

Л.А. ХЛЯП

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
119071, Москва, Ленинский проспект, 33, Россия, khlyap@mail.ru

ДИНАМИКА АРЕАЛОВ ИНВАЗИОННЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

На примере девяти самых опасных инвазионных млекопитающих Северной Евразии (канадский бобр, ондатра, полевая мышь, домовая мышь, черная крыса, серая крыса, енотовидная собака, енот-полоскун и американская норка) рассмотрены закономерности формирования области их распространения в новых регионах. Обширные инвазионные части ареала преднамеренно интродуцированных видов (ондатра, американская норка, енотовидная собака) сформировались за 60–70 лет, что стало возможным благодаря широкому географическому разбросу мест выпуска (полицентричность), огромному количеству выпущенных животных и последующему слиянию первичных центров (ядер) за счет самостоятельного расселения животных. Еще два североамериканских преднамеренно интродуцированных вида (канадский бобр, енот-полоскун) распространены регионально из-за комплекса факторов (биологических, природных, конкурентных отношений). Ареал случайно интродуцированных видов (синантропные грызуны домовая мышь, черная крыса, серая крыса) формировался по мере освоения пространств Земли человеком. Агрофильный грызун полевая мышь в Восточной Европе самостоятельно расселялся к северу и югу от нативной части по мере сведения лесов для распахивания и орошения земель соответственно. Скорость изменения границ ареала и дальность их смещения убывала в ряду: преднамеренная интродукция, случайная интродукция, самостоятельное расселение. Обобщен опыт картографирования движения ареалов. Созданы карты движения ареала инвазионных млекопитающих. Карты представляют интерес, поскольку выявляются районы обитания инвазионных видов, скорость их расселения, регионы для планирования мер по минимизации отрицательных последствий инвазий.

Ключевые слова: биологические инвазии, карты ареалов, преднамеренная интродукция, случайная интродукция, ондатра, американская норка.

L.A. KHLIAP

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,
119071, Moscow, Leninskii pr., 33, Russia, khlyap@mail.ru

DYNAMICS OF DISTRIBUTION RANGES OF INVASIVE MAMMALS

Using as an example the most dangerous nine invasive mammals of Northern Eurasia (*Castor canadensis*, *Ondatra zibethicus*, *Apodemus agrarius*, *Mus musculus*, *Rattus rattus*, *R. norvegicus*, *Nyctereutes procyonoides*, *Procyon lotor* and *Neogale vison*), the patterns of formation of their distribution ranges in new regions are considered. The wide invasive ranges of intentionally introduced species (*O. zibethicus*, *N. vison*, and *N. procyonoides*) have formed over 60–70 years. This was possible due to a wide geographical spread of release sites (primary centers or cores), a huge number of released animals, and the subsequent merger of these cores in the continuous range due to the mammal self-dispersals. Two other North American intentionally introduced species (*C. canadensis* and *P. lotor*) are distributed regionally due to a set of factors (biological, natural, competitive relationships). The range of accidentally introduced species (the commensal rodents *M. musculus*, *R. rattus*, and *R. norvegicus*) was formed as humans explored the Earth. The agrophilous rodent *A. agrarius* in Eastern Europe was spread by itself to the north of the native range as forests were cleared for plowing and to the south for irrigation. The rate of change in the boundaries of the range and the distance of their shift decreased in the following order: intentional introduction, accidental introduction, and self-dispersal. Maps of the movements of the invasive mammal range were created. The informativeness of such maps is determined by available zoological material. They are of interest, because they reveal the habitats of invasive species, the speed of their dispersal, and regions for planning measures to minimize the negative consequences of invasions.

Keywords: biological invasions, distribution range maps, intentional introduction, accidental introduction, *Ondatra zibethicus*, *Neogale vison*.

ВВЕДЕНИЕ

Ареал — одна из важных характеристик биологического вида. Сведения о распространении вида — обязательная составляющая определителей, а также сводок и справочников по систематике животных.

Ареал видоспецифичен, так как не имеется двух видов, распространение которых полностью совпало бы. Описаны лишь регионы, где наблюдается сгущение отрезков границ ареалов нескольких видов, так называемые синператы. Однако, как правило, для млекопитающих строгого совпадения относительно протяженных фрагментов границ распространения не наблюдается: каждый вид имеет свои особенности существования в краевых частях ареала, которые, кроме биотических и абиотических факторов, отчасти определяются рядом случайных причин.

Традиционно графически ареал на картах представляют либо серией значков (часто именуемых точками) в местах обнаружения вида, либо оконтуриванием внешней границы области обитания вида с фоновой окраской этой области или без нее [1, 2]. Такое проведение границ осознанно или неосознанно строится на двух постулатах. Первый — постоянство границ, второй — связность ареала, т. е. минимизация фрагментов при очерчивании области распространения вида. Оба эти постулата часто не соответствуют действительности.

Наши наблюдения и специальный анализ [3] свидетельствуют об усиливающейся в настоящее время фрагментации мест обитания млекопитающих, в основном в результате антропогенного воздействия. Это наблюдается в любых широтных поясах: в тундровых — строительство дорог при добыче углеводородов, лесных — вырубка лесов и распашка земель, аридных — орошение, распашка, создание лесополос, перевыпас. Повсеместно происходит увеличение густоты и протяженности дорожной сети, рост урбанизации, нередко надземные трубопроводы и изгороди, которые становятся трудно-преодолимыми преградами. На современном этапе исследований ареалов такая фрагментация может выявляться при построении моделей ареалов (*species distribution models — SDMs*) [4].

Одновременно накапливается множество данных об изменении границ ареала вида. К числу видов, ареал которых сокращается, относятся прежде всего редкие виды. Смещение области распространения таких видов обычно сопровождается фрагментацией ареала, так как животные сохраняются преимущественно в оптимальных местах обитания и почти не встречаются в пессимальных. Имеется другая группа млекопитающих, которые расширяют свой ареал, что преимущественно связано с деятельностью человека. Проникновение в новые регионы тесно сопряжено с вопросами биологических инвазий. Виды, которые заселяют новые регионы, относят к чужеродным для этих регионов, а те из них, которые отрицательно воздействуют на другие виды, экосистемы или причиняют вред человеку, — к инвазионным.

Как с теоретической, так и с практической точки зрения создание карт динамики ареала инвазионных видов представляет интерес: выявляются районы их обитания, скорость расселения, регионы для планирования мер по минимизации отрицательных последствий инвазий.

С нашим участием была создана серия карт движения ареалов видов млекопитающих, чужеродных для экосистем России [5]. Позже для 10 видов самых опасных чужеродных млекопитающих они были усовершенствованы [6]. Несмотря на увеличение количества видов, ареал которых динамичен, аналогичные карты редки. К регионам, где этим вопросам уделяется много внимания, относится Карелия [7]. Опыт создания карт движения ареалов и полученные результаты нуждаются в обобщении и развитии.

Цель настоящей работы — обобщить данные по изменению ареалов инвазионных видов млекопитающих, отрицательное воздействие которых ощутимо на территории России, и описать опыт картографирования движения их ареалов.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Публикация касается девяти видов млекопитающих, которые входят в перечень 100 наиболее опасных на территории России инвазионных видов организмов — от бактерий до млекопитающих [6]. В этот перечень из млекопитающих входит еще бродячая домашняя собака (*Canis familiaris* L., 1758) [6], но многие аспекты настоящей публикации к этому виду не применимы, и далее мы его не рассматриваем.

Из девяти видов шесть относятся к грызунам: канадский бобр (*Castor canadensis* Kuhl, 1820), ондатра (*Ondatra zibethicus* (L., 1766)), полевая мышь (*Apodemus agrarius* (Pall., 1771)), домовая мышь (*Mus musculus* L., 1758), черная крыса (*Rattus rattus* (L., 1758)), серая крыса (*Rattus norvegicus* (Bergh., 1769)), три вида — к хищным: енотовидная собака (*Nyctereutes procyonoides* (Gray, 1834)), енот-полоскун (*Procyon lotor* (L., 1758)) и американская норка (*Neogale vison* (Sch., 1777)). Девять видов можно разделить на две крупные экологические группы: ассоциированные с человеком (синантропные и агрофильные) — полевая и домовая мыши, серая и черная крысы; околотовидные и влаголюбивые — другие пять видов.

С использованием ГИС-программ (среда ArcGIS) и опубликованных материалов по распространению и местам находок для каждого из девяти видов были составлены векторные карты, показывающие характер инвазии. В зависимости от имеющихся материалов и особенностей инвазии содержание карты и охват территории несколько различались.

В работе приведены также некоторые опубликованные результаты исследований с нашим участием. К ним относятся, в частности, две статьи [8, 9], в которых по сведениям, взятым из доступных источников, и собственным наблюдениям созданы базы данных о местах (точках) находок инвазионных млекопитающих в нативной и инвазионной частях ареала и построены модели ареалов. Количество мест находок млекопитающих в нативной части ареала варьировало от 143 (черная крыса) до 4792 (енот-полоскун), в инвазионной — от 35 (канадский бобр) до 565 (ондатра) [8]. Методики построения SDM-моделей подробно описаны в этих публикациях.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Изменение расположения, размеров и границ ареалов. Нативный ареал шести из девяти исследованных видов лежит вне России: у канадского бобра, ондатры, енота-полоскуна и американской норки — в Северной Америке; у домового мыши и черной крысы — на юге Евразии (Иранское нагорье и Индостан соответственно). Енотовидная собака и серая крыса первично распространены на востоке Евразии, включая российский Дальний Восток. Нативный ареал полевой мыши точно не известен. Как и у предыдущих двух видов, одна его часть — восток Евразии и российский Дальний Восток; другая, по нашим представлениям, лесостепи Евразии к западу от Байкала, куда вид проник во время одного из межледниковий конца плейстоцена [10].

Инвазионные части ареалов всех четырех североамериканских видов в Евразии сформировались в основном за счет преднамеренной интродукции. Ондатра и американская норка заняли пространство, превышающее их исконный ареал (рис. 1, 2). В России первые выпуски в природу обоих видов датируются 1928 г. Однако первые поселения ондатры на Карельском перешейке и юго-западе современной Карелии появились немного раньше, так как эти регионы в те годы входили в состав Финляндии, куда ондатру впервые интродуцировали в 1916 г. [13].

Подробнее опишем формирование инвазионной части ареала американской норки. С 1928 по 1970 г. в разных регионах России было выпущено около 19 тыс. норок [5]. Кроме того, было показано, что источником значительной части натурализовавшихся американских норок были зверьки, сбежавшие из клеток звероферм и прочих хозяйств, которые занимались разведением пушных животных [15, 16]. По расчетам П.И. Данилова [15], в Карелии в 1950–1980-е гг. в природу попало не менее 10 тыс. зверьков при ежегодно наблюдавшихся побегах из каждого зверосовхоза от 10 до 20 норок. Беглые норки относительно легко приживались в природе и в последующем широко расселялись. Звероводческие хозяйства и места выпуска норок были рассредоточены в различных регионах России. Таким образом, начало формирования инвазионного ареала американской норки было обусловлено как преднамеренной интродукцией этого вида (выпуски в природу), так и случайной (побеги из клеток). В 1930-е гг. появились разрозненные ядра первичных поселений, располагавшиеся на северо-западе России, в южной Сибири и на востоке страны. Постепенно число крупных регионов России (в ранге субъекта Федерации — республики, края, области, автономные области, автономные округа), где обитали американские норки, возрастало, а после 1980-х гг. их количество не увеличивалось (рис. 3). Однако внутри этих регионов норки осваивали с каждым годом все большие и большие пространства, и площадь ареала продолжала расти за счет уплотнения кружева ареала. Возрастала и численность. Например, заходы отдельных особей в Карачаево-Черкесскую Республику фиксировали с 1975 г., но устойчивое заселение произошло на рубеже XX и XXI вв. [6]. В начале XXI в. максимальную численность американской норки отмечали в Карелии и Томской области.

Карта динамики распространения ондатры в Евразии (см. рис. 1) показывает, что основные закономерности формирования инвазионного ареала сходны с описанными для американской норки. Это — ядра первичной интродукции, которые распределены в удаленных друг от друга регионах России, и последующее их объединение в сплошной обширный ареал за счет добавляющихся мест интродукции и самостоятельного расселения зверьков.

В отличие от ондатры и американской норки, два других североамериканских вида — енот-полоскун и канадский бобр — появились на территории России позже (1949 г. и начало 1950-х гг. соответственно), и инвазионная часть их ареалов охватывает лишь некоторые регионы. Енот-полоскун в России обитает лишь на Кавказе и в Предкавказье. Это теплолюбивый вид. Климатические условия

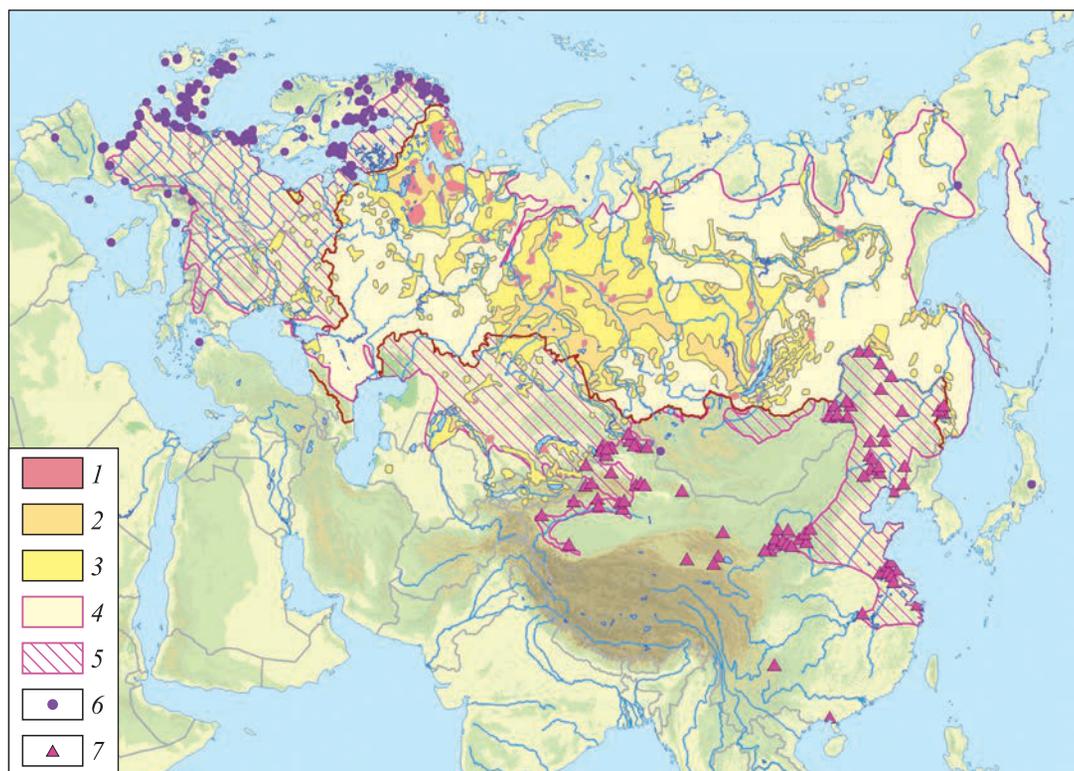


Рис. 1. Инвазионная часть ареала ондатры в Евразии, по [6] с изменениями.

1 — территории России, занятые ондатрой к началу 1936 г. Приращение ареала к началу: 2 — 1941 г., 3 — 1956 г., 4 — XXI в. 5 — обитание вне России. Места находок: 6 — по [11], 7 — по [12]. Коричневыми линиями показаны границы государств, из них утолщенная — граница России.

большинства регионов России для енота-полоскуна неблагоприятны. Самая обширная область распространения канадского бобра в Евразии охватывает Финляндию и прилегающие части России (Карелия, Карельский перешеек, запад Архангельской области). Мелкие фрагменты лежат на границе Германии, Люксембурга и Бельгии, а также в двух изолированных регионах на востоке Азии — в Приамурье и Приморском крае; на Камчатке. Предполагают, что недиагностированные популяции канадского бобра могут встречаться и в других регионах [6]. Построенная серия SDM-моделей мест обитания, пригодных для канадского бобра [9], показывает, что для этого вида благоприятна почти вся Европейская Россия и юг Сибири (до Байкала). Медленное расселение канадского бобра из Карелии к югу, по нашему мнению, связано прежде всего с тем, что он, вселившись из Финляндии, оказался в экологически малоприспособленном для бобров регионе. Вопрос о конкуренции с евразийским бобром (*Castor fiber*) дискуссионный [9].

Инвазионная часть ареала пятого вида (енотовидной собаки), преднамеренно интродуцированного, начиная с 1929 г., в европейскую часть России и фрагментами в Западную Сибирь и на Алтай, по площади сопоставима с нативной частью, расположенной на востоке Евразии, включая российский Дальний Восток. Основные этапы формирования новой области обитания вида в общих чертах сходны с описанными для американской норки: к преднамеренной интродукции добавляются побеги со звероферм, характерна полицентричность и постепенное слияние первичных ядер в сплошную область распространения. Важно отметить, что, если срок формирования новой части ареала для 17 широко распространенных в Северной Евразии инвазионных видов в среднем составлял около 200 лет [8], то для преднамеренно интродуцированных млекопитающих он был существенно ниже — 60–70 лет.

Случайно интродуцированные виды имеют давнюю историю расселения и тесно связаны с человеком и его транспортными возможностями. Черная крыса и домовая мышь появились на территории современной России до нашей эры. Серая крыса, обитавшая первично на востоке Евразии (включая Россию), как инвазионный вид появилась на западе страны в XVII в. [6]. Ареалы этих видов формировались параллельно с освоением территорий человеком и корректировались структурой населенных



Рис. 2. Инвазионная часть ареала американской норки в Евразии, по [6].

1 — область распространения на рубеже XX–XXI вв.; 2 — места обнаружения вне России, по [14]. В пределах России цветом показаны десятилетия XX в., в которые американскую норку впервые зарегистрировали в субъекте Российской Федерации. Вне России фиолетовые точки обозначают места обнаружения по [14]. Утолщенная коричневая линия — граница РФ. Тонкие линии других цветов — границы субъектов РФ, а при наличии данных — регионов внутри субъекта РФ, различающихся по срокам появления американской норки.

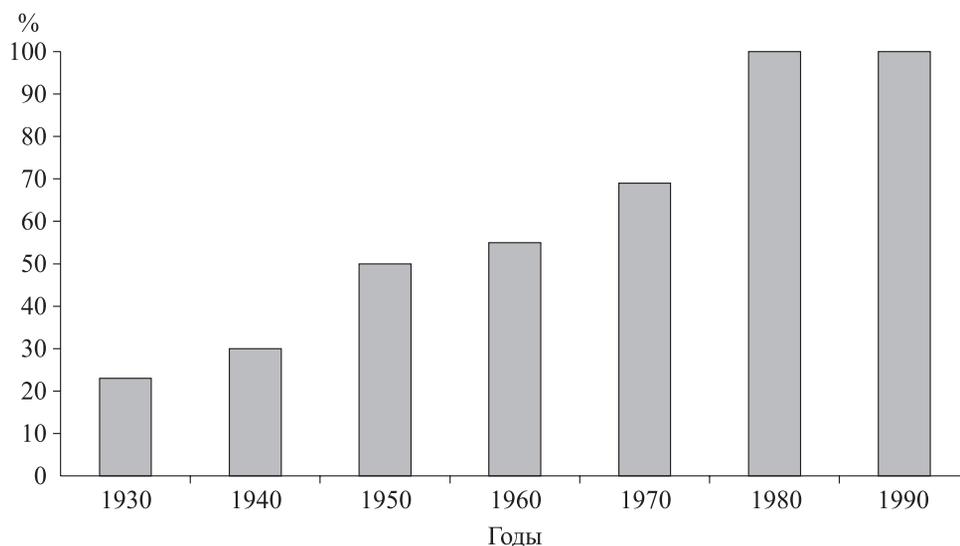


Рис. 3. Рост количества регионов России в ранге субъекта Федерации, заселенных американской норкой, от начала интродукции до 1990-х гг. (в % от всех регионов, входящих в российскую часть ареала на начало XXI в.).

пунктов, путями перевозки зерна, а для серой крысы — и развитием животноводческих комплексов. Синантропных крыс и мышей могли завозить на дальние расстояния в транспортных средствах (например, в океанических судах, где они могли жить долго), либо скоростным транспортом.

Первые этапы инвазии полевой мыши связаны с агрокультурным освоением земель, и можно полагать, что они завершились к концу распашки лесостепей (XIX в.). На этих и следующих этапах расширение ареала было следствием самостоятельного расселения этого грызуна. Оно происходило вслед за увеличением площадей, занятых зерновыми культурами, хотя полевая мышь осваивала и лесо-кустарниковые зеленые зоны населенных пунктов [5, 6]. Лишь на поздних этапах инвазий (на рубеже XX–XXI вв.) полевую мышь перевезли морским транспортом из портов Китая и российского Приморья в Северное Приохотье [6]. По этим причинам формирование инвазионного ареала полевой мыши было постепенным и приращение ареала за вторую половину XX в. было меньше, чем у серой крысы, а тем более чем у преднамеренно интродуцированных видов.

У всех перечисленных видов границы ареала в процессе их инвазий менялись. Скорость изменения границ и дальность их смещения зависела от биологических особенностей вида и вектора инвазий. Она убывала в ряду: преднамеренная интродукция, случайная интродукция, самостоятельное расселение. При участии транспорта имела значение его скорость. На последних этапах инвазии изменение ареала обычно замедлялось, так как большинство пригодных биотопов было освоено. Возможности дальнейшего расселения инвазионных видов были оценены путем моделирования потенциально пригодных мест обитания [8]. Показано, что каждый из девяти самых опасных инвазионных видов России имеет возможность расширить свой ареал при текущих параметрах климата. Для видов, имеющих обширный ареал, приращение к известному ареалу может составить от 2,5–3,8 % (американская норка, енотовидная собака, ондатра, серая крыса) до 6,3 % у домовый мыши и 8,6 % у полевой мыши (рассчитано по [8]). Максимальный потенциал у канадского бобра: для него пригодна почти вся Европа и юг Сибири [9].

Картографирование динамики ареалов. Как было отмечено выше, ареал многих видов динамичен. Он имеет не только два привычных измерения (широтное и долготное) и упоминаемое многими авторами высотное, но и не менее важное четвертое измерение — временное. Очерчивая его неизменными границами, мы не учитываем это свойство ареала. Расширение ареала — один из важнейших признаков инвазий. При характеристике чужеродных видов млекопитающих [5], а позднее самых опасных инвазионных видов России [6] были созданы карты движения ареалов. Их содержание и использование тех или иных картографических приемов во многом зависело от имеющихся материалов. В [6] для североамериканских интродуцентов — канадского бобра и енота-полоскуна — на картах удалось показать только их современное размещение в Евразии, т. е. вновь сформировавшуюся инвазионную часть ареала. Для черной крысы стрелками (линии движения) показано формирование ее ареала в восточном полушарии и инвазионная часть ареала в России. На картах, составленных для серой крысы, полевой и домовый мышей, удалось показать расширение ареала за вторую половину XX в., а для енотовидной собаки — за меньший период. Более информативны карты динамики ареала ондатры (см. рис. 1) и американской норки (см. рис. 2), на которых послойной окраской от темных тонов к светлым отображено увеличение ареала по 4–6 периодам соответственно. При создании карты движения ареала американской норки было опробовано несколько вариантов визуализации движения ее ареала. Как итоговый выбран тот, где послойная окраска разной тональности дополнялась цифровым указанием на десятилетие первой регистрации в регионе (см. рис. 2).

ВЫВОДЫ

1. Некоторые из преднамеренно интродуцированных видов млекопитающих сформировали за 60–70 лет обширную новую инвазионную часть ареала, что стало возможным благодаря широкому географическому разбросу мест выпуска (полицентричность) и огромному количеству выпущенных животных.
2. Скорость изменения границ ареала и дальность их смещения у инвазионных млекопитающих убывала в ряду: преднамеренная интродукция, случайная интродукция, самостоятельное расселение.
3. Создание карт движения ареала актуально в связи с ростом количества видов, которые сокращают или расширяют свой ареал. Информативность таких карт определяется имеющимся зоологическим материалом.

Работа выполнена в рамках проекта Российского научного фонда (21–14–00123).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. **Тупикова Н.В.** Зоологическое картографирование. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1969. — 250 с.
2. **Огуреева Г.Н., Котова Т.В., Емельянова Л.Г.** Экологическое картографирование. Биогеографические подходы: Уч. пособие. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 2010. — 160 с.
3. **Хляп Л.А.** Фрагментация ареалов млекопитающих и внутривидовая изоляция // Целостность вида у млекопитающих: изолирующие барьеры и гибридизация: Материалы конференции (Петергоф, 12–17 мая 2010 г.). — М.: Тов-во науч. изданий «КМК», 2010. — С. 93.
4. **Stakheev V.V., Khlyap L.A., Mironova T.A., Abramson N.I., Malygin V.M., Lissovsky A.A.** Geographic distribution of *Microtus arvalis* and *Microtus rossiaemeridionalis* in Eastern Europe // Russian Journ. of Theriology. — 2023. — Vol. 22, N 1. — P. 53–61.
5. **Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А.** Чужеродные виды млекопитающие в экосистемах России. — М.: Тов-во науч. изданий «КМК», 2008. — 232 с.
6. **Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100).** — М.: Тов-во науч. изданий «КМК», 2018. — 688 с.
7. **Данилов П.И., Панченко Д.В., Тирронен К.Ф., Федоров Ф.В., Белкин В.В.** Изменение фауны млекопитающих Северной Палеарктики и динамика ареалов составляющих ее видов // Изв. РАН. Сер. биол. — 2018. — № 3. — С. 301–314.
8. **Petrosyan V., Osipov F., Feneva I., Dergunova N., Warshavsky A., Khlyap L., Dzialowski A.** The TOP-100 most dangerous invasive alien species in Northern Eurasia: Invasion trends and species distribution modeling // NeoBiota. — 2023. — Vol. 82. — P. 23–56. — DOI: 10.3897/neobiota.82.96282
9. **Хляп Л.А., Варшавский А.А., Дергунова Н.Н., Осипов Ф.А., Петросян В.Г.** Самые опасные инвазионные околоводные млекопитающие России: ансамблевые модели пространственного распространения // Рос. журн. биол. инвазий. — 2023. — № 2. — С. 238–271.
10. **Latinne A., Navascués M., Pavlenko M., Kartavtseva I., Ulrich R., Tiouchichine M.-L., Catteau G., Sakka H., Quéré J., Chelomina G., Bogdanov A., Stanko M., Lee H., Neumann K., Henttonen H., Michaux J.** Phylogeography of the striped field mouse, *Apodemus agrarius* (Rodentia: Muridae), throughout its distribution range in the Palearctic region // Mammalian Biology. — 2020. — Vol. 100, N 1. — P. 19–31. — DOI:10.1007/s42991-019-00001-0
11. **GBIF.** Muskrat. Occurrence Download 14 June 2018 [Электронный ресурс]. — <https://doi.org/10.15468/dl.ufxzxh> (дата обращения 14.06.2018).
12. **Sheng H.** Atlas of Mammals of China. — Zhengzhou: Henan Science and Technology Press, 2005. — 527 p.
13. **Ондатра.** Морфология, систематика, экология. — М.: Наука, 1993. — 542 с.
14. **GBIF.** American Mink. Occurrence Download 1 March 2017 [Электронный ресурс]. — <https://doi.org/10.15468/dl.ougwjh> (дата обращения 01.03.2017).
15. **Данилов П.И.** Новые виды млекопитающих на Европейском Севере России. — Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. — 308 с.
16. **Чащухин В.А.** Норка американская. — М.: Тов-во науч. изданий «КМК», 2009. — 103 с.

Поступила в редакцию 12.06.2023

После доработки 22.06.2023

Принята к публикации 11.10.2023