

УДК 632.76

**МОЖНО ЛИ ОТЛИЧИТЬ ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ  
(COLEOPTERA) ОТ МЕСТНЫХ?**

© М. Я. Орлова-Беньковская

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН  
Ленинский пр., 33, Москва, 119071, Россия  
E-mail: marinaorlben@yandex.ru  
Поступила 25.05.2015

Чужеродные виды (вселенцы) — это виды, акклиматизировавшиеся за пределами естественного ареала. Знание статуса видов (местный или чужеродный) — необходимая основа для таксономических, зоогеографических и эволюционных выводов, а также для составления списков охраняемых видов. Биологические инвазии жуков плохо изучены. Проблема выявления чужеродных видов сложна, но она с успехом решается в ботанике и некоторых отраслях зоологии. На основе обобщения критериев, принятых для выявления чужеродных видов высших растений, водорослей, млекопитающих и морских беспозвоночных, предложены критерии для выявления жуков-вселенцев: 1) обнаружение самовоспроизводящейся популяции вида на территории, где он раньше не был отмечен; 2) дизъюнкция ареала, которую не удается объяснить дизъюнкцией ландшафтов или ареалов кормовых растений; 3) расширение фрагмента ареала, изолированного от его основной части; 4) локальное распространение в районе, примыкающем к инвазионным коридорам; 5) акклиматизация в других регионах; 6) трофическая специализация к чужеродному виду; 7) отсутствие специфических паразитов и хищников в данном регионе и их наличие в другом; 8) обитание в антропогенных биотопах; 9) резкие колебания численности; 10) отсутствие родственных видов в местной фауне при их наличии в фауне другого региона; 11) одновременное обнаружение в данном регионе двух и более таксономически и/или экологически близких видов, типичных для фауны другого региона; 12) наличие известных векторов инвазии; 13) пониженное генетическое разнообразие; 14) способность к размножению путем партеногенеза или инбридинга. Эти критерии не абсолютны, поскольку возможны исключения. По одному критерию установить статус вида, как правило, не удастся. Если же вид соответствует нескольким критериям, то с большой вероятностью он в данной местности чужеродный.

*Ключевые слова:* инвазия, чужеродный вид, жуки, жесткокрылые, Coleoptera.

По числу видов жесткокрылые (отряд Coleoptera) составляют около 20—25 % всех живых существ (Zhang, 2013; Roskov et al., 2015), однако доля статей, посвященных чужеродным жукам, в специальных российских и зарубежных журналах по биологическим инвазиям составляет всего 5—7 % (рис. 1). Значит ли это, что акклиматизация за пределами естественного ареала у жуков происходит реже, чем у других живых организмов? Конечно же, нет. Причина диспропорции в том, что биологические инвазии жуков недостаточно изучены.

Жуки постоянно проникают на новые территории с зерном, овощами, саженцами, семенами, древесиной, компостом, черноземом, распространяют-

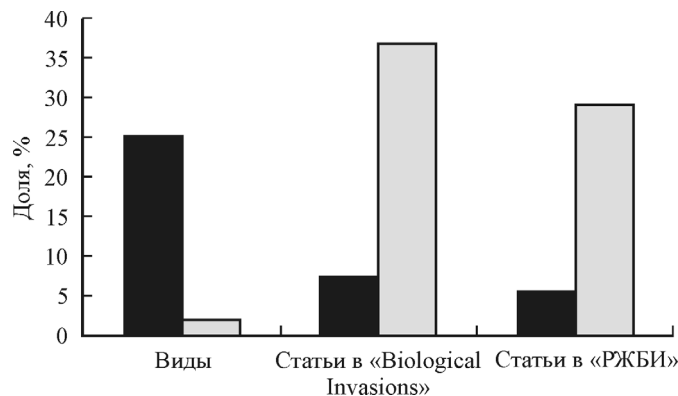


Рис. 1. Доля числа видов жесткокрылых среди всех живых организмов и доля статей, посвященных жесткокрылым в журналах по биологическим инвазиям: «Biological Invasions» и «Российском журнале биологических инвазий» (РЖБИ). Для сравнения приведены аналогичные данные по лучеперым рыбам.

1 — жесткокрылые, 2 — лучеперые рыбы.

ся из-за случайных заносов транспортом, а также множеством других способов, и часто акклиматизируются (Beenen, 2006; Kenis et al., 2007; Roques et al., 2009; Масляков, Ижевский, 2011). Однако в большинстве случаев появление новых видов в фауне жесткокрылых происходит незаметно для человека (Kirkendall, Faccoli, 2010). Известные чужеродные виды жуков — это лишь вершина айсберга. Специалисты полагают, что подавляющее большинство вселенцев в настоящее время считаются местными видами (Beenen, 2006). По изученности инвазий энтомология отстает от ряда других областей биологии. Например, доля растительноядных жесткокрылых, которые считаются чужеродными в Московской обл., в 80 раз меньше, чем доля адвентивных растений в местной флоре (Масляков, Ижевский, 2011; Майоров и др., 2012).

Проблема выявления чужеродных видов жесткокрылых остро стоит при проведении различных исследований. Для адекватного анализа генетики, физиологии, экологии и других аспектов жизни данного вида на данной территории необходимо знать, местный ли вид или проник на нее в результате деятельности человека. Знание статуса видов (местный или чужеродный) — необходимый базис для таксономических, зоогеографических и эволюционных выводов, а также для практической деятельности по контролю численности вредителей сельского и лесного хозяйства и по охране природы. Например, при поиске агентов биологической борьбы с вредителем необходимо знать, где расположен его естественный ареал (Масляков, Ижевский, 2011). А при составлении списков охраняемых видов следует избегать такой распространенной ошибки, как включение в них недавних вселенцев (Савельев, 2005).

В последнее время инвазии жесткокрылых привлекают к себе внимание многих исследователей. Составлены списки чужеродных видов по отдельным семействам и территориям (Beenen, 2006; Beenen, Roques, 2010; Kirkendall, Faccoli, 2010; Власов, 2013; Munteanu et al., 2014). Жуки входят в базы данных по видам-вселенцам (Чужеродные..., 2012; NOBANIS, 2014; DAISIE, 2014). Однако критерии чужеродности для жесткокрылых до сих пор не разработаны, поскольку инвазионная биология насекомых находится на этапе начального накопления знаний и лишь переходит к некоторым обобщениям (Масляков, Ижевский, 2011).

Зачастую чужеродными считают только те виды жуков, за которыми закрепились репутация вселенцев. Специалисты с сожалением отмечают, что

внесение видов жесткокрылых в списки и базы данных по чужеродным организмам, как правило, не сопровождается никаким обоснованием (Kirken-dall, Faccoli, 2010). При этом массовые, привычные виды автоматически считаются местными. Чтобы перейти от такого субъективного подхода к научно обоснованному, необходимо выработать критерии чужеродности (Webb, 1985; Пушкарев, 2012).

Чем мельче размер представителей данной таксономической группы, тем труднее распознать в ней вселенцев. Эта закономерность сформулирована в виде иронического «маленького правила» инвазионной биологии: «Если ты маленький, значит ты местный» (Wyatt, Carlton, 2002). Выявление чужеродных видов жесткокрылых — весьма непростая задача. Даже при тщательном исследовании трудно с уверенностью утверждать, что впервые обнаруженный на данной территории вид — вселенец, а не местный вид, не замеченный ранее исследователями (Присный и др., 2013). Редко удается зарегистрировать момент вселения вида, а затем наблюдать его акклиматизацию.

Однако невозможность напрямую доказать факт чужеродного происхождения видов не означает, что их следует считать местными «по умолчанию» или же отказаться от работы над проблемой под предлогом ее неразрешимости. Опыт ботаники и некоторых отраслей зоологии говорит о том, что проблема выявления чужеродных видов разрешима. Для многих групп, в частности, для высших растений, морских беспозвоночных и водорослей, разработаны критерии, позволяющие с высокой достоверностью выявлять вселенцев (Webb, 1985; Chapman, Carlton, 1991; Boudouresque, Verlaque, 2002; Звягинцев и др., 2011; Майоров и др., 2012). Ни один из критериев нельзя считать абсолютным доказательством иноземного происхождения вида, потому что из любого правила есть исключения, но соответствие особенностей вида нескольким критериям часто позволяет решить, какой статус для вида более вероятен.

Критерии чужеродности, независимо предложенные для разных таксономических групп, весьма сходны между собой. Очевидно, это сходство отражает общие закономерности инвазионного процесса. Вместе с тем между комплексами критериев есть и различия, обусловленные экологическими особенностями разных групп организмов, каждая из которых имеет свой тип отношений с человеком. В частности, группы организмов различаются по характеру биотопического распределения чужеродных видов (Pušek et al., 2010). Невозможно механически перенести на жесткокрылых методики выявления вселенцев, применяемые для других таксонов. Необходимо разработать критерии, пригодные именно для жуков.

Перед этой работой поставлены следующие задачи.

1. Привлечь внимание coleopterологов к проблеме разработки критериев для выявления чужеродных видов.
2. Предложить пути ее решения на основе обобщения опыта, накопленного в ботанике и других областях знаний.
3. Продемонстрировать применимость экологических, географических, филогенетических и других критериев чужеродности на примере видов жуков, иноземное происхождение которых не вызывает сомнения.
4. Показать, как можно применять комплекс критериев для оценки статуса видов (местный/чужеродный) в тех случаях, когда статус не очевиден.

В отечественной литературе по биологическим инвазиям нет единообразия терминов, которые по-разному переводят с английского языка. Мы принимаем терминологию, разработанную Масляковым и Ижевским (2011).

## КРИТЕРИИ ЧУЖЕРОДНОСТИ ВИДА

### 1. ОБНАРУЖЕНИЕ САМОВОСПРОИЗВОДЯЩЕЙСЯ ПОПУЛЯЦИИ ВИДА НА ТЕРРИТОРИИ, ГДЕ ОН РАНЬШЕ НЕ БЫЛ ОТМЕЧЕН

Если фауна региона хорошо изучена, то появление нового, ранее не отмеченного вида свидетельствует о том, что этот вид проник в регион извне. Такой подход используется для установления чужеродного статуса видов млекопитающих (Хляп и др., 2008), высших растений (Webb, 1985), морских беспозвоночных (Chapman, Carlton, 1991) и водорослей (Boudouresque, Verlaque, 2002).

К сожалению, фауна жесткокрылых изучена очень неполно. Фаунистические списки есть лишь по отдельным регионам и семействам жуков, поэтому данный критерий на практике применяется только в очевидных случаях, когда вид-вселенец наносит большой экономический ущерб и не может остаться незамеченным. Яркий пример — ясенева изумрудная узкотелая златка *Agrilus planipennis* Fairmaire, 1888 (Vuprestidae). До начала XXI в. она была отмечена только в Восточной Азии, затем с 2002 г. стала попадаться в Северной Америке, а с 2003 г. — в Москве. Массовое размножение этого вредителя за десять лет приняло характер энтомогенной катастрофы: значительная часть ясеней в Московской обл. погибла (Орлова-Беньковская, 2013а). Специалисты уверены, что *A. planipennis* — акклиматизировавшийся чужеродный вид (Волкович, Мозоловская, 2014).

Находки единичных экземпляров бывают случайными и не могут свидетельствовать об акклиматизации вида. Например, отдельные находки *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coccinellidae) в Белгородской обл., *Leptomona russica* (Gmelin, 1790) (Chrysomelidae) в Оренбургской обл., а также *Paridea angulicollis* (Motschulsky, 1854) (Chrysomelidae) в Приморском крае не доказывают вселения этих видов (Орлова-Беньковская, 2013б; Беньковский, Орлова-Беньковская, 2013; Orlova-Bienkowska, Bienkowski, 2014). Тем не менее такие находки нужно фиксировать, чтобы впоследствии в случае действительной акклиматизации по ним можно было судить о том, когда вид впервые появился на данной территории. Начальные стадии активного расселения инвазионных видов растений плохо документированы (Виноградова и др., 2010). По жесткокрылым недостаток такой информации еще острее. Например, инвазионная божья коровка *Harmonia axyridis* была впервые отмечена в Молдавии лишь после того, как стала массовым видом по всей стране (Язловецкий, Суменкова, 2013).

Одним из основных критериев при выявлении адвентивных растений служат исторические свидетельства. Отсутствие вида в старых списках флоры и гербариях говорит о том, что он не произрастал на данной территории (Webb, 1985). Археофиты (древние вселенцы) представляют собой дискуссионную группу, но установление чужеродного статуса для большей части неофитов, т. е. новых вселенцев, не вызывает особых проблем (Майоров и др., 2012). При анализе флоры границу между древними и новыми вселенцами обычно проводят по 1500 г. (Виноградова и др., 2010), при анализе фауны млекопитающих — по 1700 г. (Хляп и др., 2008). К сожалению, история почти не сохранила для нас списков фауны жесткокрылых прошлых столетий. Поэтому границу древних вселенцев следует проводить не ранее середины XIX в., когда были составлены первые сводки по жукам (например, Dejean, 1837; Gemminger, Harold, 1868—1876).

Ситуация усугубляется сложностью определения видовой принадлежности жуков и крайним дефицитом специалистов. Отсутствие вида в прежних списках иногда бывает связано с тем, что исследователи не могли его идентифицировать. Например, обычный и широко распространенный вид *Cry-*

*ptoccephalus bameuli* Duhadelborde, 1999 (Chrysomelidae) долгое время не отмечали на территории Европейской России, поскольку не отличали от близкого *Cryptocephalus flavipes* Fabricius, 1781 (Беньковский, 2009).

Однако подобные примеры скорее исключение, чем правило. Нельзя согласиться со скептическим мнением некоторых энтомологов, которые считают, что любую находку вида, не отмеченного в Европейской России, следует объяснять неполнотой прежних списков. В Европейской России собирали материал сотни профессиональных энтомологов и тысячи коллекционеров-любителей. В Зоологическом институте РАН и Зоологическом музее Московского государственного университета накоплены богатые коллекции жесткокрылых, которые довольно полно представляют фауну региона. Поэтому новые находки, особенно в наиболее изученных центральных областях, скорее свидетельствуют об инвазии, чем о неполноте прежних сборов.

Указанием на принадлежность вида к местной фауне может служить его находка при археологических раскопках (Власов, 2012) или в донных отложениях (Назаров, Расницын, 1984). Использование археологических данных для реконструкции истории формирования фауны — чрезвычайно перспективное направление исследований. Однако возможны случаи, когда вид, обитавший на данной территории в далеком прошлом, вымер, а потом вселился вновь. Такие повторно вселившиеся виды в инвазионной биологии принято рассматривать как чужеродные, потому что по своим экологическим особенностям и взаимоотношениям с местными сообществами они ведут себя как вселенцы (Хляп и др., 2008).

## 2. ДИЗЬЮНКЦИЯ АРЕАЛА, КОТОРУЮ НЕ УДАЕТСЯ ОБЪЯСНИТЬ ДИЗЬЮНКЦИЕЙ ЛАНДШАФТОВ ИЛИ АРЕАЛОВ КОРМОВЫХ РАСТЕНИЙ

Если ареал вида состоит из нескольких изолированных друг от друга участков, то, возможно, один из этих участков представляет собой естественный ареал, а другие возникли в результате инвазии (Webb, 1985; Chapman, Carlton, 1991). Большинство жесткокрылых, акклиматизировавшихся за пределами естественной области распространения, имеют разорванные ареалы. Например, короед *Xylosandrus germanus* (Blandford, 1894) (Curculionidae, Scolytinae) распространен в Восточной Азии, Европе (в том числе в Европейской России) и Северной Америке (Kirkendall, Faccoli, 2010). Его первичный ареал находится в Азии, а области распространения в Европе и Северной Америке — вторичные.

Разумеется, не всегда дизъюнкция ареала связана с инвазией. Разрыв в распространении может возникать естественным образом, когда вид вымирает на большей части ареала, но сохраняется в отдельных изолированных друг от друга районах. Некоторые насекомые, распространение которых ограничено территориями с реликтовыми флористическими комплексами, сократили свой ареал при наступлении ледника, а холодолюбивые виды, наоборот, были широко распространены во время оледенения, но после потепления сохранились только в Азии, на севере Европы и в европейских горах (Городков, 1984).

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 пример колорадского жука, ясеновой изумрудной узкотелой златки и многих других вселенцев показывает, что жуки могут заселять целые континенты за десятки лет. Очевидно, что современные ареалы многих жуков должны быть весьма молодыми.

Часто бывает, что, обнаружив дизъюнктивный ареал, специалисты автоматически считают его реликтовым, сбрасывая со счетов возможность инвазии. Несостоятельность такого подхода показана, в частности, для морских беспозвоночных (Charman, Carlton, 1991) и стрекоз (Харитонов, 2012). Реликтовый характер дизъюнкции нужно доказывать морфологическими, генетическими, экологическими или другими данными. Дрейф генов и действие естественного отбора приводят к тому, что при длительной изоляции между популяциями из разных частей ареала возникают различия. Например, группа популяций божьей коровки *Harmonia axyridis*, обитающая к западу от Байкала, резко отличается по морфологическим и генетическим параметрам от группы популяций, обитающих к востоку (Lombaert et al., 2011). Если же между особями, обитающими в разных частях разорванного ареала, нет достоверных различий, то нет оснований считать дизъюнкцию реликтовой.

Применение данного критерия чужеродности к жесткокрылым осложнено тем, что их ареалы недостаточно изучены. Кажущаяся дизъюнкция может возникать при отсутствии материала из региона, разделяющего две изученные части ареала. Городков (1981) отмечал, что «хотя абсолютно корректное доказательство отсутствия какого-либо насекомого на какой-либо территории представляет почти неразрешимую задачу, существует несколько способов уточнения границ ареалов». Он предложил для этого следующие методы.

1. Картирование доступного материала по всей группе, к которой относится проблемный вид. Отсутствие находок тех или иных видов в районах, откуда имеются сборы родственных ему видов, повышает убедительность негативных данных на картах.

2. Сравнение ареалов двух или большего числа видов, близких по биологии и часто родственных, которые обычно встречаются в сборах вместе. Если исследователи в данном регионе регулярно находят один из этих видов, но не находят другой, то отсутствие второго вида нельзя объяснить недостатком сборов.

3. Нанесение на карту ареала точек, в которых целенаправленные поиски вида оказались безрезультатными.

Полнота и точность картирования ареалов стали гораздо выше, чем были в недавнем прошлом. Исследование ареалов переживает небывалый подъем в связи с развитием компьютерных технологий хранения и обработки фаунистической информации, а также с появлением общедоступных картографических систем (в частности, DIVA-GIS: <http://www.diva-gis.org/>). Сведения о достоверных находках видов, подтвержденные специалистами, накапливаются в международных базах данных (в частности, в Global Biodiversity Information Facility, <http://www.gbif.org/>). Кроме того, стала доступной литература XVII—XX вв. (<http://www.biodiversitylibrary.org/> и др.), которую исследователи начали использовать для изучения вековой динамики ареалов (Орлова-Беньковская, 2012; Присный и др., 2013).

### 3. РАСШИРЕНИЕ ФРАГМЕНТА АРЕАЛА, ИЗОЛИРОВАННОГО ОТ ЕГО ОСНОВНОЙ ЧАСТИ

Этот критерий — один из самых надежных (Charman, Carlton, 1991; Boudouresque, Verlaque, 2002). Если особей данного вида сначала находят лишь на небольшом участке, удаленном от основной части ареала, а затем начинают находить на более обширной территории, то, скорее всего, вид проник недавно и мы наблюдаем процесс заселения пригодной для обитания неосвоенной территории.

Например, долгоносик *Lignyodes bischoffi* Blatchley, 1916 (Curculionidae) и земляная блошка *Epitrix hirtipennis* (Melsheimer, 1847) (Chrysomelidae), завезенные в Европу из Америки во второй половине XX в., постепенно расширяют свой вторичный ареал и в настоящее время достигли России (Арзанов, 2013; Orlova-Bienkowskaja, 2014b). А ясеневая изумрудная узкотелая златка, первый европейский очаг которой был отмечен в Москве в 2003 г., к 2014 г. заселила почти все центральные области европейской части России (Orlova-Bienkowskaja, 2014a).

#### 4. ЛОКАЛЬНОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ В РАЙОНЕ, ПРИМЫКАЮЩЕМ К ИНВАЗИОННЫМ КОРИДОРАМ

Границы ареалов местных видов обычно определяются границами природных зон или ландшафтов (Крыжановский, 2002). В отличие от них распространение вселенцев часто ограничено искусственными факторами: например, иногда чужеродный вид морского беспозвоночного животного обитает только в гавани порта, куда его занесли (Chapman, Carlton, 1991), а чужеродный вид водоросли — в ближайших окрестностях фермы аквакультуры (Boudouresque, Verlaque, 2002). Сходным образом вторичный ареал жука-вселенца иногда бывает ограничен небольшой территорией, примыкающей к месту заноса.

Например, Транссибирская магистраль служит коридором, по которому многие виды проникли далеко за пределы естественного ареала в несвойственные им ландшафты. Типично степной центральноазиатский листоед ***Pallasiola absinthii*** (Pallas, 1773) (Chrysomelidae) по Транссибирской магистрали проник в таежную зону Западной Сибири, но не акклиматизируется в естественных ландшафтах, область его распространения ограничена полосой шириной 10—20 м вдоль железной дороги (Дубешко, Медведев, 1989). Сходным образом многие европейские виды жесткокрылых, занесенные в Северную Америку, первоначально акклиматизировались в портах и поселениях колонистов (Bain, King, 2009).

#### 5. АККЛИМАТИЗАЦИЯ В ДРУГИХ РЕГИОНАХ

Инвазии — стохастический процесс, но набор видов, которым удалось акклиматизироваться за пределами естественного ареала, не случаен (Karatajev et al., 2009). Некоторые организмы в силу особенностей поведения и образа жизни имеют предрасположенность к заселению новых территорий (Chapman, Carlton, 1991). Способность вида к инвазии зависит от множества естественных и антропогенных факторов, многие из которых нам неизвестны, но в целом, если вид смог акклиматизироваться в одном регионе, то велика вероятность его акклиматизации и в другом. Эта закономерность, показанная для водорослей (Boudouresque, Verlaque, 2002), вероятно, справедлива и для жуков.

В качестве примера можно привести не раз упоминавшуюся божью коровку *Harmonia axyridis*. Первые акклиматизировавшиеся популяции *H. axyridis* были обнаружены в Северной Америке в 1988 г. С этого времени началась всемирная экспансия вида (Brown et al., 2011). К 2014 г. *H. axyridis* распространилась по 50 странам Европы, Азии, Северной и Южной Америки и Африки (EPPO, 2014). Недавно волна распространения вида охватила европейскую часть России, Кавказ и Юго-Восточный Казахстан (Ukrainsky, Orlova-Bienkowskaja, 2014; Орлова-Беньковская, 2014, 2015).

## 6. ТРОФИЧЕСКАЯ СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ К ЧУЖЕРОДНОМУ ВИДУ

Значительная доля чужеродных насекомых-фитофагов питается только культурными и адвентивными растениями и не переходит на виды местной флоры (Veenen, 2006; Rušek et al., 2010). Например, амброзиевый листоед [*Zygogramma suturalis* (Fabricius, 1775)], интродуцированный из Северной Америки, в России кормится исключительно на адвентивном сорняке *Ambrosia artemisiifolia* L. (Ковалев и др., 2013).

Местные виды иногда питаются адвентивными растениями (Аистова и др., 2014), но эти растения не становятся для них единственным кормом. Вместе с тем питание местными растениями не может служить доказательством аборигенного происхождения вида. Например, колорадский жук *Lepidotarsa decemlineata* (Say, 1824) в Европейской России кормится не только на культурных пасленовых, но и на местном паслене сладко-горьком *Solanum dulcamara* L. (Медведев, Рогинская, 1988), а ясеневая изумрудная узкотелая златка — на местном ясене обыкновенном *Fraxinus excelsior* L. (Майоров и др., 2012; Orlova-Bienkowskaja, 2015).

## 7. ОТСУТСТВИЕ СПЕЦИФИЧЕСКИХ ПАРАЗИТОВ И ХИЩНИКОВ В ДАННОМ РЕГИОНЕ И ИХ НАЛИЧИЕ В ДРУГОМ

Известно, что, попадая в новый регион, вид часто освобождается от прессы специфических хищников и паразитов (Элтон, 1960). Эта закономерность установлена для многих таксонов, в том числе для жесткокрылых. Например, считается, что один из важнейших факторов, вызвавших массовое размножение колорадского жука в Европе, — это низкий уровень паразитизма (Чернышев, 2012).

Однако наличие паразитов в данном регионе не может свидетельствовать о том, что вид местный. Например, на ясеневой изумрудной узкотелой златке *Agrilus planipennis* в Москве развивается *Spathius polonicus* Niezabittowski, 1910 (Hymenoptera: Braconidae), причем уровень зараженности им достигает 50 % (Orlova-Bienkowskaja, Belokobylskij, 2014).

## 8. ОБИТАНИЕ В АНТРОПОГЕННЫХ БИОТОПАХ

Организмы чужеродного происхождения часто предпочитают антропогенные биотопы. В частности, многие чужеродные морские беспозвоночные развиваются на днищах кораблей (Chapman, Carlton, 1991), а также в местах, подверженных термальному или иному типу антропогенного загрязнения (Звягинцев и др., 2011). Чужеродные виды млекопитающих чаще всего осваивают местообитания, связанные с жилищем человека (Хляп и др., 2008), а адвентивные виды растений — агроценозы и земли населенных пунктов (Webb, 1985).

Преимущественная связь вселенцев с антропогенными биотопами установлена и для насекомых (Rušek et al., 2010). Она объясняется прежде всего тем, что люди чаще разносят виды, непосредственно связанные с хозяйственной деятельностью (Kenis et al., 2007). Кроме того, антропогенные биотопы обладают низкой резистентностью к инвазиям из-за сниженного пресса хищников, паразитов и конкурентов (Элтон, 1960; Kenis et al., 2007).

Антропогенные сообщества служат форпостами ареалов и рефугиумами для чужеродных видов жесткокрылых. Например, изучение видового состава жесткокрылых, обитающих в компостных кучах в странах Северной Европы, показало, что 34 из этих видов — недавние вселенцы с юга, причем



лишь 12 из них натурализовались в естественных сообществах, а остальные встречаются исключительно в компосте (Ødegaard, Tømmerås, 2000).

Некоторые дендрофильные жуки встречаются в парках далеко за пределами своего естественного ареала и ареалов своих кормовых пород. Например, листоед *Pyrrhalta viburni* (Paykull, 1799) (Chrysomelidae), который кормится исключительно на калине, встречается на юге Саратовской обл., где калина растет только в посадках (Беньковский, 2011).

С другой стороны, обитание и даже массовое развитие вида в естественных биотопах не может служить доказательством местного происхождения. Например, уссурийский полиграф (*Polygraphus proximus* Blandford, 1894; Curculionidae: Scolytinae) в Западно-Сибирском регионе инвазии уничтожает пихту в естественных таежных сообществах (Кривец, 2012; Керчев, 2014).

#### 9. РЕЗКИЕ КОЛЕБАНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ

Обычно при акклиматизации на новой территории наблюдается латентная фаза, когда вид имеет низкую численность. Затем следует вспышка, а за ней часто резкий спад численности, за которой может вновь последовать резкий подъем. Эта закономерность выявлена у многих групп организмов, в частности, у высших растений, морских водорослей, брюхоногих моллюсков и насекомых (Webb, 1985; Boudouresque, Verlaque, 2002; Simberloff, Gibbons, 2004; Масляков, Ижевский, 2011). Резкие колебания обусловлены тем, что в системе взаимодействия чужеродного вида с сообществом не сразу устанавливается баланс (Simberloff, Gibbons, 2004).

Яркий пример резких колебаний численности жука во вторичном ареале демонстрирует популяция *Lilioceris lili* (Scopoli, 1763) (Chrysomelidae) на Британских островах. Этот листоед был впервые занесен в Англию в первой половине XIX в. и стал обычным в окрестностях Лондона (Stephens, 1839). Затем он полностью исчез по неизвестной причине, но появился вновь спустя 100 лет (Fox Wilson, 1943). К настоящему времени *L. lili* расселился по всем графствам Великобритании и наносит большой ущерб цветоводству, а также местным природным сообществам (Salisbury, 2003).

#### 10. ОТСУТСТВИЕ РОДСТВЕННЫХ ВИДОВ В МЕСТНОЙ ФАУНЕ ПРИ ИХ НАЛИЧИИ В ФАУНЕ ДРУГОГО РЕГИОНА

Часто бывает, что у вида-вселенца в местной фауне нет близких родственников, но они есть в том регионе, откуда он происходит. Этот критерий, предложенный при изучении чужеродных ракообразных Калифорнии (Charman, Carlton, 1991), применим и для жесткокрылых. Например, занесенный из Америки колорадский жук и специально интродуцированный амброзиевый листоед — лишь два представителя в фауне Европейской России американской подтрибы *Doryphorina*, к которой относятся эти виды (Ковалев, Медведев, 1983).

#### 11. ОДНОВРЕМЕННОЕ ОБНАРУЖЕНИЕ В ДАННОМ РЕГИОНЕ ДВУХ И БОЛЬШЕГО ЧИСЛА ТАКСОНОМИЧЕСКИ И/ИЛИ ЭКОЛОГИЧЕСКИ БЛИЗКИХ ВИДОВ, ТИПИЧНЫХ ДЛЯ ФАУНЫ ДРУГОГО РЕГИОНА

Нередко вселяется не один вид, а комплекс близких видов. Например, в центре Европейской России отмечены 3 вида североамериканских сорняков рода *Ambrosia* (Майоров и др., 2012). В Европе акклиматизировались 3 северо-

роамериканских вида жесткокрылых рода *Epitrix* (Chrysomelidae) и 2 азиатских вида рода *Anoplophora* (Cerambycidae) (ЕРРО, 2014). Вероятно, условия, способствующие вселению одного вида в данный регион, могут способствовать и вселению близкого вида.

#### 12. НАЛИЧИЕ ИЗВЕСТНЫХ ВЕКТОРОВ ИНВАЗИИ

При анализе статуса вида следует учитывать, существуют ли векторы инвазии, т. е. способы, при помощи которых особи могут попадать в другие регионы (Webb, 1985). Для жуков известно несколько десятков типичных векторов инвазии (Масляков, Ижевский, 2011). Например, особи *Harmonia axyridis* часто скапливаются в стоящих транспортных средствах в поисках мест для зимовки и благодаря этому быстро перемещаются на значительные расстояния (Жоротяев, 2013). Долгоносиков рода *Otiorhynchus* (Curculionidae), личинки которых развиваются в почве на корнях растений, перевозят с саженцами (Balalaikins, Bukejs, 2011).

При изучении адвентивной флоры используют анализ исторических векторов инвазии. Например, известно, что многие виды растений расселились по Великому шелковому пути, другие распространились в результате перемещений кочевых племен, а сорняки, связанные с посевами определенных растений, распространялись в древности с культурой этих растений (Афанасьев, Лактионов, 2008). Наверняка подобными способами расселялись не только растения, но и жуки, однако исторические векторы инвазий жесткокрылых совершенно не исследованы.

#### 13. ПОНИЖЕННОЕ ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ

Часто в популяциях вида, возникших за пределами естественного ареала, бывает снижено генетическое разнообразие. Эта закономерность была выявлена у высших растений (Webb, 1985), морских беспозвоночных (Boudouresque, Verlaque, 2002) и насекомых (Tsutsui et al., 2000). Из-за эффекта основателя в таких популяциях представлены не все генотипы, присутствующие в естественном ареале вида. Например, установлено, что вредитель кофе *Hypothenemus hampei* (Ferrari, 1867) (Curculionidae: Scolytinae), расселившийся во всех регионах мира, где возделывают эту культуру, имеет исключительно низкую генетическую вариабельность (Andreev et al., 1998). В Северной Америке популяции усача *Anoplophora glabripennis* (Motschulsky, 1853) (Cerambycidae), занесенного из Азии, имеют меньшее генетическое разнообразие, чем в Китае (Carter et al., 2010). В некоторых случаях пониженное генетическое разнообразие бывает очевидным благодаря более узкому спектру морфологической изменчивости. Например, у *Harmonia axyridis* в южноафриканском вторичном ареале всего одна цветочная форма, в то время как в естественном ареале, в Азии, этот вид имеет десятки цветочных форм (Stals, 2010).

Если две популяции вида географически изолированы друг от друга, но генетически идентичны, это серьезный аргумент в пользу того, что одна из популяций имеет инвазионное происхождение. Если эти две части относились бы к естественному ареалу и были бы давно изолированы вследствие вымирания вида на промежуточных территориях, то географическая изоляция должна была бы привести к накоплению генетических различий между ними (Boudouresque, Verlaque, 2002).

#### 14. СПОСОБНОСТЬ К РАЗМНОЖЕНИЮ ПУТЕМ ПАРТЕНОГЕНЕЗА ИЛИ ИНБРИДИНГА

При вселении в новый регион популяция практически всегда проходит через фазу очень низкой численности, сопряженную с рядом проблем. Во-первых, при маленькой плотности особям бывает трудно найти партнеров. Во-вторых, близкородственные скрещивания могут вызывать инбредную депрессию (Kirkendall, Faccoli, 2010). Виды, для которых характерны партеногенез или инбридинг, защищены от подобных проблем, поэтому предрасположены к инвазии. В частности, партеногенетический долгоносик *Otiorhynchus smreczynskii* Smoluch, 1968 (Curculionidae) в последнее время расширяет свой вторичный ареал в Европе (Balalaikins, Bukejs, 2011), а среди чужеродных короедов европейской фауны более половины составляют виды, для которых характерно близкородственное скрещивание (Kirkendall, Faccoli, 2010).

#### ПРИМЕРЫ ВЫЯВЛЕНИЯ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ НА ОСНОВЕ КОМПЛЕКСА КРИТЕРИЕВ

Инвазионная биология жесткокрылых находится на стыке трех наук: энтомологии, биогеографии и экологии. Ключ к выявлению чужеродного статуса дает комплексное изучение ареала, экологии и других особенностей вида. Перечисленные выше критерии не абсолютны, т. е. вид, соответствующий одному из критериев чужеродности, вполне может быть местным. Однако соответствие вида сразу нескольким критериям довольно надежно указывает на его чужеродное происхождение. Такой комплексный подход широко применяется при изучении других групп организмов (Webb, 1985; Charman, Carlton, 1991; Звягинцев и др., 2011). Маловероятно, чтобы местный вид соответствовал нескольким критериям чужеродности. Например, если принять, что вероятность случайного соответствия одному критерию составляет 20 %, то вероятность случайного соответствия 6 критериям составляет около 4 % (рис. 2). Иными словами, если вид отвечает одновременно 6 критериям, то с вероятностью около 96 % он чужеродный. Примером вида жука, чужеродный статус которого в Европе удалось установить с использованием комплекса критериев, служит короед *Xyleborus pfeilii* (Ratzeburg, 1878) (Curculionidae: Scolytinae). Раньше этот вид считался местным, но Киркендалл и Факколи (Kirkendall, Faccoli, 2010) провели комплексный анализ его особенностей и пришли к выводу, что он был занесен в Европу из Азии ранее XIX в. Авторы отмечают, что *X. pfeilii* по своим морфологическим особенностям принадлежит к группе видов *volvulus—perforans*, которая распространена в Азии и не имеет других представителей в Европе (наш критерий № 10). Вид имеет резко дизъюнктивный ареал (критерий № 2). Вектором инвазии мог послужить завоз древесины с Дальнего Востока (критерий № 12). Способность *X. pfeilii* к акклиматизации за пределами естественного ареала доказана его недавним вселением в Северную Америку (критерий № 5).

Аналогичный пример представляет собой листоед *Lilioceris lili*. Анализ биологии и динамики ареала этого вида привел нас к заключению, что он тоже имеет азиатское происхождение и был занесен в Европу несколько столетий назад (Орлова-Беньковская, 2012).

Критерий № 2: До начала XX в. ареал *L. lili* был дизъюнктивным и состоял из азиатского и западноевропейского субареалов, между которыми было обширное пространство, где вид не встречался. Отсутствие сборов *L. lili* из большей части Европейской России и Западной Сибири нельзя объяснить недостатком материала, так как построенная по тем же источникам

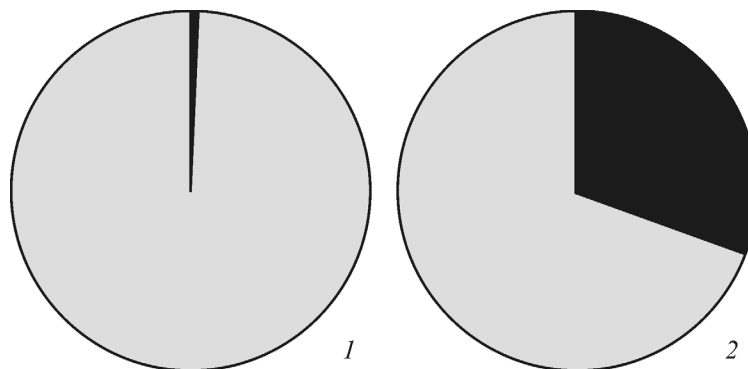


Рис. 2. Доля чужеродных видов в фауне ратительноядных жесткокрылых Московской обл. (1) и доля адвентивных растений во флоре Московской обл. (2) (по: Масляков, Ижевский, 2011; Майоров и др., 2012).

(музейным коллекциям и публикациям) карта распространения близкого вида *Liliocerus meridgera* (Linnaeus, 1758) в XIX в. выявляет его сплошной ареал (метод сравнения ареалов близких видов, по: Городков, 1981).

Критерий № 3: с начала XX в. по настоящее время ареал вида в Европе расширяется в северном и восточном направлениях.

Критерий № 5: *L. lili* стал массовым, широко распространенным видом на Британских островах и в Северной Америке, куда проник в 1940-е годы.

Критерий № 6: *L. lili* кормится почти исключительно культурными лилиями и рябчиками (*Fritillaria* spp.). Единичные находки *L. lili* на дикорастущих лилиях, как и находки колорадского жука на дикорастущих пасленовых, в Европе имеют вторичную природу.

Критерий № 8: в Европе *L. lili* встречается почти исключительно в садах и на клумбах. Известны лишь единичные случаи нахождения *L. lili* за пределами посадок, несмотря на массовость этого вида.

Критерий № 10: род *Liliocerus* в целом имеет азиатское происхождение, подавляющее большинство его представителей обитает в Азии.

Критерий № 12: вектором инвазии *L. lili* служит перенос луковиц лилий с земель.

Третий пример — долгоносик *Barynotus moerens* (Fabricius, 1792) (Curculionidae) (Орлова-Беньковская, 2009).

Критерий № 1: этот вид, распространенный в Западной Европе, был впервые найден в Европейской России в 1999 г. С этого времени его регулярно находят в Солнечногорском р-не Московской обл.

Критерий № 2: *B. moerens* имеет дизъюнктивный ареал: область распространения в Московской обл. удалена от ареала вида в Западной Европе.

Критерий № 8: *B. moerens* отмечен только в антропогенных биотопах, большей частью на пустырях в черте города и возле шоссе.

Критерий № 10: подавляющее большинство видов рода *Barynotus* обитает в Западной Европе. В Европейской России помимо *B. moerens* обитает только один вид.

Критерий № 12: личинки *B. moerens* развиваются в почве, на корнях. Известно, что для жесткокрылых с таким типом развития вектором инвазии часто служит перенос с саженцами.

Критерий № 14: все особи, обнаруженные в Московской обл. за 15 лет (более 50 экз.), — самки. Известно, что некоторые популяции этого вида размножаются путем партеногенеза (Lundmark, Saura, 2006). Весьма вероятно, что обнаруженная популяция — партеногенетическая.

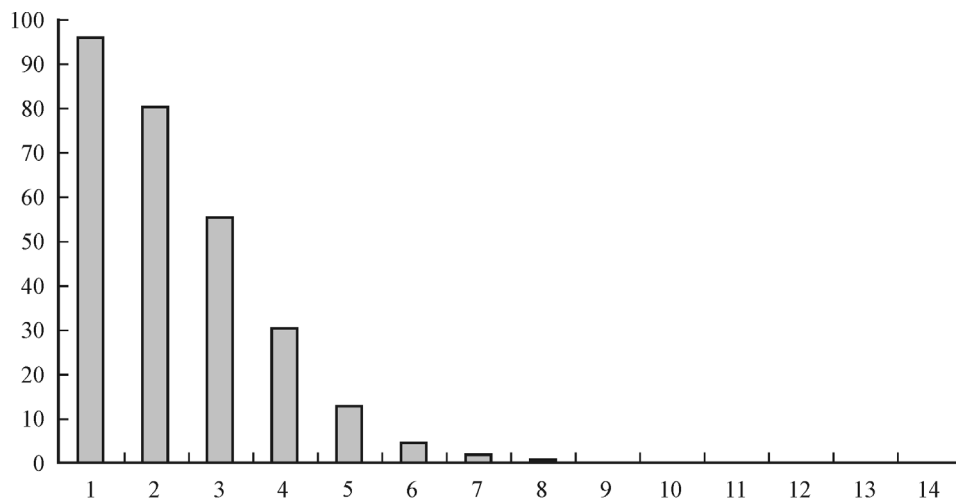


Рис. 3. Вероятность ошибочной идентификации местного вида как чужеродного (по вертикальной оси) (%) в зависимости от числа критериев (по горизонтальной оси), которым соответствует вид (вероятность случайного соответствия одному критерию принята за 20 %).

Листоед восточный [*Chrysolina eurina* (Frivaldszky, 1883)] (Chrysomelidae) в Европейской России соответствует 6 критериям чужеродности (Орлова-Беньковская, 2013в).

Критерий № 1: его стали находить здесь с начала XX в.

Критерий № 2: ареал вида состоит из трех небольших изолированных участков. Маловероятно, чтобы дизъюнкция ареала имела реликтовую природу, так как в Европе *Ch. eurina* обитает не в реликтовых или горных ландшафтах, а в давно освоенных равнинных регионах.

Критерий № 6: *Ch. eurina* кормится исключительно на пижме, которая в Европе считается археофитом.

Критерий № 8: листоед обитает почти исключительно на придорожных пустырях.

Критерий № 10: *Ch. eurina* принадлежит к группе видов, распространенных почти исключительно в Сибири.

Критерий № 12: восточного листоеда обычно находят возле автомобильных дорог, которые могут служить инвазионными коридорами.

В некоторых случаях для установления инвазивного происхождения вида бывает достаточно и одного критерия. Например, *Psylliodes hyoscyami* (Linnaeus, 1758) (Chrysomelidae) питается исключительно беленой (*Hyoscyamus niger*), которую относят к археофитам (Медведев, Рогинская, 1988; Афанасьев, Лактионов, 2008). Считается, что белена была занесена в древности из Средиземноморья как лекарственное растение. Следовательно, и *Ps. hyoscyami* в европейской части России — чужеродный вид.

Еще один интересный пример — так называемая бобровая блоха *Platypsyllus castoris* Ritsema, 1869 (Leiodidae: Platypsyllinae). Этот жук — специфический эктопаразит, обитающий исключительно на бобрах (Реск, 2006). Бобр обыкновенный (*Castor fiber* L., 1758) в Европейской России считается чужеродным видом, потому что к концу XIX в. популяция была почти полностью уничтожена, а потом восстановлена путем реинтродукции из оставшихся фрагментов прежнего ареала (Хляп и др., 2008). Таким образом, и бобровая блоха должна рассматриваться как чужеродный вид в тех областях, где бобры были уничтожены. Было также высказано предположение, что бобровая блоха могла быть занесена из Северной Америки при ин-

продукции канадского бобра *Castor canadensis* Kuhl, 1820, так как она была впервые обнаружена в Европе на канадских бобрах в зоопарке (Рекс, 2006). Рекс (Рекс, 2006) отмечает, что для проверки этого предположения нужно провести сравнительный генетический анализ *P. castoris* из Европы и Америки.

Особенно сложны для анализа те случаи, когда вид проникает не в удаленный регион, а на территорию, непосредственно примыкающую к его естественному ареалу (Beenen, 2006). Например, златка *Agrilus convexicollis* Redtenbacher, 1849 (Buprestidae), которая развивается на усыхающих ветвях ясеня, до недавнего времени была отмечена только в западной и центральной Европе и на юге европейской части России, но с 2007 г. начала попадаться в центральных областях. Она стала массовым видом на ясенях, пораженных *Agrilus planipennis* (Orlova-Bienkowskaja, Volkovitsh, 2014). Очевидно, что вспышка численности *A. convexicollis* обусловлена появлением большого количества погибающих деревьев. Но не ясно, считать ли *A. convexicollis* вселенцем или же местным видом с расширяющимся ареалом.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, проблема выявления чужеродных видов жесткокрылых весьма актуальна и очень сложна, однако опыт других областей биологии показывает, что она разрешима. Комплексное изучение географического распространения, экологии, филогении, генетических и других особенностей вида дает возможность с определенной уверенностью судить о том, чужеродный он или местный. Если вид соответствует нескольким критериям чужеродности, то он, скорее всего, чужеродный.

Большая часть данных по жесткокрылым-вселенцам относится к наземным фитофагам, прежде всего к вредителям культурных растений. Вполне возможно, что для хищных и водных жесткокрылых, а также для жуков, связанных с навозом, предложенные критерии должны быть существенно скорректированы. Перечисленные критерии не претендуют ни на бесспорность, ни на исчерпывающий характер. Инвазионная биология жесткокрылых — это молодое направление исследований, в котором пока гораздо больше вопросов, чем ответов. Автор считал бы свою задачу выполненной, если бы поставленная проблема вызвала дискуссию среди специалистов по разным группам жуков.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор глубоко признателен О. В. Ковалеву (Зоологический институт РАН) и С. С. Ижевскому (Московский государственный университет леса) за ценные советы.

Исследование поддержано грантом Российского научного фонда № 16-16-00079.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аистова Е. В., Безбородов В. Г., Гуськова Е. В., Рогатных Д. Ю. 2014. Формирование трофических связей аборигенных видов жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) с *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae) в условиях Приморского края России. Зоологический журнал. 93 (8): 960—966.
- Арзанов Ю. Г. 2013. *Lignyodes bischoffi* Blatchley, 1916 (Curculionidae) — новый для России инвазийный вид долгоносиков. Российский журнал биологических инвазий. 3: 2—6.

- Афанасьев В. Е., Лактионов А. П. 2008. Исторический анализ адвентизации флоры Астраханской области. Вестник Астраханского государственного технического университета. 3 (44): 150—154.
- Беньковский А. О. 2009. Виды-двойники жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) в фауне европейской части России. Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 114 (3): 11—16.
- Беньковский А. О. 2011. Жуки-листоеды европейской части России. Saarbrücken: Lambert Academic Publishing. 534 с.
- Беньковский А. О., Орлова-Беньковская М. Я. 2013. Новые данные о составе и ареале рода *Leptomona* Vechyné, 1958 (Coleoptera, Chrysomelidae, Galericinae). Энтомологическое обозрение. 92 (2): 390—393.
- Виноградова Ю. К., Майоров С. Р., Хорун Л. В. 2010. Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС. 502 с.
- Власов Д. В. 2012. Археологические раскопки как источник сведений о средневековой колеоптерофауне Ярославля. В кн.: С. А. Белокобыльский (отв. ред.). XIV съезд Русского энтомологического общества. Россия, Санкт-Петербург, 27 августа—1 сентября 2012 г. Материалы съезда. СПб.: Русское энтомологическое общество и др. 92.
- Власов Д. В. 2013. Виды-вселенцы в фауне жесткокрылых Ярославской области. В кн.: II Всероссийская конференция с международным участием «Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере». Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН. 42—44.
- Волкович М. Г., Мозолевская Е. Г. 2014. Десятилетний «юбилей» инвазии ясеновой изумрудной узкотелой златки *Agrilus planipennis* (Fairm.) (Coleoptera: Buprestidae): итоги и перспективы. Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 207: 8—19.
- Городков К. Б. 1981. Карты 73—125. В кн.: К. Б. Городков (ред.). Ареалы насекомых европейской части СССР. Атлас. Л.: Наука. 58 с.
- Городков К. Б. 1984. Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон европейской части СССР. В кн.: К. Б. Городков (ред.). Ареалы насекомых европейской части СССР. Л.: Наука. Карты 179—221. 3—20.
- Дубешко Л. Н., Медведев Л. Н. 1989. Экология листоедов Сибири и Дальнего Востока. Иркутск: Издательство Иркутского университета. 224 с.
- Звягинцев А. Ю., Радашевский В. И., Ивин В. В., Кашин И. А., Городков А. Н. 2011. Чужеродные виды в дальневосточных морях России. Российский журнал биологических инвазий. 2: 44—73.
- Керчев И. А. 2014. Экология полиграфа уссурийского *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera; Curculionidae, Scolytinae). Российский журнал биологических инвазий. 2: 80—95.
- Ковалев О. В., Медведев Л. Н. 1983. Теоретические основы интродукции амброзиевых листоедов рода *Zygogramma* Chev. (Coleoptera, Chrysomelidae) в СССР для биологической борьбы с амброзией. Энтомологическое обозрение. 62 (1): 17—32.
- Ковалев О. В., Тютюнов Ю. В., Ильина Л. П., Бердников С. В. 2013. Об эффективности интродукции американских насекомых — фитофагов амброзии (*Ambrosia artemisiifolia* L.) на Юге России. Энтомологическое обозрение. 92 (2): 251—264.
- Коротяев Б. А. 2013. О распространении азиатской коровки *Harmonia axyridis* (Pall.) (Coleoptera, Coccinellidae) в равнинной части Краснодарского края (Россия). Энтомологическое обозрение. 92 (4): 856—858.
- Кривец С. А. 2012. Заметки по экологии уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera, Scolytidae) в Западной Сибири. Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 200: 94—105.
- Крыжановский О. Л. 2002. Состав и распространение энтомофаун земного шара. М.: Товарищество научных изданий КМК. 237 с.
- Майоров С. Р., Бочкин В. Д., Насимович Ю. А., Щербаков А. В. 2012. Адвентивная флора Москвы и Московской области. М.: Товарищество научных изданий КМК. 412 с.
- Масляков В. Ю., Ижевский С. С. 2011. Инвазии растительноядных насекомых в европейскую часть России. М.: ИГРАН. 272 с.

- Медведев Л. Н., Рогинская Е. Я. 1988. Каталог кормовых растений листоедов СССР. М.: ПЭМ ВНИИИС Госстроя СССР. 192 с.
- Назаров В. И., Расницын А. П. 1984. Реконструкция ландшафтов Белоруссии по палеоэнтомологическим данным: антропоген. Труды Палеонтологического института АН СССР. М.: Наука. 205 с.
- Орлова-Беньковская М. Я. 2009. Первая находка жука-долгоносика *Varynotus moerens* F. (Curculionidae) на территории России. Российский журнал биологических инвазий. 1: 14—16.
- Орлова-Беньковская М. Я. 2012. Динамика ареала трещалки лилейной (*Lilinceris lilii*, Chrysomelidae, Coleoptera) указывает на вселение вида в Европу из Азии в XVI—XVII веке. Российский журнал биологических инвазий. 4: 80—95.
- Орлова-Беньковская М. Я. 2013а. Европейский ареал жука *Agrilus planipennis* (Coleoptera: Vuprestidae) расширяется: зона массовой гибели ясеня охватила северо-западное Подмосковье и часть Тверской области. Российский журнал биологических инвазий. 4: 49—58.
- Орлова-Беньковская М. Я. 2013б. Опасный инвазионный вид божьих коровок *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera, Coccinellidae) в европейской России. Российский журнал биологических инвазий. 1: 75—82.
- Орлова-Беньковская М. Я. 2013в. Дизъюнктивный ареал листоеда восточного *Chrysolina eurina* (Frivaldszky, 1883) (Coleoptera: Chrysomelidae: Chrysomelinae). Кавказский энтомологический бюллетень. 9 (1): 102—107.
- Орлова-Беньковская М. Я. 2014. Массовое размножение божьей коровки *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera, Coccinellidae) на Кавказе и возможные источники инвазии. Российский журнал биологических инвазий. 3: 73—82.
- Орлова-Беньковская М. Я. 2015. Инвазия божьей коровки *Harmonia axyridis* (Pallas 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) в Юго-Восточный Казахстан. Зоологический журнал. 94 (5): 538—543.
- Присный А. В., Негин Е. В., Присный Ю. А. 2013. Вековая динамика регионального климата, микроклимат и изменение ареалов насекомых. 2. Новые и малоизвестные виды насекомых для юга Среднерусской возвышенности. Научные ведомости БелГУ. Серия Естественные науки. 3 (22): 111—120.
- Пушкарев С. В. 2012. Алгоритм определения чужеродности вида. В кн.: Л. Ф. Ляховская (ред.). Эколого-географические проблемы регионов России: материалы III Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, посвященной 75-летию кафедры географии и методики ее преподавания ПГСГА. 16 января 2012 года. Самара: ПГСГА. 83.
- Савельев А. П. 2005. Виды-вселенцы в региональных Красных книгах России. В кн.: Ю. Ю. Дгебуадзе, Ю. В. Слынько (ред.). Чужеродные виды в Голарктике. Рыбинск—Борок. 27—28.
- Харитонов А. Ю. 2012. Расселение и формирование ареалов у стрекоз (Odonata). В кн.: С. А. Белокобыльский (отв. ред.). XIV съезд Русского энтомологического общества. Россия, Санкт-Петербург, 27 августа—1 сентября 2012 г. Материалы съезда. СПб.: Русское энтомологическое общество и др. 450.
- Хляп Л. А., Бобров В. В., Варшавский А. А. 2008. Биологические инвазии на территории России: млекопитающие. Российский журнал биологических инвазий. 2: 78—96.
- Чернышев В. Б. 2012. Сельскохозяйственная энтомология (Экологические основы). М.: Триумф. 232 с.
- Чужеродные виды на территории России [Интернет документ]. 2012. [URL: <http://www.sevin.ru/invasive/dbases/insects.html>]
- Элтон Ч. 1960. Экология нашествий животных и растений. М.: Издательство иностранной литературы. 230 с.
- Язловецкий И. Г., Суменкова В. В. 2013. Инвазия многоцветной азиатской коровки *Harmonia axyridis* в Республику Молдова: свершившийся факт. Medul Ambient. 2 (68): 19—26.
- Andreev D., Breilid H., Kirkendall L., Brun L. O., Ffrench-Constant R. H. 1998. Lack of nucleotide variability in a beetle pest with extreme inbreeding. Insect molecular biology. 7 (2): 197—200.



- Bain A., King G. 2009. Asylum for wayward immigrants: historic ports and colonial settlements in northeast North America. *Journal of the North Atlantic*. 4 (1): 109–124.
- Balalaikins M., Bukejs A. 2011. *Otiorhynchus smreczynskii* (Coleoptera: Curculionidae) — a new to Estonia and Lithuania weevil species with notes on its occurrence and bionomy in the Eastern Baltic region. *Acta Zoologica Lituanica*. 21 (4): 263–267.
- Beenen R. 2006. Translocation in leaf beetles (Coleoptera: Chrysomelidae). *Bonner zoologische Beiträge*. 54 (4): 179–199.
- Beenen R., Roques A. 2010. Leaf and seed Beetles (Coleoptera, Chrysomelidae). Chapter 8.3. *BioRisk*. 4: 267–292.
- Boudouresque C. F., Verlaque M. 2002. Biological pollution in the Mediterranean Sea: invasive versus introduced macrophytes. *Marine Pollution Bulletin*. 44 (1): 32–38.
- Brown P. M. J., Thomas C., Lombaert E., Jeffries D. L., Estoup A., Lawson Handley L. J. 2011. The global spread of *Harmonia axyridis*: distribution, dispersal and routes of invasion. *BioControl*. 56 (4): 623–641.
- Carter M., Smith M., Harrison R. 2010. Genetic analyses of the Asian longhorned beetle (Coleoptera, Cerambycidae, *Anoplophora glabripennis*), in North America, Europe and Asia. *Biological Invasions*. 12 (5): 1165–1182.
- Chapman J. W., Carlton J. T. 1991. A test of criteria for introduced species: the global invasion by the isopod *Synidotea laevidorsalis* (Miers, 1881). *Journal of Crustacean Biology*. 11 (3): 386–400.
- DAISIE [Интернет документ] 2014. Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe. [URL: <http://www.europe-aliens.org/>]
- Dejean P. F. 1837. *Catalogue des Coléoptères de la collection de M. le Comte Dejean*. Paris: Méquignon-Marvis. 443 p.
- EPPO [Интернет документ] 2014. EPPO Plant Quarantine Data Retrieval System. Version 5.3.1. [URL: <http://www.eppo.int/DATABASES/pqr/pqr.htm>]
- Fox Wilson G. 1943. The lily beetle, *Crioceris lili* Scopoli: Its distribution in Britain (Coleoptera). *Proceedings of the Royal Entomological Society of London (A)*. 18 (10–12): 85–86.
- Gemminger M., Harold E. 1868–1876. *Catalogus coleopterorum hucusque descriptorum synonymicus et systematicus*. Munich: E. H. Gummi. 432 p.
- Karatayev A. Y., Burlakova L. E., Padilla D. K., Mastitsky S. E., Olein S. 2009. Invaders are not a random selection of species. *Biological Invasions*. 11 (9): 2009–2019.
- Kenis M., Rabitsch W., Auger-Rozenberg M. A., Roques A. 2007. How can alien species inventories and interception data help us prevent insect invasions? *Bulletin of Entomological Research*. 97 (5): 489–502.
- Kirkendall L. R., Faccoli M. 2010. Bark beetles and pinhole borers (Curculionidae, Scolytinae, Platypodinae) alien to Europe. *ZooKeys*. 56: 227–251.
- Lombaert E., Guillemaud T., Thomas C. E., Lawson Handley L. J., Li J., Wang S., Pang H., Goryacheva I., Zakharov I. A., Jousset E., Poland R. L., Migeon A., van Lenteren J., de Clercq P., Berkvens N., Jones W., Estoup A. 2011. Inferring the origin of populations introduced from a genetically structured native range by approximate Bayesian computation: case study of the invasive ladybird *Harmonia axyridis*. *Molecular Ecology*. 20 (22): 4654–4670.
- Lundmark M., Saura A. 2006. Asexuality alone does not explain the success of clonal forms in insects with geographical parthenogenesis. *Hereditas*. 143: 23–32.
- Munteanu N., Moldovan A., Bacal S., Toderas I. 2014. Alien beetle species in the republic of Moldova: A review of their origin and main impact. *Российский журнал биологических инвазий*. 1: 88–97.
- NOBANIS [Интернет документ] 2014. European network on invasive alien species. [<http://www.nobanis.org/>]
- Ødegaard F., Tømmerås B. A. 2000. Compost heaps—refuges and stepping-stones for alien arthropod species in northern Europe. *Diversity and Distributions*. 6 (1): 45–59.
- Orlova-Bienkowskaja M. J. 2014a. Ashes in Europe are in danger: the invasive range of *Agrilus planipennis* in European Russia is expanding. *Biological Invasions*. 16 (7): 1345–1349.

- Orlova-Bienkowskaja M. J. 2014b. First record of the tobacco flea beetle *Epitrix hirtipennis* Melsheimer [Coleoptera: Chrysomelidae: Alticinae] in Russia. EPPO Bulletin. 44 (1): 44—46.
- Orlova-Bienkowskaja M. J. 2015. Cascading ecological effects caused by establishment of the emerald ash borer *Agrilus planipennis* in European Russia. European Journal of Entomology. 112 (4): 778—789.
- Orlova-Bienkowskaja M. J., Belokobylskij S. A. 2014. Discovery of the first European parasitoid of the emerald ash borer *Agrilus planipennis* Fairmaire (Coleoptera: Buprestidae). European Journal of Entomology. 111 (4): 594—596.
- Orlova-Bienkowskaja M. J., Bienkowski A. O. 2014. *Paridea angulicollis* (Motschulsky, 1854) (Coleoptera: Chrysomelidae: Galerucinae) is a new genus and species for Russia. Кавказский энтомологический бюллетень. 10 (1): 85—87.
- Orlova-Bienkowskaja M. J., Volkovitch M. G. 2014. Range expansion of *Agrilus convexicollis* in European Russia expedited by the invasion of emerald ash borer, *Agrilus planipennis* (Coleoptera: Buprestidae). Biological Invasions. 17 (2): 537—544.
- Peck S. B. 2006. Distribution and biology of the ectoparasitic beaver beetle *Platypylus castoris* Ritsema in North America (Coleoptera: Leiodidae: Platypyllinae). Insecta Mundi. 20 (1—2): 85—94.
- Pyšek P., Bacher S., Chytrý M., Jarošík V., Wild J., Celesti-Grapow L., Gassó N., Kenis M., Lambdon P. W., Nentwig W., Pergl J., Roques A., Sádlo J., Solarz W., Vilà M., Hulme P. E. 2010. Contrasting patterns in the invasions of European terrestrial and freshwater habitats by alien plants, insects and vertebrates. Global Ecology and Biogeography. 19 (3): 317—331.
- Roques A., Rabitsch W., Rasplus J. Y., Lopez-Vaamonde C., Nentwig W., Kenis M. 2009. Alien terrestrial invertebrates of Europe. In: DAISIE (eds). Handbook of Alien Species in Europe. Dordrecht: Springer. 63—79.
- Roskov Y., Abucay L., Orrell T., Nicolson D., Kunze T., Culham A., Bailly N., Kirk P., Bourgoin T., DeWalt R. E., Decock W., de Wever A. (eds) [Интернет документ]. 2015. Species 2000 & ITIS Catalogue of Life, 2015 Annual Checklist. [URL: [www.catalogueoflife.org/annual-checklist/2015/](http://www.catalogueoflife.org/annual-checklist/2015/)].
- Salisbury A. A. 2003. Further note on the continued spread in Britain of the Lily Beetle *Lilioceris lili* (Scopoli) (Chrysomelidae), with notes on its host plant range. The Coleopterist. 12 (2): 67—76.
- Simberloff D., Gibbons L. 2004. Now you see them, now you don't! — Population crashes of established introduced species. Biological Invasions. 6 (2): 161—172.
- Stals R. 2010. The establishment and rapid spread of an alien invasive lady beetle: *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) in southern Africa. IOBC/wprs Bulletin. 58: 125—132.
- Stephens J. F. 1839. A Manual of British Coleoptera. London: Longman, Orme, Brown, Green, and Longmans. 443p.
- Tsutsui N. D., Suarez A. V., Holway D. A., Case T. J. 2000. Reduced genetic variation and the success of an invasive species. Proceedings of the National Academy of Sciences. 97 (11): 5948—5953.
- Ukrainsky A. S., Orlova-Bienkowskaja M. J. 2014. Expansion of *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae) to European Russia and adjacent regions. Biological Invasions. 16 (5): 1003—1008.
- Webb D. A. 1985. What are the criteria for presuming native status? Watsonia. 15 (3): 231—236.
- Wyatt T., Carlton J. T. 2002. Phytoplankton introductions in European coastal waters: why are so few invasions reported? CIESM Workshop Monographs. Istanbul. 2: 41—46.
- Zhang Z. Q. 2013. Phylum Arthropoda. In: Z.-Q. Zhang (ed.). Animal Biodiversity: An Outline of Higher-level Classification and Survey of Taxonomic Richness (Addenda 2013). Zootaxa 3703 (1): 17—26.

IS IT POSSIBLE TO DISTINGUISH ALIEN SPECIES OF BEETLES  
(COLEOPTERA) FROM NATIVE ONES?

M. Ja. Orlova-Bienkowskaja

*Key words:* biological invasion, alien species, beetles, Coleoptera, range, disjunction.

SUMMARY

Species established outside their native range are termed alien. Biological invasions of beetles are poorly studied. Distinguishing between alien and native species is necessary for conservation as well as for taxonomic, zoogeographic and evolutionary studies. It constitutes a difficult problem, but the experience of botany and some branches of zoology gives reasons to believe that it is not insoluble. The following criteria for distinguishing alien beetle species from native ones are proposed based on criteria developed for plants, algae, mammals and marine invertebrates: 1) detection of established population of species, which has not been recorded before in the region; 2) disjunction of the range which cannot be explained by disjunction of suitable landscapes or ranges of host plants; 3) expansion of a part of the range distant from the main part of the range; 4) highly localized distribution in an area adjacent to recognized pathway; 5) establishment in other regions; 6) dependency on a non-native species (feeding on alien host plant or animal); 7) absence of specific parasites in this region and their presence in some other region; 8) association with anthropogenic biotopes; 9) sharp fluctuation of abundance; 10) lack of taxonomically close species in this region and their presence in another region; 11) detection in the region of two or more taxonomically and/or ecologically close species typical of another region; 12) presence of recognized vectors of invasion; 13) low genetic diversity; 14) reproduction by parthenogenesis or inbreeding. These criteria are indirect evidences of alien status of a species in certain territory, because numerous exceptions exist. Usually it is impossible to recognize an alien species by one criterion, but fitting several criteria with high probability points at the species as an alien one.