

УДК: 632.76

ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИНВАЗИОННОГО ПРОЦЕССА У ЖЕСТКОКРЫЛЫХ (COLEOPTERA) ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2016 Орлова-Беньковская М.Я.

ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Москва 119071, Ленинский пр., 33.
e-mail: marinaorlben@yandex.ru

Поступила в редакцию 13.11.2016

Анализ собственных и литературных данных позволил выявить основные закономерности инвазионного процесса у жесткокрылых европейской части России. В регионе отмечено 168 чужеродных видов жуков из 30 семейств. 102 из них вредители. Для вселенцев характерны следующие местообитания: помещения, агроценозы, биоценозы населённых пунктов и рудеральные местообитания, но более 50% видов переходит к обитанию и в естественных биотопах: в лесах, убежищах животных и т. д. Ни один вид-вселенец пока не изменил характер естественных сообществ коренным образом, однако пять видов стволовых вредителей, недавно проникших в регион Восточной Азии, могут потенциально нанести большой ущерб лесам европейской части России: *Agrilus planipennis* (Buprestidae), *Trichoferus campestris* (Cerambycidae), *Anisandrus maiche* (Curculionidae, Scolytinae), *Xyleborinus attenuatus* (Curculionidae, Scolytinae) и *Xylosandrus germanus* (Curculionidae, Scolytinae). Около половины видов непреднамеренно интродуцированы с продукцией растительного и животного происхождения, около 25% – с растительными субстратами (сено, компост), около 10% – с древесиной, около 14% – с живыми растениями, менее 5% преднамеренно интродуцированы. Естественные ареалы чужеродных жесткокрылых европейской части России находятся в Средиземноморском регионе, Восточной и Юго-Восточной Азии, Средней Азии, Африке, Южной и Северной Америке, Западной Европе и Австралии. Наибольшее число вселенцев (около 20%) происходит из Восточной Азии. Большинство чужеродных жесткокрылых проникли в европейскую часть России не напрямую, а через Западную Европу (ступенчатая инвазия). В последние 20 лет усилился приток видов из Восточной Азии. За последние 20 лет лидерами по числу новых видов-вселенцев в европейскую часть были Краснодарский край и Адыгея (обнаружено 14 видов) и Московская обл. (обнаружено 8 видов). Процесс вселения чужеродных видов жуков в европейскую часть России ускоряется. За последние 20 лет в регион проникло больше видов, чем за аналогичные периоды в прошлом: 42 вида, из которых 23 вида – вредители. Доля новых вселенцев, связанных с живыми растениями, с середины XX в. постоянно растёт и в последние 20 лет превысила 50%. Для чужеродных жуков характерны широкие ареалы. Среди таких видов европейской части России 80% обосновались не только в Европе, но и в других частях света, более 50% стали космополитическими. Расселение, как правило, происходит быстро: на тысячи километров за десятки лет.

Ключевые слова: чужеродные виды, инвазии, жесткокрылые, векторы инвазии, регионы-доноры, регионы-реципиенты, биотопическая приуроченность.

Введение

Чужеродные жесткокрылые (Coleoptera) – самая массовая группа чужеродных членистоногих Европы, причём в последние годы число видов-вселенцев этого отряда быстро растёт [Denux, Zagatti, 2010]. За последние десятилетия в европейской части России появился ряд новых видов жуков, в том числе вредителей

[Ижевский, 2008; 2013; Семёнов, Егоров, 2009; Коротяев, 2011, 2015; Арзанов, 2013; Мартынов, Никулина, 2015; Карпун, Волкович, 2016; Kovalev, 2016; Kovalenko et al., 2016; Набоженко, Колов, 2016]. Изучение чужеродных видов жесткокрылых стало вопросом экологической и экономической безопасности, так как они наносят урон сельскому и лесному хозяйству

[Масляков, Ижевский, 2011]. Вместе с тем, Россия существенно отстаёт от других стран Европы по степени изученности инвазий жесткокрылых. Составлены каталоги чужеродных жуков Австрии – 147 видов [Rabitsch, Schuh, 2002], Германии – 143 вида [Geiter et al., 2002], Чехии – 110 видов [Šefrová, Laštůvka, 2005], Албании, Болгарии и Македонии – 87 видов [Tomov et al., 2009], Молдовы – 75 видов [Munteanu et al., 2014]. До настоящего времени аналогичного каталога для жуков европейской части России не было. Опубликован только каталог чужеродных растительноядных насекомых европейской части России, включающий 26 видов жуков [Масляков, Ижевский, 2011]. Закономерности инвазий жесткокрылых в регионе практически не изучены.

Обобщение собственных данных (по 115 видам изучен материал из собственных сборов, сборов 44 коллег и пяти музейных коллекций), а также данных, приведённых в литературе (около 300 фаунистических публикаций), позволило установить, что в европейской части России отмечено 168 видов из 30 семейств. Концептуальной основой для выявления чужеродных видов послужил комплекс критериев чужеродного статуса вида у жесткокрылых [Орлова-Беньковская, 2016б]. Подробная информация о каждом из них с обоснованием его статуса приведена в Каталоге чужеродных видов жуков европейской части России, размещённом в Интернете [Орлова-Беньковская, 2016а]. Анализ собранной информации позволил выявить основные закономерности инвазионного процесса у жесткокрылых европейской части России: (1) таксономический состав и биотопическое распределение видов-вселенцев, (2) векторы инвазии, (3) регионы-доноры и географические пути инвазии, (4) сроки вселения видов, (5) динамику числа и структуры инвазий в европейскую часть России, (6) скорость расселения, (7) регионы-реципиенты.

Таксономический состав и биотопическое распределение видов-вселенцев

Чужеродные виды принадлежат к 30 семействам (рис. 1). Семейство Acanthocnemidae

зарегистрировано в нашей фауне лишь в последнее время [Коваленко, 2012]. Примечательно, что соотношение между числом чужеродных видов в разных таксономических группах не соответствует соотношению между общим числом видов данных групп в фауне европейской части России. Например, маленькая группа притворяшки (Ptinidae: Ptininae) представлена десятью чужеродными видами, а самая большая группа, долгоносики, Curculionidae (кроме Scolytinae) – всего пятью.

Большое число известных чужеродных видов принадлежит к таксономическим группам, в которых много синантропных видов: Dermestidae, Tenebrionidae, Nitidulidae, Ptinidae, Bruchinae, Cryptophagidae, Latridiidae. Многие представители этих групп встречаются в продовольственных запасах, поэтому их часто непреднамеренно интродуцируют из одних регионов в другие. Много видов-вселенцев и среди Staphylinidae. Вектором инвазии представителей этого семейства служит непреднамеренная интродукция при перевозке сена, компоста и других субстратов растительного происхождения.

Число известных чужеродных видов каждого семейства зависит как от объективных, так и от субъективных факторов. К объективным факторам относится различный инвазионный потенциал. Представители разных семейств в разной степени связаны с деятельностью человека и поэтому имеют различные шансы быть занесёнными на новые территории. Субъективный фактор – возможность или невозможность достоверно установить чужеродный статус вида. Если жук в данном регионе встречается только в отапливаемых помещениях, то очевидно, что он не аборигенный. Но для жуков, которые натурализуются в открытых биотопах, установить чужеродное происхождение сложно. И в таких группах исследователи считают вселенцами только те виды, которые проникли на данную территорию буквально на глазах [Beenen, Roques, 2010]. К субъективным факторам относится неоднородность изученности фауны. Например, для такого семейства как Ptiliidae установление чужеродного статуса видов осложнено, так как

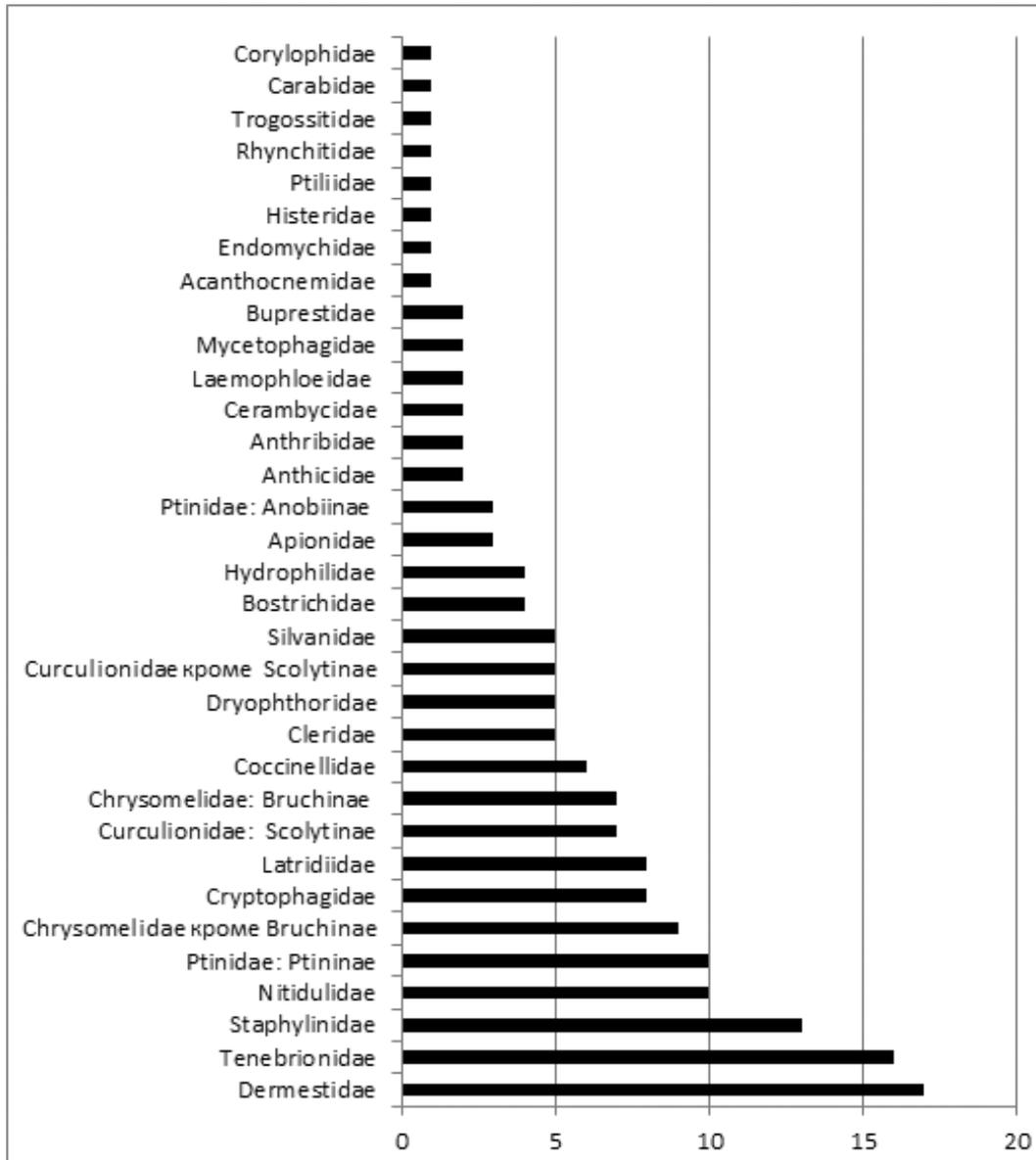


Рис. 1. Таксономический состав чужеродных видов европейской части России. На диаграмме зерновки (Chrysomelidae: Bruchinae), точильщики (Ptinidae: Anobiinae) и короеды (Curculionidae: Scolytinae) показаны отдельно от остальных представителей семейств Chrysomelidae, Ptinidae и Curculionidae, так как, во-первых, они резко выделяются по образу жизни и векторам инвазии, во-вторых, нет единого мнения по поводу таксономического статуса этих групп: одни систематики считают их подсемействами, другие – отдельными семействами.

представители группы имеют малый размер и часто остаются за рамками фаунистических исследований.

Западные специалисты полагают, что в каталогах чужеродных жуков европейских стран число видов семейств Chrysomelidae и Curculionidae занижено ввиду того, что, проникнув в новый регион, представители этих семейств становятся «экологически неотличимы» от аборигенных видов [Beenen, Roques, 2010]. Это предположение справедливо и по

отношению к европейской части России. Некоторые жуки-фитофаги проникли в регион вместе с культурными растениями и сорняками в прошлые столетия [Орлова-Беньковская, 2012; 2013б]. В ряде случаев невозможно установить чужеродный статус таких видов, так как в настоящее время эти жесткокрылые кормятся не только культурными, но и дикорастущими растениями. Например, если бы история недавнего вселения *Leptinotarsa decemlineata* (Say, 1824) (Chrysomelidae) не

была хорошо задокументирована, то этот вид, вероятно, считался бы аборигенным, так как он встречается не только в агроценозах, но и в естественных стациях, и в спектр его питания вошли аборигенные паслёновые [Alyokhin et al., 2013].

Более половины чужеродных видов жесткокрылых европейской части России встречается в помещениях (рис. 2). Это, прежде всего, вредители продовольственных запасов, такие, например, как *Sitophilus granarius* (Linnaeus, 1758) (Dryophthoridae) и *Oryzaephilus mercator* Fauvel, 1889 (Silvanidae), вредители кожаных изделий и другой продукции животного и растительно-го происхождения, например, *Attagenus fasciatus* (Thunberg, 1795) (Dermestidae), синантропные виды, обитающие в домашней пыли, например, *Attagenus smirnovi* Zhantiev, 1973 (Dermestidae), и вредители тепличного хозяйства, например, *Otiorhynchus sulcatus* (Fabricius, 1775) (Curculionidae).

Некоторые виды могут встречаться как в помещениях, так и за их пределами: в антропогенных и естественных биотопах. Например, складская быстрянка *Omonadus floralis* (Linnaeus, 1758) (Anthicidae) попадает как в помещениях, так и возле жилья, летит на свет

(собственные наблюдения), а вредитель запасов зерна мавританская козявка *Tenebroides mauritanicus* (Linnaeus, 1758) (Trogossitidae) в южных регионах встречается под корой в широколиственных лесах (собственные сборы). Многие чужеродные синантропные виды встречаются также в убежищах различных животных. Например, кожеед *Dermestes lardarius* (Linnaeus, 1758) (Dermestidae) встречается в норах хищных млекопитающих [Мордкович, Соколов, 1999; Власов, 2016], *Trogoderma glabrum* (Herbst, 1783) (Dermestidae) – в гнёздах одиночных ос [Kenis, 2005; Tomov et al., 2009], *Epauloecus unicolor* (Piller & Mitterpacher, 1783) (Ptinidae) – в гнёздах шмелей, птиц и грызунов [Егоров, 1995], *Alphitobius diaperinus* (Panzer, 1796) (Tenebrionidae) в гнёздах птиц и летучих мышей [Denux, Zagatti, 2010].

Около 7% видов встречаются исключительно или преимущественно в агроценозах. К этой группе относится, в частности, *Lilioceris lili* (Scopoli, 1763) (Chrysomelidae) [Орлова-Беньковская, 2012] и недавно обнаруженный в европейской части России вредитель цветводства *Luperomorpha xanthodera* (Fairmaire, 1888) (Chrysomelidae) [Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja, in press, a]. Остальные виды

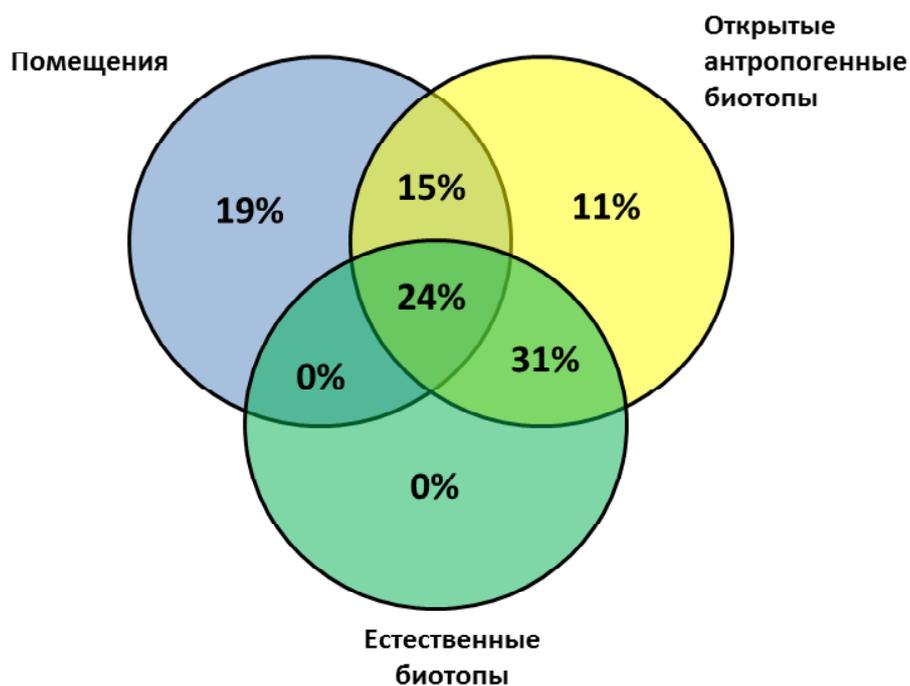


Рис. 2. Биотопическое распределение чужеродных видов жесткокрылых европейской части России.

чужеродных жесткокрылых, обитающие вне помещений, приурочены к таким антропогенным биотопам, как городские зелёные насаждения, рудеральные местообитания, навоз и другие органические остатки возле жилья.

Компостные и помойные кучи – это азональные антропогенные биотопы, в которых встречается специфический набор видов жесткокрылых. Благодаря обитанию в таких местах некоторые виды проникают далеко на север, где не могут существовать в других биотопах. Например, водолуб *Cercyon laminatus* Sharp, 1873 (Hydrophilidae) был найден в помойной куче на широте Полярного круга на 1000 км севернее известной ранее границы ареала (собственные данные), а стафилин *Oxytelus migrator* Fauvel, 1904 (Staphylinidae), происходящий из Юго-Восточной Азии, натурализовался в Финляндии [Ødegaard, Tømmerås, 2000].

На деревьях и кустарниках в городских зелёных насаждениях встречаются, во-первых, чужеродные жуки, личинки которых развиваются в древесине, например, *Agrilus planipennis* Fairmaire, 1888 (Buprestidae), во-вторых, виды, личинки которых развиваются в семенах, например, *Exechesops foliatus* Frieser, 1995 (Anthribidae) [Коваленко, 2012], *Megabruchidius dorsalis* (Fehraeus, 1839) [Коротяев, 2015; и собственные сборы], *Megabruchidius tonkineus* (Pic, 1904) [Коротяев, 2011; и собственные сборы] (Chrysomelidae: Bruchinae) и *Lignyodes bischoffi* Blatchley, 1916 (Curculionidae) [Арзанов, 2013], в-третьих, божьи коровки *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) и *Cryptolaemus montrouzieri* Mulsant, 1853 (Coccinellidae), которых преднамеренно интродуцировали для борьбы с вредителями [Белякова, Поликарпова, 2012; и собственные сборы].

На травянистой растительности в рудеральных местообитаниях попадают виды, трофически связанные с сорняками, например, *Gronops inaequalis* Boheman, 1842 (Curculionidae) [Цуриков, 2009], *Phyllotreta paradoxa* Lopatin, 1956, *Psylliodes hyoscyami* (Linnaeus, 1758) (Chrysomelidae) [Беньковский, 2011], *Barynotus moerens* (Fabricius, 1792) (Curculionidae) [Орлова-Беньковская, 2009] и преднамеренно интродуцированный для борьбы с амброзией листо-

ед *Zygogramma suturalis* (Fabricius, 1775) (Chrysomelidae) [Ковалёв, Медведев, 1983]. Рудеральные местообитания в населённых пунктах и вдоль дорог служат опорными пунктами распространения чужеродных вредителей. Например, впервые найденный нами для европейской части России вредитель паслёновых *Epitrix hirtipennis* (Melsheimer, 1847) (Chrysomelidae) был обнаружен не на сельхозугодьях, а на рудеральной растительности вблизи жилья [Orlova-Bienkowskaja, 2014б]. Очевидно, что в таких местах чужеродным вредителям бывает легче выжить, чем на полях, так как поля обрабатывают пестицидами, осуществляют севооборот и другие мероприятия, сдерживающие массовое размножение насекомых. В связи с этим особую актуальность приобретает изучение фауны рудеральных местообитаний. Такие биотопы обычно остаются за рамками фаунистических исследований, направленных на изучение типичных аборигенных, преимущественно ненарушенных биотопов. Они также оказываются вне поля зрения специалистов по защите растений, которые ведут мониторинг фауны на сельскохозяйственных угодьях.

В естественных сообществах встречается более половины видов чужеродных жесткокрылых европейской части России, но ни один вид не утратил связь с антропогенными биотопами. Некоторые ксилофаги (около 8% от общего числа чужеродных видов европейской части России) переходят к обитанию в лесах. До настоящего времени ни один чужеродный вид жесткокрылых не стал ключевым видом, кардинально меняющим естественные сообщества в европейской части России. Однако в других регионах такие случаи отмечены. Например, уссурийский полиграф *Polygraphus proximus* Blandford, 1894 (Curculionidae, Scolytinae) массово уничтожает пихтовые леса Сибири [Кривец и др., 2015], а ясеневая изумрудная узкотелая златка *Agrilus planipennis* (Buprestidae) – ясеневые леса Северной Америки [Emerald..., 2016]. Наибольшую потенциальную опасность для естественных сообществ европейской России представляют недавно натурализовавшиеся и быстро расселяющиеся стволовые вредители, происходящие из Восточной Азии: *Agrilus*

planipennis (Buprestidae) (первая находка в европейской части России в 2003 г.), *Trichoferus campestris* (Faldermann, 1835) (Cerambycidae) (1967 г.), *Anisandrus maiche* (Eggers, 1942) (Curculionidae, Scolytinae) (2009 г.), *Xyleborinus attenuatus* (Blandford, 1894) (Curculionidae, Scolytinae) (после 1987 г.) и *Xylosandrus germanus* (Blandford, 1894) (Curculionidae, Scolytinae) (2000 г.).

Итак, в целом для чужеродных жесткокрылых европейской части России характерны следующие местообитания: помещения, агроценозы, биоценозы населённых пунктов и рудеральные местообитания, но более 50% видов переходит к обитанию и в естественных биотопах: в лесах, в убежищах животных и т. д. Ни один вид-вселенец пока не стал ключевым, то есть не изменил характер естественных сообществ коренным образом, однако пять видов стволовых вредителей, проникших в регион за последние десятилетия из Восточной Азии, могут потенциально стать ключевыми и нанести большой ущерб лесам европейской части России. Соотношение между числом чужеродных видов в разных семействах не соответствует соотношению между общим числом видов данных семейств в фауне европейской части России, а в большей степени зависит от биотопической приуроченности.

Векторы, регионы-доноры и географические пути инвазии

Основным вектором инвазий жуков служит непреднамеренная интродукция при перевозке различных товаров (рис. 3). Преднамеренно были интродуцированы только шесть видов семейства Coccinellidae для борьбы с вредителями и амброзиевый листоед *Zygogramma suturalis* (Chrysomelidae) для борьбы с сорняком амброзией.

Около половины чужеродных видов жуков проникли в европейскую часть России при импорте продовольственных запасов и другой продукции растительного и животного происхождения. Нередко жуков завозят с фруктами, овощами и орехами. Например, таким путём была занесена сухофруктовая блестянка *Carpophilus hemipterus* (Linnaeus, 1758) (Nitidulidae). Интересно, что таким же образом попадают за пределы естественного ареала не только вредители, но и хищные жуки, которые кормятся этими вредителями. Например, хищный стафилин *Oligota parva* Kraatz, 1862 (Staphylinidae) проник в Европу с грузами арахиса и фруктов из Южной Америки [Horion, 1949].

С древности и до настоящего времени жуков разносят с зерном и семенами. Например, таким образом шло расселение амбарных долгоносиков (род *Sitophilus*), которые в резуль-



Рис. 3. Основные векторы инвазии жесткокрылых в европейскую часть России.

тате стали космополитическими [Мордкович, Соколов, 1999]. Вектором инвазии зерновок (подсемейство Bruchinae) служит завоз с семенами зернобобовых [Beenen, Roques, 2010]. Перевозка продуктов животного происхождения, изделий из кожи и зоологических коллекций приводит к распространению представителей Dermestidae и Ptinidae [Denux, Zagatti, 2010].

Для жуков, связанных с разлагающимися растительными субстратами, вектором инвазии часто становится непреднамеренная интродукция при перевозке остатков растительного происхождения (компост, пищевые отходы, гнилые овощи). В частности, *Cercyon laminatus* (Hydrophilidae) расселяется по Европе и заходит далеко на север благодаря непреднамеренной интродукции при перевозке компоста [Ødegaard, Tømmerås, 2000; и собственные данные]. Многие жуки различных экологических групп зимуют, укрывшись среди растительных остатков [Цуриков, 2009]. Их тоже вполне могут завозить за пределы естественного ареала с такими остатками.

Для видов, обитающих в навозе, например, для стафилина *Philonthus rectangulus* Sharp, 1874 (Staphylinidae), вектором инвазии служит непреднамеренная интродукция при перевозке органических удобрений [Нужных, 2004]. А жуки, которые часто встречаются в птичьей помёте, например, *Bisnius parvus* (Sharp, 1874) (Staphylinidae), могут быть занесены при перевозке птицы [Denux, Zagatti, 2010].

Многих жуков переносят с рассадой. Особенно легко расселяются таким образом жуки, у которых личинки развиваются на корнях. Например, табачная блошка *Epitrix hirtipennis* (Melsheimer, 1847) (Chrysomelidae) распространяется с рассадой табака [Beenen, Roques, 2010]. Экзотическим вариантом такого способа расселения служит перенос с экспортируемыми из Японии бонсай. Считается, что с бонсай расселяется усач *Callidiellum rufipenne* (Motschulsky, 1861) (Cerambycidae) [Michigan..., 2016]. Одним из важнейших векторов инвазии видов отряда Homoptera служит перенос с цветочной срезкой [Миронова, Ижевский, 2002]. Однако для отряда Coleoptera этот

путь расселения, по-видимому, не имеет большого значения. В фауне чужеродных жуков европейской части России нет ни одного вида, для которого была бы доказана интродукция с цветочной срезкой. Не исключено, что со срезанными цветами на нашу территорию проникли имаго *Luperomorpha xanthodera* (Fairmaire, 1888) (Chrysomelidae), однако более вероятно занос личинок этого вида на корнях саженцев.

Ксилофильных жесткокрылых интродуцируют при перевозке древесины и деревянных изделий. Таким образом, в частности, расселяются представители семейств Bostrichidae, Cerambycidae и Buprestidae. Возможен завоз жуков и при перевозке книг. Например, *Nicobium castaneum* (A.G. Olivier, 1790) (Ptinidae: Anobiinae) встречается в мебели из мягких пород дерева и в старых книгах [Denux, Zagatti, 2010]. Жуки могут проникать на удалённые территории в почтовых посылках. Например, *Mezium affine* Boieldieu, 1856 (Ptinidae), который поедает почтовый клей, – типичный обитатель почтовых отделений по всему миру [Егоров, 1995; Rabitsch, Schuh, 2002].

Бывает и так, что жуки попадают далеко за пределы естественного ареала при случайном завозе с товарами, не имеющими прямого отношения к их образу жизни. Непреднамеренный занос транспортными средствами служит одним из основных векторов распространения чужеродных жесткокрылых. Поэтому районы транспортных узлов наиболее уязвимы для инвазий и становятся опорными пунктами дальнейшего распространения чужеродных видов.

В настоящее время, когда межконтинентальные полёты стали обычным явлением, воздушный транспорт стал важным вектором проникновения жуков далеко за пределы естественных ареалов. Например, западный кукурузный корневой жук *Diabrotica virgifera* LeConte, 1868 (Chrysomelidae) был завезён в Югославию из США в 1992 г. самолётами [ВНИИКР..., 2012]. Два новых для европейской части России чужеродных вредителя: *Luperomorpha xanthodera* (Fairmaire, 1888) и

Medythia nigrobilineata (Motschulsky, 1861) (Chrysomelidae) были найдены автором в непосредственной близости от международного аэропорта «Адлер» [Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja, in press, a, b].

Попав далеко за пределы естественного ареала вследствие деятельности людей, жуки начинают осваивать новую территорию, расселяясь за счёт собственной способности к полёту или за счёт других естественных факторов. При вспышках массового размножения вектором переноса может служить ветер. Например, считается, что массовому проникновению в СССР *Leptinotarsa decemlineata* (Chrysomelidae) способствовали сильные западные ветры 1958 г. [Масляков, Ижевский, 2011].

История инвазий жесткокрылых неразрывно связана с общим ходом истории человечества. В античности вместе с распространением земледелия шло расселение вредителей из очагов древней цивилизации Средиземноморья [Kenis, 2005]. Затем с XVI в., когда был открыт морской путь в Индию, жуки стали попадать в Европу из Южной Азии с пряностями и другими товарами [Масляков, Ижевский, 2011]. Начало трансатлантических плаваний привело к появлению вселенцев из Нового Света [Rabitsch, 2010]. В XVII в. после присоединения Сибири к России в Европу проникли сибирские растения и связанные с

ними вредители [Орлова-Беньковская, 2012]. В XIX в. при массовой перевозке овечьей шерсти на Британские острова попали австралийские виды, которые потом расселились по всей Европе [Horion, 1949]. Тенденция начала XXI в. – резкий рост числа вселенцев из Восточной Азии, очевидно, объясняется ростом импорта из Китая [Ижевский, 2013].

Особую роль в процессе инвазий играют войны. В ботанике существует специальный термин – «полемохоры» (чужеродные растения, оказавшиеся за пределами естественного ареала в результате военных действий) [Mannerkorpi, 1944]. Войны способствуют и расселению жуков. Например, колорадский жук проник в Европу из-за ослабления карантинных мероприятий во время Первой мировой войны, а его быстрому расселению на восток в 1940-е гг. способствовало повторное ослабление карантина и массовые потоки грузов во время Второй мировой войны [Масляков, Ижевский, 2011]. Западный кукурузный корневой жук *Diabrotica virgifera* (Chrysomelidae) был занесён в Европу из Америки на самолётах во время военных действий в Югославии [ВНИИКР..., 2012]. Блестянка *Glischrochilus quadrisignatus* (Say, 1835) (Nitidulidae) проникла в Европу при перевозке с фруктами и овощами из США по Ленд-лизу в конце Второй мировой войны [Burakowski et al., 1983].

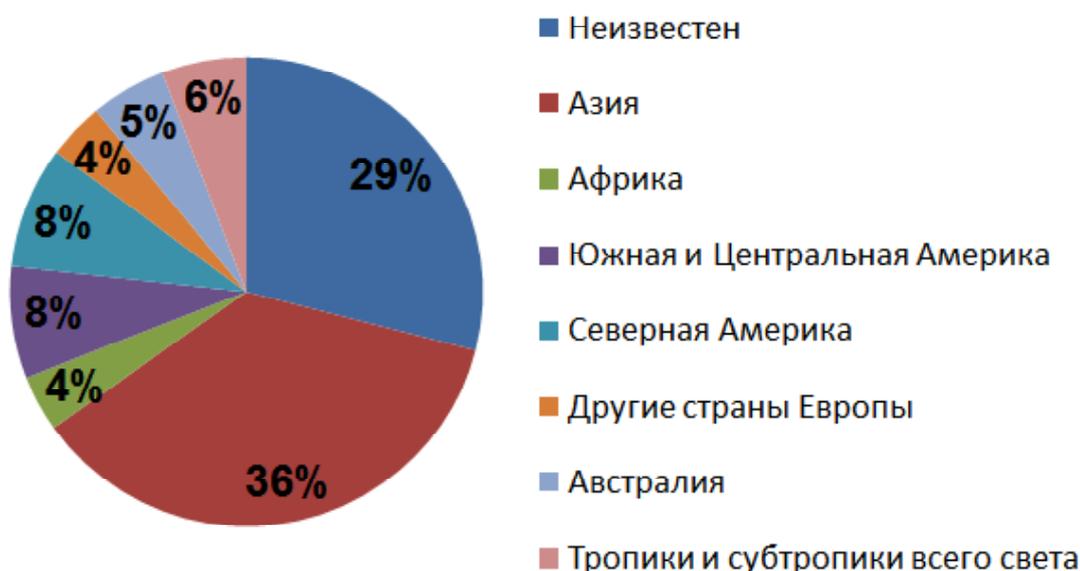


Рис. 4. Естественный ареал видов, обосновавшихся в европейской части России.

Во время Второй мировой войны гитлеровская артиллерия передвигалась на гужевом транспорте, поэтому на оккупированные территории Советского Союза из Германии завозилось большое количество кормов, и вследствие непреднамеренного заноса семян с этими кормами произошла натурализация многих видов растений [Решетникова, 2015]. Таким же образом могли к нам попасть и жуки, которые часто встречаются в сене. В этой связи примечательно, что *Lithocharis nigriceps* Kraatz, 1859 (Staphylinidae), *Cartodere nodifer* (Westwood, 1839) и *Latridius minutus* (Linnaeus, 1767) (Latridiidae), обитающие в сене, были впервые отмечены на нашей территории во время или сразу после войны.

Анализ литературных и собственных данных показывает, что жуки проникают в европейскую часть России из всех частей света

(рис. 4). Виды, естественный ареал которых находится в Азии, составляют около третьей части всех видов жесткокрылых-вселенцев. Примерно столько же составляет доля видов неизвестного происхождения. Виды, происходящие из других стран Европы, Австралии, Северной Америки, Центральной и Южной Америки и Африки представлены долями по 4–8%.

Установление первичного ареала вида – непростая задача, для решения которой требуется кропотливый сбор данных о находках и реконструкция истории расселения. По многим видам такая работа пока не проделана, поэтому исследователи не пришли к единому мнению относительно их первичного ареала. Например, *Lyctus brunneus* (Stephens, 1830) (Bostrichidae), по одним источникам, происходит из Америки [Масляков, Ижевский 2011],

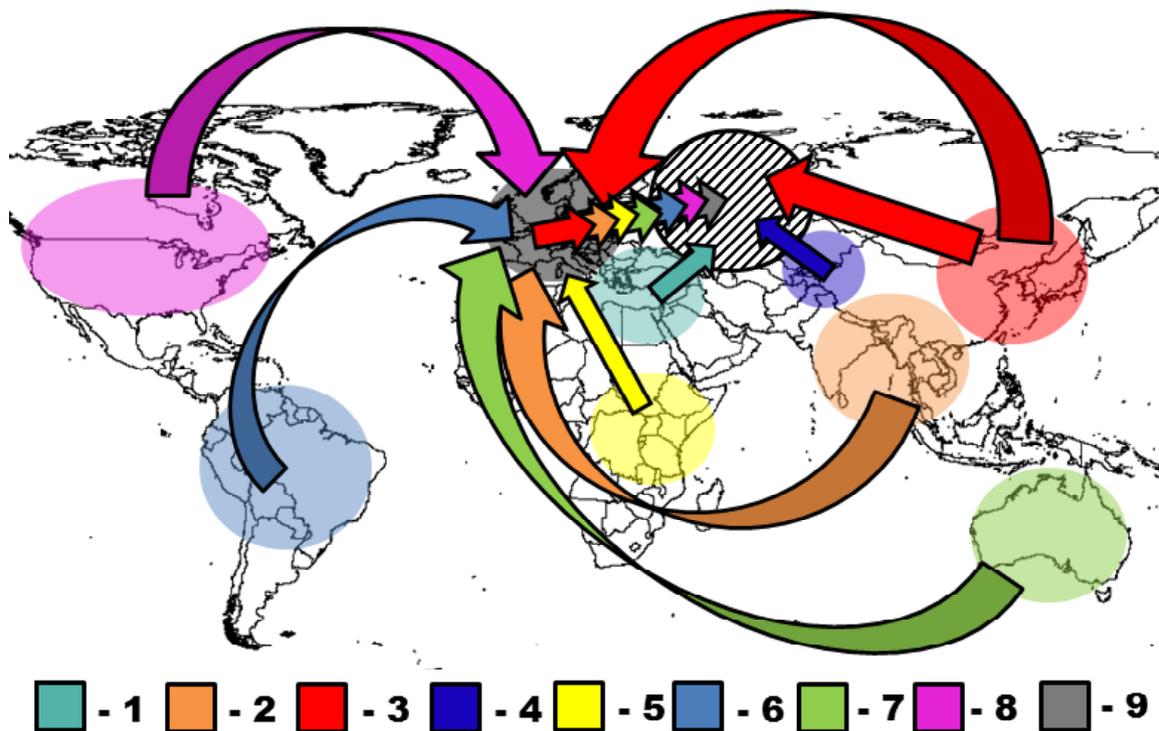


Рис. 5. Основные регионы-доноры и географические пути инвазии жесткокрылых в европейскую часть России. В скобках указаны товары, импорт которых явился вектором переноса, типичным для вселенцев из соответствующего региона. 1 – Западная Азия и Средиземноморье (продовольственные запасы), 2 – Индия и Юго-Восточная Азия (пряности и другие «колониальные» товары), 3 – Восточная Азия (древесина, деревянные изделия, рассада, семена), 4 – Средняя Азия (рассада), 5 – Африка (древесина, семена, продукция животного и растительного происхождения), 6 – Южная Америка (до XX в. – продовольственные запасы и продукция животного и растительного происхождения, позднее также живые растения, семена, рассада), 7 – Австралия (продукция животного и растительного происхождения, древесина) 8 – Северная Америка (те же векторы, что и для Южной Америки), 9 – Западная Европа (рассада). Европейская часть России заштрихована.

по другим – из Юго-Восточной Азии [Geiter et al., 2002; Rabitsch, Schuh, 2002], а происхождение *Cercyon nigriceps* (Marshall, 1802) (Hydrophilidae) одни авторы связывают с Ориентальной областью, другие – с Северной Африкой [Fikáček et al., 2015]. В некоторых случаях вид обосновался далеко за пределами естественного ареала или даже стал космополитическим задолго до начала исследования фауны жесткокрылых, поэтому его естественный ареал установить невозможно.

Преобладание видов азиатского происхождения связано с несколькими причинами. Во-первых, Азия превосходит все остальные части света по площади. Поэтому она потенциально способна дать больше видов-вселенцев. Во-вторых, более половины населения планеты живёт в Азии. Хозяйственная и торговая деятельность людей ведёт к непреднамеренной интродукции видов. В-третьих, климатические условия северной Азии во многом сходны с условиями Европы и, в частности, европейской части России. Поэтому многие виды, занесённые с товарами, имеют возможность обосноваться.

Как минимум 12 видов происходят из Западной Азии и Средиземноморского региона (рис. 5: 1). Это преимущественно вредители запасов, расселившиеся по Европе до начала XX в., например, *Bruchus pisorum* (Linnaeus, 1758) (Chrysomelidae: Bruchinae).

Естественный ареал 13 видов находится в Индии и тропических странах Юго-Восточной Азии (рис. 5: 2): божья коровка *Serangium parcesetosum* Sicard, 1929 (Coccinellidae) была интродуцирована преднамеренно для борьбы с вредителями [Ижевский, 1990], а остальные, например, *Sitophilus granarius* (Dryophthoridae), проникли в Россию из других стран Европы, куда попали вследствие импорта пряностей, зерна и других «колониальных» товаров до начала XX в. [Geiter et al., 2002]. Некоторые вредители запасов имеют пантропический или пансубтропический естественный ареал. Например, малый мукоед *Cryptolestes pusillus* (Schönherr, 1817) (Laemophloeidae) – пантропический вид, который благодаря расселению с запасами стал космополитическим [Šefrová,

Laštůvka, 2005]. Непреднамеренная интродукция жесткокрылых из Юго-Восточной Азии продолжается и в наши дни. Например, красный пальмовый долгоносик *Rhynchophorus ferrugineus* (Olivier, 1791) (Dryophthoridae) за последние 20 лет проник в Европу, в том числе на черноморское побережье Кавказа [Журавлёва, Карпун, 2014].

Около 20% вселенцев происходит из Восточной Азии (рис. 5: 3). Такие виды жесткокрылых в большинстве случаев проникают в европейскую часть России не с востока – через Сибирь, а с запада – из стран Европы. Из 31 вида, занесённого из Восточной Азии, 20 видов были сначала занесены в западные страны и лишь затем расселились в европейскую часть России (например, *Luperomorpha xanthodera* (Chrysomelidae) [Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja, in press, a]). Такой путь вселения отражает географию международной торговли: товары из Восточной Азии попадают в Европу водным и воздушным транспортом, минуя Сибирь.

С конца 1960-х гг. появился новый путь проникновения вселенцев – непосредственно из Восточной Азии в европейскую часть России и на Украину. За 1960–1980-е гг. таким путём проникли три вида: *Trichoferus campestris* (Faldermann, 1835) (Cerambycidae), *Philonthus spinipes* Sharp, 1874 и *Philonthus wuesthoffi* Bernhauer, 1939 (Staphylinidae). В последнее время поток прямых интродукций с востока усилился. С 1999 по 2016 г. таким путём были занесены *Exechesops foliatus* Frieser, 1995 (Anthribidae), *Agrilus planipennis* (Buprestidae), *Medythia nigrobilineata* (Chrysomelidae), *Anisandrus maiche*, *Polygraphus jezoensis*, *Polygraphus proximus* (Curculionidae: Scolytinae), *Eccoptolonthus rutiliventris* (Staphylinidae). Появление и последующий рост интенсивности прямых интродукций с востока отражает повышение интенсивности транспортного сообщения (прежде всего – воздушного). Не мог не сказаться на ситуации и рост импорта товаров из Китая. Все виды, занесённые из Восточной Азии в последние годы за исключением *Eccoptolonthus rutiliventris*, – это вредители: фитофаги, обитающие в открытых

биотопах на живых растениях. *Agrilus planipennis*, *Anisandrus maiche*, *Polygraphus jezoensis*, *Polygraphus proximus* – ксилофаги, которые, вероятно, были занесены с древесиной, а *Medythia nigrobilineata* и *Exechesops foliatus* могли быть занесены с семенами.

Особую небольшую группу вселенцев составляют виды, проникшие из Средней Азии на юго-восток европейской части России (рис. 5: 4). Это *Phyllotreta paradoxa* Lopatin, 1956 и *Phyllotreta reitteri* Heikertinger, 1911 (Chrysomelidae). Биотопическое распределение и другие особенности этих видов указывают на то, что они были занесены в почву с посадочным материалом или на транспорте, но нельзя также исключить возможность саморасселения.

Для шести видов установлено африканское происхождение (рис. 5: 5). *Sinoxylon senegalense* Karsch, 1881 (Bostrichidae) и *Attagenus smirnovi* Zhantiev, 1973 (Dermestidae) попали в европейскую часть России непосредственно из Африки, а остальные четыре вида расселились из Европы, куда попали при импорте семян и других товаров. Весьма вероятно, что многие древние вселенцы, естественный ареал которых не установлен, происходят из Северной Африки, так как там находились древние очаги цивилизации и места первичного возделывания и селекции растений.

Из Нового Света в европейскую часть России проникло 26 видов жуков, примерно поровну из Южной и Северной Америки (рис. 5: 6, 8). Естественный ареал некоторых видов включает регионы обоих континентов, поэтому граница между «южноамериканскими» и «североамериканскими» вселенцами условна. Даты первых находок указывают на то, что в большинстве случаев происходила ступенчатая инвазия: виды были сначала занесены в Западную Европу, а затем через несколько десятилетий расселились в европейскую часть России. До начала XX в. в Европу из Америки проникали только синантропные виды и вредители запасов, такие, например, как двуполосый хрущак *Alphitophagus bifasciatus* (Say, 1824) (Tenebrionidae) из Северной Америки и масличная плоскотелка *Ahasverus advena* (Waltl, 1834) (Silvanidae) из Южной Америки.

Только такие жуки могли выжить в трюмах судов во время длительного трансатлантического плавания. Затем ускорение водного сообщения и появление воздушного транспорта привело к тому, что в Европу начали проникать и полевые вредители. Первым и наиболее ярким примером стало вселение колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* (Chrysomelidae), за которым последовали ещё ряд полевых вредителей из Нового Света: табачная блошка *Epitrix hirtipennis* (Chrysomelidae) и западный кукурузный корневой жук *Diabrotica virgifera* (Chrysomelidae). Особый случай вселения представляет амброзиевый листоед *Zygogramma suturalis* (Chrysomelidae), который был специально интродуцирован из Северной Америки для борьбы с сорняком *Ambrosia artemisiifolia* [Ковалёв, Медведев, 1983].

Восемь видов-вселенцев происходят из Австралийской области (рис. 5: 7). Австралийские божьи коровки *Cryptolaemus montrouzieri* Mulsant, 1853, *Lindorus lophantae* (Blaisdell, 1892) и *Rodolia cardinalis* (Mulsant, 1850) (Coccinellidae) были преднамеренно интродуцированы в советские годы для борьбы с вредителями цитрусовых [Ижевский, 1990]. *Ptinus exulans* Erichson, 1842 и *Ptinus tectus* Boieldieu, 1856 (Ptinidae: Ptininae) и *Cartodere nodifer* (Westwood, 1839) (Latridiidae) были непреднамеренно занесены с товарами (вероятно, с продукцией растительного происхождения) или растительными остатками [Denux, Zagatti, 2010]. Ксилобиотные виды *Tarsostenus univittatus* (P. Rossi, 1792) (Cleridae) и *Acanthosnemus nigricans* (Hope, 1845) (Acanthosnemidae) могли быть завезены с древесиной [Denux, Zagatti, 2010]. Все виды, происходящие из Австралии, проникли в европейскую часть России не напрямую, а транзитом – через другие страны Европы.

Относительно малое число известных чужеродных видов, происходящих из Европы (7 видов) и Западной Сибири (1 вид: *Chrysolina eurina* (Frivaldszky, 1883) [Орлова-Беньковская 2013б]) (рис. 5: 9), объясняется концептуальной трудностью их выявления вследствие недостаточной изученности границ ареалов.

Итак, естественные ареалы чужеродных жесткокрылых европейской части России находятся в Средиземноморском регионе, Восточной, Юго-Восточной Азии и Средней Азии, Африке, Южной и Северной Америке, Западной Европе и Австралии. Наибольшее число вселенцев происходит из Восточной Азии. Большинство жесткокрылых проникли в европейскую часть России не напрямую, а через Западную Европу (ступенчатая инвазия). В последние десятилетия усилился приток видов из Восточной Азии, в том числе прямых инвазий из этого региона. Основной вектор инвазии жуков – непреднамеренная интродукция. Около половины видов занесены в европейскую часть России с продукцией растительного и животного происхождения, около 25% – с растительными субстратами (сено, ком-

пост), около 10% – с древесиной, около 14% – с живыми растениями, менее 5% преднамеренно интродуцированы.

Сроки вселения видов, динамика числа и структуры инвазий в европейскую часть России

Изучение сборов XIX в. коллекции ЗИН позволило установить, что 17 чужеродных видов жесткокрылых появились в Европе и в России раньше, чем считалось (табл. 1).

Европейские исследователи указывают на то, что процесс инвазий жесткокрылых в Европу в течение 100 лет постоянно ускоряется: за каждое последующее десятилетие находят больше видов-вселенцев, чем за предыдущее

Таблица 1. Уточнение даты и времени наиболее ранней находки чужеродных видов жесткокрылых в Европе на основании изучения материалов из коллекции ЗИН.

Вид	Регион и год первой известной ранее находки в Европе [Geiter et al., 2002; Šefrová, Laštůvka, 2005; Denux, Zagatti, 2010]	Регион и год более ранней находки (по изученным материалам коллекции ЗИН)
<i>Dinoderus minutus</i> (Linnaeus, 1767)	Германия, 1927 г.	Крым, 1909 г.
<i>Necrobia rufipes</i> (DeGeer, 1775)	Латвия, 1935 г.	Крым, 1902 г.
<i>Necrobia violacea</i> (Linnaeus, 1758)	Латвия, 1976 г.	Санкт-Петербург, 1897 г.
<i>Tarsostenus univittatus</i> (P. Rossi, 1792)	Чехия, 1990 г.	Сочи, 1900 г.
<i>Caenoscelis subdeplanata</i> C. N. F. Brisout de Barneville, 1882	Великобритания, 1950 г.	Ярославская обл., 1898 г.
<i>Cryptophagus acutangulus</i> Gyllenhal, 1827	Болгария, 1956 г.	Ярославская обл., 1875 г.
<i>Cryptophagus cellaris</i> (Scopoli, 1763)	Португалия, 1939 г.	Санкт-Петербург, 1881 г.
<i>Trogoderma variabile</i> Ballion, 1878	Чехия, 1975 г.	Санкт-Петербург, 1896 г.
<i>Corticaria pubescens</i> (Gyllenhal, 1827)	Великобритания, 1897 г.	Санкт-Петербург, 1881 г.
<i>Corticaria serrata</i> (Paykull, 1798)	Италия, 1997 г.	Ярославская обл., 1899 г.
<i>Typhaea stercorea</i> (Linnaeus, 1758)	Болгария, 1955 г.	Ростовская обл., 1911 г.
<i>Omosita discoidea</i> (Fabricius, 1775)	Азорские острова, 2005 г.	Грузия, 1896 г., Австрия, 1959 г.
<i>Alphitobius diaperinus</i> (Panzer, 1796)	Черногория, 1921 г.	Крым, 1904 г.
<i>Alphitophagus bifasciatus</i> (Say, 1824)	Болгария, 1940 г.	Белгородская обл., 1898 г.
<i>Gnatocerus cornutus</i> (Fabricius, 1798)	Чехия, 1900 г.	Санкт-Петербург, 1874 г.
<i>Palorus ratzeburgii</i> (Wissmann, 1848)	Германия, 1927 г.	Ярославская обл., 1894 г.
<i>Tribolium madens</i> (Charpentier, 1825)	Германия, 1927 г.	Воронежская обл., 1864 г.



Рис. 6. Годы первого обнаружения видов на территории европейской части России. Древние вселенцы на диаграмме не показаны.

[Beenen, Roques, 2010; Sauvard et al., 2010; Denux, Zagatti, 2010]. Анализ аналогичных данных по вселению видов в европейскую часть России даёт несколько иные результаты (рис. 6). С 1860-х гг. по 1916 г. шло нарастание числа находок. Затем с 1917 по 1957 г. их было мало. После чего опять наблюдалось увеличение числа находок. Вероятно, снижение числа вселений жесткокрылых в середине XX в. связано с сокращением импорта, по-

литикой «железного занавеса» в советские годы. Максимальное число вселений (42 вида) приходится на последние 20 лет, что соответствует общеевропейской тенденции увеличения числа интродукций наземных членистоногих [Roy, Migeon, 2010] и общемировой тенденции роста биологических инвазий в целом [Дгебуадзе, 2014].

Анализ данных показал, что с течением времени меняется не только интенсивность пото-

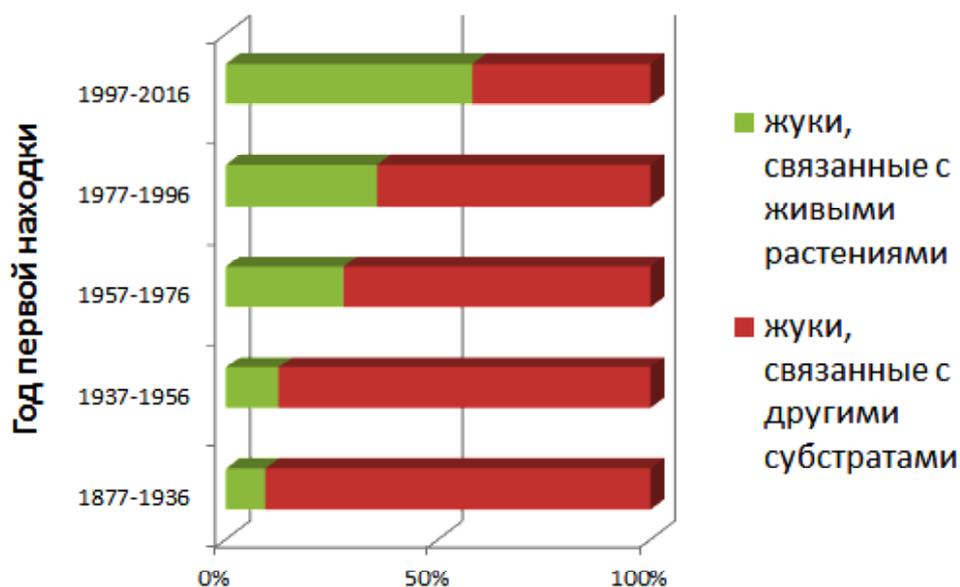


Рис. 7. Увеличение доли фитофагов, связанных с живыми растениями (ксилофаги, филлофаги, карпофаги), среди общего числа вселенцев, обнаруженных в разные периоды.

Таблица 2. Чужеродные виды, обнаруженные в европейской части России за последние 20 лет.

Чужеродный вид	Вредоносность	Источник информации
<i>Polygraphus proximus</i> Blandford, 1894	Вредитель пихты	Мандельштам, Поповичев, 2000
<i>Xylosandrus germanus</i> (Blandford, 1894)	Вредитель древесины, полифаг	Ижевский и др., 2005
<i>Agrilus planipennis</i> Fairmaire, 1888	Вредитель ясеня	Шанхиза, 2007
<i>Anisandrus maiche</i> (Eggers, 1942)	Потенциальный вредитель лиственных пород	Никитский, 2009
<i>Polygrahus jezoensis</i> Niisima, 1909	Потенциальный вредитель ели	Чилахсаева и др., 2013
<i>Lamprodila festiva</i> (Linnaeus, 1767)	Вредители продукции животного и растительного происхождения	Карпун, Волкович, 2016
<i>Attagenus fasciatus</i> (Thunberg, 1795)		Catalogue..., 2007
<i>Trogoderma angustum</i> (Solier, 1849)		Цуриков, 2009
<i>Litargus balteatus</i> LeConte, 1856		Замотайлов, Никитский, 2010
<i>Ptinus exulans</i> Erichson, 1842		Catalogue..., 2007
<i>Trigonogenius globosus</i> (Solier, 1849)		Catalogue..., 2007
<i>Latheticus oryzae</i> Waterhouse, 1880		Власов, Егоров, 2007
<i>Cynaesus angustus</i> (LeConte, 1851)		Kovalenko et al., 2016
<i>Megatoma tianschanica</i> Sokolov, 1972		Курбатов С.А., неопубликованные данные; Орлова-Беньковская, неопубликованные данные
<i>Urophorus humeralis</i> (Fabricius, 1798)		Вредитель сушеных фруктов и овощей
<i>Harmonia axyridis</i> (Pallas, 1773)	Вредитель виноделия. Вызывает аллергию	Орлова-Беньковская, 2013а
<i>Luperomorpha xanthodera</i> (Fairmaire, 1888)	Вредитель цветоводства	Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja, in press, a
<i>Diabrotica virgifera</i> LeConte, 1868	Вредитель кукурузы	ВНИИКР..., 2012
<i>Epitrix hirtipennis</i> (Melsheimer, 1847)	Вредитель паслёновых	Orlova-Bienkowskaja, 2014б
<i>Stelidota geminata</i> (Say, 1825)	Вредитель клубники	Цинкевич, Солодовников, 2014
<i>Rhynchophorus ferrugineus</i> (Olivier, 1791)	Вредитель пальм	Журавлёва, Карпун, 2014
<i>Medythia nigrobilineata</i> (Motschulsky, 1861)	Вредитель сои	Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja, in press, б
<i>Dinoderus japonicus</i> Lesne, 1895	Вредитель бамбука	Орлова-Беньковская, неопубликованные данные
<i>Arthrolips fasciata</i> (Erichson, 1842)	Серьёзными вредителями не являются	Kovalev, 2016
<i>Psammoecus trimaculatus</i> Motschulsky, 1858		Kovalev, 2016
<i>Silvanoprus cephalotes</i> (Reitter, 1876)		Kovalev, 2016
<i>Bohemiellina flavipennis</i> Cameron, 1920		Семёнов, Егоров, 2009
<i>Stenomax aeneus</i> (Scopoli, 1763)		Набоженко, Колов, 2016
<i>Bruchidius siliquastri</i> Delobel, 2007		Martynov, Nikulina, 2015
<i>Tachinus sibiricus</i> Sharp, 1888		Никитский и др., 1998
<i>Barynotus moerens</i> (Fabricius, 1792)		Орлова-Беньковская, 2009
<i>Exechesops foliatus</i> Frieser, 1995		Коваленко, 2012
<i>Megabruchidius tonkineus</i> (Pic, 1904)		Коротяев, 2011
<i>Cercyon castaneipennis</i> Vorst, 2009		Прокин, 2010
<i>Lignyodes bischoffi</i> Blatchley, 1916		Арзанов, 2013
<i>Trichiusa immigrata</i> Lohse, 1984		Семёнов, 2011
<i>Acanthocnemus nigricans</i> (Hope, 1845)		Коваленко, 2012
<i>Phyllotreta paradoxa</i> Lopatin, 1956		Беньковский, 2011
<i>Omosita japonica</i> Reitter, 1874		Власов, Никитский, 2015
<i>Mesautelobius pubescens</i> (Kiesenwetter, 1852)		Легалов и др. 2014
<i>Eccoptonthus rutiliventris</i> (Sharp, 1874)		Semionenkov et al., 2015
<i>Megabruchidius dorsalis</i> (Fähræus, 1839)		Коротяев, 2015

ка вселенцев, но и его структура. В XIX и первой трети XX в. заносили преимущественно жуков, связанных с продовольственными запасами и разлагающимися органическими субстратами (рис. 7). Затем доля жуков, связанных с живыми растениями (ксилофаги, филлофаги, карпофаги), постоянно увеличивалась и в последние два десятилетия составила более 50%. Это объясняется ускорением перевозок и увеличением импорта живых растений.

За последние 20 лет в регион проникли 42 вида, из которых 23 вида – вредители (табл. 2).

Скорость расселения и размеры ареалов

В энтомологии господствует представление о значительной древности существующих ареалов жуков [Крыжановский, 2002]. Обычно границы современных ареалов объясняют событиями, связанными с движением литосферных плит или оледенениями. Однако анализ расселения чужеродных видов показывает, что жуки могут заселять целые континенты за десятки лет. Исследования последнего времени показали, что жуки расселяются быстрее, чем представители других групп насекомых [Roques et al., 2016].

Обобщение данных приводит к заключению, что чужеродные жуки, как правило, расселяются по Европе и европейской части России быстро: за 40 лет осваивают территорию десятков

государств, расселяются на расстояние 1000–3500 км. (рис. 8). При этом многие из них за этот срок становятся массовыми. Например, божья коровка азиатского происхождения *Harmonia axyridis* (Coccinellidae) натурализовалась в Европе в 1990-е гг., а к настоящему времени заселила подавляющее большинство европейских государств, причём во многих регионах стала доминантным видом Coccinellidae [Roy et al., 2016]. Первые единичные экземпляры вида на территории европейской части России были найдены в 2004–2009 гг. [Ukrainsky, Orlova-Bienkowskaja, 2014] А к 2016 г. эта божья коровка зарегистрирована уже в 11 субъектах Российской Федерации и стала массовым видом на Кавказе [Орлова-Беньковская, 2013а; 2014]. Волна расселения этого вида с запада на восток дошла до Дагестана.

Ещё один пример – златка *Agrilus planipennis* (Buprestidae). Всего за 10 лет со времени находки первого экземпляра она расселилась по всей центральной России, нанеся большой ущерб ясеням в зелёных насаждениях Москвы и десятков других городов [Orlova-Bienkowskaja, 2014a].

Усач *Trichoferus campestris* (Cerambycidae), происходящий из Азии, был впервые найден в Европе в 1967 г. в Ростовской обл. В настоящее время он не только заселил европейскую часть России от Астраханской обл. на юге до

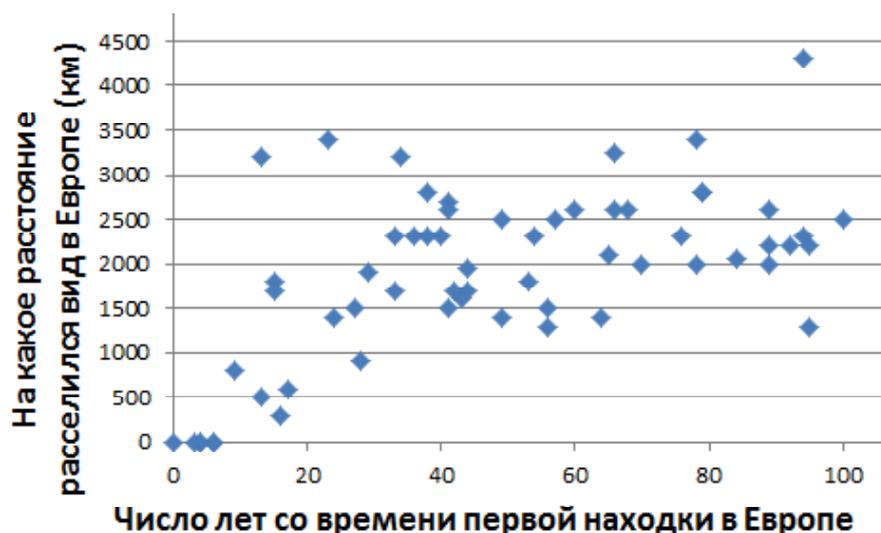


Рис. 8. Расстояние от первоначального места находки вида в Европе до наиболее удалённой точки европейского ареала, известной в настоящее время. Каждая точка соответствует одному из чужеродных видов, отмеченных в европейской части России за последние 100 лет (информацию удалось найти по 65 видам).

Ярославской на севере, но и расселился на Украину, в Чехию, Венгрию, Молдову, Польшу, Румынию, Словакию [Dascălu et al., 2013].

Подобных примеров среди жуков-вселенцев европейской части России и Европы можно назвать десятки. Они показывают, что время заселения видом целых континентов может измеряться не тысячелетиями, а всего лишь десятками лет. При этом большинство чужеродных видов жуков европейской части России (80%) обосновались за пределами естественных ареалов не только в Европе, но и на других континентах, а 58% видов стали космополитическими.

Регионы-реципиенты

Обобщение данных о находках новых для европейской части России видов за последние

20 лет (собственные сборы, сборы 44 коллег и около 300 фаунистических публикаций) показывает, что новые вселенцы распределены по регионам далеко не равномерно. Наибольшее число новых вселенцев (14 видов) обнаружено в Краснодарском крае и Адыгее. Несколько меньше (8 видов) найдено в Московской обл. В десяти регионах обнаружено по 1–3 новых чужеродных вида, в остальных регионах за этот срок не обнаружено ни одного вида (рис. 9).

Известно, что страны Европы также существенно различаются по числу видов-вселенцев [Denux, Zagatti, 2010; Sauvard et al., 2010]. При этом число чужеродных видов жуков слабо коррелирует с размером страны, однако сильно коррелирует с объёмами импорта. В этой связи понятно, почему в России значи-



Рис. 9. Распределение по регионам-реципиентам первых находок чужеродных видов для европейской части России за последние 20 лет: с 1997 по 2016 г. Числами обозначено количество видов. Источники: изучение собственных материалов, сборов 44 коллег и около 300 фаунистических публикаций. На диаграмме показаны только те области, в которых за последние 20 лет были впервые обнаружены новые для европейской части России виды-вселенцы.

тельная доля новых вселенцев проникает в Москву, ведь на неё приходится максимальная доля импорта (рис. 9).

Также соответствует ожидаемой общая тенденция более высокого числа инвазий в южные области по сравнению с северными. Аналогичная закономерность выявлена в странах Европы, где первое место по числу инвазий жесткокрылых занимают Италия и Франция [Denux, Zagatti, 2010].

Тревогу вызывает большое число инвазий на черноморском побережье Краснодарского края. В этом регионе за последние 20 лет появилось по меньшей мере 14 чужеродных видов жесткокрылых, большинство из которых – вредители: *Xylosandrus germanus*, *Stelidota geminata*, *Luperomorpha xanthodera*, *Medythia nigrobilineata*, *Harmonia axyridis*, *Epitrix hirtipennis*, *Rhynchophorus ferrugineus*, *Dinoderus japonicus*, *Megabruchidius dorsalis*, *Megabruchidius tonkineus*, *Lamprodila festiva*, *Arthrolips fasciata*, *Psammoecus trimaculatus*, *Silvanoprus cephalotes*.

Выводы

1. Обобщение литературных и собственных данных показало, что в европейской части России отмечено 168 видов чужеродных жесткокрылых из 30 семейств. 102 из них – вредители.

2. Соотношение между числом чужеродных видов в разных семействах не соответствует соотношению между общим числом видов данных семейств в фауне европейской части России, а в большей степени зависит от биотопической приуроченности. Большое число чужеродных видов принадлежит к таксономическим группам, в которых много синантропных видов.

3. Для чужеродных жесткокрылых европейской части России характерны следующие местообитания: помещения, агроценозы, биоценозы населённых пунктов и рудеральные местообитания, но более 50% видов переходит к обитанию и в естественных биотопах: в лесах, в убежищах животных и т. д.

4. Ни один вид-вселенец жесткокрылых европейской части России пока не стал ключевым, то есть не изменил характер естественных

сообществ коренным образом, однако пять видов стволовых вредителей, проникших в регион за последние десятилетия из Восточной Азии, могут потенциально стать ключевыми и нанести большой ущерб лесам европейской части России: *Agrilus planipennis* (Buprestidae), *Trichoferus campestris* (Cerambycidae), *Anisandrus maiche* (Curculionidae, Scolytinae), *Xyleborinus attenuatus* (Curculionidae, Scolytinae) и *Xylosandrus germanus* (Curculionidae, Scolytinae).

5. Основной вектор инвазии жуков – непреднамеренная интродукция. Около половины видов занесены в европейскую часть России с продукцией растительного и животного происхождения, около 25% – с растительными субстратами (сено, компост), около 10% – с древесиной, около 14% – с живыми растениями, менее 5% преднамеренно интродуцированы.

6. Естественные ареалы чужеродных жесткокрылых европейской части России находятся в Средиземноморском регионе, Восточной и Юго-Восточной Азии, Средней Азии, Африке, Южной и Северной Америке, Западной Европе и Австралии. Наибольшее число вселенцев (около 20%) происходит из Восточной Азии. Большинство чужеродных жесткокрылых проникли в европейскую часть России не напрямую, а через Западную Европу (ступенчатая инвазия). В последние 20 лет усилился приток видов из Восточной Азии, в том числе прямых инвазий из этого региона.

7. За последние 20 лет лидерами по числу новых видов-вселенцев в европейскую часть России были Краснодарский край и Адыгея (обнаружено 14 видов), а также Московская обл. (обнаружено 8 видов).

8. Процесс вселения чужеродных жесткокрылых в европейскую часть России ускоряется. За последние 20 лет в регион проникло больше видов, чем за аналогичные периоды в прошлом: 42 вида, из которых 23 вида – вредители.

9. Доля новых вселенцев, связанных с живыми растениями, с середины XX в. постоянно растёт и в последние 20 лет превысила 50%. Такая тенденция отражает рост импорта живых растений.

10. Для чужеродных жуков характерны широкие ареалы. Среди таких видов европейской части России 80% обосновались не только в Европе, но и в других частях света, более 50% стали космополитическими. Расселение, как правило, происходит быстро: на тысячи километров за десятки лет.

Благодарности

Автор выражает искреннюю признательность Д.В. Власову, М.Г. Волковичу, Л.В. Егорову, Я.Н. Коваленко, А.В. Ковалёву, В.В. Мартынову, М.В. Набоженко Т.В. Никулиной, Н.Б. Никитскому, С.С. Ижевскому, А.А. Прокину, В.Б. Семёнову и многим другим колеоптерологам, которые оказали помощь в сборе информации о чужеродных видах жуков. Исследование поддержано грантом Российского научного фонда № 16-14-10031.

Литература

- Арзанов Ю.Г. *Lignodes bischoffi* Blatchley, 1916 (Curculionidae) – новый для России инвазивный вид долгоносиков // Российский журнал биологических инвазий. 2013. № 3. С. 2–6.
- Белякова Н.А., Поликарпова Ю.Б. Акклиматизация *Harmonia axyridis* Pall. и *Cryptolaemus montrouzieri* Muls. (Coleoptera, Coccinellidae) на черноморском побережье Кавказа // Вестник защиты растений. 2012. № 4. С. 43–48.
- Беньковский А.О. Жуки-листоеды европейской части России. Saarbrücken: Lambert Academic Publishing, 2011. 534 с.
- Власов Д.В. Синантропная колеоптерофауна г. Ярославля. 2016 (Электронный документ) // (<http://www.zin.ru/animalia/coleoptera/pdf/synyar.pdf>). Проверено 11.11.2016.
- Власов Д.В., Егоров Л.В. Аннотированный список чернотелок (Coleoptera: Tenebrionidae) Ярославской области // Эверсманния. 2007. Вып. 11–12. С. 53–60.
- Власов Д.В., Никитский Н.Б. Жуки-блестянки (Coleoptera, Cucujoidea, Nitidulidae) Ярославской области: подсемейства Carophilinae, Strytarchinae и Nitidulinae, с указанием некоторых других новых для региона видов жуков из разных семейств // Евразийский энтомологический журнал. 2015. Т. 14, вып. 3. С. 276–284.
- ВНИИКР. Западный кукурузный жук уже в России! Западный кукурузный жук (краткая информация). 2012 (Электронный документ) // (<http://vniikr.ru/main/news/западный-кукурузный-жук-уже-в-россии!!!>). Проверено 11.11.2016.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 1. С. 2–8.
- Егоров А.Б. Сем. Ptinidae – Притворяшки // В кн.: Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. 3. Жесткокрылые. Владивосток: Дальнаука, 1995. Ч. 2. С. 71–79.
- Журавлёва Е.Н., Карпун Н.Н. Новый опасный вредитель пальм в Сочи – красный пальмовый долгоносик. 2014 (Электронный документ) // (<http://www.vniisubtrop.ru/novosti/434-novuj-opasnyj-vreditel-palm-v-sochi-krasnyj-palmovyj-dolgonosik.html>). Проверено 11.11.2016.
- Замотайлов А.С., Никитский Н.Б. Жесткокрылые насекомые (Insecta, Coleoptera) Республики Адыгея (аннотированный каталог видов): Конспекты фауны Адыгеи. № 1. Майкоп: Изд-во Адыгейского гос. ун-та, 2010. 404 с.
- Ижевский С.С. Интродукция и применение энтомофагов. М.: Агропромиздат, 1990. 223 с.
- Ижевский С.С. Инвазия чужеземных вредителей растений в европейскую часть России продолжается // Защита и карантин растений. 2008. № 6. С. 25–28.
- Ижевский С.С. Инвазия азиатских насекомых-фитофагов в европейскую часть России // Защита и карантин растений. 2013. № 9. С. 35–39.
- Ижевский С.С., Никитский Н.Б., Волков О.Г., Долгин М.М. Иллюстрированный справочник жуков-ксилофагов – вредителей леса и лесоматериалов Российской Федерации. Тула: Гриф и Ко, 2005. 220 с.
- Карпун Н.Н., Волкович М.Г. Кипарисовая радужная златка *Lamprodila (Palmar) festiva* (L.) (Coleoptera: Vuprestidae) – новый инвазивный вредитель на Черноморском побережье Кавказа // В сб.: Материалы международной конф. «IX Чтения памяти О.А. Катаева. Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах» / Под ред. Д.Л. Мусолина, А.В. Селиховкина. СПб.: СПбГЛТУ, 2016. С. 45–46.
- Ковалёв О.В., Медведев Л.Н. Теоретические основы интродукции амброзиевых листоедов рода *Zygogramma* Chev. (Coleoptera, Chrysomelidae) в СССР для биологической борьбы с амброзией // Энтомологическое обозрение. 1983. Т. 62. № 1. С. 17–32.
- Коваленко Я.Н. Инвазии некоторых дендрофильных жесткокрылых (Coleoptera) на территорию Белгородской области // В сб.: Экологические и экономические последствия инвазий дендрофильных насекомых. Красноярск: Российская академия наук, 2012. С. 160–163.
- Коротяев Б.А. Об инвазии восточноазиатской зерновки *Megabruchidius tonkineus* (Pic) (Coleoptera, Bruchidae), развивающейся на плодах гледичии, на Северо-Западный Кавказ // Энтомологическое обозрение. 2011. Т. 90. № 3. С. 592–595.
- Коротяев Б.А. Находка второго вида восточноазиатского рода зерновок *Megabruchidius* Borovics (Coleoptera, Bruchidae) в семенах гледичии в Краснодарском и

- Ставропольском краях // Энтомологическое обозрение. 2015. Т. 94. № 1. С. 100–102.
- Кривец С.А., Бисирова Э.М., Керчев И.А., Пац Е.Н., Чернова Н.А. Трансформация таёжных экосистем в очаге инвазии полиграфа уссурийского *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) в Западной Сибири // Российский журнал биологических инвазий. 2015. № 1. С. 41–63.
- Крыжановский О.Л. Состав и распространение энтомофаун земного шара. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2002. 237 с.
- Легалов А.А., Егоров Л.В., Ручин А.Б. *Mesauletobius pubescens* (Kiesenwetter, 1851) – новый вид семейства Rhynchitidae (Coleoptera) в фауне России // Евразийский энтомологический журнал. 2014. Т. 13, вып. 4. С. 400.
- Мандельштам М.Ю., Поповичев Б.Г. Аннотированный список видов короедов (Coleoptera, Scolytidae) Ленинградской области // Энтомологическое обозрение. 2000. Т. 79, вып. 3. С. 599–618.
- Мартынов В.В., Никулина Т.В. *Bruchidius siliquastris* Delobel, 2007 (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae), новый инвазивный вид зерновок в фауне Крыма // Евразийский энтомологический журнал. 2015. Т. 14. № 6. С. 552–553.
- Масляков В.Ю., Ижевский С.С. Инвазии растительноядных насекомых в европейскую часть России. М.: ИГРАН, 2011. 272 с.
- Миронова М.К., Ижевский С.С. Пути инвазий чужеземных насекомых-фитофагов (на примере карантинных видов) // В сб.: Экологическая безопасность и инвазии чужеродных видов / Под ред. Ю.Ю. Дгебуадзе и др. М.: МСОП: ИПЭЭ РАН, 2002. С. 62–64.
- Мордкович Я.Б., Соколов Е.А. Справочник-определитель карантинных и других опасных вредителей сырья, продуктов запаса и посевного материала / Под ред. В.В. Поповича. М.: Колос, 1999. 384 с.
- Набоженко М.В., Колов С.В. Виды-вселенцы среди жуков-чернотелок трибы Helorini // Кавказский энтомологический бюллетень. 2016. Т. 12. № 1. С. 109–110.
- Никитский Н.Б. Новые и интересные находки ксилофильных и некоторых других жесткокрылых насекомых (Coleoptera) в Московской области и Москве // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 2009. Т. 114, вып. 5. С. 50–58.
- Никитский Н.Б., Семёнов В.Б., Долгин М.М. Жесткокрылые-ксилобионты Приокско-Террасного Биосферного заповедника (с обзором фауны этих групп Московской области). Дополнение 1 (с замечаниями по номенклатуре и систематике жуков Melandryidae мировой фауны. М.: Изд-во МГУ, 1998. 55 с.
- Нужных С.А. Жесткокрылые-герпетобионты (Carabidae, Staphylinidae) агроценозов крестоцветных культур юга таёжной зоны Западной Сибири: Автореф. ... канд. биологич. наук. Томск.: Томский государственный университет. 2004. 15 с.
- Орлова-Беньковская М.Я. Первая находка жука-долгоносика *Barynotus moerens* F. (Curculionidae) на территории России // Российский журнал биологических инвазий. 2009. № 1. С. 14–16. [Russian Journal of Biological Invasions. 2010. Vol. 1. № 3. P. 200–201.].
- Орлова-Беньковская М.Я. Динамика ареала трещалки лилейной (*Lilioceris lili*, Chrysomelidae, Coleoptera) указывает на вселение вида в Европу из Азии в XVI–XVII веке // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 4. С. 80–95. [Russian Journal of Biological Invasions. 2013. Vol. 4. № 2. P. 93–104.].
- Орлова-Беньковская М.Я. Опасный инвазионный вид божьих коровок *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera, Coccinellidae) в европейской России // Российский журнал биологических инвазий. 2013а. № 1. С. 75–82. [Russian Journal of Biological Invasions. 2013. Vol. 4. № 3. P. 190–193.].
- Орлова-Беньковская М.Я. Дизъюнктивный ареал листоёда восточного *Chrysolina eurina* (Friedländer, 1883) (Coleoptera: Chrysomelidae: Chrysomelinae) // Кавказский энтомологический бюллетень. 2013б. Т. 9. № 1. С. 102–107.
- 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. [Russian Journal of Biological Invasions. 2014. Vol. 5. № 4. P. 275–281.].
- Орлова-Беньковская М.Я. Каталог чужеродных и криптогенных видов жуков европейской части России (пилотная версия – август 2016 г.). 2016а (Электронный документ) // (<https://www.zin.ru/animalia/coleoptera/rus/invascat.htm>). Проверено 11.11.2016.
- Орлова-Беньковская М.Я. Можно ли отличить чужеродные виды жесткокрылых (Coleoptera) от местных? // Энтомологическое обозрение. 2016б. Т. 95. № 2. С. 71–89.
- Прокин А.А. Новые данные по распространению Hydrochidae и Hydrophilidae (Coleoptera) в России и сопредельных странах // В сб.: Проблемы водной энтомологии России и сопредельных стран: Материалы X Трихoptерологического симп., IV Всерос. симп. по амфибиотическим и водным насекомым (Владикавказ, 5–7 мая 2010 г.). Владикавказ: Изд-во СОГУ, 2010. С. 74–78.
- Решетникова Н.М. Путь появления некоторых западно-европейских видов растений в Калужской области – путь следования немецкой армии в 1941–1943 гг. // Российский журнал биологических инвазий. 2015. № 4. С. 95–104.
- Семёнов В.Б. Стафилиниды подсемейства Oxytelinae (Coleoptera: Staphylinidae) Московской области // Эверсманния. 2011. Вып. 25–26. С. 34–42.
- Семёнов В.Б., Егоров Л.В. Материалы к познанию стафилинид (Insecta, Coleoptera, Staphylinidae) Чувашии. Сообщение 1 // Научные труды государственного природного заповедника «Присурский». Чебоксары: Атрап: КЛИО. 2009. Т. 22. С. 56–57.

- Цинкевич В.А., Солодовников И.А. *Epuraea ocularis* and *Stelidota geminata* (Coleoptera: Nitidulidae) from Caucasus (Первая находка жуков-блестянок *Epuraea ocularis* и *Stelidota geminata* (Coleoptera: Nitidulidae) на Кавказе) // *Zoosystematica Rossica*. 2014. Т. 23. № 1. С. 118–121.
- Цуриков М.Н. Жуки Липецкой области. Воронеж: Издательско-полиграфический центр Воронежского государственного университета. 2009. 332 с.
- Чилахсаева Е.А., Гниненко Ю.И., Хегай И.В. Японский еловый полиграф *Polygraphus jezoensis* Niisima, 1909 – новый инвазивный организм в хвойных лесах европейской части России // В сб.: VII Чтения памяти О.А. Катаева. Вредители и болезни древесных растений России: Материалы междунар. конф. (г. С.-Петербург, 25–27 ноября 2013 г.). СПб., 2013. С. 99–100.
- Шанхиза Е.В. Инвазия узкотелой златки *Agrilus planipennis* в Московском регионе. 2007 (Электронный ресурс) // (<http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/ru/s/fraxxx.htm>). Проверено 24.05.2016.
- Alyokhin A., Udalov M., Benkovskaya G. The Colorado potato beetle // *Insect Pests of Potato. Global Perspectives on Biology and Management*. 2013. P. 11–29.
- Beenen R., Roques A. Leaf and Seed Beetles (Coleoptera, Chrysomelidae). Chapter 8.3. *BioRisk*. 2010. Vol. 4. № 1. P. 267–292.
- Bieńkowski A.O., Orlova-Bienkowskaja M.J. Quick spread of the invasive rose flea beetle *Luperomorpha xanthoder* (Fairmaire, 1888) in Europe and its first record from Russia (Coleoptera, Chrysomelidae, Galerucinae, Alticini) // *Spixiana*. (in press, a).
- Bieńkowski A.O., Orlova-Bienkowskaja M.J. New threat to soybean production in Europe: first record of the invasive alien pest *Medythia nigrobilineata* (Coleoptera, Chrysomelidae) introduced from Asia // *Acta Zoologica Bulgarica*. (in press, б).
- Burakowski B., Mroczkowski M., Stefańska J. Katalog Fauny Polski. Źêææ. XXIII, Chrzęszcze – Coleoptera. Tom 9. Scarabaeoidea, Dascilloidea, Byrrhoidea i Parnoidea. Warszawa: Państwowe wydawnictwo naukowe, 1983. 294 s.
- Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 4: Elateroidea – Derodontoidea – Bostrichoidea Lymexyloidea – Cleroidea – Cucujoidea / Eds I. Lubl, A. Smetana. Stenstrup: Apollo Books, 2007. 935 p.
- Dasclru M.M., Serafim R., Lindelcu E. Range expansion of *Trichoferus campestris* (Faldermann)(Coleoptera: Cerambycidae) in Europe with the confirmation of its presence in Romania // *Entomologica Fennica*. 2013. Vol. 24. № 3. P. 142–146.
- Denux O., Zagatti P. Coleoptera families other than Cerambycidae, Curculionidae sensu lato, Chrysomelidae sensu lato and Coccinellidae. Chapter 8.5 // *BioRisk*. 2010. Vol. 4. № 1. P. 315–406.
- Emerald ash borer website. 2016 (Электронный ресурс) // (<http://www.emeraldashborer.info>). Проверено 12.11.2016.
- Fikáček M., Angus R.B., Gentili E., Jia F., Minoshima Y.N., Prokin A., Przewoźny M., Ryndevich S.K. Family Hydrophilidae Latreille, 1802 // *Catalogue of Palaearctic Coleoptera*. Vol. 2/1. Revised and Updated Edition / Ed. by I. Löbl and D. Löbl. Leiden-Boston: Brill, 2015. P. 37–76.
- Geiter O., Homma S., Kinzelbach R. Bestandsaufnahme und Bewertung von Neozoen in Deutschland. Texte des Umweltbundesamtes, 2002. Vol. 25. 293 pp.
- Horion A. Adventivarten aus faulenden Pflanzenstoffen, besonders aus Komposthaufen. Studien zur deutschen Kdfer-Fauna V // *Koleopterologische Zeitschrift*. 1949. Vol. 1 (3). P. 203–215.
- Kenis M. 4 Insects – Insecta // An inventory of alien species and their threat to biodiversity and economy in Switzerland / Ed. R. Wittenberg. CABI Bioscience Switzerland Centre report to the Swiss Agency for Environment, Forests and Landscape. 2005. 417 pp.: 131–212.
- Kovalev A.V. New records of adventive species of Corylophidae and Silvanidae (Coleoptera: Cucujoidea) from the Western Caucasus // *Zoosystematica Rossica*. 2016. Vol. 25 (2). P. 273–276.
- Kovalenko Ya.N., Drovgalenko A.N., Khryapin R.A. First record of the larger black flour beetle (*Cynaesus angustus*) (Coleoptera: Tenebrionidae) from Russia, with a review of its North American and trans-continental expansion // *Zoosystematica Rossica*. 2016. Vol. 25 (2). P. 291–294.
- Mannerkorpi P. Uhtuan taistelurintamalla saapuneista tulokaskasveista // *Annales botanici Fennici Societas zoologica-botanica Fennica Vanamo*. 1944. Vol. 20. № 15. P. 39–51.
- Martynov V.V., Nikulina T.V. *Bruchidius siliquastris* Delobel, 2007 (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae), a new invasive species of seed-beetles in the Crimea peninsula // *Евразийский энтомологический журнал*. 2015. 14(6). С. 552–553.
- Michigan State University's invasive species factsheets. Japanese cedar longhorned beetle *Callidiellum rufipenne*. 2016 (Электронный документ) // (http://www.ipm.msu.edu/uploads/files/forecasting_invasion_risks/japanesecedarlhbeetle.pdf). Проверено 11.11.2016.
- Munteanu N., Moldovan A., Bacal S., Toderas I. Alien beetle species in the republic of Moldova: A review of their origin and main impact // *Российский журнал биологических инвазий*. 2014. № 1. P. 88–97.
- Ødegaard F., Tømmerås B.Å. Compost heaps—refuges and stepping-stones for alien arthropod species in northern Europe // *Diversity and Distributions*. 2000. Vol. 6. а 1. P. 45–59.
- Orlova-Bienkowskaja M.J. Ashes in Europe are in danger: the invasive range of *Agrilus planipennis* in European Russia is expanding // *Biological Invasions*. 2014a. Vol. 16. № 7. P. 1345–1349.
- Orlova-Bienkowskaja M.J. First record of the tobacco flea beetle *Epitrix hirtipennis* Melsheimer [Coleoptera: Chrysomelidae: Alticinae] in Russia // *EPPO Bulletin*. 2014b. Vol. 44. № 1. P. 44–46.

- Rabitsch W. Pathways and vectors of alien arthropods in Europe. Chapter 3 // *BioRisk*. 2010. Vol. 4. P. 27.
- Rabitsch W., Schuh R. Käfer (Coleoptera) // *Neobiota in Österreich* / Eds F. Essl, W. Rabitsch. Wien: Umweltbundesamt, 2002. P. 324–346. 432 pp.
- Roques A., Auger-Rozenberg M.A., Blackburn T.M., Garnas J., Pyšek P., Rabitsch W., Richardson D.M., Wingfield M.J., Liebhold A.M., Duncan R.P. Temporal and interspecific variation in rates of spread for insect species invading Europe during the last 200 years // *Biological Invasions*. 2016. Vol. 18. q 4. 907–920.
- Roy H., Migeon A. Ladybeetles (Coccinellidae) chapter 8.4 // *BioRisk*. 2010. T. 4. №. 1. P. 293–313.
- Roy H.E., Brown P.M.J., Adriaens T., Berkvens N., Borges I., Clusella-Trullas S., De Clercq P., Eschen R., Estoup A., Evans E.W., Facon B., Gardiner M.M., Gil A., Grez A., Guillemaud T., Haelewaters D., Honek A., Howe A.G., Hui C., Kenis M., Kulfan J., Handley L.L., Lombaert E., Loomans A., Losey J., Lukashuk A.O., Maes D., Magro A., Murray K.M., Martin G.S., Martinkova Z., Minnaa I., Nedved O., Orlova-Bienkowskaja M.J., Rabitsch W., Ravn H.P., Rondoni G., Rorke S.L., Ryndevich S.K., Saethre M.-G., Soares A.O., Stals R., Tinsley M.C., Vandereycken A., van Wielink P., Vigišová S., Zach P., Zaviero T., Zhao Z. The harlequin ladybird, *Harmonia axyridis*: global perspectives on invasion history and ecology // *Biological Invasions*. 2016. Vol. 18. № 4. P. 997–1044.
- Sauvard D., Branco M., Lakatos F., Faccoli M., Kirkendall L. Weevils and Bark Beetles (Coleoptera, Curculionidae). Chapter 8.2 // *BioRisk*. 2010. Vol. 4. P. 219.
- Šefrová H., Laštůvka Z. Catalogue of alien animal species in the Czech Republic. *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis*. 2005. q 53. P. 151–170.
- Semionenkov O.I., Semenov V.B., Gildenkov M.Yu. Rove beetles (Coleoptera: Staphylinidae) of the West of the European part of Russia (excepting subfamilies Pselaphinae, Scydmaeninae and Scaphidiinae) / O.I. Semionenkov. Smolensk: Universum, 2015. 392 pp.
- Tomov R., Trencheva K., Trenchev G., Cota E., Ramadhi A., Ivanov B., Naceski S., Papazova-Anakieva I., Kenis M. Non-indigenous insects and their threat to biodiversity and economy in Albania, Bulgaria and Republic of Macedonia. Sofi a-Moscow: Pensoft publishers. 2009. 112 pp.
- Ukrainsky A.S., Orlova-Bienkowskaja M.Ja. Expansion of *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae) to European Russia and adjacent regions // *Biological Invasions*. 2014. Vol. 16. № 5. P. 1003–1008.

MAIN TRENDS OF INVASION PROCESS IN BEETLES (COLEOPTERA) OF EUROPEAN RUSSIA

© 2016 Orlova-Bienkowskaja M. Ja.

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,
Moscow 119071, Leninski pr. 33.
e-mail: marinaorlben@yandex.ru

Analysis of own and literature data has allowed to reveal main trends of invasions of beetles in European Russia. One hundred and sixty eight alien species of beetles from 30 families have been recorded in the region. One hundred and two of them are pests. Analysis of the information revealed main trends of invasions of beetles in European Russia. The following biotopes are typical for alien beetles of European Russia: houses, agrocenoses, biocenoses of cities and other settlements and ruderal biotopes. More than 50% of species occur also in native biotopes: forests, animal shelters etc. No one species has become a key species, i.e. does not drastically change native communities. But five species of tree pests, which were inadvertently introduced from East Asia in the last decades, could potentially become key species and inflict a serious damage to the forests of European Russia: *Agrilus planipennis* (Buprestidae), *Trichoferus campestris* (Cerambycidae), *Anisandrus maiche* (Curculionidae, Scolytinae), *Xyleborinus attenuatus* (Curculionidae, Scolytinae) и *Xylosandrus germanus* (Curculionidae, Scolytinae). The main vector of invasion of beetles to the region is an unintentional introduction. About half of species are introduced to European Russia with imported products of plant and animal origin, about 25% – with plant substrates (straw, compost etc.), about 10% – with wood, about 14% – with alive plants, less than 5% of species are intentionally introduced. Native ranges of alien beetles of European Russia are situated in Mediterranean region, East and South-East Asia, Middle Asia, Africa, South and North America, West Europe and Australia. The highest number of species (about 20%) originates from East Asia. The most of alien beetles were introduced to European Russia not directly from their native ranges, but from their invasive ranges in other European countries. In the latest 20 years the number of new alien species originating from East Asia has increased. The number of new direct invasions from this region has also increased. The regions in which the most new beetle species alien to European Russia were found are Krasnodar territory and Adygea (14 species) and Moscow region (8 species). The process of invasion of beetles to European Russia is accelerating. More alien beetles appeared in European Russia in the recent 20 years than in the same periods in the past. Forty two new alien species including 23 pest species appeared. The percentage of new alien species connected with living plants has been constantly increasing since the middle of the 20th century and is more than 50% in the recent 20 years. This tendency is connected with the increase of import of plants. Wide ranges are typical for alien beetles. About 80% of alien beetle species of European Russia have established not only in Europe, but also in other parts of the world, more than 50% have become cosmopolitan. The distribution of an alien species is usually fast: the species spreads to thousands of kilometers in several decades.

Key words: alien species, invasions, beetles, vectors of invasion, donor regions, recipient regions, biotopes.