *Perccottus glenii*, Ротан. Фотограф А.Н. Решетников, сельский пруд, Рузский район, Московская обл., Россия.

Рис. 86.1. *Pseudorasbora parva*, Амурский чебачок. Фотограф Д.А. Вехов, 22 апреля 2010 г., Цимлянское водохранилище, Россия.

Рис. 87.1. *Pelophylax ridibundus*, Озерная лягушка. Фото – Charles James Sharp, 30 мая 2016 г. (CC BY-SA 4.0) https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Marsh_frog_ (Pelophylax_ridibundus).jpg.

Рис. 88.1. *Trachemys scripta*: А – молодая особь красноухой черепахи (*T. s. elegans*). Фотограф James Harding (CC BYNC-ND 3.0) https://animaldiversity.org/collections/contributors/james_harding/pcd3912_006; В – *T. scripta* в городском парке г. Афины, Греция. Фотограф: А.Н. Решетников, 2018 г.

Рис. 89.1. *Branta canadensis*, Канадская казарка. Фотограф А.Л. Мищенко, 13 октября 2007, Великобритания, Норидж (А); фотограф Colin Ryall, 20 июля 2006, Великобритания, Саут-Дербишир, https://www.cabi.org/isc/datasheet/91754 (В).

Рис. 90.1. *Phasianus colchicus*, Фазан. Фотограф А.Л. Мищенко, 18 апреля 2011, Нидерланды, Вагенинген.

Рис. 91.1. *Apodemus agrarius*, Полевая мышь. Фотограф С.Е. Черенков, май 2004 г., Московская обл.

Рис. 92.1. *Canis familiaris*, Домашняя собака бродячая. Фотограф С.А. Альбов, февраль, 2010 г., Московская обл. Приокско-Террасный заповедник.

Рис. 93.1. *Castor canadensis*, Канадский бобр. Фотограф Ches Smith, 6 января 2018, США, Алабама (CC BY-NC), https://www.inaturalist.org/photos/14196374

Рис. 94.1. *Mus musculus*, Домовая мышь. Фотограф С.Е. Черенков, апрель 2005 г., Астраханская обл..

Рис. 95.1. *Neovison vison*, Американская норка. Фотограф Jeff Skrentny, 4 ноября 2015 г., США, Чикаго. (CC BY-NC) https://www.inaturalist.org/observations/4646976.
Рис. 96.1. *Nyctereutes procyonoides*, Енотовидная собака. Фотограф Н.Н. Ходырев, 24 апреля 2012 г., заповедник Нургуш, *https://nurgush.org/tag/enotovidnaya-sobaka.*
Рис. 97.1. *Ondatra zibethicus*, Ондатра. Фотограф Kent C. Jensen, 17 ноября 2017 г., США, Южная Дакота, (CC BY-NC) https://www.inaturalist.org/photos/11879816.
Рис. 98.1. *Procyon lotor*, Енот-полоскун. Фотограф Т.А. Коровкин, 2017, Канада.
Рис. 99.1. *Rattus norvegicus*, Серая крыса. Фотограф Elisabetta Sbrega, 8 ноября 2017 г. Италия, Рим. (CC BY-NC) https://www.inaturalist.org/observations/8733367.
Рис. 100.1. *Rattus rattus*, Чёрная крыса. Фотограф Л.А. Хляп, октябрь 2016 г.; Долина р. Бзыпь. Абхазия.

СПИСОК АВТОРОВ

Башинский Иван Викторович – Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 119071, Москва, Ленинский пр. 33; e-mail: ivbash@mail.ru

Березина Надежда Александровна – Зоологический институт РАН, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб. 1, e-mail: na-berezina@rambler.ru

Бобров Владимир Владимирович – Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 119071, Москва, Ленинский пр. 33; e-mail: vladimir.v.bobrov@gmail.com

Варшавский Александр Андреевич – Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 119071, Москва, Ленинский пр. 33; e-mail: angmar1@yandex.ru

Вехов Дмитрий Алексеевич – Азовский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства, 344002, Ростов-на-Дону, ул. Береговая, 21в, e-mail: vekhovda@yandex.ru

Виноградова Юлия Константиновна – Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина, 127276, Москва, Ботаническая ул., дом 4, e-mail: gbsad@mail.ru

Воронин Виктор Иванович – Сибирский институт физиологии и биохимии растений Сибирского отделения РАН; 664033, Иркутск, ул. Лермонтова 132; e-mail: bioin@sifibr.irk.ru

Гололобова Мария Александровна – Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, 119991, Москва, ул. Ленинские горы, д.1, e-mail: gololobovama@mail.ru

Губанова Александра Дмитриевна – Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН, 299011, Севастополь, Проспект Нахимова 2, e-mail: adgubanova@gmail.com

Гусев Андрей Александрович – Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, 236022, Калининград, ул. Дм. Донского д. 5; Калининградский Государственный Технический Университет, 236022, Калининград, Советский проспект д. 1, e-mail: andgus@rambler.ru

Гусева Дарья Олеговна – Калининградский Государственный Технический Университет, 236022, Калининград, Советский проспект д. 1, e-mail: darialakom@rambler.ru

Дгебуадзе Полина Юрьевна – Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 119071, Москва, Ленинский пр. 33, e-mail: p.dgebuadze@gmail.com

Дгебуадзе Юрий Юлианович – Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 119071, Москва, Ленинский пр. 33, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, 119991, Москва, Ленинские горы, д.1, e-mail: yudgeb@gmail.com

Дергунова Наталья Николаевна – Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 119071, Москва, Ленинский пр. 33, nndergunova@gmail.com

Загородняя Юлия Анатольевна – Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН, 299011, Севастополь, 2, пр. Нахимова, e-mail: artamant@ya.ru

Залота Анна Константиновна – Институт океанологии имени П.П. Ширшова РАН, 117218, Москва, Нахимовский пр., 36, e-mail: azalota@gmail.com

Звягинцев Александр Юрьевич – Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского Дальневосточного отделения РАН, 690041, Владивосток, ул. Пальчевского, 17, e-mail: ayzvyagin@gmail.com

Зиброва Марина Григорьевна – Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 119071, Москва, Ленинский пр. 33, e-mail: zibrova-marina@rambler.ru

Зиновьева Светлана Васильевна – Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 119071, Москва, Ленинский пр. 33, e-mail: zinovievas@mail.ru

Карабанов Дмитрий Павлович – Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 152742, Борок, Ярославская область, e-mail: dk@ibiw.yaroslavl.ru

Корнева Людмила Генриховна – Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 152742, Россия, Борок, Ярославская область, e-mail: korneva@ibiw.yaroslavl.ru
Косьян Алиса Рубеновна – Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 119071, Москва, Ленинский пр. 33; e-mail: kosalisa@rambler.ru
Кривошеина Марина Геннадьевна – Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 119071, Москва, Ленинский пр. 33, e-mail: kriv2260@rambler.ru
Кузнецов Дмитрий Николаевич – Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 119071, Москва, Ленинский пр. 33, e-mail: dkuznetsov@mail.ru
Куранова Валентина Николаевна – Национальный исследовательский Томский государственный университет, 643050, Томск, пр. Ленина, 36, 126 ауд., e-mail: kuranova49@mail.ru
Мищенко Александр Леонидович – Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 119071, Москва, Ленинский пр. 33, e-mail: almovs@mail.ru
Морозова Ольга Васильевна – Институт географии РАН, 119017, Москва, Старомонетный переулок, дом 29, e-mail: olvasmor@mail.ru
Морозова Татьяна Иннокентьевна – Сибирский институт физиологии и биохимии растений Сибирского отделения РАН; 664033, Иркутск, ул. Лермонтова 132; Иркутская межобластная ветеринарная лаборатория, 664005 Иркутск, ул. Боткина, 4; e-mail: ti.morozova@mail.ru
Неймарк Леонид Александрович – Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 119071, Москва, Ленинский пр. 33, e-mail: leonid.neymark@gmail.com
Озерова Надежда Андреевна – Институт истории естествознания и техники имени С.И. Вавилова РАН,125315, Москва, Балтийская улица, дом 14, e-mail: ozerovanad@yandex.ru
Омельченко Андрей Владимирович – Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 119071, Москва, Ленинский пр. 33, e-mail: omi@bk.ru
Орлова Марина Ивановна – Зоологический институт РАН, 199034, С.-Петербург, Университетская наб., 1, e-mail: marina.orlova2012@gmail.com
Осипов Федор Алексеевич – Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 119071, Москва, Ленинский пр. 33, e-mail: osipov_feodor@mail.ru
Осколков Владимир Александрович – Сибирский институт физиологии и биохимии растений Сибирского отделения РАН; 664033, Иркутск, ул. Лермонтова 132; e-mail: vosk@sifibr.irk.ru
Петросян Варос Гарегинович – Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 119071, Москва, Ленинский пр. 33; e-mail:petrosyan@sevin.ru
Ревков Николай Константинович – Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН, 299011, Севастополь, проспект Нахимова 2, email: nrevkov@yandex.ru
Решетников Андрей Николаевич – Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 119071, Москва, Ленинский пр. 33; e-mail: anreshetnikov@yandex.ru
Рожнов Вячеслав Владимирович – Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 119071, Москва, Ленинский пр. 33; e-mail: ipeedirector@yandex.ru; rozhnov.v@gmail.com
Скарлато Сергей Орестович – Институт цитологии РАН, 194064, С.-Петербург, Тихорецкий проспект 4, e-mail: sergei.skarlato@mail.ru
Солдатов Александр Александрович – Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН, 299011, Севастополь, проспект Нахимова 2, e-mail: alekssoldatov@ yandex.ru
Сотская Мария Николаевна – Московский государственный психолого-педагогический университет, 127051, Москва, ул. Сретенка, 29; e-mail: belayastaya2009 @yandex.ru

Телеш Ирина Викторовна – Зоологический институт РАН, 199034, С.-Петербург, Университетская наб., 1, E-mail: Irena.Telesh@zin.ru
Фенёва Ирина Юрьевна – Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 119071, Москва, Ленинский пр. 33, e-mail: feniova@mail.ru
Финенко Галина Аркадьевна – Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН, 299011, Севастополь, Проспект Нахимова 2, e-mail: gfinenko@gmail.com
Хляп Людмила Айзиковна – Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 119071, Москва, Ленинский пр. 33, e-mail: khlyap@mail.ru
Черпаков Владимир Владимирович – Академия маркетинга и социально-информационных технологий; 350010, Краснодар, Зиповская, 8, корп.2; e-mail vcherpakoff@mail.ru
Шиганова Тамара Александровна – Институт океанологии имени П.П. Ширшова РАН, Москва, 117218, Нахимовский пр., 36, e-mail: shiganov@ocean.ru

Научное издание

Утверждено к печати Учёным советом ИПЭЭ РАН

Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100)

Ред. Дгебуадзе Ю.Ю., Петросян В.Г., Хляп Л.А.

М.: Т-во научных изданий КМК, 2018. 688 с.

Отпечатано в типографии “Галлея-Принт”
Москва, 5-я Кабельная-2Б.
Подписанок к печати 30.11.2018. Тираж 500 экз.