

ISSN 1996–1499

**2016 №4**



Российский  
Журнал  
Биологических  
Инвазий

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



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

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова (ИПЭЭ РАН)

## Российский Журнал Биологических Инвазий

(ISSN – 1996–1499)

Основан в январе 2008 г.

Выходит 4 раза в год

Главный редактор  
академик РАН *Дгебуадзе Юрий Юлианович*  
Заместитель главного редактора  
д.б.н., *Петросян Варос Гарегинович*  
Ответственный секретарь  
к.б.н., *Дергунова Наталья Николаевна*

### Редакционная коллегия

к.б.н., Бобров В.В., д.б.н., Виноградова Ю.К., д.б.н., Давидович Петр,  
д.б.н., Дзиаловски Эндрю, д.б.н., Звягинцев А.Ю., д.б.н., Ижевский С.С., д.б.н., Ильин И.Н.,  
д.б.н., Крылов А.В., к.б.н., Масляков В.Ю., д.б.н., Миллер Даниил, к.б.н., Морозова О.В.,  
академик РАН, Павлов Д.С., д.б.н., Пельгунов А.Н., к.б.н., д.б.н. Ричардсон Дэвид,  
Слынько Ю.В., д.б.н., Телеш И.В., к.б.н., Фенева И.Ю., к.б.н., Хляп Л.А., д.б.н.,  
Чжибинь Чжан, д.б.н., Шиганова Т.А., д.б.н., Щербина Г.Х.

### Тематика журнала

*Теоретические вопросы биологических инвазий* (теория, моделирование, результаты наблюдений и экспериментов): инвазионные коридоры, векторы инвазий, адаптации видов–вселенцев, уязвимость аборигенных экосистем, оценка риска инвазий, генетические, экологические, биологические, биогеографические и эволюционные аспекты влияния чужеродных видов на биологическое разнообразие биосистем различных уровней организации.

*Мониторинг* инвазионного процесса (сообщения о нахождении организмов за пределами естественного ареала, динамике расселения, темпах натурализации).

*Методы, средства накопления, обработки и представления данных прикладных исследований* (новые разработки, моделирование, результаты исследований) с применением фактографических и геоинформационных систем.

*Использование результатов исследований биологических инвазий* (методы и новые фундаментальные результаты) при изучении морских, пресноводных и наземных видов, популяций, сообществ и экосистем.

*Контроль, рациональное использование и борьба с видами вселенцами.*

Индексирование журнала – SCOPUS, РИНЦ, Google Scholar, Academic OneFile,  
Summon by Serial Solutions, OCLC, CAB International, Global Health

Адрес: Россия, 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33.  
тел. (495) 954-75-53; факс (495) 954-55-34;  
E-mail: [invasjour@sevin.ru](mailto:invasjour@sevin.ru)  
<http://www.sevin.ru/invasjour/>

## Содержание

<i>Васильев А.Г., Большаков В.Н., Васильева И.А., Синева Н.В.</i> Последствия интродукции ондатры в Западной Сибири: морфофункциональный аспект	2
<i>Гниненко Ю.И., Мухамадиев Н.С., Ашикбаев Н.Ж.</i> Охридский минёр <i>Cameraria ohridella</i> (Lepidoptera, Gracillariidae) – обнаружение в Центральной Азии	14
<i>Гучманидзе А., Статкевич С.В., Болтачев А.Р.</i> Первая находка креветки <i>Penaeus semisulcatus</i> de Naan, 1844 (Decapoda, Penaeidae) у берегов Грузии	19
<i>Жохов А.Е., Пугачёва М.Н., Молодожникова Н.М.</i> Паразиты вселенца <i>Proterorhinus semilunaris</i> (Pisces: Gobiidae) в Рыбинском водохранилище и список паразитов бычков рода <i>Proterorhinus</i> в Евразии	24
<i>Керчев И.А., Крюков В.Ю., Ярославцева О.Н., Половинко Г.П., Токарев Ю.С., Глухов В.В.</i> Первые сведения о грибных патогенах (Ascomycota, Hypocreales) в инвазийных популяциях уссурийского полиграфа <i>Polygraphus proximus</i> Blandf	41
<i>Коляда Н.А., Коляда А.С.</i> Дстречаемость потенциально инвазионного вида клена негундо ( <i>Acer negundo</i> L.) на юге Дальнего Востока России	51
<i>Кораблёв Н.П., Кораблёв М.П., Кораблёв П.Н., Волков Н.О.</i> Полиморфизм контрольного региона митохондриальной днк американской норки ( <i>Neovison vison</i> Schreber, 1777), населяющей Каспийско-Балтийский водораздел	56
<i>Курина Е.М.</i> Разнообразие, динамика распространения и структурная организация чужеродных видов бентоса Саратовского водохранилища	69
<i>Маманазарова К.С., Гололобова М.А.</i> <i>Pleurosira laevis</i> (Ehrenberg) Comperè – новый вид диатомовой водоросли для Узбекистана и Средней Азии	85
<i>Переверзева В.В., Примак А.А., Павленко М.В., Докучаев Н.Е., Евдокимова А.А.</i> Генетические особенности и возможные источники формирования изолированных популяций полевой мыши <i>Apodemus agrarius</i> Pallas, 1771 на территории Магаданской области	93
<i>Полтавский А.Н., Ильина Е.В.</i> <i>Glyphodes pyloalis</i> Walker, 1859 (Lepidoptera, Crambidae) – новый вид тропической огнёвки для фауны Дагестана	110
<i>Поляева К.В., Яблоков Н.О.</i> Первые сведения о паразитах ротана <i>Perccottus glenii</i> Dybowski, 1877 (Osteichthyes: Odontobutidae) в бассейне р. Енисей (водохранилище Бугач)	113
<i>Соколов С.Г., Решетников А.Н., Протасова Е.Н., Воропаева Е.Л.</i> Новые данные о чужеродных видах паразитов и хозяев в экосистеме оз. Глубокое (Московская область, Россия)	118

УДК: 574.3:575.2:599.323.4

# ПОСЛЕДСТВИЯ ИНТРОДУКЦИИ ОНДАТРЫ В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ: МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АСПЕКТ

© 2016 Васильев А.Г.\*, Большаков В.Н., Васильева И.А., Синева Н.В.

Институт экологии растений и животных УрО РАН  
Екатеринбург 620144;  
e-mail: \*[vag@ipae.uran.ru](mailto:vag@ipae.uran.ru)

Поступила в редакцию 05.011.2015

При сравнении аллохронных выборок ондатры (*Ondatra zibethicus* L.), находящихся на разных этапах интродукции вида в Западной Сибири, методами геометрической морфометрии выявлены направленные изменения размеров и формы нижней челюсти, а также её морфофункциональных свойств как кормодобывающего органа. Показано, что вслед за быстрой первичной дифференциацией северных (п-ов Ямал) и южных (Курганская обл.) популяций, сопровождавшейся возникновением морфологических различий между ними, в процессе биоценотической адаптации происходили постепенные (полувековые) параллельные направленные изменения формы мандибулы, связанные с её функциональными свойствами на юге и севере региона. Размах морфогенетических перестроек аллохронных выборок северной группировки оказался выше, чем у южной, что можно связать с более суровыми условиями обитания ондатры в лесотундре Ямала. В обеих популяциях установлено значимое снижение морфоразнообразия нижней челюсти от середины к концу XX в. Нивелировка размеров нижней челюсти ондатр из северной и южной популяций в конце прошлого века исключает преимущественно аллометрические эффекты в обнаруженных географических и хронографических различиях формы мандибул. Микроэволюционные перестройки морфогенеза других инвазионных видов, следовательно, могут осуществляться в исторические времена, то есть очень быстро, что необходимо учитывать при прогнозировании наступления возможных региональных биоценотических кризисов. На модели отдалённых морфогенетических последствий интродукции ондатры в Западной Сибири подтверждена возможность быстрых адаптивных морфогенетических и морфофункциональных изменений инвазионных видов млекопитающих при внедрении в новые сообщества.

**Ключевые слова:** ондатра, интродукция, инвазионный вид, изменчивость, геометрическая морфометрия, морфогенез, микроэволюция, Западная Сибирь.

## Введение

Биологические процессы, связанные с интродукцией видов, выполняющих роль инвазионных таксонов, – одна из наиболее актуальных проблем общей биологии [Sakai et al., 2001; Павлов, Букварева, 2007; Fason et al., 2008; Павлов и др., 2009], которая тесно связана с проблемой быстрой адаптации инвазионных видов к новым ценотическим условиям. Процесс интродукции новых видов неизбежно приводит к изменению биологического разнообразия естественных сообществ, нарушая

сбалансированность исторически сложившихся биоценотических отношений. Другое неизбежное следствие успешной интродукции – формирование новых популяций вида-интродуцента [Шварц, 1959], становление его популяционной структуры и дифференциация возникающих популяций [Васильев и др., 1999; Bertolino, 2013].

В последние десятилетия в связи с возрастанием числа и разнообразия транспортных связей в мире наблюдается массовый характер внедрения новых агрессивных инвазионных видов



в ценозы, вызывающий вымирание одних и сокращение численности многих других видов в составе исторически сложившихся естественных природных сообществ [Дгебуадзе, 2014]. В этой связи особо актуальным становится эволюционно-экологическое изучение отдалённых последствий интродукции модельных видов, включая оценку скоростей и направлений их морфогенетических перестроек.

С эволюционно-экологических позиций эффективная интродукция представляет собой процесс исторической выработки адаптации видов-интродуцентов к новой ценотической обстановке [Васильев и др., 1999; Дгебуадзе, 2011; Straye, 2012], связанной с их морфогенетическими изменениями с одной стороны, и процессами перестроек видовых компонентов аборигенных сообществ, обусловленными инвазией чужеродных видов, с другой. Адекватной моделью для изучения этих фундаментальных процессов становления адаптации вида к новой абиотической и биотической среде обитания может служить преднамеренная интродукция ондатры (*Ondatra zibethicus* L.) на территории Евразии [Ондатра..., 1993; Чащухин, 2007].

Популяционная дифференциация вида сопровождалась выработкой специфических адаптаций к новым условиям обитания [Васильев и др., 1999; Чащухин, 2007]. По этой причине процесс интродукции ондатры можно рассматривать в качестве аналога географического формообразования и по морфогенетическому изменению популяций судить в первом приближении о скорости и эффективности начальных этапов микроэволюции [Васильев и др., 1999; Panarari-Antunes et al., 2012; Straye, 2012].

Работы по интродукции ондатры в Западной Сибири (табл. 1) начались в 1929 г. после выпуска в бассейне р. Демьянки первой партии зверьков, взятой из одной и той же северной канадской популяции [Шварц, 1959; Павлов и др., 1973; Васильев и др., 1999].

После этого вид за счёт искусственного переселения при поддержке охотоведов и естественным способом расселился на озёра Курганской и позже на север Тюменской областей. В середине прошлого века численность ондатры в Западной Сибири достигла своего пика. К концу XX в. вплоть до настоящего времени у вида произошло повсеместное резкое снижение численности и амплитуды её колебаний, связанное с переходом в так называемую третью, или «популяционную» фазу интродукции [Чесноков, 1976], которую мы предлагаем правильнее назвать «популяционно-ценотической». В данном случае, речь не только идёт о формировании локальных популяций и процессе внутривидовой дифференциации, но и о проявлении регулирования численности и ценотической роли вида со стороны биогеоценозов.

Ранее В.С. Смирновым и С.С. Шварцем [1959] на первых этапах интродукции в 1950-х гг. было проведено сравнение южных и северных ондатр по комплексу морфологических признаков, которое не выявило их популяционных особенностей. Однако позднее на том же материале между северными и южными популяциями в Западной Сибири нами были обнаружены существенные различия по морфометрическим и неметрическим признакам черепа, которые сохранялись до конца XX в. [Васильев и др., 1999].

Цель данного исследования заключалась в изучении отдалённых морфологических, мор-

**Таблица 1.** Исторические этапы расселения и интродукции ондатры в Западной Сибири

Годы	Основные этапы интродукции
1929–1932	Начало расселения канадских зверьков-основателей на р. Демьянка
1933–1946	Фаза расселения и подъёма численности ондатры
1950–1958	Пик численности и промысловая добыча в Курганской области
1955–1960	Пик численности и промысловая добыча ондатры на п-ове Ямал
1975–1985	Фаза стремительного падения численности на юге и на севере
1990–2015	Стабильно низкая численность популяций без больших колебаний.

фогенетических и морфофункциональных последствий интродукции ондатры в Западной Сибири, основанном на применении методов геометрической морфометрии – ГМ [Rohlf, Slice, 1990; Rohlf, 1999; Zelditch et al., 2004; Klingenberg, 2011]. В ряде работ показана высокая эффективность применения методов ГМ при выявлении специфики протекания морфогенетических процессов у разных видов и внутривидовых групп [Zelditch et al., 2004, 2006; Sheets, Zelditch, 2013]. Поэтому применение методов ГМ к оценке отдалённых последствий интродукции ондатры позволяет рассматривать последние как перестройки морфогенеза вида при его адаптации к новой среде обитания.

### Материалы и методы

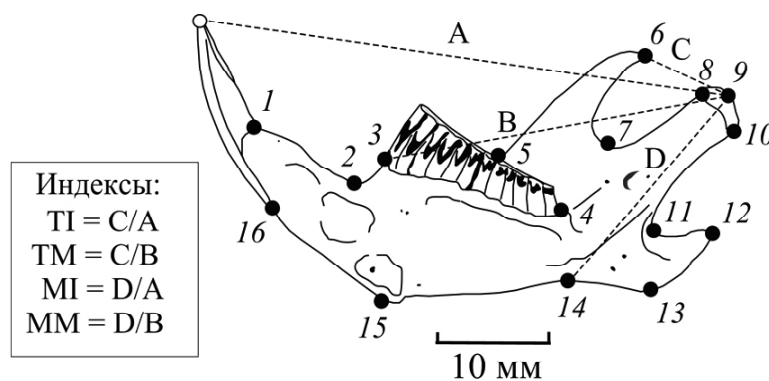
Материалом для данного исследования послужили однородные в возрастном отношении аллохронные выборки ондатры из Курганской области и полуострова Ямал. Они были добыты на начальном (в 1954 и 1955 гг., соответственно – 35 и 59 экз.) и позднем (в 1979–1980 и 1989 гг. – 29 и 42 экз.) этапах интродукции вида. Изучали изменчивость размеров и формы нижней челюсти как одного из важных в экологическом отношении органов, непосредственно связанных с кормодобыванием, функцией питания и ценотической ролью ондатры.

Напомним, что методы ГМ, дают возможность строго разделить изменчивость формы

и размеров, что и позволяет нам оценить морфогенетическую составляющую изменчивости ондатры при её интродукции на юге и севере, а также визуализировать основные морфогенетические преобразования [Zelditch et al., 2006; Sheets, Zelditch, 2013].

Оцифровку полученных (при разрешении 1200 dpi) электронных фотографий правых ветвей нижней челюсти с лингвальной стороны провели с помощью пакета компьютерных программ TPS [Rohlf, 2015a, б]. Для характеристики изменчивости формы применили конфигурацию 16 меток-ландмарок (рис. 1). Для выполнения процедуры суперимпозиции конфигураций ландмарок использовали метод генерализованного Прокрустова анализа (GPA), основанный на применении наименьших квадратов [Rohlf, Slice, 1990]. При оценке межгрупповых различий использовали канонический анализ Прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы объектов.

Для оценки функционального потенциала конфигураций нижней челюсти использовали четыре промера: А – сочленовно-резцовый, В – сочленовно-молярный, С – темпорально-сочленовный, D – сочленовно-массетерный (см. рис. 1). По этим промерам вычисляли мандибулярные индексы [Anderson et al., 2014]: TI – темпорально-резцовый, TM – темпорально-молярный, MI – массетерно-резцовый, MM – массетерно-молярный. Расчёт индексов провели по формулам Андерсона с соавт.



**Рис. 1.** Схема размещения на лингвальной стороне нижнечелюстной ветви ондатры 16 меток-ландмарок (1–16) и промеров (A–D), необходимых для вычисления мандибулярных индексов: TI, TM, MI, MM (формулы для их расчёта приведены в рамке слева). Дополнительная нумерованная ландмарка на вершине резца использована только для взятия промера «А».

[Anderson et al., 2014]:  $TI = C/A$ ;  $TM = C/B$ ;  $MI = D/A$ ;  $MM = D/B$ .

Оценку внутрigrуппового морфoразнообра- зия провели методом анализа паттерна дистан- ций между ближайшими соседними точками в пределах полигонов изменчивости [Hammer, 2009]. Вычисляли средние дистанции (MNND) между ближайшими соседними ординатами, ожидаемые ( $m$ ) дистанции при случайном пу- ассовском рассеивании, а также другие не- обходимые параметры ( $R = MNND/m$ ;  $Z$ -крите- рий и уровень его значимости –  $p$ ) для оценки моделей распределения точек в пределах поли- гона изменчивости каждой выборки. В соответ- ствии с этим методом отношение ( $R$ ) средней дистанции между ближайшими соседними ор- динатами (MNND) к величине ожидаемой сред- ней дистанции ( $m$ ), полученной для полигона изменчивости ординат на основе распределе- ния Пуассона, характеризует модель рассеива- ния ординат. Соответственно при  $R < 1$  наблю- дается кластеризация ординат, при  $R = 1$  пуас- соновское рассеивание, а при  $R > 1$  проявляется эффект свeрхрассеивания (overdispersion).

Наряду с методом двухфакторного диспер- сионного анализа (Two-way ANOVA) приме- нили непараметрический многомерный двух- факторный анализ (Two-way NPMANOVA), основанный на перестановочном (permutation) тестировании для 10 000 повторных реплик. Основные расчёты и статистический анализ выполнены с использованием программ TPS [Rohlf, 2015a, б], PAST [Hammer et al., 2001] и MorphoJ [Klingenberg, 2011].

Косвенную оценку изменчивости общих размеров челюстей провели по размерам цен- троида (centroid size – CS), представляющего собой квадратный корень из суммы квадратов расстояний от центра изображения до каждой из меток [Rohlf, Slice, 1990].

Предварительный анализ не выявил суще- ственных половых различий ни по форме, ни по размерам центроида (CS), что позволило нам использовать объединённые по полу вы- борки.

### Результаты и их обсуждение

Сравнение аллохронных выборок ондатры из северной и южной популяций показывает, что на первом этапе интродукции, уже после 10–12 первых поколений обе группировки значимо различались по размерам нижней че- люсти (табл. 2). В северной ямальской попу- ляции зверьки имели достоверно меньшие размеры нижней челюсти по сравнению с представителями южной курганской. Однако к концу XX в. через 40–50 лет после начала интродукции размеры нижней челюсти (про- порциональные величине CS) в выборках из этих популяций стали практически одинако- выми.

Для оценки статистической значимости этих различий провели двухфакторный дисперси- онный анализ размеров центроида (CS) по факторам «Природная зона»,  $V_m$  (градации фактора: 1 – лесотундра, п-ов Ямал; 2 –лесо- степь, Курганская обл.) и «Этап интродука- ции»,  $I_n$  (градации фактора: 1 – начальный, 1950-е гг.; 2 – финальный, 1980-е гг.). В итоге установлено (табл. 3), что статистически зна- чимы и различия по обоим факторам и по их взаимодействию ( $V_m \times I_n$ ).

Географические различия по CS, обуслов- ленные принадлежностью животных к разным природным зонам, более существенны, чем хронографические, связанные с этапом интро- дукции. При этом компонента взаимодействия обоих факторов ( $V_m \times I_n$ ), характеризующая выравнивание размера центроида нижней че- люсти на втором этапе интродукции по срав-

**Таблица 2.** Сравнение размера центроида (CS) нижней челюсти с учётом стандартных ошибок (SE) между аллохронными выборками ондатры в северной ямальской (1955 и 1989 гг.) и южной курганской (1954 и 1979–1980 гг.) популяциях

Показатель	Сравниваемые популяции			
	Ямальская		Курганская	
Год	1955	1989	1954	1979–1980
Объём выборки, n	35	59	29	42
CS ± SE	1255.2 ± 11.8	1349.7 ± 9.2	1418.3 ± 15.4	1374.2 ± 11.4

**Таблица 3.** Результаты двухфакторного дисперсионного анализа размеров центроида (CS в пикс.) нижнечелюстной ветви ондатры северных и южных популяций на разных этапах интродукции в Западной Сибири

Источник изменчивости	Сумма квадратов	Число степеней свободы, <i>d.f.</i>	Средний квадрат	F	P
Природная зона, <i>Vm</i>	298200	1	298200	25.68	0.00001
Этап интродукции, <i>In</i>	130000	1	130000	11.2	0.00100
Взаимодействие факторов, <i>Vm</i> × <i>In</i>	177600	1	177600	15.29	0.00010
Внутригрупповая изменчивость	1893000	163			
Общая изменчивость	2517000	166			

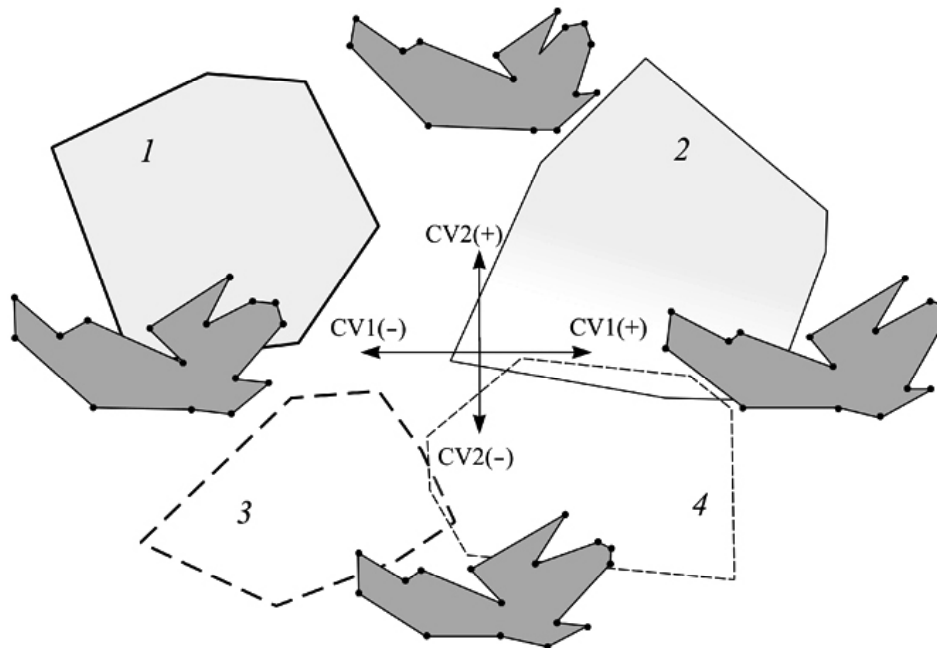
нению с первым этапом, сопоставима с хронографическими различиями (см. табл. 3).

Следовательно, выявленные тенденции к нивелировке размеров нижней челюсти на втором этапе интродукции, статистически подтвердились.

В результате канонического анализа Прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы, установлено, что в северных и южных популяциях ондатры форма нижней челюсти различалась и на начальном этапе интродукции, и в конце XX в. (рис. 2).

Межгрупповые различия вдоль первых двух канонических осей статистически достоверны

и характеризуют 87.8% межгрупповой изменчивости. Вдоль первой канонической переменной CV1 наблюдается наибольшая трансформация челюсти в обеих популяциях, которая отражает проявление хронографической изменчивости и составляет 58.8% межгрупповой дисперсии. Размах морфогенетических перестроек аллохронных выборок северной группировки оказался выше, чем у южной, что можно связать со спецификой северных биоценозов и более суровыми условиями обитания ондатры в лесотундре Ямала. Хронографические изменения проявились в уменьшении высоты нижней челюсти, но удлинении



**Рис. 2.** Результаты канонического анализа формы нижней челюсти у аллохронных выборок ондатры на разных этапах интродукции в ямальской (1 – 1955 г., 2 – 1989 г.) и курганской (3 – 1954 г., 4 – 1979–1980 гг.) популяциях (теневые конфигурации нижней челюсти характеризуют наибольшие её изменения вдоль первой – CV1 и второй – CV2 канонических осей).

её резцовой части, а также укорочении углового и сочленовного отростков.

Вдоль второй оси CV2 проявилась морфогенетическая специфика северных и южных популяций, сохраняющаяся на разных этапах интродукции и характеризующая географическую изменчивость. На эту переменную приходится 29.0% межгрупповой дисперсии, то есть в два раза меньше, чем вдоль CV1. Географическая изменчивость проявляется как резкое относительное укрупнение у северных ондатр резцовой части и тела нижней челюсти при относительном удлинении зубного ряда и укорочении венечного, углового и сочленовного отростков, что отражает приспособление к питанию северных зверьков механически более грубыми кормами [Anderson et al., 2014]. Челюсть южных зверьков в целом грацильнее и имеет противоположные черты (см. рис. 2).

Вдоль третьей оси CV3 проявилось взаимодействие факторов: «Природная зона» Ч «Этап интродукции», которое оказалось небольшим по величине межгрупповой дисперсии (12.2%) и статистически незначимым. Таким образом, если по размерам центроида эффект взаимодействия проявился, то по форме нижней челюсти эта тенденция статистически не была подтверждена.

Обращает на себя внимание высокий уровень корректности классификации объектов по

принадлежности к собственной выборке, который был получен в результате проведённого канонического анализа формы нижней челюсти (табл. 4).

Подобный уровень обычно достигается при сравнении подвидов и даже близких видов, а не географически удалённых популяций. Всё это указывает на значительный масштаб выявленной внутривидовой дифференциации ондатры как в географическом, так и в хронографическом аспектах и позволяет рассматривать эти устойчивые межгрупповые различия как микроэволюционные.

При оценке морфофункциональных свойств нижней челюсти мы использовали четыре мандибулярных индекса [см.: Anderson et al., 2014], которые вычисляли по четырём промерам нижнечелюстной ветви (см. рис. 1, табл. 5). Заметим, что для получения промера «А» на вершине резца выставляли дополнительную нумерованную ландмарку, которую не использовали в других сравнениях.

В данном исследовании для сравниваемых аллотопных и аллохронных выборок ондатры по значениям всех четырёх мандибулярных индексов был проведён непараметрический многомерный двухфакторный дисперсионный анализ (NPMANOVA) на основе перестановочного (permutation) тестирования с применением 10 000 ресэмплинговых повторных

**Таблица 4.** Оценка корректности классификации ординат объектов по итогам канонического анализа формы нижней челюсти ондатры в ямальской и курганской популяциях на разных этапах интродукции вида в Западной Сибири

Сравниваемые выборки	Ямальская		Курганская		Объёмы выборок
	1	2	3	4	
Результаты классификации объектов при каноническом анализе:					
1 – 1955 г.	35	0	0	0	35
2 – 1989 г.	0	58	1	0	59
3 – 1954 г.	0	0	29	0	29
4 – 1979–1980 гг.	0	0	1	41	42
<i>Итоги анализа:</i>	35	58	31	41	165
Корректность, %	100	100	93.6	100	98.8
Результаты перекрёстного тестирования методом «складного ножа» (Jackknife):					
1 – 1955 г.	35	0	0	0	35
2 – 1989 г.	0	54	1	4	59
3 – 1954 г.	0	0	29	0	29
4 – 1979–1980 гг.	0	4	3	35	42
<i>Итоги анализа:</i>	35	58	33	39	165
Корректность, %	100	93.1	87.9	89.7	92.7

**Таблица 5.** Мандибулярные индексы ( $\pm$  стандартные ошибки, SE), характеризующие морфофункциональные свойства нижней челюсти зверьков ямальской и курганской популяций ондатры на двух этапах (1-й, 2-й) её интродукции в Западной Сибири

Выборка, этап интродукции	Число экз.	Мандибулярные индексы			
		ПІ	ТМ	МІ	ММ
Ямальская, 1-й	35	0.161 $\pm$ 0.003	0.275 $\pm$ 0.005	0.724 $\pm$ 0.003	1.234 $\pm$ 0.004
Ямальская, 2-й	59	0.155 $\pm$ 0.002	0.267 $\pm$ 0.003	0.718 $\pm$ 0.002	1.237 $\pm$ 0.003
Курганская, 1-й	29	0.180 $\pm$ 0.003	0.307 $\pm$ 0.006	0.713 $\pm$ 0.003	1.217 $\pm$ 0.004
Курганская, 2-й	42	0.166 $\pm$ 0.002	0.277 $\pm$ 0.004	0.722 $\pm$ 0.003	1.210 $\pm$ 0.003

реплик. В итоге дисперсионного анализа по совокупности мандибулярных индексов установлено, что различия по обоим факторам, а также их взаимодействию оказались статистически значимыми (табл. 6).

Основной вклад в общую дисперсию вносит фактор, связанный с географическими условиями обитания, несколько меньший вклад в изменчивость приходится на хронографические различия. Роль взаимодействия факторов, то есть разных направлений изменений мандибулярных индексов у северных и южных ондатр на разных этапах интродукции крайне мала и её, несмотря на значимость самого взаимодействия, можно не рассматривать.

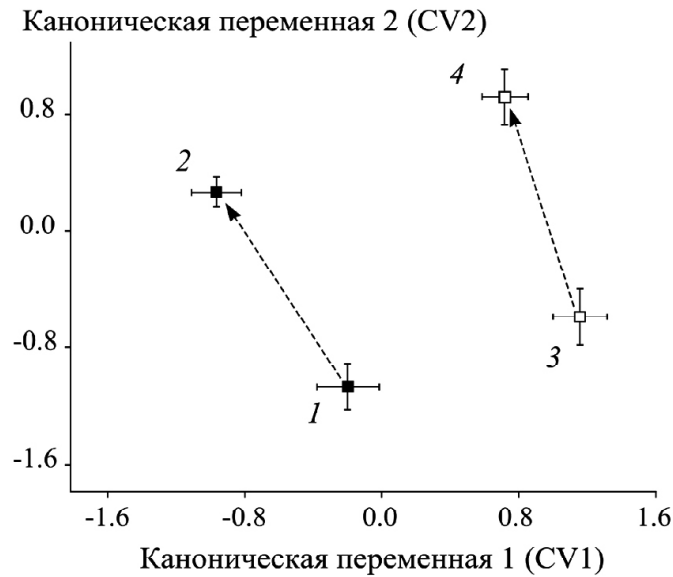
По значениям мандибулярных индексов для тех же четырёх сравниваемых выборок ондатры провели канонический анализ, результаты которого представлены на рис. 3. На рисунке хорошо видно, что смещение центроидов аллохронных выборок из северной и южной популяций ондатры происходит параллельно вдоль второй канонической переменной (CV2), которая, поэтому, может быть интерпретирована как проявление межгрупповой хронографической изменчивости мандибулярных индексов.

В данном случае при каноническом анализе на первый план, однако, вышла географическая изменчивость, которая проявилась вдоль первой канонической оси (CV1), а близкая по размаху межгрупповых различий хронографическая изменчивость вышла на второй план и, как уже было отмечено, она отчётливо выражена вдоль второй канонической переменной (CV2). При этом размах географических различий между центроидами выборок северной и южной популяций сохраняется во времени, то есть уровень различий между северными и южными популяциями ондатры по форме нижней челюсти одинаков и на начальном этапе интродукции, и в конце XX в. Поскольку расчёт был проведён по мандибулярным индексам, результаты канонического анализа допускают прямую морфофункциональную интерпретацию межгрупповых различий нижней челюсти ондатры в пространстве и во времени.

Не углубляясь в обсуждение вклада конкретных мандибулярных индексов в изменчивость вдоль обеих первых канонических осей, можно заключить, что более весомыми в функциональном отношении оказались проявления географической изменчивости (на долю этой

**Таблица 6.** Результаты непараметрического многомерного двухфакторного анализа (NPMANOVA) мандибулярных индексов, характеризующих морфофункциональные свойства нижней челюсти зверьков ямальской и курганской популяций ондатры на двух этапах её интродукции в Западной Сибири

Источник изменчивости	Сумма квадратов	Число степ. свободы, d.f.	Средний квадрат	F	p
«Природная зона», $V_m$	0.026975	1	0.026975	16.44	0.0001
«Этап интродукции», $I_n$	0.019481	1	0.019481	11.87	0.0001
Взаимодействие, ( $V_m \times I_n$ )	0.001779	1	0.001779	1.08	0.0002
Остаточная	0.264150	161	0.001641		
Общая	0.312390	164			



**Рис. 3.** Результаты канонического анализа значений мандибулярных индексов при сравнении аллохронных северных (1 – 1955 г., 2 – 1989 г.) и южных (3 – 1954 г., 4 – 1979–1980 гг.) выборок ондатры в Западной Сибири. Для каждого центроида выборок отложены величины стандартных ошибок. Стрелками и штриховыми линиями указаны направления хронографических изменений в географически удалённых друг от друга популяциях.

составляющей вдоль CV1 пришлось 45.6% общей дисперсии). Несколько меньшая доля межгрупповой изменчивости проявилась вдоль CV2 (34.9% дисперсии). Поэтому в данном случае хронографическая изменчивость отражает несколько меньший морфофункциональный эффект, чем географическая.

Обсуждая эти результаты можно заключить, что географические межпопуляционные морфофункциональные различия в строении нижней челюсти являются вполне ожидаемыми. Они, скорее всего, обусловлены тем, что априори объекты кормовой базы ондатры по составу и соотношению существенно различны в северной и южной популяциях [Огнёв, 1950]. Судя по значениям мандибулярных индексов и теневым конфигурациям нижней челюсти (см. табл. 5, рис. 2), можно полагать, что в южной популяции по сравнению с северной больше выражен тот функциональный потенциал нижней челюсти, который связан с интенсификацией перетирания кормовых объектов, а у зверьков северной популяции на обоих этапах интродукции проявляется тенденция к питанию более жёсткими кормами и их дроблению [см.: Anderson et al., 2014]. В то же время установленный нами параллелизм хроно-

графической изменчивости обеих популяций является нетривиальным феноменом. Во-первых, он указывает на параллельный процесс перестройки морфогенеза в направлении определённых морфофункциональных особенностей. Во-вторых, он отражает прямое и в некотором отношении однонаправленное «давление» биотических сообществ на северную и южную популяции, приводящее к отбору и усилению определённых морфогенетических изменений, общих для северной и южной популяций ондатры.

При сопоставлении тенденций изменения мандибулярных индексов в обеих популяциях от первого ко второму этапу интродукции (см. табл. 5, рис. 2, рис. 3), можно заключить, что наблюдается изменение конфигураций мандибул, направленное на равное усиление их морфофункционального потенциала как в отношении перетирания кормовых объектов, так и возможности питаться твёрдыми кормами [см.: Anderson et al., 2014]. Таким образом, ценогические требования приводят за полувековой период к направленному изменению морфофункциональных свойств нижней челюсти в обеих географически удалённых популяциях ондатры.

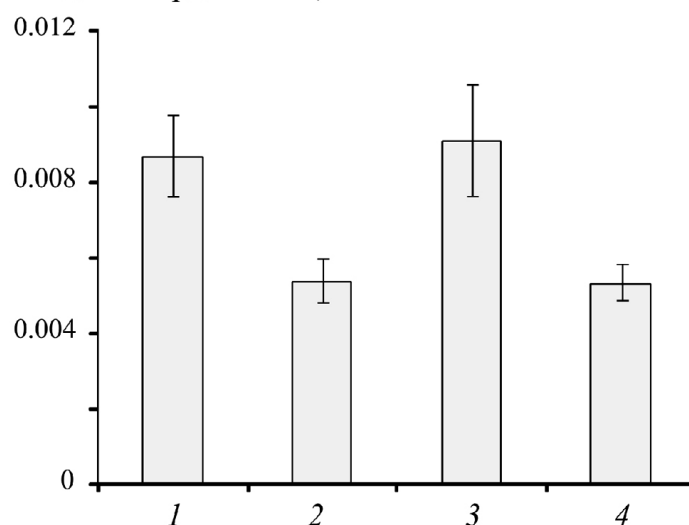
Заметим, что среди мандибулярных индексов наибольшее значение имеют темпорально-резцовый индекс (ТИ), увеличение которого отражает возрастание потенциала усилий в процессе перетирания и пережёвывания кормовых объектов, а также массивно-молярный (ММ), указывающий на относительно большие возможности при обработке твёрдых объектов питания [Anderson et al., 2014]. Мы использовали эти переменные (ТИ и ММ) для оценки в сравниваемых выборках ондатры внутригруппового морфоразнообразия (disparity) с помощью метода анализа паттерна ближайших соседних точек в пределах полигона изменчивости [Hammer, 2009]. Результаты расчётов представлены на рисунке 4.

Из рисунка следует, что на первом этапе интродукции в северной и южной популяциях показатель внутригруппового морфоразнообразия (MNND) достоверно выше, чем на втором. При этом на первом этапе интродукции в обеих популяциях наблюдается значимое проявление эффекта сверхрассеивания ординат (табл. 7). Увеличение значения MNND при анализе изменчивости формы объектов можно интерпретировать как возрастание внутригруппового морфологического разнообразия, то

есть веера траекторий морфогенеза [Hammer, 2009; Sheets, Zelditch, 2013; Васильев и др., 2016].

Следовательно, на первом этапе интродукции морфогенетическое разнообразие нижней челюсти было в обеих популяциях выше, чем на втором (см. табл. 7). Примечательно, что на втором этапе в обеих географически удалённых популяциях отношение  $R$  близко к 1, то есть рассеивание точек в пределах полигона изменчивости этих выборок стало носить случайный пуассоновский характер. Последнее означает, что на первом этапе интродукции резкое возрастание веера морфогенетических траекторий в обеих популяциях ондатры косвенно указывает на недостаточную регуляцию развития и, вероятно, недостаточную адаптированность животных к локальным условиям. Во всяком случае, судя по возрастанию морфоразнообразия и явлению сверхрассеивания ординат, зверьки обеих популяций испытывали при развитии стресс. Приведённые в таблице значения показателей внутрипопуляционного разнообразия формы нижней челюсти, указывают не только на снижение показателя морфоразнообразия (MNND), но и на случайный характер рассеивания ординат на

Средняя дистанция между ближайшими соседними ординатами, MNND



**Рис. 4.** Сравнение средних дистанций между ближайшими соседними ординатами с учётом их стандартных ошибок (MNND  $\pm$  SE), полученных внутри полигонов изменчивости северных (1, 2) и южных (3, 4) популяций ондатры на разных этапах её интродукции в Западной Сибири (первый этап – нечётные номера выборок, второй – чётные).



**Таблица 7.** Сравнение показателей, характеризующих паттерны внутривидового разнообразия формы нижней челюсти в аллопатрических и аллохронных выборках ондатры на разных этапах её интродукции в Западной Сибири

Показатель	Сравниваемые популяции			
	Северная, ямальская		Южная, курганская	
	1955 г.	1989 г.	1954 г.	1979–1980 гг.
Число особей, <i>n</i>	35	59	29	42
Наблюдаемая MNND	0.0087	0.0054	0.0091	0.0053
Ожидаемое значение ( $\mu$ )	0.0065	0.0048	0.0068	0.0050
<i>R</i> -отношение	1.34	1.13	1.34	1.06
<i>Z</i> -критерий	3.35	1.66	3.08	0.85
Вероятность случайного распределения ординат, <i>p</i>	0.0008	0.0969	0.0021	0.3923

втором этапе интродукции. Поэтому на втором этапе адаптация к локальным условиям, вероятно, возникла, поскольку морфогенетические процессы при становлении нижней челюсти и на севере, и на юге оказываются в целом регулируруемыми, на что, собственно, указывает случайный характер рассеивания точек в определённом узком диапазоне наблюдаемых дистанций между ближайшими соседними точками в пределах полигона изменчивости. Поскольку в данном случае рассматривается изменчивость морфофункциональных индексов, речь идёт о стабилизации и, возможно, функциональной оптимизации конфигурации нижней челюсти ондатры и на севере, и на юге после полувекового процесса интродукции.

### Заключение

Подводя итоги данного исследования, можно заключить, что при интродукции ондатры в Западной Сибири в её вновь сформированных форпостных популяциях на севере и юге произошли существенные морфогенетические и морфофункциональные изменения, связанные с изменением конфигураций нижнечелюстных ветвей. Поскольку хронографические изменения формы нижней челюсти почти одинаковы, они указывают на сходное направление адаптивных перестроек морфогенеза на севере и на юге. Исходно возникший размах морфологических различий между северной и южной популяциями сохранился, хотя сама форма нижней челюсти у их представителей изменилась. Изначально возникшие различия в размерах центроида к концу XX в.

нивелировались в северной и южной популяциях, что не позволяет трактовать различия формы мандибул на втором этапе интродукции как исключительно аллометрические эффекты. Очевидно, что изменения формы нижней челюсти обусловлены направленными морфогенетическими перестройками. Поэтому проявившиеся через полвека параллельные хронографические преобразования морфогенеза в обеих популяциях можно связать лишь с постепенным встраиванием ондатры в новые биоценозы и выполнением несколько иных трофических функций на севере и юге.

Таким образом, при снижении первоначально высокой численности вида вначале процесса интродукции, и дальнейшем встраивании его популяций в заведомо неодинаковые биотические сообщества на севере и юге региона, возникли сначала прямые модификационные изменения в пределах нормы реакции (различные для географически удалённых групп), которые сопровождалась возрастанием морфоразнообразия (веера морфогенетических траекторий). Затем произошло почти параллельное однонаправленное изменение морфогенеза нижней челюсти и значимо снизилось её морфоразнообразие. На севере и юге функциональные мандибулярные индексы изменились также параллельно. Последнее косвенно свидетельствует о ведущей роли селективных процессов, связанных со сходным ценотическим давлением в интразональных околоводных биотопах. При этом исходно возникшая на первом этапе интродукции морфологическая специфика северной и южной попу-

ляций сохранилась, хотя сама форма нижней челюсти у них изменилась. Следовательно, за полувековой период интродукции ондатры в аналогичных биотопах на юге и севере Западной Сибири произошли микроэволюционные события, связанные с возникновением существенных морфофункциональных и морфогенетических перестроек конфигурации нижней челюсти в пространстве и во времени. Полученные результаты указывают на высокий адаптивный потенциал вида и способность его к быстрым морфогенетическим и морфофункциональным преобразованиям, что, по-видимому, определяет успех интродукции ондатры в большинстве природных зон Евразии. В случаях неконтролируемой интродукции других инвазионных видов, по крайней мере, у некоторых из них, по аналогии с ондатрой, следует ожидать возникновения быстрых адаптивных перестроек морфогенеза в исторических, а не в геологических масштабах времени. Таким образом, выявленные отдалённые морфологические и морфофункциональные последствия интродукции, по-видимому, могут служить примером быстрой направленной микроэволюционной перестройки морфогенеза и морфофункциональных изменений инвазионных видов млекопитающих при внедрении в новые сообщества.

### Благодарности

Авторы благодарят канд. биол. наук Ю.М. Малафеева и Зоологический музей ИЭРиЖ УрО РАН за любезно предоставленные для работы коллекционные материалы. Исследования выполнены при поддержке гранта РФФИ (№ 16-04-01831а) и Программы УрО РАН № 12 «Живая природа» (проект № 15-12-4-25).

### Литература

- Васильев А.Г., Большаков В.Н., Малафеев Ю.М., Валяева Е.А. Эволюционно-экологические процессы в популяциях ондатры при акклиматизации в условиях севера // *Экология*. 1999. № 6. С. 433–441.
- Васильев А.Г., Большаков В.Н., Васильева И.А., Евдокимов Н.Г., Синева Н.В. Оценка эффектов неизбежной элиминации в сообществе грызунов методами геометрической морфометрии // *Экология*. 2016. № 4. С. 290–299.
- Дгебуадзе Ю.Ю. 10 лет исследований инвазий чужеродных видов в Голарктике // *Российский журнал биологических инвазий*. 2011. Предисловие к № 1–3. С. 1–6.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // *Российский журнал биологических инвазий*. 2014. № 1. С. 2–8.
- Огнёв С.И. Звери СССР и прилежащих стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. 7. 715 с.
- Ондатра: Морфология, систематика, экология. М.: Наука, 1993. 542 с.
- Павлов Д.С., Букварёва Е.Н. Биоразнообразие, экосистемные функции и жизнеобеспечение человечества // *Вестник РАН*. 2007. Т. 77. № 11. С. 974–986.
- Павлов Д.С., Стриганова Б.Р., Букварёва Е.Н., Дгебуадзе Ю.Ю. Сохранение биологического разнообразия как условие устойчивого развития. М.: ООО «Типография ЛЕВКО»; Институт устойчивого развития; Центр экологической политики России, 2009. 84 с.
- Павлов М.П., Корсакова И.Б., Тимофеев В.В., Сафонов В.Г. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Часть I. / Под ред. И.Д. Кириса. Киров: Волго-Вятское книжн. изд-во. Кировское отделение. 1973. 536 с.
- Смирнов В.С., Шварц С.С. Сравнительная эколого-физиологическая характеристика ондатры в лесостепных и приполярных районах // *Вопросы акклиматизации млекопитающих на Урале*. Свердловск, 1959. С. 91–137. (Тр. Ин-та биол. УФАН СССР. Вып. 18).
- Чашухин В.А. Ондатра: причины и следствия биологической инвазии. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2007. 133 с.
- Чесноков Н.И. О закономерностях акклиматизации ондатры // *Экология*. 1976. № 6. С. 63–70.
- Шварц С.С. Некоторые вопросы теории акклиматизации наземных позвоночных животных // *Вопросы акклиматизации млекопитающих на Урале*. Свердловск, 1959. С. 3–22. (Тр. Ин-та биол. УФАН СССР. Вып. 18).
- Anderson Ph.S.L., Renaud S., Rayfield E.J. Adaptive plasticity in the mouse mandible // *BMC Evolutionary Biology*. 2014. Vol. 14. P. 85–93.
- Bertolino S. *Callosciurus squirrels*: worldwide introductions, ecological impacts and recommendations to prevent the establishment of new invasive populations // *Mammal Review*. 2013. Vol. 43. P. 22–33.
- Facon B., Genton B.J., Shykoff J., et al. A general evolutionary framework for understanding bioinvasions // *Trends in Ecology and Evolution*. 2008. Vol. 21. № 3. P. 130–135.
- Hammer Ø. New methods for the statistical analysis of point alignments // *Computers & Geosciences*. 2009. Vol. 35. P. 659–666.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*. 2001. Vol. 4. № 1. 9 p.

- Klingenberg C.P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // *Molecular Ecology Resources*. 2011. Vol. 11. P. 353–357.
- Panarari-Antunes R.S., Prioli A.J., Prioli S.M.A.P., Gomes V.N., et al. Genetic divergence among invasive and native populations of *Plagioscion squamosissimus* (Perciformes, Sciaenidae) in Neotropical regions // *Journal of Fish Biology*. 2012. Vol. 80. P. 2434–2447.
- Rohlf F.J. Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces // *Journal of Classification*. 1999. Vol. 16. P. 197–223.
- Rohlf F.J. tpsUtil. Version 1.64. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook (program). 2015. // (<http://life.bio.sunysb.edu/morph/>). Проверено 28.10.2015a.
- Rohlf F.J. tpsDig. Version 2.22. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook (program). 2015. // (<http://life.bio.sunysb.edu/morph/>). Проверено 28.10.2015b.
- Rohlf F.J., Slice D. Extension of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks // *Syst. Zoology*. 1990. Vol. 39. № 1. P. 40–59.
- Sakai A.K., Allendorf F.W., Holt J.S., et al. The Population Biology of Invasive Species // *Annual Rev. Ecol. Syst.* 2001. Vol. 32. P. 305–332.
- Sheets H.D., Zelditch M.L. Studying ontogenetic trajectories using resampling methods and landmark data // *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*. 2013. Vol. 24. № 1. P. 67–73.
- Stray D.L. Eight questions about invasions and ecosystem functioning // *Ecology Letters*. 2012. Vol. 15. P. 1199–1210.
- Zelditch, M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L. *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer*. New York: Elsevier Academic Press., 2004. 437 p.
- Zelditch M.L., Mezey J., Sheets H.D., et al. Developmental regulation of skull morphology II: ontogenetic dynamics of covariance // *Evolution and Development*, 2006. Vol. 8. № 1. P. 46–60.

## AFTER-EFFECTS OF MUSKRAT INTRODUCTION IN WESTERN SIBERIA: MORPHOLOGICAL AND FUNCTIONAL ASPECTS

**Vasil'ev A.G.\*, Bol'shakov V.N., Vasil'eva I.A., Sineva N.V.**

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Department of the RAS  
Yekaterinburg, 620144;  
e-mail: \* [vag@ipae.uran.ru](mailto:vag@ipae.uran.ru)

The paper presents study results concerning morphogenetic and morphological and functional features of Canadian muskrats (*Ondatra zibethicus* L.) introduced in the Northern (Yamal Island) and Southern (Kurgan oblast) regions of Western Siberia in the middle of the last century. A set of allochronic samples from populations examined at different stages of introduction process was compared by the methods of geometric morphometrics. Directed alterations of mandible size and shape connected with its functional features as feeding organ were found. Rapid initial divergence between northern and southern muskrat populations followed by long-term parallel functional and morphological adjusting under biocenotic adaptation was detected. The rate of morphological transformations in the northern population group was found to be higher than that in the southern one. This may correlate with severe living environment in Yamal forest-tundra. Significant decrease of morphological disparity of mandible shape was revealed in both populations during the second half of the XXth century. Coincidence of mandible size in the two populations up to the end of the last century had excluded any allometric effects in discovered geographic and chronographic differences of mandible shape in muskrats. Therefore, micro-evolutionary transformations of morphogenesis in invasive species can be realized in historical age, or relatively rapidly. So, we should take it into account when forecasting local biocenotic crises. The model of the long-term after-effects of Muskrat introduction in the Western Siberia confirms a possibility of rapid adaptive morphogenetic, morphological and functional alterations in invasive species of mammals under introduction into new communities.

**Key words:** Muskrat, introduction, invasive species, variability, geometric morphometrics, morphogenesis, microevolution, Western Siberia.

УДК 591.95

# ОХРИДСКИЙ МИНЁР *CAMERARIA OHRIDELLA* (LEPIDOPTERA, GRACILLARIIDAE) – ОБНАРУЖЕНИЕ В ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ

© 2016 Гниненко Ю.И.<sup>1\*</sup>, Мухамадиев Н.С.<sup>2</sup>, Ашикбаев Н.Ж.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Всероссийский научно-исследовательский институт лесоводства и механизации лесного хозяйства, г. Пушкино Московской обл., 1412002, Россия;

<sup>2</sup> Казахский институт защиты растений, г. Алматы, Казахстан.  
e-mail: \* [gninenko-yuri@mail.ru](mailto:gninenko-yuri@mail.ru)

Поступила в редакцию 03.02.2016

Представлены сведения о формировании инвазивного ареала охридского минёра в России и данные о первом обнаружении этого инвазивного фитофага конского каштана в Казахстане. В озеленительных посадках конского каштана этот вредитель был обнаружен в Алматы впервые в 2014 г. Сделано предположение, что в Центральной Азии формируется островной ареал охридского минёра, изолированный от его европейского ареала пространствами Сибири, Западного и Северного Казахстана, где конский каштан не произрастает.

**Ключевые слова:** охридский минёр, конский каштан, озеленительные посадки.

## Введение

Охридский минёр, или каштановая минирующая моль *Cameraria ohridella* Desh. et Dim., 1986 (Lepidoptera, Gracillariidae) [Deschka, Dimic, 1986] в качестве нового для науки вида был описан югославскими энтомологами Дешкой и Димичем по сборам 1984 г. в районе Охридского озера в Македонии. С тех пор минёр широко распространился в местах произрастания конского каштана, фактически освоив территорию всей Европы и европейской части России.

Происхождение этого фитофага долгое время оставалось неясным, так как он не был обнаружен в местах естественного произрастания видов рода *Aesculus* ни в Восточной Азии, ни в Америке. Предположение о его балканском происхождении [Grabenweger, Grill, 2000; и др.], было доказано на основе генетического анализа [Valade et al., 2009]. Этот анализ показал, что генетическое разнообразие вида наиболее велико в местах его первоначально выявления. Оттуда по неизвестным причинам начал распространяться один его гаплотип, который и сформировал сегодняшний обширный инвазивный ареал вида.

Формирование инвазивного ареала не всегда происходило путём равномерного распространения из-за разлёта бабочек. Например, проникновение минёра в Россию произошло первоначально в Калининградскую область из Польши в 2003 г. [Гниненко, Шепелев, 2004]. А в 2005 г. минёр был выявлен в Москве [Голосова, Гниненко, 2006; и др.], куда он был завезён с посадочным материалом из Германии или из Польши. Этот завоз создал в Москве и Подмосковье островной ареал, изолированный от непрерывного европейского ареала. Но постепенно островной ареал расширялся, а с запада по территории европейской части России продвигалась на восток граница его основного ареала. Примерно в 2009–2010 гг. обе части ареала сомкнулись, и в настоящее время существует непрерывный ареал минёра от Пиренейского полуострова до восточных областей центральной части Европейской России.

## Материал и методика

Обследования конского каштана в озеленительных посадках проведены в нескольких районах г. Алматы в 2014 и 2015 гг. в августе –

сентябре. При этом проводили визуальный осмотр крон всех деревьев и выявляли наличие или отсутствие мин на листьях. Обилие встречаемых мин устанавливали глазомерно, отмечая отсутствие мин, наличие мин не более, чем на 25% листьев, наличие мин на 25–50% и наличие мин на 50–100% листьев конского каштана.

Такой подсчёт даёт возможность оценить обилие минёра и сделать предположение о вероятном времени его появления в городе.

### Полученные результаты и обсуждение

Конский каштан обыкновенный *Aesculus hippocastanum* является интродуцентом в Центральной Азии и произрастает только в озеленительных посадках в населённых пунктах. Ранее на нём не было отмечено повреждений, наносимых минёром.

В Центральной Азии охридский минёр впервые обнаружен в 2014–2015 гг. в зелёных насаждениях Ауэзовского, Наурызбайского и Бостандыкского районов города Алматы (Казахстан). При обследовании, проведённом летом 2015 г., установлено, что в озеленительных посадках охридский минёр уже освоил различные районы города, но ещё нигде не стал массовым вредителем, повреждения которого существенно влияют на декоративные и средозащитные свойства конского каштана (табл.).

Результаты проведённого обследования свидетельствуют о том, что инвазия охридского минёра в озеленительные посадки г. Алматы началась сравнительно недавно и он ещё не

освоил посадки конского каштана в такой степени, чтобы оказывать видимое негативное влияние на их состояние и выполняемые ими декоративные и защитные функции.

Появление охридского минёра в Казахстане является, скорее всего, вторым случаем образования его островного ареала в процессе развития его инвазии и первым таким случаем в Центральной Азии. Скорее всего он случайно завезён в Южный Казахстан из европейской части России. Вероятность естественного его проникновения сюда крайне мала, так как города юга Казахстана отделены от инвазивного ареала этого фитофага в европейской части России обширными пространствами Западного и Северного Казахстана, где в силу климатических факторов конский каштан не произрастает. Однако обнаружение минёра в южной части республики ставит вопрос о необходимости более чёткого установления путей его проникновения сюда. Не исключено, что охридский минёр впервые попал в регион Центральной Азии не в Алматы, а в другие города Казахстана, Узбекистана или Киргизии. Пока этот новый инвазивный вид не распространился здесь повсеместно и не стал массовым вредителем, есть возможность установить пути его проникновения в Центральную Азию.

В настоящее время можно лишь уверенно утверждать, что из мест первого обнаружения он уже начал распространение по всему обширному региону Центральной Азии, постепенно заселяя все те места, где произрастает его кормовое растение – конский каштан обыкновенный.

**Таблица.** Распространённость охридского минёра на конском каштане в некоторых районах г. Алматы

Место проведения обследования участка	Число учтённых деревьев (шт.)	Число деревьев по степени заселённости охридским минёром (шт.)			
		Мины отсутствуют	Мины встречаются не более чем на 25% листьев	Мины встречаются на 25–50% листьев	Мины встречаются на 50–100% листьев
Бостандыкский район (Санаторий «Алматы»)	23	1	2	4	16
Наурызбайский район (мкр. Мирас, Рахат)	15	0	3	8	4
Ауэзовский район (ул. Саина)	35	5	7	17	6





**Рис. 1.** Мины охридского минёра и бурые поражения грибом *Guignardia aesculi* на листьях каштана.

Во всём своём инвазивном ареале охридский минёр наносит каштану сильные повреждения. При массовом заселении листьев на них можно видеть многочисленные мины, которые сильно ухудшают внешний вид каштанов и ослабляют деревья. Причём редко листья страдают только от минёра. Обычно вместе с минами на листьях каштана можно видеть ржаво-бурые пятна поражения патогенным грибом *Guignardia aesculi* (Peck) V.B. Stewart, 1916 (Botryosphaeriaceae) (рис. 1). При отсутствии грибной инфекции мины остаются светлыми (рис. 2).

Совместное поражение каштанов минёром и грибной инфекцией существенно влияет на состояние деревьев, приводя их к ослаблению и значительной утрате декоративных свойств [Гниненко и др., 2003].

На каштанах в г. Алматы нами были обнаружены, как сказано выше, немногочисленные мины охридского минёра и в подавляющем большинстве случаев грибная инфекция на повреждённых листьях отсутствовала (рис. 3).



**Рис. 2.** Многочисленные мины охридского минёра без грибной инфекции.

Выявление охридского минёра в г. Алматы делает актуальным изучение его распространения в других городах юга Казахстана, а также в Киргизии и Узбекистане.

Меры защиты от повреждений минёром в городах затруднены. Проведение опрыскиваний пестицидами в таких условиях часто невозможно. Одним из действенных методов снижения численности минёра является неоднократная и тщательная уборка листьев во время листопада [Раков, 2015]. Это мероприятие приводит к тому, что изымается и уничтожается весь запас зимующих в минах куколок, а также грибной инфекции на листьях. Тщательная уборка листьев даёт возможность без применения опрыскиваний снизить уровень численности вредителя в ранний летний период. Затем с середины лета, когда развивается второе и затем третье поколения, численность вновь возрастает, но многочисленные мины появляются уже не ранее августа. Это позволяет каштанам сохранять нормальный вид в течение большей части вегетационного



Рис. 3. Мины охридского минёра на листьях каштана в г. Алматы.

сезона и выполнять свои декоративные и защитные функции.

Местные особенности биологии охридского минёра в центральноазиатской части его инвазивного ареала ещё не изучены. Не известны также состав фауны его энтомофагов. Поэтому важно в ближайшие годы приступить к изучению этого нового инвазивного вредителя в Казахстане и использовать имеющийся опыт защиты каштана, адаптируя его к местным условиям.

### Заключение

Обнаружение охридского минёра *Cameraria ohridella* в озеленительных посадках г. Алматы ставит в повестку дня необходимость как изучения особенностей его биологии в этом новом для него регионе обитания, так и изыскание способов защиты конского каштана от этого фитофага. По-видимому, для быстрого установления путей его инвазии, вредоносности и разработке мер защиты следует объединить усилия специалистов центральноазиатского региона и использовать богатый опыт защиты каштана, имеющийся в ряде европейских стран и в России.

Кроме этого, появление минёра делает актуальной разработку единой системы мониторинга продвижения инвазивных организмов по территориям стран – членов Евразийского

экономического союза, так как в настоящее время несколько новых вселенцев могут попасть в Центральную Азию.

### Литература

- Гниненко Ю.И., Голосова М.А., Жуков А.М. Состояние конского каштана обыкновенного в некоторых странах Европы // Лесохозяйственная информация. 2003. № 7. С. 61–63.
- Гниненко Ю.И., Шепелев С.В. Новые фитофаги и болезни древесных пород // Лесное хозяйство. 2004. № 3. С. 48.
- Голосова М.А., Гниненко Ю.И. Появление охридского минёра на конском каштане в Москве // Лесной вестник. 2006. № 2. С. 43–46.
- Раков А.Г. Охридский минёр и другие инвазивные дендрофильные филлофаги в условиях формирования их ареалов в европейской части России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук / Российский государств. аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева. М., 2015. 26 с.
- Deschka J., Dimic N. *Cameraria ohridella*. Sp. N. (Lep; Lithocolletidae) aus Mazedonien, Jugoslawien // Acta Entomol., Jugosl. 1986. 22. № 1–2. S. 11–23.
- Grabeweger G., Grill R. On the Place of Origin of *Cameraria ohridella* (Lepidoptera, Gracillariidae) // Beitrage Zur Entomofaunistik. 2000. No. 1. P. 9–17.
- Valade R., Kenis M., Hernandez-Lopez A., Augustin S., Mari Mena N., Magnoux E., Rougeric R., Lakatos F., Rogues A., Lopez-Vaamonde C. Mitochondrial and microsatellite DNA markers reveal a Balkan origin for the highly invasive horse-chestnut leaf miner *Cameraria ohridella* (Lepidoptera, Gracillariidae) // Molec. Ecol. 2009. 18 (6). P. 3458–3470.



# ***CAMERARIA OHRIDELLA* – THE FIRST RECORD IN CENTRAL ASIA**

© 2016 Gninenko Yu.I.<sup>1\*</sup>, Muhamadiev N.S.<sup>2</sup>, Ashikbaev N.Zh.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>All-Russian Scientific Research Institute of Forestry and Mechanization of Forestry, Pushkino, Moscow oblast,  
1412002, Russia;

<sup>2</sup>Kazahsky Institute of Plant Protection, Almaty, Kazakhstan  
e-mail: \* [gninenko-yuri@mail.ru](mailto:gninenko-yuri@mail.ru)

The data on the formation of invasive range of *Cameraria ohridella* in Russia and data on the first finding of this invasive phytophage of horse chestnut in Kazakhstan are given. For the first time this pest was detected in the horse chestnut landscaping planting in Almaty in 2014. It is suggested that in Central Asia an island range of *Cameraria ohridella* forms, which is isolated from its European range by the spaces of Siberia, Western and Northern Kazakhstan where the horse chestnut doesn't grow.

**Keywords:** *Cameraria ohridella*, horse chestnut, landscaping planting.



УДК: 595.384.1(262.5)

## ПЕРВАЯ НАХОДКА КРЕВЕТКИ *PENAEUS SEMISULCATUS* DE HAAN, 1844 (DECAPODA, PENAEIDAE) У БЕРЕГОВ ГРУЗИИ

© 2016 Гучманидзе А.<sup>1\*</sup>, Статкевич С.В.<sup>2\*\*</sup>, Болтачев А.Р.<sup>2\*\*\*</sup>

<sup>1</sup> Служба мониторинга рыболовства и Чёрного моря  
Национального агентства окружающей среды

6010, ул. Шерифа Химшиашвили 11, кв. 5, Батуми, Грузия;

<sup>2</sup> ФГБУН Института морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН,  
299011, пр. Нахимова 2, Севастополь, Российская Федерация,

e-mail: \* [guchmanidze@gmail.com](mailto:guchmanidze@gmail.com); \*\* [e-statkevich.svetlana@mail.ru](mailto:e-statkevich.svetlana@mail.ru); \*\*\* [a\\_boltachev@mail.ru](mailto:a_boltachev@mail.ru)

Поступила в редакцию 10.04.2016

11 сентября 2014 г. на черноморском побережье, в непосредственной близости от морского порта г. Батуми, был пойман один экземпляр зелёной тигровой креветки *Penaeus semisulcatus* De Haan, 1844. Это второй случай обнаружения данной креветки в Чёрном море. Впервые этот вид был зарегистрирован в прибрежных водах Большого Сочи в 2005 г.

**Ключевые слова:** зелёная тигровая креветка, *Penaeus semisulcatus*, чужеродный вид, медитерранизация.

### Введение

За последние десятилетия возросло количество регистраций чужеродных видов гидробионтов в Чёрном море. Так среди десятиногих раков стоит отметить случаи поимки голубого краба (*Callinectes sapidus*), дальневосточного мохнаторукого краба (*Eriocheir sinensis*), краба илистого (*Dyspanopeus sayi*), эстуарной (*Palaemon longirostris*) и азиатской (*Palaemon macrodactylus*) креветок, а также зелёной тигровой креветки (*Penaeus semisulcatus*) [Лозовский, 2005; Хворов и др., 2006; Sezgin et al., 2007; Micu, Nita, 2009; Micu et al., 2010; Пашков и др., 2011].

Наиболее распространённым вектором проникновения чужеродных видов в Чёрное море является естественный процесс саморасселения видов, обитающих в Средиземном море, через пролив Босфор, что происходит на протяжении уже около 10 тыс. лет и получило наименование – медитерранизация. Следует отметить, что наряду со средиземноморскими видами в Чёрном море регистрируются и гидробионты из Индо-Вестпафической облас-

ти, которые активно вселяются через Суэцкий канал в восточную часть Средиземного моря (Lessepsian immigrants) и некоторые из них распространяются в северном направлении (Эгейское море). В качестве примера можно привести регистрацию в Чёрном море красной барракуды (*Sphyræna pinguis*) – экзотической рыбы из Индо-Вестпафики [Болтачев, 2009].

Другими важными векторами вселения чужеродных видов являются судоходство, а именно перенос гидробионтов с балластными водами и на корпусах судов в виде сообществ обрастателей, а также, случайная интродукция с марикультурой.

### Материал и методы

11 сентября 2014 г. на побережье Чёрного моря, недалеко от Батумского морского порта (рис. 1), в улове ставного невода был обнаружен 1 экземпляр крупной креветки, который был сохранён для изучения. Координаты находки: 41,657215°N 41,633896°E.

Орудие лова было установлено на расстоянии 50 м от берега на глубинах 6–8 м. Донные



Рис. 1. Карта-схема места поимки зелёной тигровой креветки.

отложения в районе постановки сети представлены песчаным грунтом. На момент поимки креветки температура воды составляла 26 °С, а солёность 17.1 ‰.

Размерные характеристики креветки определяли при помощи штангенциркуля с точностью до 0.1 мм.

Определение видовой принадлежности пойманного экземпляра проводили согласно опубликованных определительных ключей [Perez-Farfante, Kensley, 1997; Carpenter, Niem et al., 1998; Galil et al., 2002].

После проведения анализа выловленная особь была зафиксирована 96°-м спиртом и хранится в Центре рыболовства и мониторинга Чёрного моря (Грузия).

### Результаты

Креветка, обнаруженная в улове ставного невода, была определена нами как *Penaeus semisulcatus* De Naan, 1844 (Decapoda: Penaeidae) – зелёная тигровая креветка (рис. 2)

Пойманная особь – самка. Размеры исследованной креветки составили: общая длина –

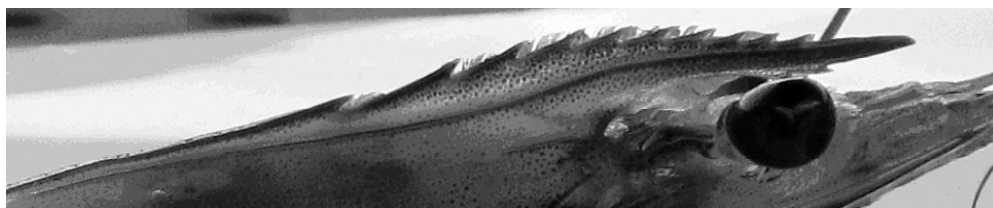
186 мм, промысловая длина – 154 мм; длина рострума – 22 мм, длина карапакса – 44 мм, длина абдомена – 110 мм.

*Краткое описание вида.* Карапакс гладкий. Отсутствует медианный вырост на глазном стебельке. Относительно прямой рострум хорошо развит. Согласно литературным данным, формула рострума у зелёной тигровой креветки 5–8/2–4 [Galil et al., 2002]. У исследуемой особи на дорсальной стороне рострума было 10 шипов, на вентральной – 2 шипа (рис. 3). У креветки, выловленной в прибрежных водах Большого Сочи, на верхней стороне – 11 зубцов, на нижней – 2 [Хворов и др., 2006]. Таким образом, можно указать, что количество зубцов на верхней части рострума находится в более широком диапазоне, а именно от 5 до 11. Адростральные борозды заходят за эпигастральный зубец. Гастрофронтальные борозды отсутствуют. Постростральный киль с бороздой.

Первые три пары переопод вооружены клешнями одинакового размера. На первой и второй паре имеется базальный шип. На пя-



**Рис. 2.** Зелёная тигровая креветка.



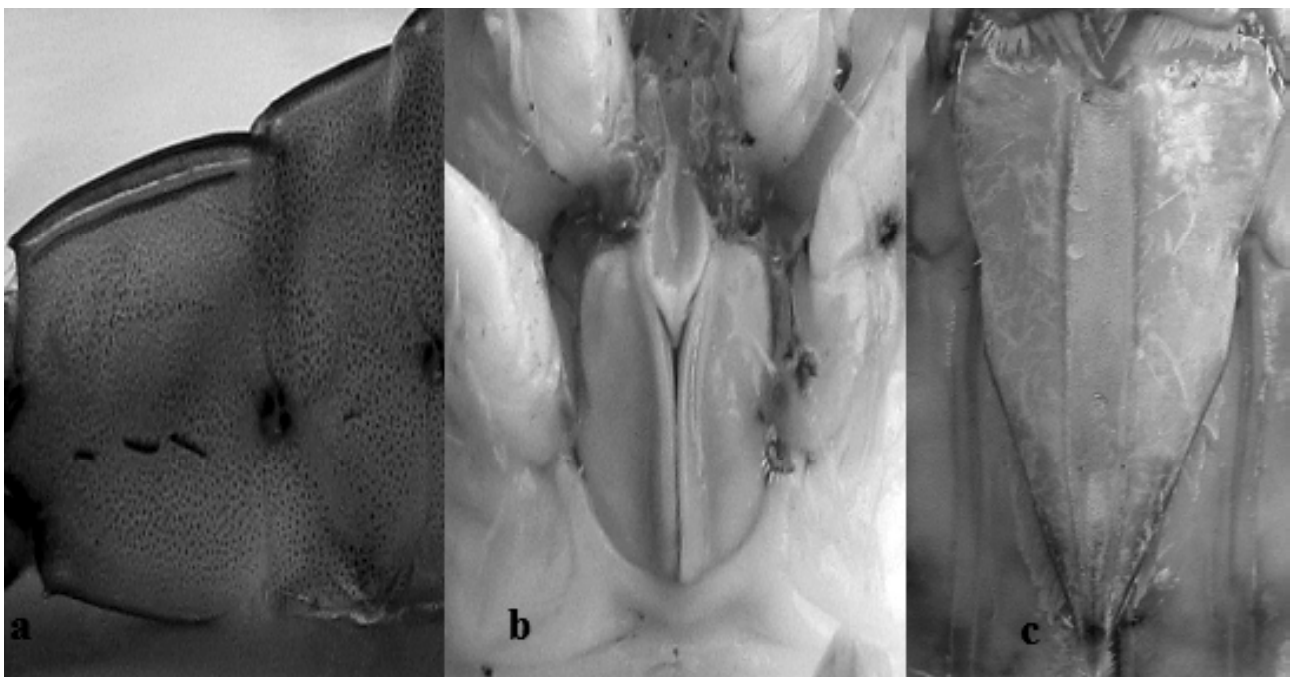
**Рис. 3.** Рострум зелёной тигровой креветки.

той паре переопод имеется небольшой, но заметный экзоподит. Последние две пары ходильных ног хорошо развиты.

На шестом сегменте абдомена имеются три коротких боковых рубца, а также один не-

сколько расплывчатый боковой рубец – на пятом сегменте (рис. 4, а).

Теликум закрытого типа, расположен на грудных стернитах между 4-й и 5-й парой переоподов (рис. 4, b). Он образован двумя оваль-



**Рис. 4.** Диагностические признаки зелёной тигровой креветки: а – шестой и пятый сегмент абдомена с боковыми рубцами; b – теликум; c – тельсон.

ными боковыми пластинами, медианные края которых формируют выпуклые кромки, и срединным выступом. Передний придаток с приподнятыми краями, разделяющими вогнутую часть. Задний придаток выпуклый и частично располагается между боковыми пластинками.

Тельсон с широкой и хорошо развитой срединной бороздой и без боковых шипов (рис. 4, с).

Прижизненная окраска креветки – светлорыжая с бледными поперечными полосами на абдомене. Антенулы с чередующимися белыми и коричневыми полосками. Переоподы с красноватым оттенком, плеоподы – красные. Уроподы желтоватого цвета с красными краями.

### Обсуждение

Зелёная тигровая креветка (*P. semisulcatus*) распространена в Тихом (от восточного побережья Африки до севера Австралии и берегов Фиджи) и Индийском океанах [FAO, 2016]. Этот вид является ценным объектом промысла в восточной части Средиземного моря (проник через Суэцкий канал) [Galil et al., 2002; Turkmen, 2005, 2007].

Промышленное культивирование этой креветки производится в прудах на Филиппинах, в Индонезии, Сингапуре, Малайзии, на о. Тайвань. В Индии (дельта р. Ганг) креветок подращивают на рисовых полях и специализированных фермах [Carpenter, Niem et al., 1998].

Зелёная тигровая креветка встречается в морских и солоноватых водах с широкими диапазонами солёности (5–35‰), при температуре 18–31 °С, на глубинах до 130 м. Предпочитает донные участки с илистыми, песчаными и песчано-илистыми грунтами [Bagarinao et al., 1995]. Оптимальные параметры среды: солёность от 30 до 35 ‰, температура от 21 до 30 °С [Kumlu et al., 2000; Turkmen, 2005].

Самки по размеру превосходят самцов и достигают в длину до 25 см, а самцы всего 18 см. Плодовитость самок креветок достаточно высока, до 100 000 яиц. Личинки выклевываются через 12–13 ч после вымета яиц. В естественных условиях длительность личиночно-

го метаморфоза составляет 12–14 суток, в течение него наблюдается ряд линек на стадиях: науплиус – 6, протозоа – 3, мизис – 3, послеличинка – 1 [Turkmen, 2005; Niamaimandi et al., 2008].

Можно предположить, что зелёная тигровая креветка проникла в Чёрное море в результате самораспространения из восточной части Средиземного моря, где она к настоящему времени натурализовалась и стала обычным видом. Хотя до сих пор отсутствуют данные о регистрации этого вида в акваториях Мраморного и Эгейского морей, но есть сведения о культивировании данной креветки в Турции на побережье Эгейского моря [Turkmen, 2007].

Не исключена возможность занесения молоди креветки и с балластными водами судов, поскольку наш экземпляр креветки был пойман в непосредственной близости от морского порта г. Батуми (Грузия).

### Литература

- Болтачев А.Р. Уточнение видовой принадлежности барракуды группы *Sphyræna obtusata* (Pisces: Sphyrænidae), обнаруженной в Чёрном море // Вопросы ихтиологии. 2009. Т. 49. № 1. С. 135–137.
- Лозовский В.Л. Первая находка у берегов Севастополя китайского краба *Eriocheir sinensis* – экзотического вселенца в бассейн Чёрного моря // Морской экологический журнал. 2005. 4 (2). С. 58.
- Пашков А.Н., Решетников С.И., Бондарев К.В. Поимка голубого краба (*Callinectes sapidus*, Decapoda, Crustacea) в российском секторе Чёрного моря // Российский журнал биологических инвазий. 2011. 4. С. 33–42.
- Хворов С.А., Болтачев А.Р., Решетников С.И. и др. Первая находка зелёной тигровой креветки *Penaeus semisulcatus* (Penaeidae, Decapoda) в Чёрном море // Экология моря. 2006. Вып. 72. С. 65–69.
- Bagarinao T.U., Solis N.B., Villaver W.R. et al. Important fish and shrimp fry in Philippine coastal waters: identification, collection and handling // Aquaculture Extension Manual. 1995. № 10. 52 p.
- Carpenter K.E., Niem V.H. et al. FAO species identification guide for fishery purposes. The living marine resources of the Western Central Pacific. Volume 2. Cephalopods, crustaceans, holothurians and sharks. Rome: FAO, 1998. P. 687–1396.
- Galil B., Frogliani C., Noel P. CIESM Atlas of exotic species in the Mediterranean. 2. Crustaceans: decapods and stomatopods. Monaco: CIESM Publishers, 2002. 192 p.
- FAO (Электронный документ) // (<http://www.fao.org/fishery/species/search/en>). Проверено 9.04.2016 г.

- Kumlu M., Eroldogan O., Aktas M. Effects of temperature and salinity on larval growth, survival and development of *Penaeus semisulcatus* // Aquaculture. 2000. 188. P. 167–173.
- Micu D., Nita V. First record of the Asian prawn *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Caridea: Palaemonoidea: Palaemonidae) from the Black Sea // Aquatic Invasions. 2009. 4 (4). P. 597–604.
- Micu D., Nita V., Todorova V. First record of Say's mud crab *Dyspanopeus sayi* (Brachyura: Xanthoidea: Panopeidae) from the Black Sea // Marine Biodiversity Records. 2010. 3 (30). P. 1–6.
- Niamaimandi N., Aziz A., Siti Khalijah D. et al. Reproductive biology of the green tiger prawn (*Penaeus semisulcatus*) in coastal waters of Bushehr, Persian Gulf // ICES Journal of Marine Science. 2008. 65. P. 1593–1599.
- Perez-Farfante I., Kensley B. Penaeoid and sergestoid shrimps and prawns of the worlds. Keys and diagnoses for the families and genera. Paris: Editions du Museum, 1997. 233 p.
- Sezgin M., Aydemir E., Saat Ates A. et al. On the presence of the non-native estuarine shrimp, *Palaemon longirostris* H.Milne-Edwards, 1837 (Decapoda, Caridea), in the Black Sea // Aquatic Invasions. 2007. 2 (4). P. 464–465.
- Turkmen G. The larval development of *Penaeus semisulcatus* (de Hann, 1850) (Decapoda: Penaeidae) // Journal of Fisheries & Aquatic Sciences. 2005. 22 (1–2). P. 195–199.
- Turkmen G. Experimental commercial growout of *Penaeus semisulcatus* (Decapoda: Penaeidae) // The Israeli Journal of Aquaculture. 2007. 59 (1). P. 52–57.

## **THE FIRST RECORD OF PRAWN *PENAEUS SEMISULCATUS* DE HAAN, 1844 (DECAPODA, PENAEIDAE) NEAR THE COAST OF GEORGIA**

© 2016 Guchmanidze A.<sup>1\*</sup>, Statkevich S.<sup>2\*\*</sup>, Boltachev A.<sup>2\*\*\*</sup>

<sup>1</sup>Fisheries and Black Sea Monitoring Center of the National Environmental Agency.  
6010, Batumi, Georgia.

<sup>2</sup>Institute of Marine Biological Research of the RAS, 299011, Sevastopol, the Russian Federation.  
e-mail: \* [guchmanidze@gmail.com](mailto:guchmanidze@gmail.com); \*\* [statkevich.svetlana@mail.ru](mailto:statkevich.svetlana@mail.ru); \*\*\* [a\\_boltachev@mail.ru](mailto:a_boltachev@mail.ru)

On the 11<sup>th</sup> of October, 2014 a specimen of a green tiger prawn *Penaeus semisulcatus* (de Haan, 1844) was discovered near the Batumi harbor. It was the second finding of the green tiger prawn in the Black Sea. The first record of the species in the coastal waters of Bolshoi Sochi was made in 2005.

**Key words:** green tiger prawn, *Penaeus semisulcatus*, alien species, mediterrization.



УДК 597-115.2+591.69-7

# ПАРАЗИТЫ ВСЕЛЕНЦА *PROTERORHINUS SEMILUNARIS* (PISCES: GOBIIDAE) В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ И СПИСОК ПАРАЗИТОВ БЫЧКОВ РОДА *PROTERORHINUS* В ЕВРАЗИИ

© 2016 Жохов А.Е.<sup>1\*</sup>, Пугачёва М.Н.<sup>1</sup>, Молодожникова Н.М.<sup>2\*\*</sup>

<sup>1</sup> Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 152742, п. Борок, Ярославская обл.;

<sup>2</sup> Первый Московский государственный медицинский университет им. И.М. Сеченова, 111121, г. Москва;  
e-mail: \* [aezhokhov@yandex.ru](mailto:aezhokhov@yandex.ru); \*\* [nmmolod@mail.ru](mailto:nmmolod@mail.ru)

Поступила в редакцию 27.03.2016

В четырёх пунктах Рыбинского водохранилища в августе 2015 г. исследованы макропаразиты бычка-вселенца *Proterorhinus semilunaris* (101 экз.). Обнаружено 6 видов паразитов: Unionidae gen. sp., *Paracoenogonimus ovatus*, *Diplostomum* sp., *Ichthyocotylurus platycephalus*, *Posthodiplostomum cuticola*, *Camallanus lacustris*. Во всех изученных выборках рыб преобладали метацеркарии трематод. Специфичные паразиты – моногенея *Gyrodactylus proterorhini* и цестода *Proteocephalus gobiorum* – не найдены. В статье приводится список паразитов *P. semilunaris* и *P. marmoratus* в Евразии на основе опубликованных данных. Паразитофауна *P. marmoratus* представлена 40 видами (1 Microspora, 4 Ciliophora, 4 Muxozoa, 1 Monogenoidea, 4 Cestoda, 17 Trematoda, 4 Nematoda, 4 Acanthocephala, 1 Arthropoda), паразитофауна *P. semilunaris* – 92 видами (1 Kinetoplastida, 2 Sporozoa, 4 Microspora, 11 Ciliophora, 2 Muxozoa, 2 Monogenoidea, 8 Cestoda, 35 Trematoda, 12 Nematoda, 5 Acanthocephala, 1 Annelida, 4 Mollusca, 5 Arthropoda).

**Ключевые слова:** паразиты, Gobiidae, *Proterorhinus*, Волга, виды-вселенцы, список видов.

## Введение

Эндемичные Понто-Каспийские бычки образуют своеобразный пучок из примерно 24 видов, объединяющий несколько родов [Neilson, Stepien, 2009a]. Из них 5 видов (*Neogobius melanostomus* Pallas, 1814, *N. kessleri* Günther, 1861, *N. fluviatilis* Pallas, 1814, *Babka gymnotrachelus* Kessler, 1857, *Proterorhinus semilunaris*) активно расширяют свои пресноводные ареалы в Евразии и рассматриваются как вселенцы. Таксономический статус тупоносых бычков рода *Proterorhinus* обсуждается и до сих пор остаётся не до конца ясным. Согласно последним данным, в Чёрном и Азовском морях и в их солоноватоводных участках обитает *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814). В Каспийском море и в пресноводных водоёмах, формирующих бас-

сейны Каспийского, Чёрного и Азовского морей, обитает *P. semilunaris* (Heckel, 1837) [Слынько и др., 2013]. По мнению других исследователей [Neilson, Stepien, 2009b], в Каспийском море и в бассейне Волги обитает *P. semipellucidus* (Kessler, 1877). Эволюционно первичным считается морской вид *Proterorhinus marmoratus*, пресноводный вид *P. semilunaris* – его дериват [Neilson, Stepien, 2009b]. Морское (солонатоводное) происхождение *P. semilunaris* доказывает тип его водно-солевого обмена [Мартемьянов, Борисовская, 2012]. Вторым не полностью выясненным вопросом остаётся естественный ареал пресноводного вида *P. semilunaris* и пути его проникновения в некоторые речные бассейны, в частности, в Волгу [Naseka et al., 2005; Слынько и др., 2013]. В Волге *P. semilunaris* впервые был

найден в начале 1980-х гг. в Волгоградском водохранилище, затем в Саратовском, и в 2002 г. обнаружен в Рыбинском водохранилище [Слынько, 2008; Боровикова, Карабанов, 2015]. Высказывается мнение, что в Волгу он проник из Дона через Волго-Донской канал [Евланов и др., 1998; Naseka et al., 2005]. Рыбинское водохранилище – самая северная часть пресноводного ареала *P. semilunaris*. На запад этот бычок продолжает активно расселяться и уже появился в реках Франции и Германии [Manné, Poulet, 2008].

Паразитофауна пресноводного (*Proterorhinus semilunaris*) и морского (*Proterorhinus marmoratus*) тупоносых бычков, так же как и других бычков-вселенцев, активно изучается, и уже накоплен довольно большой массив данных. Для *P. semilunaris* есть сведения о паразитах из популяций, обитающих в пределах естественного ареала и из популяций в новых частях ареала. Это даёт возможность проследить, как формируется паразитофауна видов-вселенцев в новых местообитаниях. Перечисленные выше пять видов бычков-вселенцев расселяются (заносятся), вероятно, не по одному, а группами видов, одновременно или с интервалом в несколько лет [Pronin et al., 1997; Grabowska et al., 2008; Manné, Poulet, 2008]. Из пяти видов бычков-вселенцев самым маленьким по размеру является *P. semilunaris*. Возможно, по этой причине темпы его естественного расселения медленнее, чем других видов бычков. Так, в реках Франции он появился позже *Neogobius melanostomus* и *N. kessleri* [Manné, Poulet, 2008], водоёмы Польши были им колонизированы значительно позже, чем *N. melanostomus*, *N. fluviatilis* и *Babka (Neogobius) gymnotrachelus* [Grabowska et al., 2008]. В Верхней Волге сейчас встречаются *N. melanostomus* и *P. semilunaris*, при этом первый вид здесь появился раньше второго, однако *N. melanostomus* из Рыбинского водохранилища известен по единичным находкам, тогда как *P. semilunaris* обычен, по крайней мере, в Волжском плёсе [Карабанов и др., 2015]. Ниже Рыбинского, в Чебоксарском водохранилище обитают три вида бычков-вселенцев (*N. melanostomus*, *N. iljini* Vasiljeva et Vasiljev,

1996, *P. semilunaris*) [Клевакин, 2005], в Куйбышевском – те же 3 вида [Галанин, 2012], в Саратовском – 5 видов (*N. melanostomus*, *N. iljini*, *N. fluviatilis*, *Benthophilus stellatus*, *P. semilunaris*) [Евланов и др., 2013]. В Рыбинском водохранилище *P. semilunaris* оказался самым успешным вселенцем, и его паразитофауна здесь формировалась без участия других близких видов бычков.

Из-за того, что ихтиологи не пришли к единому мнению по поводу таксономического статуса пресноводного тупоносого бычка, в паразитологической литературе он фигурирует под разными названиями: *Proterorhinus* cf. *semipellucidus* (Kessler, 1877) [Kvach et al., 2015], *P. semilunaris* [Kvach et al., 2014; Mierzejewska et al., 2014], *P. marmoratus* [Koubková, Baruš, 2000; Moravec, 2001; Тютин и др., 2012]. Мы в этой работе придерживаемся мнения Слынько с соавторами [Слынько и др., 2013] и считаем валидным *P. semilunaris*. Цель данного исследования – описать паразитофауну *P. semilunaris* в самой северной точке ареала, где отсутствуют другие бычки-вселенцы, составить полный список паразитов, зарегистрированных у *P. marmoratus* и *P. semilunaris* на данный момент.

### Материал и методы

Рыбы были пойманы сачком в период с 11 по 25 августа 2015 г. в четырёх пунктах Волжского плёса Рыбинского водохранилища вблизи п. Борок, Ярославская область: канал (N58°02'33"; E38°15'23"), р. Шумаровка (N58°02'25"; E38°15'34"), р. Ильдь (N58°01'16"; E38°15'07"), р. Сутка (N58°01'03"; E38°16'00") (Рис.). Расстояние между пунктами было 700–2800 м. Всего был исследован 101 экз. *P. semilunaris*. У всех рыб измерялась стандартная длина тела, в см. На присутствие макропаразитов были исследованы поверхность тела, плавники, жабры, глаза, головной мозг, брюшная полость, пищеварительный тракт, мышцы. Для каждого вида паразита рассчитывали следующие показатели заражённости: экстенсивность инвазии (prevalence), в %; индекс обилия (mean abundance); интенсивность инвазии, мин. –

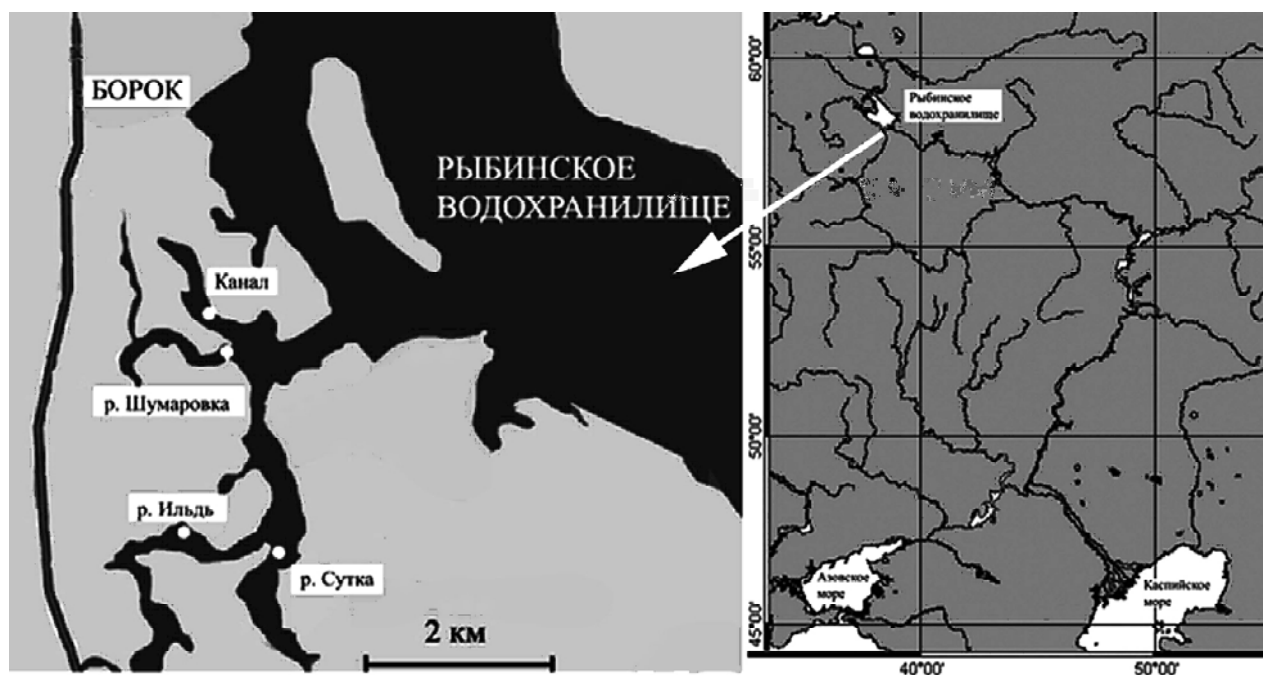


Рис. Карта-схема бассейна Волги и Волжского плёса Рыбинского водохранилища в районе п. Борок. Белые точки – места лова рыб.

макс. (range). Эти показатели рассчитаны для каждой из четырёх исследованных выборок и для объединённой выборки, поскольку места отбора проб находились в относительной близости друг к другу. Сходство паразитофаун оценивали по индексу Жаккара [Мэггаран, 1992]. Коэффициент агрегированности (дисперсии) рассчитывали как отношение дисперсии к среднему. Статус вида в сообществе устанавливали в соответствии с концепцией «основной/второстепенный вид» по обилию паразитов [Holmes, Price, 1986]:  $>2$  = основной вид,  $0.6-2$  = второстепенный вид;  $0.2-0.6$  = сопутствующий вид и  $<0.2$  = редкий вид.

Список видов составлен на основе опубликованных данных. Для каждого вида указаны места находок (водоём и страна). Все находки в Чёрном море относятся к территориям России (Крым) и Украины, в Каспийском море – ко всем районам моря без конкретного указания точек.

### Результаты исследований

За весь период исследования у *Proterorhinus semilunaris* в четырёх выборках обнаружено 6 таксонов паразитов: 4 Trematoda (metacercaria), 1 Nematoda и 1 Bivalvia (glochidium) (табл. 1).

Среди паразитов по количеству видов и по заражённости преобладали личинки трематод, наибольшую заражённость показали *P. ovatus* и *Diplostomum* sp. Следует отметить, что большинство метацеркарий *Diplostomum* в хрусталиках рыб были мёртвыми или сильно дегенерированными, лишь изредка попадались живые и полностью сформированные личинки. Метацеркарии *P. cuticola*, найденные в количестве трёх экземпляров, также были мёртвыми. Во всех исследованных выборках у бычков отсутствовали моногенеи и цестоды. Метацеркарии неравномерно распределялись среди хозяев, о чём свидетельствуют коэффициенты агрегированности (дисперсии): *I. platycephalus* (13.4), *P. ovatus* (7.35), *Diplostomum* sp. (2.83). Наиболее неравномерно в популяциях распределялись крупные метацеркарии *I. platycephalus*, гложидии моллюсков имели низкую агрегированность (0.63).

В выборках *P. semilunaris* из различных мест количество видов паразитов изменялось от 3 до 5. Общими для всех четырёх выборок видами были метацеркарии *P. ovatus*, *Diplostomum* sp. и *I. platycephalus* (табл. 2). В объединённой выборке к ядру видов (основные виды) относились метацеркарии *P. ovatus*



**Таблица 1.** Разнообразие паразитов бычка *P. semilunaris* в Волжском плёсе Рыбинского водохранилища ( $n = 101$ ) Э.И. – экстенсивность инвазии, %; И.О. – индекс обилия  $\pm$  SD стандартное отклонение

Паразиты	Э.И. (%)	И.О. $\pm$ SD	Мин. – макс.	Локализация
Unionidae gen. sp. (glochidium)	39.5 $\pm$ 5	0.89 $\pm$ 1.33	1–5	Жабры, плавники
<i>Paracoenogonimus ovatus</i> (met.)	53.1 $\pm$ 4.9	3.99 $\pm$ 6.57	1–26	Мышцы
<i>Diplostomum</i> sp. (met.)	54.3 $\pm$ 5.1	3.56 $\pm$ 4.55	1–17	Хрусталик
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (met.)	16.05 $\pm$ 3.9	0.6 $\pm$ 3.1	1–27	Мезентерий
<i>Posthodiplostomum cuticola</i> (met.)	3.7 $\pm$ 1.9	0.04 $\pm$ 0.19	1–1	Кожа
<i>Camallanus lacustris</i>	1.23 $\pm$ 1.09	0.01 $\pm$ 0.11	1	Кишечник

и *Diplostomum* sp., к группе второстепенных видов – гложидии моллюсков и метацеркарии *I. platycephalus*, к редким видам – нематода *C. lacustris* и метацеркарии *P. cuticola*. (табл. 1). В выборках из отдельных пунктов виды по значимости в структуре сообщества распределялись иначе. В канале все виды принадлежали к группе второстепенных; в р. Сутке два вида были основными (*P. ovatus*, *Diplostomum* sp.) и один сопутствующий (*I. platycephalus*); в р. Ильдъ были основные (*P. ovatus*, *Diplostomum* sp.) и редкие виды (*I. platy-*

*cephalus*, *P. cuticola*); в р. Шумаровке – второстепенные (гложидии моллюсков, *P. ovatus*) и сопутствующие (*Diplostomum* sp., *I. platycephalus*) (табл. 2).

Сходство видовой состава паразитов между выборками было довольно значительным. Одинаковый видовой состав паразитов имели выборки из канала и из р. Шумаровки (индекс Жаккара 1), возможно, потому что они удалены друг от друга всего на 700 м. Однако между р. Сутка и р. Ильдъ, расстояние между которыми 800 м, сходство было меньше (индекс

**Таблица 2.** Разнообразие паразитов бычка *P. semilunaris* в разных местах Волжского плёса Рыбинского водохранилища, Э.И. – экстенсивность инвазии, %; И.О. – индекс обилия; SD – стандартное отклонение, S.L. – стандартная длина, см

Паразиты		Канал	Р. Сутка	Р. Ильдъ	Р. Шумаровка
Число исследованных хозяев		35	20	17	19
Длина тела, S.L. $\pm$ SD (min.–max.)		2.78 $\pm$ 0.55 (1.7–3.4)	3.5 $\pm$ 0.47 (2.8–4.2)	2.95 $\pm$ 0.5 (2.2–3.6)	2.84 $\pm$ 0.42 (2.1–3.5)
Число заражённых хозяев		30 (85.7%)	20 (100%)	17 (100%)	15 (78.9%)
Unionidae gen. sp. (glochidium)	Э.И. И.О. Мин.– макс.	68.6 $\pm$ 7.8 1.69 $\pm$ 1.5 1–4	– – –	– – –	42.1 $\pm$ 11 0.68 $\pm$ 1.1 1–4
<i>Paracoenogonimus ovatus</i> (met.)	Э.И. И.О. Мин.– макс.	22.9 $\pm$ 7.1 0.71 $\pm$ 2.1 1–11	100 15.9 $\pm$ 7.9 4–26	100 6.7 $\pm$ 6 1–26	42.1 $\pm$ 11 1.32 $\pm$ 2 1–5
<i>Diplostomum</i> sp. (met.)	Э.И. И.О. Мин.– макс.	37.1 $\pm$ 8.2 1.43 $\pm$ 2.8 1–14	100 8.6 $\pm$ 5 2–17	100 8.47 $\pm$ 2.9 5–13	21.1 $\pm$ 9.3 0.42 $\pm$ 1.02 1–4
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (met.)	Э.И. И.О. Мин.– макс.	14.3 $\pm$ 6.1 0.97 $\pm$ 4.6 1–27	20 $\pm$ 9.2 0.4 $\pm$ 0.9 1–3	17.6 $\pm$ 9.2 0.18 $\pm$ 0.39 1	15.8 $\pm$ 6 0.42 $\pm$ 1.39 1–6
<i>Posthodiplostomum cuticola</i> (met.)	Э.И. И.О. Мин.– макс.	– – –	– – –	17.6 $\pm$ 9.2 0.18 $\pm$ 0.39 1	– – –
<i>Camallanus lacustris</i>	Э.И. И.О. Мин.– макс.	– – –	– – –	5.9 $\pm$ 5.7 0.06 $\pm$ 0.24 1	– – –

Жаккара 0.6). В тоже время удалённые друг от друга на 2800 м р. Сутка и р. Шумаровка, р. Сутка и канал, канал и р. Ильдь, р. Шумаровка и р. Ильдь имели как высокое, так и низкое сходство (индекс Жаккара 0.75, 0.75, 0.5 и 0.5, соответственно).

### Обсуждение

Разнообразие макропаразитов *Proterorhinus semilunaris* в исследованных выборках низкое (всего 6 таксонов/видов). В 2010 г. паразитофауна этого бычка была изучена А.В. Шершневой в тех же местах (канал и р. Ильдь), найдено 7 видов гельминтов, хотя их видовой состав несколько отличался [Шершнева, 2012]. Ещё ранее, в 2004 и 2006 гг., его паразитофауна в Волжском плёсе водохранилища состояла из трёх (*P. ovatus*, *I. variegatus*, *Proteocephalus* sp.) и двух (*Holostephanus cobitidis*, *I. platycephalus*) видов гельминтов, соответственно [Тютин и др., 2007]. В целом для *P. semilunaris* из разных мест Волжского плёса Рыбинского водохранилища указывалось 14 видов макропаразитов [Тютин и др., 2012]. В 2010 г. среди паразитов бычка доминировал *Apatemon cobitidis* (96.7%) [Шершнева, 2012], которого в 2015 г. мы не нашли ни в одной выборке, его место занял *I. platycephalus*.

Для бычка *P. semilunaris* из Рыбинского водохранилища характерно отсутствие специфического паразита бычков – моногенеи *Gyrodactylus proterorhini*, хотя *Gyrodactylus* sp. упоминается [Тютин и др., 2012]. Это может объясняться способом заноса бычков в водохранилище. Если они попали сюда из Каспия с балластными водами судов, то резкая смена солёности воды сыграла роль «дезинфекции» от эктопаразитов. Именно этим объясняют низкую заражённость бычка-кругляка *G. proterorhini* при колонизации водоёмов Польши и Бельгии [Kvach et al., 2014; Mombaerts et al., 2014]. Но в Верхнюю Волгу, как предполагается, *P. semilunaris* попал путём естественного расселения [Naseka et al., 2005; Слынько и др., 2013]. Данных об уровне заражённости *P. semilunaris* моногенеей *G. proterorhini* в естественном ареале крайне мало: в Нижнем Днестре заражённость была

6.7% [Kvach, Oğuz, 2009], в дельте Волги – 13.3% [Kvach et al., 2015], в дельте Днепра вид не обнаружен [Kvach et al., 2014]. В новых частях ареала заражённость может отсутствовать, быть низкой или очень высокой. Например, в Бельгии, куда *P. semilunaris* расселился самостоятельно, заражённость бычков *G. proterorhini* в выборках колебалась от 0 до 85.7% [Mombaerts et al., 2014]. В тех водоёмах, где бычки-вселенцы встречаются в комплексе видов, *P. semilunaris*, как правило, слабее заражён *G. proterorhini* по сравнению с более крупными сородичами [Mierzejewska et al., 2011, 2014; Минеева, 2013а; Kvach et al., 2014, 2015]. Следует ли из этого, что более крупные виды гобиид предпочтительнее для *G. proterorhini* по сравнению с мелким *P. semilunaris* и, напротив, способствуют ли крупные виды бычков заражению *P. semilunaris* этой моногенеей? Для ответа на этот вопрос пока слишком мало данных. Однако отсутствие *G. proterorhini* в Рыбинском водохранилище или очень низкая и локальная заражённость, пока не выявленная, позволяет предполагать, что это связано с отсутствием здесь других видов гобиид. В расположенных ниже по течению Волги водохранилищах, где видов бычков-вселенцев больше, *G. proterorhini* обычен [Минеева, 2013а; Kvach et al., 2015]. В Каспийском море *G. proterorhini* найден у *Neogobius gorlap* (Pijl, 1949), *N. melanostomus* (Pallas, 1814), *Gobius caspius* Eichwald, 1831, *P. semilunaris* [Микаилов, 1975; Ибрагимов, 2012].

Наличие в водоёме других видов гобиид может обогащать фауну паразитов *P. semilunaris* только специфическими паразитами. В целом же разнообразие паразитов этого бычка зависит от разных факторов, в том числе от размера рыб. Анализ литературных данных показывает, что наибольшее разнообразие паразитов (3–16 видов) было в выборках, где присутствовали бычки с длиной тела > 5 см [Шершнева, 2012; Kvach et al., 2014; Kvach et al., 2015], самое большое количество видов (16) было в выборке с очень крупными бычками, > 8 см [Mierzejewska et al., 2014]. У бычков с длиной тела < 5 см разнообразие было меньше (2–5 видов) [наши данные; Тютин и

др., 2007]. Поскольку в большинстве изученных выборок преобладали мелкие бычки, разнообразие паразитов *P. semilunaris* в целом можно считать недооценённым.

Особенность паразитофауны *P. semilunaris* в Рыбинском водохранилище – высокая заражённость метацеркариями *Parascoenogonimus ovatus*. Этот паразит регистрируется практически во всех выборках [Тютин и др., 2007; Шершнева, 2012; наши данные]. Более того,

эта трематода паразитирует у других видов бычков в волжских водохранилищах и в Каспийском море [Судариков и др., 2006; Ибрагимов, 2012; Минеева, 2013а, б; Шакаралиева, 2013], но не заражает гобиид за пределами Каспийского бассейна (табл. 3). Этой особенности пока трудно дать объяснение, учитывая широкую распространённость промежуточных хозяев *P. ovatus* (моллюсков сем. Viviparidae) в Европе.

Таблица 3. Список паразитов бычков *Proterorhinus semilunaris* и *Proterorhinus marmoratus* в Евразии

Вид паразита	Место обнаружения	Ссылки	Место обнаружения	Ссылки
	<i>Proterorhinus semilunaris</i>		<i>Proterorhinus marmoratus</i>	
<b>Phylum KINETOPLASTIDA</b>				
<i>Ichthyobodo necatrix</i> Henneguy, 1883	Волга (Рыбинское вдхр.) Каспийское море	Шершнева, 2012 Ибрагимов, 2012	–	–
<b>Phylum SPOROZOA</b>				
<i>Eimeria marmorata</i> Molnár, 1996	Дунай (Венгрия)	Molnár, 1996	–	–
<i>Eimeria credintsi</i> Moshu, 1992	Дунай (Венгрия)	Molnár, 1996	–	–
<b>Phylum CILIOPHORA</b>				
<i>Clausophrya oblida</i> Naidenova et Zaika 1969	–	–	Чёрное море	Найдёнова, Заика, 1969; Гаевская, Корнийчук, 2003
<i>Scyphidia doliaris</i> Cernova, 1977	Волга (Рыбинское вдхр.)	Шершнева, 2012	–	–
<i>Chilodonella piscicola</i> (Zacharias, 1894) Jankowski, 1980	Волга (Рыбинское вдхр.), Каспийское море	Шершнева, 2012; Ибрагимов, 2012	–	–
<i>Apiosoma baueri</i> (Kaschkowski, 1965)	Волга (Рыбинское вдхр.)	Шершнева, 2012	–	–
<i>Apiosoma</i> sp.	Р. Висла (Польша)	Mierzejewska et al., 2014	–	–
<i>Epistilys Iwoffi</i> Faure- Fremiet, 1943	Волга (Рыбинское вдхр.)	Тютин и др., 2007, 2012; Шершнева, 2012	–	–
<i>Ambiphrya ameiuri</i> (Thompson, Kirkegard et Jahn, 1947)	Волга (Рыбинское вдхр.)	Тютин и др., 2007, 2012	–	–
<i>Trichodina domerguei</i> Wallengren, 1897	Реки Буг, Нарев Р. Висла (Польша) Днепр (Украина)	Yurakhno et al., 2012 Mierzejewska et al., 2014 Kvach et al., 2014	Чёрное море	Гаевская, Корнийчук, 2003; Krasnovyd et al., 2012
<i>Trichodina acuta</i> Lom, 1961	Волга (Рыбинское вдхр.)	Тютин и др., 2007, 2012	–	–
<i>Trichodina jordanica</i> Haider, 1964	Волга (дельта, авандельта)	Семёнова и др., 2007	Чёрное море	Гаевская, 2012

Таблица 3. Продолжение

Вид паразита	Место обнаружения	Ссылки	Место обнаружения	Ссылки
<i>Trichodina rectangli</i> Chen et Hsieh, 1964	Каспийское море	Ибрагимов, 2012	–	–
<i>Trichodinella epizootica</i> (Raabe, 1950) Šramek-Hušek, 1953	Волга (Рыбинское вдхр.)	Шершнева, 2012	–	–
<i>Trichodinella inverse</i> (Dogiel, 1948) Lom, 1959	–	–	Чёрное море	Гаевская, 2012
<b>Phylum MICROSPORA</b>				
<i>Loma acerinae</i> (Jirovec, 1930) Lom et Pekkar, 1999	Днепр (Украина), р. Висла (Польша)	Kvach et al., 2014	–	–
<i>Loma</i> sp.	Волга (дельта)	Kvach et al., 2015	Чёрное море	Найдёнова, 1974; Krasnovyd et al., 2012
<i>Pleistophora tuberifera</i> Gasimagomedov & Issi, 1970	Каспийское море	Ибрагимов, 2012	–	–
<i>Microsporidia</i> sp.	Р. Висла (Польша)	Kvach et al., 2014	–	–
<b>Phylum MYXOZOA</b>				
<i>Ceratomyxa hungarica</i> Molnár, 1992	Дунай (Венгрия)	Molnár, 1992	–	–
<i>Chloromyxum proterorhini</i> Molnár, 1992	Дунай (Венгрия)	Molnár, 1992	–	–
<i>Sphaeromyxa sevastopoli</i> Naidenova, 1970	–	–	Чёрное море	Найдёнова, 1974
<i>Kudoa quadratum</i> (Thélohan, 1895)	–	–	Чёрное море	Найдёнова, 1974
<i>K. nova</i> Naidenova, 1975	–	–	Чёрное море	Найдёнова и др., 1975; Гаевская, Корнийчук, 2003
<i>Fabespora nana</i> Naidenova et Zaika, 1969	–	–	Чёрное море	Найдёнова, 1974
<b>MONOGENOIDEA</b>				
<i>Gyrodactylus proterorhini</i> Ergens, 1967	Каспийское море Крым (реки, вдхр.)  Днепр (Украина) Водоёмы Бельгии,  Водоёмы Чехии и Словакии р. Висла (Польша)  Волга (Волгоград, дельта, авандельта)	Ибрагимов, 2012 Мирошниченко, 2008 Kvach, Oğuz, 2009 Huys et al., 2015; Mombaerts et al., 2014 Moravec, 2001 Mierzejewska et al., 2014 Семёнова и др., 2007; Kvach et al., 2015	Чёрное море	Найдёнова, 1974; Солонченко, 1979; Гаевская, Корнийчук, 2003; Kvach, Oğuz, 2009; Krasnovyd et al., 2012
<i>Gyrodactylus</i> sp.	Волга (Рыбинское, Саратовское вдхр.)	Тютин и др., 2012; Минеева, 2013а	–	–
<b>Class CESTODA</b>				
<i>Schistocephalus pungitii</i> Dubinina, 1959 pl.	Волга (дельта, авандельта)	Семёнова и др., 2007	–	–

Таблица 3. Продолжение

Вид паразита	Место обнаружения	Ссылки	Место обнаружения	Ссылки
<i>Sch. solidus</i> (Muller, 1776) pl.	Волга (дельта, авандельта)	Семёнова и др., 2007	–	–
<i>Trianenophorus crassus</i> Forel, 1868 pl.	Волга (Саратовское вдхр.), Днепр (Украина) Водоёмы Чехии и Словакии	Минеева, 2013а Kvach, Oğuz, 2009 Moravec, 2001	–	–
<i>Proteocephalus gobiorum</i> Dogiel et Bychowsky 1939	Днепр (Украина) Волга (дельта, авандельта)	Kvach et al., 2014 Семёнова и др., 2007	Чёрное море	Kvach, Oğuz, 2009
<i>Proteocephalus</i> sp.	Водоёмы Чехии и Словакии Волга (Рыбинское вдхр.)	Koubková, Baruš, 2000; Moravec, 2001 Tyutin, Slynko, 2006; Тютин и др., 2012	Чёрное море	Чернишенко, 1960
Cestoda sp.	Волга (Рыбинское вдхр.)	Шершнева, 2012	–	–
<i>Scolex pleuronectis</i> Muller, 1788 larvae	–	–	Чёрное море	Найдёнова, 1974
<i>Grillotia</i> sp. larvae	–	–	Чёрное море	Найдёнова, 1974
<i>Neogryporhynchus cheilancristrotus</i> (Wedl, 1855) larvae	Каспийское море	Ибрагимов, 2012	–	–
<i>Paradilepis scolecina</i> (Rudolphi, 1819) larvae	Каспийское море	Ибрагимов, 2012	–	–
<b>Class TREMATODA</b>				
<i>Bucephalus polymorphus</i> Baer, 1827 met.	Каспийское море	Ибрагимов, 2012	–	–
<i>Phyllodistomum folium</i> (Olfers, 1926) met.	Волга (Рыбинское вдхр.)	Тютин и др., 2012	–	–
<i>Diplostomum gobiorum</i> Shigin, 1965 met.	Р. Висла (Польша) Каспийское море Волга (дельта, авандельта)	Mierzejewska et al., 2014 Ибрагимов, 2012; Шакаралиева, 2013 Семёнова и др., 2007	–	–
<i>D. paracaudum</i> (Iles, 1959) met.	Р. Висла (Польша)	Mierzejewska et al., 2014	–	–
<i>D. paraspathaceum</i> Shigin, 1965 met.	Каспийское море	Шакаралиева, 2013	–	–
<i>D. spathaceum</i> (Rudolphi, 1819) met.	Водоёмы Чехии и Словакии Волга (Рыбинское вдхр.) Каспийское море	Koubková, Baruš, 2000; Moravec, 2001 Шершнева, 2012 Ибрагимов, 2012	–	–
<i>D. chromatophorum</i> (Brown, 1931) met.	Волга (Рыбинское вдхр.) Каспийское море	Шершнева, 2012 Ибрагимов, 2012	–	–
<i>D. rutili</i> Razmashkin, 1969 met.	Каспийское море	Ибрагимов, 2012	–	–

Таблица 3. Продолжение

Вид паразита	Место обнаружения	Ссылки	Место обнаружения	Ссылки
<i>Diplostomum</i> sp. metc.	Водоёмы Чехии и Словакии Р. Висла (Польша)  Днепр (Украина) Волга (Рыбинское, Саратовское вдхр., дельта)	Moravec, 2001  Mierzejewska et al., 2014 Kvach et al., 2014; Тютин и др., 2012; Kvach et al., 2015; Минеева, 2013а	–	–
<i>Tylodelphys clavata</i> Nordmann, 1832 met.	Водоёмы Чехии и Словакии Волга (Рыбинское вдхр., дельта, авандельта) Каспийское море	Koubkova, Baruš, 2000; Moravec, 2001 Шершнева, 2012; Семёнова и др., 2007  Ибрагимов, 2012; Шакаралиева, 2013	–	–
<i>Posthodiplostomum cuticola</i> (Nordmann, 1832) metc.	Волга (Рыбинское вдхр., дельта, авандельта) Каспийское море	Наши данные; Семёнова и др., 2007  Ибрагимов, 2012	–	–
<i>Hysteromorpha triloba</i> (Rudolphi, 1819) Lutz, 1931 met.	Волга (дельта) Каспийское море	Kvach et al., 2015 Шакаралиева, 2013	–	–
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i> Odening 1969 met.	Р. Висла (Польша)	Mierzejewska et al., 2014	–	–
<i>I. variegatus</i> (Creplin, 1825) met.	Р. Висла (Польша), Днепр (Украина)  Волга (Рыбинское вдхр., дельта, авандельта)	Mierzejewska et al., 2014; Kvach et al., 2014  Тютин, Slynko, 2006; Тютин и др., 2012; Семёнова и др., 2007	–	–
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (Creplin, 1825) Odening, 1969 met.	Волга (Рыбинское вдхр., дельта, авандельта)	Тютин и др., 2007, 2012; Семёнова и др., 2007	–	–
<i>I. pileatus</i> (Rudolphi, 1802) Odening, 1969 met.	Каспийское море	Ибрагимов, 2012	–	–
<i>Apatemon cobitidis proterorhini</i> Vojtek, 1964 met.	Водоёмы Чехии и Словакии Волга (Рыбинское вдхр.)	Koubkova, Baruš, 2000; Moravec, 2001 Шершнева, 2012	–	–
<i>Apatemon gracilis</i> (Rudolphi, 1819) met.	Днепр (Украина), р. Висла (Польша)  Волга (Рыбинское вдхр., Волгоград, дельта)	Kvach et al., 2014; Mierzejewska et al., 2014  Тютин и др., 2012; Kvach et al., 2015	–	–
<i>Apharhyngostrigea cornu</i> (Zeder, 1800) met.	Волга (Саратовское вдхр., дельта, авандельта)	Минеева, 2013а; Семёнова и др., 2007	–	–
Strigeidae gen. sp. met.			Чёрное море	Найдёнова, 1974
<i>Holostephalus dubinini</i> Vojtek et Vojtkova, 1968 met.	Днепр (Украина), р. Висла (Польша) Волга (дельта)	Kvach et al., 2014;  Kvach et al., 2015	–	–

Таблица 3. Продолжение

Вид паразита	Место обнаружения	Ссылки	Место обнаружения	Ссылки
<i>Holostephanus luehei</i> Szidat, 1936 met.	Р. Висла (Польша)	Mierzejewska et al., 2014	–	–
<i>Holostephanus cobitidis</i> Opravilova, 1969 met.	Волга (Рыбинское вдхр., дельта, авандельта)	Тютин и др., 2007, 2012; Семёнова и др., 2007; Kvach et al., 2015	–	–
<i>Paracoenogonimus ovatus</i> Katsurada, 1914 met.	Волга (Рыбинское, Саратовское вдхр., дельта, авандельта)  Каспийское море	Шершнева, 2012; Tyutin, Slynko, 2006; Тютин и др., 2012; Минеева, 2013а; Семёнова и др., 2007; Шакаралиева, 2013	–	–
<i>Clinostomum complanatum</i> Rudolphi, 1814 met.	Каспийское море	Ибрагимов, 2012; Шакаралиева, 2013	–	–
<i>Echinochasmus spinosus</i> Odhner, 1911 met.	Р. Висла (Польша)	Mierzejewska et al., 2014	–	–
<i>Bucephalus polymorphus</i> Baer, 1827 met.	Р. Висла (Польша) Волга (Рыбинское вдхр.) Каспийское море	Kvach et al., 2014 Тютин и др., 2012;  Ибрагимов, 2012	–	–
<i>Helicometra fasciata</i> (Rudolphi, 1819) Odhner, 1902	–	–	Чёрное море	Найдёнова, 1974
<i>Nicolla skrjabini</i> (Iwanitzky, 1928)	Днестр (Украина) Волга (Волгоград, дельта)	Kvach, Oğuz, 2009 Kvach et al., 2015;	–	–
<i>Plagioporus skrjabini</i> Kowal, 1951	Волга (Горьковское вдхр.)	Tyutin, Slynko, 2006	–	–
<i>Asymphylogora pontica</i> (Chernyshenko, 1949)	–	–	Чёрное море	Krasnovyd et al., 2012
<i>Asymphylogora imitans</i> (Muhling, 1898)	Каспийское море	Ибрагимов, 2012	–	–
<i>Magnibursatus skrjabini</i> (Vlasenko, 1931) Najdenova, 1969	–	–	Чёрное море	Найдёнова, 1974; Мачкевский и др., 1990; Kvach, Oğuz, 2009; Krasnovyd et al., 2012
<i>Pygidiopsis genata</i> Looss, 1907 met.	–	–	Чёрное море	Чернишенко, 1960; Kvach, Oğuz, 2009; Krasnovyd et al., 2012;
<i>Ascocotyle coleostoma</i> (Looss, 1896) met.	Каспийское море	Ибрагимов, 2012	–	–
<i>Cryptocotyle concavum</i> (Creplin, 1825) met.	Волга (дельта, авандельта) Каспийское море	Семёнова и др., 2007  Ибрагимов, 2012	Чёрное море	Чернишенко, 1960; Найдёнова, 1974; Мачкевский и др., 1990; Kvach, 2002; Kvach, Oğuz, 2009; Krasnovyd et al., 2012

Таблица 3. Продолжение

Вид паразита	Место обнаружения	Ссылки	Место обнаружения	Ссылки
<i>C. lingua</i> (Creplin, 1825) met.	Волга (дельта, авандельта)	Семёнова и др., 2007	Чёрное море	Kvach, Oğuz, 2009; Krasnovyd et al., 2012
<i>C. jejuna</i> (Nicoll, 1907) met.	Волга (дельта, авандельта)	Семёнова и др., 2007	–	–
<i>Metadena pauli</i> (Vlasenko, 1931) Yamaguti, 1958 met.	–	–	Чёрное море	Гаевская, 2012
<i>Arophallus donicus</i> Skrjabin et Lindtrop, 1919 met.	Волга (Рыбинское вдхр.)	Тютин и др., 2012	–	–
<i>Timoniella imbutiforme</i> (Molin, 1859) Brook, 1980 met.	–	–	Чёрное море	Чернишенко, 1960; Kvach, Oğuz, 2009; Krasnovyd et al., 2012
Acantostomatidae gen. sp. met.	–	–	Чёрное море	Найдёнова, 1974; Гаевская, Корнийчук, 2003
<i>Galactosomum phalacrocoracis</i> Yamaguti, 1939 met.	Волга (дельта, авандельта)	Семёнова и др., 2007	–	–
<i>Stephanostomum bicoronatum</i> Manter, 1940 met.	–	–	Чёрное море	Найдёнова, 1974; Гаевская, Корнийчук, 2003
<i>Maritrema subdolum</i> Jägerskiöld, 1909 met.	–	–	Чёрное море	Мачкевский и др., 1990;
<i>Pronoprymna ventricosa</i> (Rudolphi, 1819)	–	–	Чёрное море	Мачкевский и др., 1990; Гаевская, Корнийчук, 2003
<i>P. petrowi</i> (Layman, 1930)	–	–	Чёрное море	Гаевская, Корнийчук, 2003
<i>Lecithochirium proterorhini</i> Najdenova, 1972	–	–	Чёрное море	Найдёнова, 1974
<i>L. musculus</i> (Looss, 1907) Nasir et Diaz, 1971	–	–	Чёрное море	Гаевская, Корнийчук, 2003
Fellodistomatidae gen. sp. met.	–	–	Чёрное море	Найдёнова, 1974; Гаевская, Корнийчук, 2003
<b>Phylum NEMATHELMINTHES</b>				
<b>Class NEMATODA</b>				
<i>Pseudocapillaria tomentosa</i> (Dujardin, 1843)	Водоёмы Чехии и Словакии	Koubková, Baruš, 2000; Moravec, 2001	–	–
<i>Raphidascaris acus</i> (Bloch, 1799) larvae	Р. Морава (Чехия)	Koubková, Baruš, 2000	–	–
<i>Agamonema</i> sp. larvae	Днепр (Украина)	Kvach et al., 2014	–	–
<i>Contracaecum rudolphii</i> Hartwich, 1964 larvae	–	–	Чёрное море	Krasnovyd et al., 2012
<i>C. spiculigerum</i> (Rudolphi, 1809) larvae	Каспийское море	Ибрагимов, 2012	–	–
<i>Eustrongylides excisus</i> Jägerskiöld, 1909 larvae	Днестр (Украина) Днепр (Украина) Волга (дельта)	Kvach, Oğuz, 2009 Kvach et al., 2014 Kvach et al., 2015	–	–
<i>Eustrongylides</i> sp. larvae	Р. Висла (Польша)	Mierzejewska et al., 2014	–	–



Таблица 3. Продолжение

Вид паразита	Место обнаружения	Ссылки	Место обнаружения	Ссылки
<i>Anguillicola crassus</i> (Kuwahara, Niimi et Hagaki, 1974) larvae	Р. Морава (Чехия)	Koubková, Baruš, 2000	–	–
<i>Camallanus lacustris</i> (Zoega, 1776)	Р. Морава (Чехия) Волга (Рыбинское вдхр.)	Koubková, Baruš, 2000 Наши данные	–	–
<i>Philometra ovata</i> (Zeder, 1803)	Р. Морава (Чехия)	Koubková, Baruš, 2000	–	–
<i>Philometra</i> sp.	Волга (Рыбинское вдхр.)	Шершнева, 2012	–	–
<i>Streptocara crassicaudata</i> (Creplin, 1829) larvae	–	–	Чёрное море	Kvach, Oğuz, 2009
<i>Cucullanellus minutus</i> (Rudolphi, 1819)	Волга (дельта, авандельта)	Семёнова и др., 2007	Чёрное море	Мачкевский и др., 1990; Квач, 2000; Kvach, Oğuz, 2009; Krasnovyd et al., 2012; Гаевская, Корнийчук, 2003
<i>Spiroxis contortus</i> (Rudolphi, 1819) larvae	Каспийское море	Ибрагимов, 2012	–	–
<i>Cosmocephalus obvelatus</i> (Creplin, 1825) larvae	–	–	Чёрное море	Krasnovyd et al., 2012
<b>Phylum ACANTHOCEPHALA</b>				
<i>Acanthocephaloides propinquus</i> (Dujardin, 1845)	–	–	Чёрное море	Kvach, Oğuz, 2009
<i>Acanthocephaloides irregularis</i> Amin, Oguz, Heckmann, Tepe et Kvach, 2011	–	–	Чёрное море	Krasnovyd et al., 2012
<i>Acanthocephaloides</i> sp.	–	–	Чёрное море	Kvach, 2002
<i>Acanthocephalus lucii</i> (Müller, 1776)	Днестр (Украина) Р. Морава (Чехия)	Kvach, Oğuz, 2009 Koubková, Baruš, 2000	–	–
<i>Acanthocephalus anguillae</i> (Müller, 1780)	Р. Морава (Чехия)	Koubková, Baruš, 2000	–	–
<i>Telosentis exiguus</i> (von Linstow, 1901)	–	–	Чёрное море	Kvach, Oğuz, 2009; Krasnovyd et al., 2012
<i>Pomphorhynchus laevis</i> (Müller, 1776)	Водоёмы Чехии и Словакии Р. Висла (Польша), Днепр (Украина) Волга (дельта)	Moravec, 2001 Mierzejewska et al., 2014; Kvach et al., 2014 Kvach et al., 2015	–	–
<i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Miiller, 1780) Hamann, 1892	Водоёмы Чехии и Словакии	Moravec, 2001	–	–
<i>Corynosoma capsicum</i> Golvan and Mokhayer, 1973 larvae	Каспийское море	Ибрагимов, 2012	–	–

Таблица 3. Окончание

Вид паразита	Место обнаружения	Ссылки	Место обнаружения	Ссылки
<b>Phylum ANNELIDA</b>				
<i>Piscicola geometra</i> L., 1758	Оз. Белославское (Болгария) Волга (Рыбинское вдхр., дельта)	Margaritov, 1960 Тютин и др., 2012; Kvach et al., 2015	–	–
<b>Phylum MOLLUSCA</b>				
<i>Pseudoanodonta complanata</i> (Rossmässler, 1835) glochidium	Р. Висла (Польша)	Mierzejewska et al., 2014	–	–
<i>Unio pictorum</i> L. glochidium	Р. Висла (Польша)	Mierzejewska et al., 2014	–	–
<i>U. tumidus</i> (Philipsson) glochidium	Р. Висла (Польша)	Mierzejewska et al., 2014	–	–
Unionidae gen. sp. glochidium	Днепр (Украина), р. Висла (Польша) Р. Морава (Чехия)  Волга (Рыбинское, Саратовское вдхр.)	Kvach et al., 2014  Koubková, Baruš, 2000 Тютин и др., 2012; Минеева, 2013а	–	–
<b>Phylum ARTHROPODA</b>				
<i>Argulus foliaceus</i> L., 1758	Р. Морава (Чехия),	Koubková, Baruš, 2000	–	–
<i>Caligus lacustris</i> Steenstrup et Lutken, 1861	Волга (Рыбинское вдхр.)	Тютин и др., 2012	–	–
<i>Ergasilus gobiorum</i> Markevich et Sukhnenko, 1967	–	–	Чёрное море	Гаевская, 2012
<i>Ergasilus sieboldi</i> Von Nordmann, 1832	Каспийское море	Ибрагимов, 2012	–	–
<i>Thersitina gasterostei</i> (Pagenstecher, 1861)	Волга (дельта, авандельта) Каспийское море	Семёнова и др., 2007 Ибрагимов, 2012	–	–
<i>Hydrachnellae</i> (?) larvae	Волга (Саратовское вдхр.)	Минеева, 2013а	–	–

В целом по ареалу в Евразии у пресноводного *P. semilunaris* зарегистрировано 92 вида/таксона паразитов, у морского *P. marmoratus* – 40 (табл. 3). Взрослые формы эндогельминтов (цестоды, трематоды, нематоды, акантоцефалы) у обоих видов бычков представлены почти равным числом видов (15 и 16, соответственно). У пресноводного бычка значительно больше эктопаразитов по сравнению с морским видом (11 и 2, соответственно). Личиночные и взрослые стадии паразитов у *P. marmoratus* по числу видов равны (16 и 16, соответственно). Напротив, у *P. semilunaris* личинки паразитов (52 вида/таксона) преобладают над взрослыми стадиями (21 вид). Среди личиночных форм у обоих видов

бычков доминируют метацеркарии трематод. Распределение паразитов по крупным таксонам для *P. semilunaris* и *P. marmoratus*, соответственно, выглядит так: Kinetoplastida (1 и 0), Sporozoa (2 и 0), Microspora (4 и 1), Ciliophora (11 и 4), Muxozoa (2 и 4), Monogenoidea (1 и 1), Cestoda (8 и 4), Trematoda (35 и 17), Nematoda (12 и 4), Acanthocephala (5 и 4), Annelida (1 и 0), Mollusca (4 и 0), Arthropoda (5 и 1).

Поскольку пресноводный вид *P. semilunaris* произошёл от своего морского предка *P. marmoratus* [Neilson, Stepien, 2009b; Слынько и др., 2013], а расселение *P. semilunaris* в пресные воды началось из Каспия [Слынько и др., 2013], интересно знать, какие виды паразитов

сохранились в пресной воде у *P. semilunaris* от начальной каспийской фауны *P. marmoratus*. При этом важно отметить в целом резкое преобладание пресноводных форм среди паразитов рыб Каспия, особенно среди бычков сем. Gobiidae, имеющих морское происхождение [Догель, Быховский, 1938; Ибрагимов, 2012]. Сходство паразитофаун морского и пресноводного бычков очень низкое. Из 124 видов/таксонов, зарегистрированных у обоих видов, общими являются 8 или 6.6% (*Loma* sp., *Trichodina domerguei*, *T. jordanica*, *Gyrodactylus proterorhini*, *Proteocephalus gobiorum*, *Cryptocotyle concavum*, *C. lingua*, *Cucullanellus minutus*), коэффициент сходства фаун по Жаккару 0.06. Для Каспийского моря характерен специфический комплекс автохтонных видов, возникших в Каспийском море, так называемая «Каспийская фауна» [Мордухай-Болтовской, 1960]. Среди паразитов рыб Каспийского моря чисто каспийскими считаются 7 видов, в том числе специфичный паразит гобид *P. gobiorum* [Догель, Быховский, 1938]. Возможно, к ним можно отнести другого специфического паразита бычков *G. proterorhini*, не описанного на момент написания этой книги. Семейство Proteocephalidae является пресноводным по происхождению, так как все его представители, за редкими исключениями, встречаются у рыб в пресноводных водах [Фрезе, 1965]. По происхождению *P. gobiorum* – пресноводный вид, который вслед за хозяевами приспособился к обитанию в солоноватой и морской воде [Ибрагимов, 2012]. Для всех протеоцефалид свободноживущей стадией является яйцо, а не корацидий, что делает их не особо чувствительными к солёности воды. Остальные паразиты, общие для обоих видов бычков, относятся к морским видам и у пресноводного *P. semilunaris* отмечены только в Каспийском море (табл. 3). Микроспоридии *Loma* sp. – внутриклеточные паразиты. Среди известных представителей этого рода половина считаются морскими, другая половина – пресноводными видами [Lom, 2002]. Обитание в морской или пресной воде, по-видимому, зависит от устойчивости свободноживущих спор. Эктопаразитические ин-

фузории *T. domerguei* и *T. jordanica* (syn. *T. domerguei* f. *jordanica* Raabe, 1958) – эвригаллинные виды, паразитирующие у многих видов рыб в пресной и морской воде. Моногенея *G. proterorhini* – также эвригаллинный вид, встречается у бычков в морской воде Каспия при широком диапазоне солёности от 0 до 5‰ [Ибрагимов, 2012]. При переходе к обитанию в пресной воде *P. semilunaris* полностью потерял типично морских паразитов (*Corynosoma capsicum*, *Thersitina gasterostei*) [Догель, Быховский, 1938], но сохранил ядро эвригаллинных видов паразитов (*T. domerguei*, *G. proterorhini*, *P. gobiorum*), что подтверждает его морское происхождение.

Для пресноводного *P. semilunaris* Каспийское море является естественным районом обитания, Рыбинское водохранилище – новой инвазивной частью ареала. Хотя Рыбинское водохранилище было недавно заселено этим бычком, фауна его паразитов здесь отличается высоким разнообразием (29 видов/таксонов) по сравнению Каспийским морем (все районы Каспия), в котором у *P. semilunaris* найдено 45 видов/таксонов [Семёнова и др., 2007; Ибрагимов, 2012; Шакаралиева, 2013]. В новой части ареала *P. semilunaris* очень легко приобретает новых паразитов. Несмотря на довольно высокое разнообразие его паразитов в Рыбинском водохранилище, преждевременно делать вывод о завершении здесь этого процесса, также как и в других частях инвазивного ареала [Kvach et al., 2014].

### Литература

- Боровикова Е.А., Карабанов Д.П. Трубканосый бычок / В кн.: Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология / Ред. Ю.В. Герасимов. РАН, Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина. Ярославль: Филигрань, 2015. С. 374–375.
- Гаевская А.В. Паразиты и болезни рыб Чёрного и Азовского морей: В 2 т. Т. 1. Морские, солоноватоводные и проходные рыбы. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2012. 380 с.
- Гаевская А.В., Корнийчук Ю.М. Паразитические организмы как составляющая экосистем черноморского побережья Крыма // В кн.: Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (Черноморский сектор) / Ред. В.Н. Еремеева, А.В. Гаевская. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. С. 425–483.

- Галанин И.Ф. К вопросу о расселении бычков родов *Neogobius* и *Proterorhinus* в прибрежье Куйбышевского водохранилища // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 1. С. 32–38.
- Догель В.А. Быховский В.Е. Паразиты рыб Каспийского моря // Труды по комплексному изучению Каспийского моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. Т. 7. 149 с.
- Евланов И.А., Кириленко Е.В., Минеев А.К., Минеева О.В., Мухортова О.В., Попов А.И., Рубанова М.В., Шемонаев Е.В. Влияние чужеродных видов гидробионтов на структурно-функциональную организацию экосистемы Саратовского водохранилища // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2013. Т. 15. № 3(7). С. 2277–2286.
- Евланов И.А., Козловский С.В., Антонов П.И. Кадастр рыб Самарской области. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1998. С. 229.
- Ибрагимов Ш.Р. Паразиты и болезни рыб Каспийского моря: Эколого-географический анализ, эпизоотологическая и эпидемиологическая оценка / Ред. Т.К. Микаилов. Баку: Изд-во «Элм», 2012. 400 с.
- Карабанов Д.П., Столбунов И.А., Малин М.И., Иванова М.Н., Касьянов А.Н., Бычок-кругляк // В кн.: Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология / Ред. Ю.В. Герасимов. РАН, Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина. Ярославль: Филлигрань, 2015. С. 372–373.
- Квач Ю.В. Заражённость бычковых рыб (Gobiidae) нематодами *Cucullanellus minutus* (Nematoda, Cucullanidae) в водоёмах северо-западного Причерноморья // Экология моря. 2000. Вып. 52. С. 31–33.
- Клевакин А.А. Динамика расселения чужеродных видов рыб в Чебоксарском водохранилище // Чужеродные виды в Голарктике: Тез. докл. второго междунар. симпозиума по изучению инвазивных видов. Рыбинск; Борок, 2005. С. 152–154.
- Мартемьянов В.И., Борисовская Е.В. Показатели водно-солевого обмена у вселившегося в Рыбинское водохранилище бычка-цуцка *Proterorhinus marmoratus* Pallas и аборигенного карпа *Cyprinus carpio* L. в зависимости от солёности среды // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 1. С. 46–57.
- Мачкевский В.К., Мордвинова Т.Н., Парухин А.М. Гельминтофауна бычков Егорлыцкого залива и оз. Донузлав – местах размещения мидийных хозяйств // Экология моря. 1990. № 36. С. 69–75.
- Микаилов Т.К. Паразиты рыб водоёмов Азербайджана / Ред. Б.Е. Быховский. Баку: Элм, 1975. 297 с.
- Минеева О.В. Паразиты некоторых видов рыб-вселенцев Саратовского водохранилища // Вестник ТГУ. 2013а. Т. 18, вып. 3. С. 886–890.
- Минеева О.В. Фауна паразитов бычка-головача *Neogobius iljini* (Vasiljeva et Vasiljev, 1996) Саратовского водохранилища // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. 2013б. № 4 (1). С. 158–161.
- Мирошниченко А.И. Списки паразитов Крыма по хозяевам (с указанием водоёмов и фаунистических комплексов) // Учёные записки Таврического национального университета им. В.И. Вернадского. Серия География. 2008. Т. 21 (60). № 3. С. 82–91.
- Мэргаран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 181 с.
- Мордохай-Болтовской Ф.Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне / Ред. Б.С. Кузин. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 286 с.
- Найдёнова Н.Н. Паразитофауна рыб семейства бычковых Чёрного и Азовского морей. Киев: Наукова Думка, 1974. 183 с.
- Найдёнова Н.Н., Заика В.Е. Два новых вида простейших из рыб Чёрного моря // Паразитология. 1969. Т. 3. № 1. С. 97–101.
- Найдёнова Н.Н., Шульман С.С., Донец З.С. Protozoa, Mastigophora, Sporozoa, Cnidosporidia, Plasmosporidia // Определитель паразитов позвоночных Чёрного и Азовского морей. Киев: Наукова Думка, 1975. С. 7–70.
- Семёнова Н.Н., Иванов В.П., Иванов В.М. Паразитофауна и болезни рыб Каспийского моря / Астрахан. гос. техн. ун-т. Астрахань: Изд-во АГТУ, 2007. 558 с.
- Слынько Ю.В. Натурализация бычка-цуцка *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814) (Pisces: Perciformes: Gobiidae) в Рыбинском водохранилище // Российский журнал биологических инвазий. 2008. № 1. С. 45–50.
- Слынько Ю.В., Боровикова Е.А., Гуровский А.Н. Филогеография и происхождение пресноводных популяций трубконосых бычков рода *Proterorhinus* (Gobiidae: Pisces) Понто-Каспийского бассейна // Генетика. 2013. Т. 49. № 11. С. 1311–1321.
- Солонченко А.И. Гельминты рыб Азовского моря: Систематика, фаунистика, экология: Автореф. дис. ... к. б. н. Севастополь, 1979. 25 с.
- Судариков В.Е., Ломакин В.В., Атаев А.М., Семёнова Н.Н. Метацеркарии трематод – паразиты рыб Каспийского моря и дельты Волги // Метацеркарии трематод – паразиты гидробионтов России / Ред. С.А. Беэр. М.: Наука, 2006. Т. 2. 183 с.
- Тютин А.В., Вербицкий В.Б., Вербицкая Т.И., Медянцева Е.Н. Паразиты гидробионтов-вселенцев в бассейне Верхней Волги // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 4. С. 96–105.
- Тютин А.В., Слынько Ю.В., Медянцева Е.Н. Бычок-цуцка *Proterorhinus marmoratus* (Gobiidae, Pisces) – новый переносчик паразитических инфузорий в бассейне Верхней Волги // Икhtiологические исследования на внутренних водоёмах: Сборник матер. междунар. конф. / Мордовский гос. университет. Саранск: Референт, 2007. С. 173–175.
- Фрезе В.И. Протеоцефалыты – ленточные гельминты рыб, амфибий и рептилий // Основы цестодологии / Ред. К.И. Скрябин. М.: Наука, 1965. Т. 5. 535 с.
- Чернышенко А.С. Паразитофауна рыб Григорьевского лимана // Труды I икhtiологической конф. по изуче-

- нию морских лиманов северо-западной части Чёрного моря. Кишинев, 1960. С. 205–211.
- Шакаралиева Е.В. Экологический анализ фауны трематод рыб Малого Гызылагачского залива Каспийского моря // Вестник Харьковского национального университета имени В.Н. Каразина. Серия: биология. 2013. Т. 17, № 1056. С. 131–140.
- Шершнева А.В. Паразитофауна бычка-цуцика (*Proterorhinus marmoratus*) из Рыбинского водохранилища // Современные проблемы общей паразитологии: Матер. международной науч. конф. М., 2012. С. 395–397.
- Grabowska J., Pietraszewski D., Ondračková M. Tubenose goby *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814) has joined three other Ponto-Caspian gobies in the Vistula River (Poland) // Aquat. Inv. 2008. Vol. 3. P. 261–265.
- Holmes J.C., Price P.W. Communities of parasites // In: Community biology: patterns and processes / Eds. D.J. Anderson, J. Kikkawa. Blackwell, Oxford, 1986. P. 187–213.
- Huyse T., Vanhove M.P.M., Mombaerts M., Volckaert F.A.M., Verreycken H. Parasite introduction with an invasive goby in Belgium: double trouble? // Parasitol. Res. 2015. Vol. 114. P. 2789–2793.
- Koubková B., Baruš V. Metazoan parasites of the recently established tubenose goby (*Proterorhinus marmoratus*: Gobiidae) population from the south Moravian reservoir, Czech Republic // Helminthologia. 2000. Vol. 37. P. 89–95.
- Krasnovyd V., Kvach Y., Drobinia O. The parasite fauna of the gobiid fish (Actinopterygii, Gobiidae) in the Sukhyi lyman, Black Sea // Vestnik zoologii. 2012. Vol. 6(3). P. e-1–e-8.
- Kvach Y. Helminthes of goby fish of the Hryhoryivskyy estuary (Black Sea, Ukraine) // Vestnik Zool. 2002. Vol. 36. P. 71–76.
- Kvach Y., Boldyrev V., Lohner R., Stepien C. A. The parasite community of gobiid fishes (Actinopterygii: Gobiidae) from the Lower Volga River region // Biologia (Section Zoology). 2015. Vol. 70(7). P. 948–957.
- Kvach Y., Kornychuk Y., Mierzejewska K., Rubtsova N., Yurakhno V., Grabowska J., Ovcharenko M. Parasitization of invasive gobiids in the eastern part of the Central trans-European corridor of invasion of Ponto-Caspian hydrobionts // Parasitol. Res. 2014. Vol. 113. P. 1605–1624.
- Kvach Y., Oğuz M. C. Communities of metazoan parasites of two fishes of the *Proterorhinus* genus (Actinopterygii: Gobiidae) // Helminthologia. 2009. Vol. 46. P. 168–176.
- Lom J. A catalogue of described genera and species of microsporidians parasitic in fish // Systematic Parasitology. 2002. Vol. 53. P. 81–99.
- Manné S., Poulet N. First record of the western tubenose goby *Proterorhinus semilunaris* (Heckel, 1837) in France // Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems. 2008. Vol. 389 (03). P. 1–5.
- Margaritov N.M. Paraziti po nyakoi nashi morski ribi // Trudove Nauch Inst Ribarstvo i Ribna Promishlennost. Varna. 1960. Vol. 2. P. 195–213.
- Mierzejewska K., Kvach Y., Stacczak K., Grabowska J., Woźniak M., Dziekońska-Rynko J., Ovcharenko M. Parasites of non-native gobies in the Wiociawek Reservoir on the lower Vistula River, first comprehensive study in Poland // Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems. 2014. Vol. 414. P. 1–14.
- Mierzejewska K., Martyniak A., Kakareko T., Dzika E., Stacczak K., Hliwa P. *Gyrodactylus proterorhini* Ergens, 1967 (Monogenoidea, Gyrodactylidae) in gobiids from the Vistula River – the first record of the parasite in Poland // Parasitol. Res. 2011. Vol. 108. P. 1147–1151.
- Molnár K. *Ceratomyxa hungarica* n. sp. and *Chloromyxum proterorhini* n. sp. (Myxozoa: Myxosporea) from the freshwater goby *Proterorhinus marmoratus* (Pallas) // Systematic Parasitology. 1992. Vol. 22. P. 25–31.
- Molnár K. Eimerian infection in the gut of the tube-nosed goby *Proterorhinus marmoratus* (Pallas) of the River Danube // Systematic Parasitology. 1996. Vol. 34. P. 43–48.
- Mombaerts M., Verreycken H., Volckaert F.A.M., Huyse T. The invasive round goby *Neogobius melanostomus* and tubenose goby *Proterorhinus semilunaris*: two introduction routes into Belgium // Aquat. Invasions. 2014. Vol. 9(3). P. 305–314.
- Moravec F. Checklist of the Metazoan parasites of fishes of the Czech Republic and the Slovak Republic. Academia. Praha, 2001. 168 p.
- Naseka A.M., Boldyrev V.S., Bogutskaya N.G., Delitsyn V.V. New data on the historical and expanded range of *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814) (Teleostei: Gobiidae) in Eastern Europe // J. Appl. Ichthyol. 2005. Vol. 21 (4). P. 300–305.
- Neilson M.E., Stepien C.A. Escape from the Ponto-Caspian: Evolution and biogeography of an endemic goby species flock (Benthophilinae: Gobiidae: Teleostei) // Mol. Phylogenet. Evol. 2009a. Vol. 52 (1). P. 84–102.
- Neilson M.E., Stepien C.A. Evolution and phylogeography of the tubenose goby genus *Proterorhinus* (Gobiidae: Teleostei): evidence for new cryptic species // Biol. J. Linn. Soc. 2009b. Vol. 96. P. 664–684.
- Pronin N.M., Fleischer G.W., Baldanova D.R., Pronina S.V. Parasites of the recently established round goby (*Neogobius melanostomus*) and tubenose goby (*Proterorhinus marmoratus*) (Cottidae) from the St. Clair River and Lake St. Clair, Michigan, USA // Folia Parasitol. 1997. Vol. 44. P. 1–6.
- Tyutin A.V., Slynko Y.V. Parasite fauna of the alien gobies and kilka in the Upper and Middle Volga reservoirs // Fauna, biology, morphology and systematic of parasites. Proc. Int. Symp. Moscow, 2006. P. 285–287.
- Yurakhno V., Mierzejewska K., Rubtsova N., Grabowska J., Ovcharenko M. First registration of *Trichodina domerguei* (Ciliophora, Trichodinidae) from Ponto-Caspian gobies in Poland // Neobiota. 7<sup>th</sup> European Conf. Biol. Invasions. Pontevedra (Spain), 12–14 September, 2012. 213 p.

**PARASITES OF THE INVASIVE  
*PROTERORHINUS SEMILUNARIS* (PISCES: GOBIIDAE)  
IN RYBINSK RESERVOIR AND CHECKLIST  
OF THE PARASITES OF GOBIIDS OF THE GENUS  
*PROTERORHINUS* IN EURASIA**

© 2016 Zhokhov A.E.<sup>1\*</sup>, Pugacheva MN.<sup>1</sup>, Molodozhnikova N.M.<sup>2\*\*</sup>

<sup>1</sup>Papanin Institute for Biology of Inland Waters, the Russian Academy of Sciences, 152742,  
Borok, Yaroslavl distr., Russia;

<sup>2</sup>Sechenov First Moscow State Medicine University, Moscow, 119019, Russia;  
e-mail: \* [aezhokhov@yandex.ru](mailto:aezhokhov@yandex.ru); \*\* [nmmolod@mail.ru](mailto:nmmolod@mail.ru)

Metazoan parasite of gobiid-invader, *Proterorhinus semilunaris* (n = 101) from four places of Rybinsk reservoir were studied in August 2015. Six parasite species were identified: Unionidae gen. sp., *Paracoenogonimus ovatus*, *Diplostomum* sp., *Ichthiocotylurus platycephalus*, *Posthodiplostomum cuticola*, *Camallanus lacustris*. Trematoda metacercariae were typical for parasite fauna of all studied samples. The specific parasites, monogenean *Gyrodactylus proterorhini* and cestodes *Proteocephalus gobiorum* were not recorded. The present paper summarizes the data on parasite fauna of *P. semilunaris* and *P. marmoratus* in Eurasia based on published data. The parasite fauna of *P. marmoratus* is represented by 40 species (1 Microspora, 4 Ciliophora, 4 Myxozoa, 1 Monogenoidea, 4 Cestoda, 17 Trematoda, 4 Nematoda, 4 Acanthocephala, 1 Arthropoda). *P. semilunaris* has 92 species (1 Kinetoplastida, 2 Sporozoa, 4 Microspora, 11 Ciliophora, 2 Myxozoa, 2 Monogenoidea, 8 Cestoda, 35 Trematoda, 12 Nematoda, 5 Acanthocephala, 1 Annelida, 4 Mollusca, 5 Arthropoda).

**Key words:** parasites; Gobiidae, *Proterorhinus*, Volga River, invaders, checklist.

УДК 595.768.24:582.288

# ПЕРВЫЕ СВЕДЕНИЯ О ГРИБНЫХ ПАТОГЕНАХ (ASCOMYCOTA, HYROSCREALES) В ИНВАЗИЙНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ УССУРИЙСКОГО ПОЛИГРАФА *POLYGRAPHUS PROXIMUS* BLANDF.

© 2015 Керчев И.А.<sup>1\*</sup>, Крюков В.Ю.<sup>1</sup>, Ярославцева О.Н.<sup>1</sup>, Половинко Г.П.<sup>1</sup>,  
Токарев Ю.С.<sup>2\*\*</sup>, Глупов В.В.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт систематики и экологии животных СО РАН,  
Новосибирск, 630091;

<sup>2</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений  
Санкт-Петербург, Пушкин, 196608;  
e-mail: \* [ikea86@mail.ru](mailto:ikea86@mail.ru); \*\* [jumacro@yahoo.com](mailto:jumacro@yahoo.com)

Поступила в редакцию 20.02.2016

Проведён анализ видового состава энтомопатогенных аскомицетов, циркулирующих в западно-сибирской популяции инвазионного вредителя пихты сибирской – уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandf. В результате морфологического и/или молекулярно-генетического анализа установлена принадлежность изолятов энтомопатогенных грибов к четырём видам: *Beauveria bassiana*, *B. pseudobassiana*, *Lecanicillium attenuatum* и *Isaria farinosa*. Проведено испытание коллекционных культур грибов *B. bassiana* и *I. farinosa* против имаго уссурийского полиграфа в условиях 100% RH и разных температур: 15 °C и 5 °C. Уровень смертности *P. proximus* достигал 80–100% в течение 45 суток. В условиях 15 °C более эффективным был гриб *B. bassiana*, тогда как при 5 °C – *I. farinosa*.

**Ключевые слова:** *Polygraphus proximus*, инвазия, короед, энтомопатогенные грибы, биологический контроль.

## Введение

Инвазия уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandf. стала одним из самых ярких примеров распространения чужеродных насекомых в Сибири за последнее время, повлекшего за собой целый каскад последствий в естественных лесных экосистемах [Baranchikov et al., 2010; Баранчиков, Кривец, 2010; Кривец, 2012; Кривец и др., 2015а]. В результате стремительной экспансии *P. proximus*, практически треть всего ареала пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb. – новой для него кормовой породы [Кривец и др., 2015б], охвачена формирующимися или уже затухающими в связи с истощением кормовой базы очагами массового размножения этого инвазионного лубоеда. Как и прочие короеды, *P. proximus* ведёт скрытный образ жизни, из-

за чего использование химических пестицидов в борьбе с ним весьма затруднено. Кроме того, использование химических пестицидов опасно для аборигенных нецелевых видов, в том числе, насекомых-энтомофагов. В итоге единственным доступным инструментом контроля численности вредителя, имеющимся на вооружении у лесоохранных служб, являются санитарные рубки. Однако ландшафтные особенности мест произрастания пихтарников, водоохраный режим и административные барьеры [Кривец и др., 2013] зачастую делают проведение санитарных мероприятий невозможным или несвоевременным. В связи со сложившейся ситуацией возникает необходимость разработки эффективных мер сдерживания численности чужеродного вредителя, в частности, биологических методов борьбы.



Перспективность микробиологического метода борьбы подтверждается уже имеющимися успехами применения стратегии сдерживания видов-вселенцев, например, непарного шелкопряда *Lymantria dispar* L. – инвазионного для Северной Америки вредителя древесных растений, с использованием интродуцированного энтомопатогенного гриба *Entomophaga maimaiga* [Hajek, 2004; Hajek, Tobin, 2011]. Активно ведётся разработка методов регуляции численности с помощью энтомопатогенных грибов и таких опаснейших чужеродных стволовых дендрофагов, как азиатский усач *Anaplophora glabripennis* Motsch. [Shanley, Hajek, 2008; Hu et al., 2009] и большой еловый лубоед *Dendroctonus micans* Kug. [Kocacevik et al., 2015].

Ряд исследований экологии уссурийского полиграфа затрагивает его взаимоотношения с симбиотическими фитопатогенными аскомицетами [Ohtaka et al., 2006; Пашенова и др., 2011, 2012]. В то же время, видовой состав энтомопатогенных грибов, поражающих *P. proximus*, и его восприимчивость к ним ранее не изучались.

Одним из наиболее распространённых энтомопатогенных грибов, в том числе среди Scolytinae, является *Beauveria bassiana* sensu lato [Zimmermann, 2007; Castrillo et al., 2011, 2013]. Для широкого круга короедов он является одним из важнейших факторов смертности, и считается одним из самых перспективных энтомопатогенов для биологического контроля стволовых вредителей [Pora et al., 2012, Steinwender et al., 2010]. Другим широко распространённым видом в лесных биоценозах является гриб *Isaria farinosa*, который также отмечен среди патогенов Scolytinae [Zimmermann, 2008]. Следует отметить, что эти виды грибов, по всей видимости, имеют разные температурные предпочтения. Известно, что большинство штаммов *B. bassiana* имеет лимиты роста от 5 до 37 °C, а их вирулентность (способность вызывать гибель тест-объектов) максимальна при 20–28 °C [Fargues et al., 1997; Bidochka et al., 2002; Kryukov et al., 2012]. Культуры *I. farinosa*, по всей видимости, более психротолерантны,

чем *B. bassiana*. Они имеют диапазон мицелиального роста в пределах 2–32 °C [Zimmermann, 2008]. Кроме того, показано что, культуры *I. farinosa* могут вызывать смертность насекомых при весьма низких температурах: 2–5 °C [Doberski, 1981]. Данные экологические особенности грибов позволяют моделировать патогенезы в гигротермических режимах, имитирующих начало набора эффективных температур и момент инициации весеннего лёта *P. proximus*.

В задачи данного исследования входило: определение видового состава возбудителей микозов уссурийского полиграфа во вторичном ареале и оценка вирулентности изолятов *Beauveria bassiana* (Bals.-Criv) Vuill и *Isaria farinosa* (Holmsk.) Fr. в условиях разных термических режимов (в разделах «Материал и методика», «Результаты», «Обсуждение» не упоминаются различия по влажности).

## Материал и методика

### Выделение и идентификация патогенов

Изучение видового состава грибных энтомопатогенов уссурийского полиграфа проводилось с использованием материалов, собранных в очаге массового размножения в Ларинском ландшафтном заказнике в Томской области. Мёртвые имаго и личинки уссурийского полиграфа были собраны из-под коры погибших деревьев пихты. Выделение грибов из трупов короеда проводилось общепринятыми методами на среды Сабуро и Ваксмана [Бойкова, Новикова, 2001].

Определение грибов до уровня рода, а также до уровня вида (у чётко идентифицируемого *I. farinosa*) проводилось путём световой микроскопии [Леднёв и др., 2003]. Близкие виды из родов *Beauveria* и *Lecanicillium* идентифицировались путём секвенирования экзонного участка гена фактора элонгации (EF1 $\beta$ ) [Rehner et al., 2011] с последующим BLAST-анализом на сервере Генбанка [BLAST, 2016]. Дендрограмма построена на основе метода Neighbor-Joining. В качестве референтных сиквенсов использованы доступные в Генбанке записи из ранее опубликованных работ [Sung et al., 2007; Rehner et al., 2011].

### Биотестирование

Для заражения насекомых были использованы штаммы из коллекции Института систематики и экологии животных СО РАН. В частности использованы культуры *B. bassiana* s.s. SAR-31 и *I. farinosa* DXN-2. Выбор музейных штаммов, а не культур, изолированных из трупов уссурийского полиграфа, был связан с их стабильными морфолого-культуральными свойствами, высокой продуктивностью конидий и высокой биологической активностью данных изолятов против насекомых из разных систематических групп (в том числе Coleoptera) [Kryukov et al., 2010]. Для сравнения вирулентности культур в разных термических режимах был взят штамм *I. farinosa* DXN-2. Конидии грибов были получены путём смыва с поверхности спорулирующего воздушного мицелия, выращенного на агаризованной среде Сабуро в течение трёх недель. Конидии суспендировали в воде с добавлением эмульгатора твин-20 (0.03%). Рабочие суспензии для заражения жуков использованы в концентрациях  $5 \cdot 10^5$ ,  $5 \cdot 10^6$  и  $5 \cdot 10^7$  конидий/мл. Титры были определены с помощью гемоцитометра.

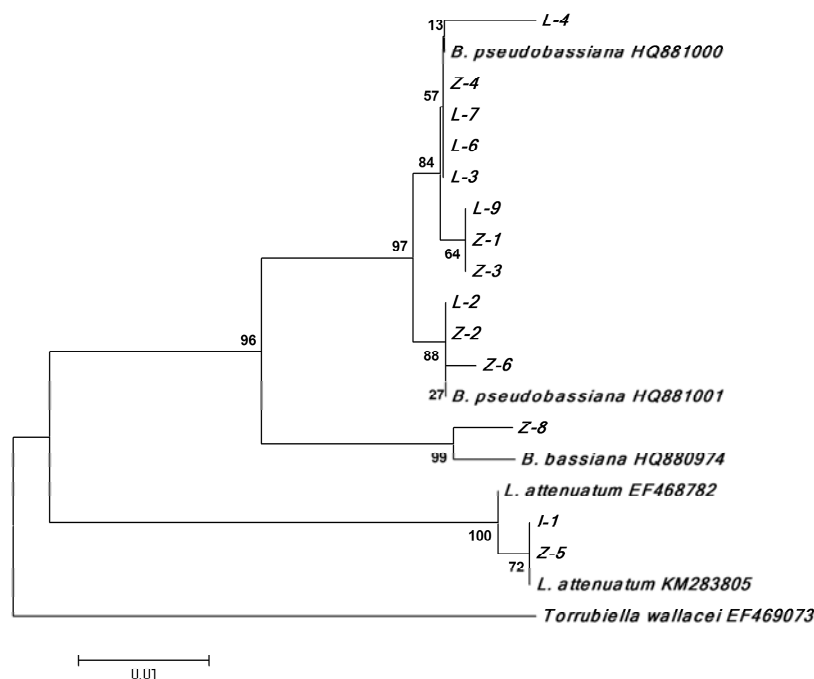
Для биотестов использовались имаго уссурийского полиграфа, собранные в сентябре 2015 г. в окрестностях г. Томска ( $56^{\circ}27'45''N$ ;  $85^{\circ}05'25''E$ ) с деревьев, усохших в течение лета того же года. Насекомые были собраны вместе с корой и в течение 15 дней до проведения заражения хранились в термостате при температуре  $+5^{\circ}C$  и 100% RH. Инфицирование жуков проводилось путём погружения в суспензию конидий на 10 с. Контрольная группа насекомых погружалась в водно-твинный раствор. Сразу после погружения жуки отбрасывались на фильтровальную бумагу для удаления лишней влаги. Затем насекомых помещали в 60 мм чашки Петри (10 особей на 1 чашку). В эти же чашки помещали кору пихты, из которой ранее извлекались жуки, а также увлажнённые диски фильтровальной бумаги для создания 100% RH. Чашки Петри с насекомыми инкубировались в темноте при постоянных температурах 5 и  $15^{\circ}C$ . Учёт смертности проводился ежедневно в течение 45

суток. В каждом варианте эксперимента участвовало не менее 40 особей (4 повторности по 10 особей). Мёртвые насекомые для регистрации гибели, вызванной микозом, выкладывались в чашки Петри на увлажнённую фильтровальную бумагу. Анализ динамики смертности проводился методом Каплана-Майера с последующей оценкой существенных различий на основе Log-rank теста (SigmaStat 3.1.). Кроме того, полученные значения 75%-й выживаемости ( $ST_{75}$ ) были проанализированы с помощью дисперсионного анализа (Main effect ANOVA, Statistica, 8).

### Результаты

#### Идентификация грибов

Микроскопический анализ 17 изолятов энтомопатогенных грибов, выделенных из *P. proximus*, показал их принадлежность к *Isaria farinosa* (Holmsk.) Fr. (3 изолята), *Beauveria* (12 изолятов) и *Lecanicillium* (2 изолята). Для двух последних представителей проведена молекулярно-генетическая идентификация (рис. 1). Анализ нуклеотидных последовательностей региона EF16 показал принадлежность культур рода *Beauveria* к *B. pseudobassiana* S.A. Rehner & Humber 2011 (11 изолятов) и *B. bassiana* (Bals.-Criv.) Vuill. (1 изолят). При этом культуры *B. pseudobassiana* представлены двумя гаплотипами, соответствующими гомологичным последовательностям штаммов ARSEF 6229, номер доступа в Генбанке HQ881001/ (штаммы L-2, Z-2, Z-6,) и ARSEF 2997, номер доступа в Генбанке HQ881000 (штаммы L-3, L-4, L-6, L-7, L-9, Z-1, Z-3, Z-4). При этом штаммы L-9, Z-1, Z-3 и Z-6 имеют сходство с референтными штаммами на 99%, остальные культуры – на 100%. Изолят Z-8 имеет 100%-е сходство с типовым штаммом ARSEF 1564 (HQ880974) [Rehner et al., 2011]. Анализ региона EF16 двух изолятов рода *Lecanicillium* (I-1 и Z-5) показал их идентичность друг другу и сходство на уровне 99.8% (что соответствует одной замене на 450 нуклеотидов) с типовым штаммом *L. attenuatum* CBS 402.78 (EF468782) из листового опада сахарного клёна *Acer saccharum* [Zare, Gams, 2001; Sung et al., 2007]. Соответствующий сик-



**Рис. 1.** Дендрограмма сходства изолятов энтомопатогенных грибов *Beauveria* и *Lecanicillium* из уссурийского полиграфа, построенная методом ближайшего соседа на основе нуклеотидных последовательностей гена фактора элонгации EF-16. Цифрами показаны значения поддержки (N=1000).

венс *L. attenuatum* КАСС 43049 (KM283805) из ржавчинного гриба *Coleosporium phello-dendri* совпадает с сиквенсами на 100%.

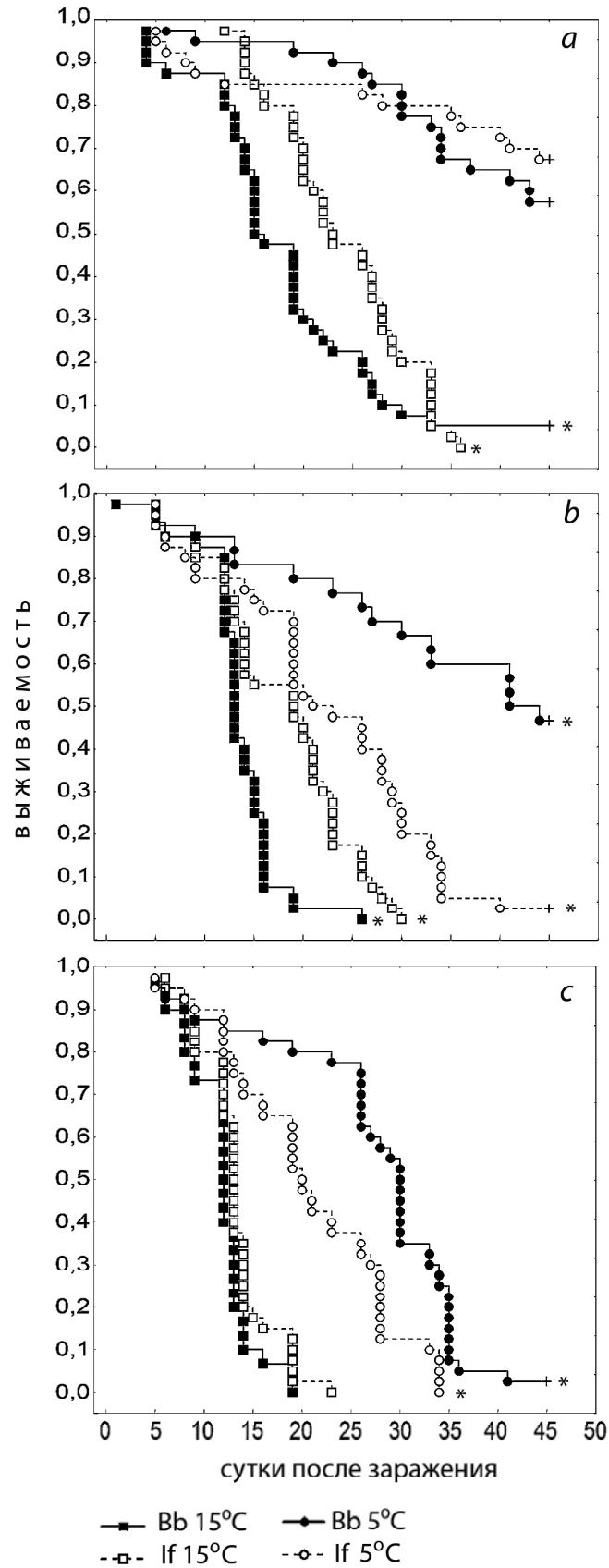
### Биотестирование

Тестирование изолятов *B. bassiana* и *I. farinosa* на биологическую эффективность в отношении имаго *P. proximus* показало, что при исследуемых температурах наблюдается длительный инкубационный период заболевания. Начало массовой гибели насекомых от микозов регистрировалось в период с 8-х по 28–30-е сутки в зависимости от штамма гриба, концентрации конидиальной суспензии и температуры инкубации (рис. 2). 100%-я смертность регистрировалась не ранее, чем через 18 суток после инокуляции. Гибель в контрольном варианте (насекомые без обработки грибами) в результате микозов не была зафиксирована, и при обеих температурах не превышала 25–26% на 45-е сутки эксперимента. При более низкой температуре (5 °С) смертность жуков от грибов обоих видов наступала позднее, чем при более высокой (15 °С) ( $F_{1,7} = 12.8$ ,  $p = 0.009$ ). Установлено, что *B. bassiana* проявляет более высокую вирулентность, по сравнению с *I. farinosa*, при температуре 15 °С.

Напротив, *I. farinosa* более активна при низкой температуре (5 °С), по сравнению с *B. bassiana*. В частности, более высокая скорость гибели от *B. bassiana* по сравнению с *I. farinosa* при 15 °С отмечалась после заражения низкой ( $5 \cdot 10^5$ ) и средней ( $5 \cdot 10^6$ ) концентрациями ( $\chi^2=5.8$ ,  $P=0.016$  и  $\chi^2=15.2$ ,  $P<0.0001$ , соответственно). После заражения высокой концентрацией ( $5 \cdot 10^7$ ) данные различия были сходными, но на уровне тенденции ( $\chi^2=3.5$ ,  $P = 0.06$ ). При 5 °С более высокая вирулентность *I. farinosa* по сравнению с *B. bassiana* отмечена при высокой ( $5 \cdot 10^7$ ) и средней ( $5 \cdot 10^6$ ) концентрациях конидий ( $\chi^2=15.4$ ,  $P<0.0001$  и  $\chi^2=23.7$ ,  $P<0.0001$ , соответственно), но при минимальных дозах ( $5 \cdot 10^5$ ) из-за низкой гибели различия оказались не существенными ( $\chi^2=2.7$ ,  $P=0.09$ ). Следует отметить, что уровень вирулентности обеих культур без учёта фактора температуры достоверно не отличался ( $F_{1,7} = 0.30$ ,  $p=0.60$ ).

### Обсуждение

Нами выявлено 4 вида энтомопатогенных грибов, циркулирующих в популяциях *P. proximus*. Данные паразиты характеризуются относительно широкой гостальной специфичнос-



**Рис. 2.** Динамика выживаемости имаго уссурийского полиграфа при 5 °С и 15 °С после инокуляции грибами *B. bassiana* (Bb) и *I. farinosa* (If) в дозах  $5 \cdot 10^5$  (а),  $5 \cdot 10^6$  (б) и  $5 \cdot 10^7$  (в) конидий/мл. \* – достоверные отличия ( $P < 0.05$ ) между *B. bassiana* и *I. farinosa* внутри одного титра и одной температуры (Log-Rank test). Выживаемость в контрольных вариантах – 74–75% к 45-м суткам эксперимента.

тью, поражая представителей различных отрядов насекомых, и космополитическим распространением, что позволяет предположить их наиболее вероятную принадлежность к местной микобиоте, в отличие от фитопатогенов, проникших из первичного ареала в тандеме с короедом [Пашенова и др., 2011]. Наиболее часто в популяциях инвазионного короеда обнаруживались представители рода *Beauveria*. Это повсеместно распространённые патогены членистоногих, имеющие обширный круг хозяев [Zimmermann, 2007; Rehner et al., 2011]. В большинстве случаев гибель уссурийского полиграфа была вызвана грибом *B. pseudobassiana*, который, в отличие от реже встречавшегося *B. bassiana*, имеет более выраженную приуроченность к лесным биотопам [Lednev et al., 2014]. *B. bassiana sensu stricto*, согласно литературным источникам, значительно чаще указывается в качестве возбудителя микозов у короедов, чем другие виды [Wegensteiner et al., 2015]. Тем не менее, штамм *B. pseudobassiana* ARSEF 9271, выделенный из инвазионного стволового вредителя *Dendroctonus micans* Kug. в Турции, показал высокую вирулентность по отношению к данному виду [Kosacevik et al., 2016]. Авторы отмечают значительную перспективность указанного штамма для использования в борьбе с этим агрессивным стволовым вредителем.

Другим распространённым патогеном в популяции *P. proximus* на территории Западной Сибири оказался *Lecanicillium attenuatum*. Род *Lecanicillium* включает в себя виды, которые являются космополитными возбудителями микозов, но наиболее известны как патогены Номоптера, поэтому ранее рассматривались преимущественно в качестве потенциальных агентов биологического контроля тлей и белокрылок [Огарков, Огаркова, 2000; Kim, Kim, 2008; Kim et al., 2009; и др.]. Согласно данным И. Лиал с соавторами [Leal et al., 2008], *L. attenuatum* отмечался в качестве возбудителя микозов смолёвки веймутовой сосны *Pissodes strobi* (Peck) (Coleoptera, Curculionidae) – карантинном для территории РФ североамериканском стволовом вредителе сосен. Также ранее была показана вирулентность *Lecanicil-*

*lium lecanii* s.l. в отношении переносчика голландской болезни вязов, ильмового заболонника *Scolytus scolytus* (Coleoptera, Scolitydae) [Baiazy, 1963; Barson, 1976].

Гриб *I. farinosa* также является широко распространённым энтомопатогеном [Zimmermann, 2008]. Наряду с открытоживущими насекомыми, *I. farinosa* зачастую поражает и стволовых дендрофагов. Например, изоляты *I. farinosa* отмечались в качестве возбудителей микозов агрессивного инвазионного вредителя ясеней, златки *Agrilus planipennis* Fairmaire в Канаде. Однако эффективность этого патогена оказалась значительно ниже коммерческих изолятов *Beauveria* и *Metarhizium* [Johny et al., 2012].

Ранее проводимые учёты причин смертности уссурийского полиграфа в инвазионных очагах позволили установить, что энтомопатогенные грибы могут вызывать 20–30%-ю гибель короеда в естественных условиях [Керчев, 2013]. Наибольшая смертность наблюдалась среди молодых имаго во влажных микростациях. Подобные наблюдения приводятся и для других видов короедов [Wegensteiner et al., 2015]. Личинки и куколки также подвержены микозам, но всё же в меньшей степени. Объяснить это можно несколькими причинами: личинки прокладывают ходы преимущественно изолированно друг от друга и по мере питания удаляются от материнской галереи (единственного сообщения с внешней средой), изолируют себя от неё плотно утрамбованными экскрементами. Горизонтальной трансмиссии патогенов среди молодых жуков может способствовать перфорация луба в результате их дополнительного питания и нарушение целостности коры. Заражению молодых имаго также способствует нарастание численности под корой деревьев потенциальных переносчиков пропагул патогенов (клещей, нематод, коллембол), достигающей максимальных значений к моменту отрождения молодых жуков.

При тестировании изолятов *B. bassiana* и *I. farinosa* на имаго *P. proximus* наблюдался длительный инкубационный период заболевания. Гибель *P. proximus* от грибных патогенов началась на 8–28-е сутки и достигла 100% к 45-м суткам эксперимента. Аналогичные ре-

зультаты были получены при проведении лабораторных биотестов на фоне, имитирующем условия гибернации, для короеда-типографа [Hallet et al., 1994]. В эксперименте после обработки конидиями гриба *B. bassiana* подстилки, в которой находились жуки, была достигнута более чем 70%-я смертность при 20, 17 и 12 °C через 28, 35 и 41 день, соответственно [Hallet et al., 1994].

Вирулентность исследуемых патогенов оценивалась ранее на разных видах короедов, при этом изоляты *B. bassiana* показывали более высокую вирулентность. Однако, необходимо отметить, что тестирование проводилось преимущественно при температурах 20 °C и выше. Так в работах Дж.В. Доберски [Doberski, 1981] изоляты *B. bassiana* были более патогенны для личинок и взрослых жуков ильмового заболонника *S. scolytus* в сравнении с *I. farinosa*. При испытаниях на шестизубчатом короеде *Ips sexdentatus* Voern. использование *B. bassiana* приводило к 90%-й смертности, против 45–66%-й для *I. farinosa* [Draganova et al., 2007]. В нашем исследовании была установлена статистически значимая зависимость активности двух испытываемых грибов от температурных условий. При инкубации в температурных условиях 15 °C жуки, подвергшиеся обработке конидиями *B. bassiana*, погибали значительно раньше, чем от *I. farinosa*. При низких же температурах (5 °C) обработка грибом *I. farinosa* приводила к более ранней и более высокой смертности жуков по сравнению с *B. bassiana*. Это подтверждает ранее полученные результаты о более высокой психротолерантности *I. farinosa* по сравнению с *B. bassiana* [Doberski, 1981, Zimmermann, 2008] и позволяет предложить культуры грибов для биологического контроля исследуемого дендрофага. Так, в ранневесенний и осенний периоды после гибернации жуков и перед ней более перспективным будет использование *I. farinosa*, тогда как при термическом режиме, при котором проходит массовый лёт жуков *P. proximus* [Керчев, 2014], более эффективным будет использование *B. bassiana*.

Данная работа – первое исследование видового состава и вирулентных свойств энтомо-

патогенных грибов инвазионного короеда *P. proximus*. Последующие исследования должны быть направлены на детальное изучение механизмов горизонтального переноса энтомопатогенных грибов в популяциях *P. proximus*, и разработки методов регуляции численности дендрофага.

### Выводы

В Западной Сибири у *P. proximus* выявлено 4 вида энтомопатогенных грибов *B. bassiana*, *B. pseudobassiana*, *L. attenuatum* и *I. farinosa*, характеризующихся широким распространением и широким кругом хозяев.

Обработка штаммами грибов *B. bassiana* и *I. farinosa* показала высокий уровень смертности имаго *P. proximus* (до 80–100%) даже при низких температурах (5 °C). Данный факт очень важен, поскольку этот чужеродный вид – один из самых ранних среди стволовых дендрофагов весенней фенологической группы.

При константной температуре 15 °C в отношении *P. proximus* наиболее вирулентен *B. bassiana*, тогда как при 5 °C – *I. farinosa*.

### Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 15-14-10014).

### Литература

- Баранчиков Ю.Н., Кривец С.А. О профессионализме при определении насекомых: как просмотрели появление нового агрессивного вредителя пихты в Сибири // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий: Мат-лы XIV междунар. конф.: В 2 т. / Отв. ред. В.В. Анюшин. Абакан: Изд-во ГОУ ВПО ХГУ им. Н.Ф. Катанова. 2010. Т. 1, вып. 14. С. 50–52.
- Бойкова И.В., Новикова И.И. Выделение энтомопатогенных дейтеромицетов. Патогены насекомых: структурные и функциональные аспекты / Под ред. В.В. Глупова. М.: Круглый год, 2001. С. 698–708.
- Керчев И.А. Экология уссурийского полиграфа *Poligraphus proximus* Blandford (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) в западносибирском регионе инвазии: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Томск, 2013. 24 с.
- Керчев И.А. Экология полиграфа уссурийского *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) в западносибирском регионе инвазии // Российский журнал биологических инвазий. 2014. Т. 7. № 2. С. 80–95.

- Кривец С.А. Заметки по экологии уссурийского полиграфа в Западной Сибири // Известия Санкт-Петербургской государственной лесотехнической академии. СПб.: СПбГЛТУ, 2012. Вып. 200. С. 94–105.
- Кривец С.А., Баранчиков Ю.Н., Пашенова Н.В., Бисирова Э.М., Керчев И.А., Петько В.М., Пац Е.Н., Чернова Н.А. Роль инвазийного дендрофага *Polygraphus proximus* Blandf. в современных процессах деградации пихтовых лесов в Южной Сибири // Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее: Материалы III международной конференции, Горно-Алтайск, 1–5 октября 2013 г. Горно-Алтайск: ГАГУ, 2013. С. 262–266.
- 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* Blandf. (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) в Западной Сибири // Российский журнал биологических инвазий. 2015а. Т. 8. № 1. С. 41–63.
- Кривец С.А., Керчев И.А., Бисирова Э.М., Демидко Д.А., Петько В.М., Баранчиков Ю.Н. Распространение уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) в Сибири // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2015б. № 211. С. 33–45.
- Леднёв Г.Р., Борисов Б. А., Митина Г.В. Возбудители микозов насекомых: Пособие по диагностике. СПб.: ВИЗР, 2003. 79 с.
- Огарков Б.Н., Огаркова Г.Р. Энтомопатогенные грибы Восточной Сибири. Иркутск: Изд-во Иркутского университета, 2000. 132 с.
- Пашенова Н.В., Баранчиков Ю.Н., Петько В.М. Агрессивные офиостомовые грибы из ходов полиграфа уссурийского // Защита и карантин растений. 2011. № 6. С. 31–33.
- Пашенова Н.В., Петько В.М., Керчев И.А., Бабичев Н.С. Перенос офиостомовых грибов уссурийским полиграфом *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera, Scolytidae) в Сибири // Известия СПбЛТА. 2012. Вып. 200. С. 213–220.
- Baiazy S. The fungus *Cephalosporium (Acrostalagmus) lecanii* Zimm., a pathogen of beetle larvae // Acta Societatis Botanicorum Poloniae. 1963. 32. P. 69–80.
- Baranchikov Y., Akulov E., Astapenko S. Bark beetle *Polygraphus proximus*: a new invader on Abies species in Siberia and European Russia [Text] // Proceedings. 21st U.S. Department of Agriculture Interagency research forum on invasive species 2010; Annapolis, MD // Gen. Tech. Rep. NRS-P-75. Newtown Square, PA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northern Research Station. 2010. P. 64–65.
- Barson G. Laboratory studies on the fungus *Verticillium lecanii*, a larval pathogen of the large elm bark beetle (*Scolytus scolytus*) // Annals of Applied Biology. 1976. 83. P. 207–214.
- Bidochka M.J., Menzies F.V., Kamp A.M. Genetic groups of the insect-pathogenic fungus *Beauveria bassiana* are associated with habitat and thermal growth preferences // Arch. Microbiology. 2002. Vol. 178. № 6. P. 531–537.
- BLAST // (). Проверено 1.11.2016 г.
- Castrillo L.A., Griggs M.H., Ranger C.M., Reding M.E., Vandenberg J. D. Virulence of commercial strains of *Beauveria bassiana* and *Metarhizium brunneum* (Ascomycota: Hypocreales) against adult *Xylosandrus germanus* (Coleoptera: Curculionidae) and impact on brood // Biological Control. 2011. 58. P. 121–126.
- Castrillo L.A., Griggs M.H., Vandenberg J.D. Granulate ambrosia beetle, *Xylosandrus crassiusculus* (Coleoptera: Curculionidae), survival and brood production following exposure to entomopathogenic and mycoparasitic fungi // Biological Control. 2013. 67. P. 220–226.
- Doberski J.W. Comparative laboratory studies on three fungal pathogens of the elm bark beetle, *Scolytus scolytus*: Pathogenicity of *Beauveria bassiana*, *Metarhizium anisopliae*, and *Paecilomyces farinosus* to larvae and adults of *S. scolytus* // Journal of Invertebrate Pathology. 1981. 37. P. 188–194.
- Draganova S., Takov D., Doychev D. Bioassays with isolates of *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. and *Paecilomyces farinosus* (Holm.) Brown & Smith against *Ips sexdentatus* Boerner and *Ips acuminatus* Gyll. (Coleoptera: Scolytidae) // Plant Science. 2007. 44. P. 24–28.
- Fargues J., Goettel M.S., Smits N., Ouedraogo A., Rougier M. Effect of temperature on vegetative growth of *Beauveria bassiana* isolates from different origins // Mycologia. 1997. Vol. 89. № 3. P. 383–392.
- Hajek A.E. Natural enemies. An introduction to biological control. Cornell University, New York. 2004. 396 p.
- Hajek A.E., Tobin P.C. Introduced pathogens follow the invasion front of a spreading alien host // Journal of Animal Ecology. 2011. 80. P. 1217–1226.
- Hallet S., Grigoire J.-C., Coremans-Pelseneer J. Prospects in the use of the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. (Deuteromycetes: Hyphomycetes) to control the spruce bark beetle *Ips typographus* L. (Coleoptera: Scolytidae) // Mededelingen Faculteit Landbouwkundige en Toegepaste Biologische Wetenschappen Universiteit Gent. 1994. 59. S. 379–383.
- Hu J., Angeli S., Schuetz S., Luo Y., Hajek A.E. Ecology and management of exotic beetle *Anoplophora glabripennis* // Agricultural and Forest Entomology 2009. Vol. 11. P. 359–375.
- Johny S., Kyei-Poku G., Gauthier D., Van Frankenhuyzen K. Isolation and characterisation of *Isaria farinosa* and *Purpureocillium lilacinum* associated with emerald ash borer, *Agrilus planipennis* in Canada // Biocontrol science and technology. 2012. Vol. 22. No. 6. P. 723–732.
- Kim H.Y., Lee H.B., Kim Y.C. Laboratory and field evaluations of entomopathogenic *Lecanicillium attenuatum* CNU-23 for control of green peach aphid (*Myzus persicae*) // Journal of microbiology and biotechnology. 2009. 18(12). P. 1915–8.



- Kim J.-J.; Kim K.-C. Selection of a highly virulent isolate of *Lecanicillium attenuatum* against cotton aphid // Journal of Asia-Pacific Entomology. 2008. Vol. 11, № 1. P.1–4.
- Kocacevik S, Sevim A, Eroglu M, Demirbag Z, Demir I. Molecular characterization, virulence and horizontal transmission of *Beauveria pseudobassiana* from *Dendroctonus micans* (Kug.) (Coleoptera: Curculionidae) // Journal of Applied Entomology. 2015. 139. P. 381–389.
- Kocacevik S., Sevim A., Eroglu M, Demirbag Z, Demir I. Virulence and horizontal transmission of *Beauveria pseudobassiana* S.A. Rehner & Humber in *Ips sexdentatus* and *Ips typographus* (Coleoptera: Curculionidae) // Turkish Journal of Agriculture and Forestry 2016. 40. P. 1–8.
- Kryukov V.Yu., Yaroslavtseva O.N., Levchenko M.V., Lednyov G.R., Glupov V.V. Phenotypic Variability of Environmental Isolates of the Entomopathogenic Fungus *Beauveria bassiana* // Microbiology (Moscow). 2010. Vol. 79. No. 2. P. 265–269.
- Kryukov V.Yu., Yaroslavtseva O.N., Elisaphenko E.A., Mitkovets P.V., Lednev G.R., Duisembekov B.A., Zakian S.M., Glupov V.V. Change in the Temperature Preferences of *Beauveria bassiana* sensu lato isolates in the Latitude Gradient of Siberia and Kazakhstan // Microbiology (Moscow). 2012. Vol. 81. No. 4. P. 453–459.
- Leal I., Alfaro R.I., Young W.L., Kope H.H. Molecular characterization of the entomopathogenic fungi *Lecanicillium spp.* (Deuteromycota: Hyphomycetes) isolated from white pine weevil, *Pissodes strobi* (Coleoptera: Curculionidae), in British Columbia // Can. Entomol. 2008. Vol. 140. P. 168–173.
- Lednev G., Tokarev Y., Uspanov A., Malyshev J., Duisembekov B., Sabitova M., Levchenko M., Smagulova S., Orazova S., Amanov S., Sagitov A. Molecular criteria for screening of *Beauveria* strains used for insect pest control. // Journal of Biotechnology. 2014. 185. P. 63–64.
- Ohtaka N., Masuya H., Yamaoka Y., Kaneko S. Two new *Ophiostoma* species lacking conidial states isolated from bark beetles and bark beetle-infested *Abies* species in Japan // Canadian Journal of Botany. 2006. № 84. P. 282–293.
- Popa V., Dèziel E., Lavallée Bauce E., Guertin C. The complex symbiotic relationships of bark beetles with microorganisms: a potential practical approach for biological control in forestry // Pest Management Science. 2012. 68. P. 963–975.
- Rehner S.A., Minnis A.M., Sung G.H., Luangsa-ard J.J., Devotto L., Humber R.A. Phylogeny and systematics of the anamorphic, entomopathogenic genus *Beauveria* // Mycologia. 2011. 103(5). P. 1055–1073.
- Shanley R.P., Hajek A.E. Environmental contamination with *Metarhizium anisopliae* from fungal bands for control of the Asian longhorned beetle, *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera: Cerambycidae) // Biocontrol science and technology. 2008. 18(2) P. 109–120.
- Steinwender B., Krenn H., Wegensteiner R. Different effects of the insect pathogenic fungus *Beauveria bassiana* (Deuteromycota) on the bark beetle *Ips sexdentatus* (Coleoptera: Curculionidae) and on its predator *Thanasius formicarius* (Coleoptera: Cleridae) // Journal Plant Diseases Protection. 2010. 117. P. 33–38.
- Sung G.H., Hywel-Jones N.L., Sung J.M., Luangsa-Ard J.J., Shrestha B., Spatafora J.W. Phylogenetic classification of *Cordyceps* and the clavicipitaceous fungi // Journal Studies in Mycology. 2007. 57. P. 5–59.
- Wegensteiner R., Wermelinger B., Herrmann M. Natural Enemies of Bark Beetles: Predators, Parasitoids, Pathogens, and Nematodes // Chapter 7 in: Bark Beetles. Biology and Ecology of Native and Invasive Species. Eds. F.E. Vega, R.W. Hofstetter. San Diego: Academic Press, 2015. P. 247–304.
- Zare R., Gams W. A revision of *Verticillium* section Prostrata. IV. The genera *Lecanicillium* and *Simplicillium* gen // Nova Hedwigia. nov. 2001. 73. P. 1–50.
- Zimmermann G. Review on safety of the entomopathogenic fungi *Beauveria bassiana* and *Beauveria brongniartii* // Biocontrol science and technology. 2007. 17. P. 553–596.
- Zimmermann G. The entomopathogenic fungi *Isaria farinosa* (formerly *Paecilomyces farinosus*) and the *Isaria fumosorosea* species complex (Formerly *Paecilomyces fumosoroseus*): biology, ecology and use in biological control // Biocontrol science and technology. 2008. 18. P. 865–901.

# THE FIRST DATA ON FUNGAL PATHOGENS (ASCOMYCOTA, HYPOCREALES) IN THE INVASIVE POPULATIONS OF FOUR-EYED FIR BARK BEETLE *POLYGRAPHUS PROXIMUS* BLANDF.

© 2015 Kerchev I.A.<sup>1\*</sup>, Kryukov V.Yu.<sup>1</sup>, Yaroslavtseva O.N.<sup>1</sup>, Polovinko G.P.<sup>1</sup>,  
Tokarev Yu.S.<sup>2\*\*</sup>, Glupov V.V.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Institute of Systematics and Ecology of Animals of SB of the RAS  
Novosibirsk 630091;

<sup>2</sup>All-Russian Research Institute of Plant Protection  
St.Petersburg, Pushkin 196608;

e-mail: \* [ivankerchev@gmail.com](mailto:ivankerchev@gmail.com); \*\* [jumacro@yahoo.com](mailto:jumacro@yahoo.com)

The population of the invasive pest of Siberian fir four-eyed fir bark beetle *Polygraphus proximus* Blandf. (FFBB) from Western Siberia was examined for the presence of insect pathogenic ascomycetes. Four species of insect pathogenic fungi, *Beauveria bassiana*, *B. pseudobassiana*, *Lecanicillium attenuatum* and *Isaria farinosa*, were detected basing on morphological characteristics and/or sequencing data. Bioassays using conidia of fungi *B. bassiana* and *I. farinosa* from collection of ISEA SB RAS were performed against adults of FFBB under different temperatures (15 °C and 5 °C) and 100% RH. The mortality of *P. proximus* reached 80–100% within 45 days. The fungus *B. bassiana* was more effective at the 15 °C as compared to 5 °C. Contrarily, *I. farinosa* was more virulent at 5 °C.

**Key words:** *Polygraphus proximus*, invasion, bark beetle, insect pathogenic fungi, biological control.

УДК 582.76/.77:581.524.2

# ВСТРЕЧАЕМОСТЬ ПОТЕНЦИАЛЬНО ИНВАЗИОННОГО ВИДА КЛЁНА НЕГУНДО (*ACER NEGUNDO* L.) НА ЮГЕ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

© 2016 Коляда Н.А.<sup>1\*</sup>, Коляда А.С.<sup>2\*\*</sup>

<sup>1</sup> ФАНО России

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Горнотаёжная станция им. В.Л. Комарова Дальневосточного отделения РАН,  
Россия, Приморский край, с. Горнотаёжное, 692533;

<sup>2</sup> Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Дальневосточный Федеральный университет» (филиал в г. Уссурийске), Россия, Приморский край, Уссурийск, 692500, ул. Некрасова, 35;  
e-mail: \* [Kolyada18@rambler.ru](mailto:Kolyada18@rambler.ru); \*\* [a.s.pinus@mail.ru](mailto:a.s.pinus@mail.ru)

Поступила в редакцию 11.01.2016

Представлены результаты исследований по встречаемости на территории юга Приморского края североамериканского вида клёна негундо в озеленении и в нарушенных фитоценозах. Показано, что в настоящее время встречаемость его в населённых пунктах варьирует от низкой до массовой. На изученной территории вид отсутствует в лесных биоценозах и заселяет антропогенные ландшафты – пустыри, огороды, незанятые места на улицах, обочины шоссейных и насыпи железных дорог и т. д. По степени натурализации клён негундо относится к эпекофитам. Учитывая хозяйственное освоение (рубка, строительство и др.), сопровождающееся деградацией естественных сообществ, возможно массовое распространение клёна, который может занять господствующее положение на нарушенных территориях.

**Ключевые слова:** клён негундо, частота встречаемости, инвазионный вид, экологическая пластичность, Приморский край.

## Введение

В настоящее время одним из самых агрессивных древесных сорняков в лесной зоне Евразии является североамериканский вид клён негундо, или ясенелистный (*Acer negundo* L.).

Обладая высокой экологической пластичностью, он в настоящее время натурализовался в Северной Америке и за пределами своего естественного ареала [Burns, Honkala, 1990], а в западной и восточной Европе [Zajac et al., 1998; Aboucaua, 1999], а также во многих регионах России [Виноградова и др., 2010, 2011; Емельянов, Фролова, 2011; Костина и др., 2015; и др.] считается агрессивным, инвазионным видом. Вследствие этого, а также из-за отсутствия выраженных декоративных качеств, его использование в озеленении прак-

тически прекратилось. В то же время декоративные культивары этого вида используются довольно широко.

Агрессивности клёна негундо способствуют такие его свойства, как быстрый рост, особенно в молодом возрасте; относительно раннее начало семеношения и его регулярность; высокая всхожесть семян; неприхотливость к составу почвы, освещению и загрязнению воздуха, относительные засухоустойчивость и морозостойкость, малая повреждаемость болезнями.

Наибольшая опасность этого клёна состоит в том, что он способен внедряться в естественные ценозы и вытеснять аборигенные виды. Однако это характерно для флористически небогатых территорий, где клён не встречает конкурентов.

Отмечаются и другие негативные последствия широкой культуры клёна негундо. В некоторых регионах он способствует заражению других древесных видов карантинным видом – белой американской бабочкой (*Hyphantria cunea* Drury) [Шарапановская, 2011]. Пыльца клёна вызывает аллергические реакции у чувствительный людей [Букштынов, 1982; Sousa et al., 2012]. Имеются сообщения [Силаева, 2013], что он окисляет вещества, содержащиеся в выхлопах автомобилей, до более ядовитых.

По данным некоторых исследователей, активному распространению и успешному проникновению в природные сообщества способствуют аллелопатические свойства клёна негундо [Ерёменко, 2014].

Агрессивность данного вида вызвала необходимость разработок методов борьбы с ним, которые в некоторой степени затрудняет хорошее порослевое возобновление [Янбаев, 2009]. В некоторых регионах для снижения интенсивности семенного возобновления рекомендуют осветление напочвенного покрова, что ведёт к уменьшению влажности почвы [Рязанова, Путенихин, 2013].

На Дальнем Востоке России клён негундо проявляет агрессивные свойства в Хабаровском крае. По данным Л.А. Антоновой [2011, 2012], в Хабаровске он всё чаще отмечается в полустепных растительных сообществах, по берегам небольших рек, протекающих в пределах города (внедряется в лесные, луговые, лугово-болотные сообщества), является хорошо натурализовавшимся видом.

Особый интерес представляет изучение распространения вида на юге российского Дальнего Востока, отличающегося, с одной стороны, высокой степенью биоразнообразия, а с другой – интенсивным хозяйственным освоением, прежде всего рубкой лесов.

Согласно теории Ч.С. Элтона [1960], многовидовые сообщества более стойки к вторжению чужеродных видов, чем мало видовые. Это справедливо и для территории южной части Дальнего Востока, где чужеродные древесные виды не внедряются в естественные фитоценозы. Однако антропогенный пресс может

привести к обеднению сообществ и повышению в них доли интродуцентов.

Древесные растения флоры Северной Америки использовались в ландшафтном дизайне Дальнего Востока с конца XIX в. С началом массового озеленения населённых пунктов (1950-е гг.) их доля в составе урбанofлоры резко возросла.

Клён негундо стал одним из наиболее массовых видов интродуцированных древесных растений региона, причём его встречаемость и вне населённых пунктов стала причиной включения его в состав флоры Дальнего Востока [Сосудистые..., 1985–2006].

Цель настоящей работы – определение встречаемости клёна негундо в озеленении и в нарушенных фитоценозах на территории Приморского края.

### Материал и методика исследований

Полевые исследования проводились в 2015 г. традиционным маршрутно-рекогносцировочным способом. Всего было изучено 15 районов Приморского края и 116 населённых пунктов.

При определении степени встречаемости пользовались следующей шкалой: наличие в населённом пункте от 1 до 20–30 экземпляров клёна негундо (начиная от растений 0.5–1 м высоты) принимали за низкую встречаемость; наличие 30–300 экземпляров – за среднюю встречаемость, наличие более 300 экземпляров – за массовую встречаемость.

### Результаты и обсуждение

В Приморском крае клён негундо встречается как в населённых пунктах в качестве компонента ландшафтного дизайна, так и вдоль автомобильных трасс между населёнными пунктами.

При этом вид нами зарегистрирован в большинстве исследованных населённых пунктов. Исключение составляют наиболее отдалённые либо небольшие пункты, где, по всей вероятности, озеленительные мероприятия с использованием клёна не проводились (Даниловка, Кравцовка, Высокогорск, Чернятино, Фадеев-

ка, Полтавка и др., всего 21 населённый пункт из 116 исследованных, то есть 17.5%).

Встречаемость клёна негундо в населённых пунктах варьирует от низкой до массовой. Как правило, чем крупнее населённый пункт, тем более массовым по своей численности он является. Отмечается в аллеиных посадках вдоль дорог, во внутриквартальном озеленении, в озеленении различных промышленных и других предприятий и учреждений [Коляда, 2013].

Степень участия вида в озеленении различна. Так, в г. Владивостоке абсолютная встречаемость его в селитебной зоне в целом составляет 16.1% [Шихова, Полякова, 2006], а в г. Уссурийске доля участия в составе насаждений составляет 3.3% [Ухваткина, 2007].

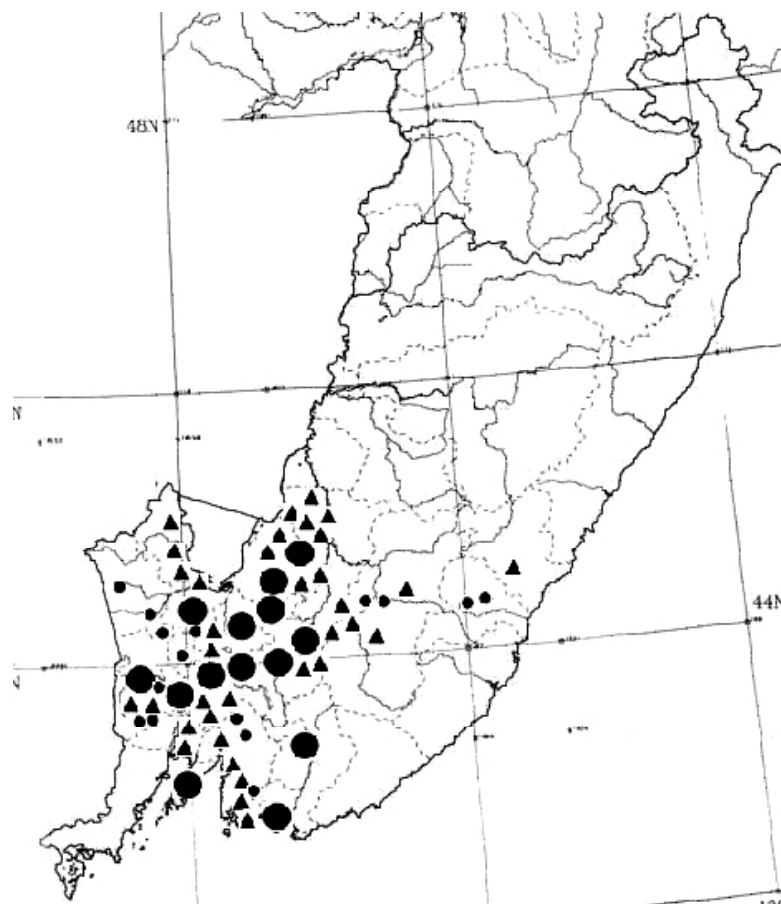
Следует отметить, что распространению клёна препятствует обработка части площадей

путём выкашивания травы на придомовых и приусадебных территориях, удаления растительности с придорожной полосы и др., при этом часть семян уничтожается.

В то же время на нарушенных территориях, где такой уход отсутствует, сеянцы клёна достаточно многочисленны. Так, в ряде населённых пунктов (Уссурийск, Боголюбовка и др.) он в некоторых местах растёт вдоль дороги сплошной полосой из молодых особей.

По результатам маршрутных исследований нами была составлена карта встречаемости клёна негундо на юге Дальнего Востока России (рис.).

Интенсивность семенного возобновления клёна на исследуемой территории различна. Наиболее успешно оно осуществляется в том случае, когда имеется так называемая репро-



**Рис.** Встречаемость клёна негундо на юге Дальнего Востока России

- – низкая (отображены лишь некоторые населённые пункты);
- ▲ – средняя; ● – массовая

дуктивная единица, включающая хотя бы по одному экземпляру мужской и женской особи. Чем больше таких репродуктивных единиц, тем интенсивней семенное возобновление.

В населённых пунктах нами отмечен самосев клёна:

1. По обочинам автомобильных и железных дорог, часто массово.

2. На территориях недостроенных или прекративших функционирование, полуразрушенных предприятий.

3. На рудеральных местообитаниях.

В городах самосев клёна наблюдается в различных экологических условиях – как на полном солнечном освещении, так и в затенении, под пологом деревьев. При этом, например, в Уссурийске этот вид занимает большую часть свободных освещённых территорий, на которых отсутствует уход (кошение травы).

Между населёнными пунктами клён негундо, как правило, отсутствует, однако мы наблюдали отдельные экземпляры вдоль трасс Горностаёжное – Уссурийск; Раковка – Боголюбовка, Новоникольск – Покровка и др., иногда далеко от ближайших населённых пунктов. Чем крупнее соседние населённые пункты, тем чаще встречается клён. Нередко он наблюдается в районах свалок мусора, местах пересечения автотрассами небольших рек. Бывает довольно обильным в пригородной зоне и исчезает по мере удаления от селитебной зоны.

### Заключение

В Приморском крае клён негундо широко встречается в озеленении населённых пунктов и заселяет антропогенные ландшафты – пустыри, огороды, незанятые места на улицах. Кроме того, экземпляры данного вида отмечаются вдоль обочин шоссе и насыпей железных дорог. Согласно классификации адвентивных видов Ю.К. Виноградовой с соавторами [2014], клён негундо по степени натурализации относится к категории эпекофитов – он активно возобновляется в пунктах первичной интродукции и расселяется по антропогенно нарушенным территориям.

В то же время случаев активного внедрения вида в естественные фитоценозы нами не отмечено. Имеются сведения [Селедец, Гуларьянц, 2007] о том, что клён негундо активно распространяется по долине р. Рудной, однако конкретные сообщества не указываются.

Следует отметить, что на открытых нарушенных территориях, учитывая хозяйственное освоение земель (рубка леса, строительство), возможно массовое распространение клёна, который может занять господствующее положение.

### Литература

- Антонова Л.А. Адвентивный компонент флоры города Хабаровска // Вестник ИрГСХА. Изд-во: ФГУ ВПО «ИрГСХА», 2011. Вып. 44. С. 20–25.
- Антонова Л.А. Инвазионный компонент флоры Хабаровского края // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 4. С. 2–9.
- Букштынов А.Д. Клён. М.: Лесная промышленность, 1982. 85 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России. Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Нотов А.А. Чёрная книга флоры Тверской области. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. 296 с.
- Виноградова Ю.К., Куклина А.Г., Ткачёва Е.В. Инвазионные виды растений семейства бобовых. М.: АБФ, 2014. 304 с.
- Емельянов А.В., Фролова С.В. Клён ясенелистный (*Acer negundo* L.) в прибрежных фитоценозах р. Ворона // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 2. С. 40–42.
- Ерёменко Ю.А. Аллелопатическая активность инвазионных древесных видов // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 2. С. 33–39.
- Коляда Н.А. Древесные растения флоры Северной Америки в озеленении г. Уссурийска // Животный и растительный мир Дальнего Востока. Уссурийск: Изд-во ДВФУ, 2013. № 1 (19). С. 26–27.
- Костина М.В., Ясинская О.И., Барабанщикова Н.С., Орлюк Ф.А. К вопросу о вторжении клёна ясенелистного (*Acer negundo* L.) в подмосковные леса // Российский журнал биологических инвазий. 2015. № 4. С. 72–79.
- Рязанова Н.А., Путенихин В.П. Структура семенного самовозобновления клёнов в интродукционных популяциях // Изв. Уфимского научного центра РАН. 2013. № 2. С. 73–76.
- Селедец В.П., Гуларьянц Г.М. Флора Дальнегорской котловины (Дальнегорский район Приморского края)

- // Бюллетень Ботанического сада-института ДВО РАН. 2007. Вып. 1 (1). С. 24–43.
- Силаева Т.Б. О Красной книге и других «цветных» (или «разноцветных») книгах // Russian scientific world. 2013. №1 (1). С. 101–107.
- Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Под ред. С.С. Харкевича. Т. 1–4. Л.: Наука, 1985–1989. Т. 5–8. СПб.: Наука, 1991–1996. Т. 9. Владивосток: Дальнаука, 2006.
- Ухваткина О.Н. Древесные растения в озеленении Хабаровска и Уссурийска // Растения в муссонном климате. Мат. IV межд. конф. Владивосток. 2007. С. 358–361.
- Шарапановская Т.Д. Заповедник «Ягорлык» – жемчужина природы Приднестровья. Дубоссары: Междун. экол. ассоц. хранителей реки «Есо-TIRAS»; Кишинёв: «Elan Inc» SRL, 2011. 24 с.
- Шихова Н.С., Полякова Е.В. Деревья и кустарники в озеленении города Владивостока. Владивосток: Дальнаука, 2006. 236 с.
- Элтон Ч.С. Экология нашествий животных и растений. М.: Изд-во иностранной лит-ры, 1960. 231 с.
- Янбаев Р.Ю. О ходе естественного возобновления клёна ясенелистного // Аграрная Россия. 2009. Спец. вып. С. 51–52.
- Aboucaya A. Flore exotique et invasions végétales sur les berges du Rhône // La Garance Voyageuse. 1999. Vol. 48. P. 35–40.
- Burns R.M., Honkala B.H. Silvics of North America. Vol. 2. Hardwoods. Agriculture Handbook. Washington, DC.: USDA, Forest Service, 1990. 877 p.
- Sousa R., Duque L., Duarte A.J., Gomes C.R., Ribeiro H., Cruz A., Esteves da Silva J.C., Abreu I. In vitro exposure of *Acer negundo* pollen to atmospheric levels of SO<sub>2</sub> and NO<sub>2</sub>: effects on allergenicity and germination // Environ. Sci. Technol. 2012. Vol. 46(4). P. 2406–2412.
- Zajac A., Zajac M., Tokarska-Guzik B. Kenophytes in the flora of Poland: list, status and origin // Phytocoenosis. 1998. Vol. 10. P. 107–116.

## OCCURRENCE OF POTENTIALLY INVASIVE SPECIES BOX ELDER (*ACER NEGUNDO* L.) IN THE SOUTH OF THE RUSSIAN FAR EAST

© 2016 Kolyada N.A.<sup>1\*</sup>, Kolyada A.S.<sup>2\*\*</sup>

<sup>1</sup> Russia, FANO

Federal State Budget Institution of Science, V.L. Komarov Mountain-Taiga Station of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences

Russia, Primorye Territory, Gornotaezhnoye, 692533;

<sup>2</sup> Federal State Autonomous Educational Institution of Higher Professional Education, the Far Eastern Federal University (branch in the city of Ussuryisk),

Russia, Primorye Territory, Ussuryisk, 692500, Nekrasova st. 35;

e-mail: \* [Kolyada18@rambler.ru](mailto:Kolyada18@rambler.ru); \*\* [a.s.pinus@mail.ru](mailto:a.s.pinus@mail.ru)

Results of investigations on the occurrence of the North American plant species of box elder in the Primorye Territory in greenery and disturbed natural phytocenoses are presented. It is shown that in present time the occurrence of the species in localities varies from low to mass. On the studied territory the box elder is absent in forest biocenoses and found in anthropogenic landscapes – wastelands, kitchen-gardens, free places in the streets, roadsides, railway embankments etc. By degree of naturalization, the box elder is an epekophyte. Considering increasing economic development of the region, mass distribution of the species is probable. It can become the leading species on disturbed lands.

**Key words:** box elder, occurrence frequency, invasive species, ecological plasticity, Primorye Territory.



УДК 636.934.57.082.12

# ПОЛИМОРФИЗМ КОНТРОЛЬНОГО РЕГИОНА МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ ДНК АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ (*Neovison vison* Schreber, 1777), НАСЕЛЯЮЩЕЙ КАСПИЙСКО-БАЛТИЙСКИЙ ВОДОРАЗДЕЛ

© 2016 Кораблёв Н.П.<sup>1, 2\*</sup>, Кораблёв М.П.<sup>3, 4</sup>, Кораблёв П.Н.<sup>4</sup>, Волков Н.О.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Великолукская государственная сельскохозяйственная академия,  
182112 Псковская обл., Великие Луки, просп. Ленина, 2

<sup>2</sup>Псковский государственный университет, Псков 180000, пл. Ленина, 2

<sup>3</sup>ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,  
119991 Москва, Ленинский просп., 33

<sup>4</sup>Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник,  
172521 Тверская обл., Нелидовский район, пос. Заповедный  
e-mail: \* [cranlab@gmail.com](mailto:cranlab@gmail.com)

Поступила в редакцию 24.09.2015

Анализ полиморфизма последовательностей (n=48) гипервариабельного фрагмента D-петли мтДНК (369 п.н.) американской норки, натурализовавшейся на Каспийско-Балтийском водоразделе, а также животных, содержащихся на звероферме, выявил относительно высокий для интродуцентов уровень молекулярно-генетической изменчивости. Значения гаплотипического и нуклеотидного разнообразия соответствуют уровню полиморфизма, найденному в популяциях, населяющих Восточную Европу (Польша). Отмечена тенденция дифференциации гаплогрупп при отсутствии чётко выраженной пространственной структурированности населения вида. Результаты изучения фрагмента D-петли популяций американской норки в Восточной Европе и Европейской части России свидетельствуют о влиянии фактора гибридизации различных подвидов, участвовавших в формировании генофонда интродуцированных в Евразии животных. В диких популяциях, расположенных вблизи действующей звероводческой фермы, присутствуют гаплотипы, характерные для domestцированных норок.

**Ключевые слова:** *Neovison vison*, D-петля, мтДНК, Европейская часть России, полиморфизм.

## Введение

Американская норка *Neovison vison* (Schreber, 1777) населяет Северную Америку от Панамского канала до Аляски и в контексте контрастных различий широтного градиента формирует до 15 подвидов [Larivière, 1999]. Начало одомашниванию американской норки положено в 1866 г. канадскими звероводами [Shackelford, 1949], со второй половины XIX в. она активно вовлечена в хозяйственное использование [Чашухин, 2009]. Для разведения на зверофермах взято несколько автохтонных подвидов, поэтому интродуцированные в Евразии животные имели неопределённый таксономический статус [Dunstone, 1993]. Следу-

ет выделять два основных вектора биологической инвазии американской норки: преднамеренная и случайная интродукция из-за побегов зверьков со звероферм. Последний фактор имеет большое значение в поддержании численности природных популяций и формировании морфологического облика диких животных [Данилов, Туманов, 1976; Кораблёв М. и др., 2012; Кораблёв Н. и др., 2014]. На сегодняшний день американская норка прочно вошла в состав фауны 28 европейских государств [Bonesi, Palazon, 2007], широко распространена в России [Хляп и др., 2011]. Ряд исследователей отмечают выраженное негативное воздействие этого инвазионного вида на предста-

вителей местной фауны [Sidorovich, Macdonald, 2001; Macdonald et al., 2002; Hammershøj et al., 2005; Bonesi, Palazon, 2007; Кораблёв М. и др., 2013].

В Тверской области американская норка впервые появилась в 1948 г. в результате выпуска 60 зверьков в Вышневолоцком районе [Павлов и др., 1973]. На севере и востоке области сформировались популяции из потомства преднамеренно интродуцированных норок, в других частях региона – в результате побегов норки из звероводческих ферм. В соседних регионах выпуски американской норки не осуществляли, и её появление объясняется не столько расселением зверьков из мест преднамеренной интродукции, сколько дисперсией сбежавших из звероводческих ферм животных и их потомства [Кораблёв М. и др., 2012]. В северные районы Псковской области американская норка проникла в результате расселения из Ленинградской области, где она натурализовалась в результате непреднамеренной интродукции, кроме того, в формировании населения норок региона участвовали зверьки, сбежавшие из звероводческих ферм, расположенных в Псковском районе, а также Боровичском и Солецком районах Новгородской области [Туманов, 2009].

В генетическом отношении американскую норку изучали как в пределах естественного ареала [Belliveau et al., 1999; Stevens et al., 2005; Kidd, 2008; Harding, Smith, 2009], так и в некоторых местах интродукции [Lecis et al., 2008; Michalska-Parda et al., 2009; Zalewski et al., 2009, 2010; Bifulchi et al., 2010; Shimatani et al., 2010]. Исследования полиморфизма митохондриальной ДНК вида пока носят единичный характер [Zalewski et al., 2011]. В России подобные исследования до настоящего времени не проводились.

Цель работы – на основании изучения полиморфизма гипервариабельного участка контрольного региона мтДНК американской норки различного происхождения, населяющей территорию Каспийско-Балтийского водораздела, и сравнительного анализа фрагментов ДНК изученных животных с гомологичными участками мтДНК норок из других частей аре-

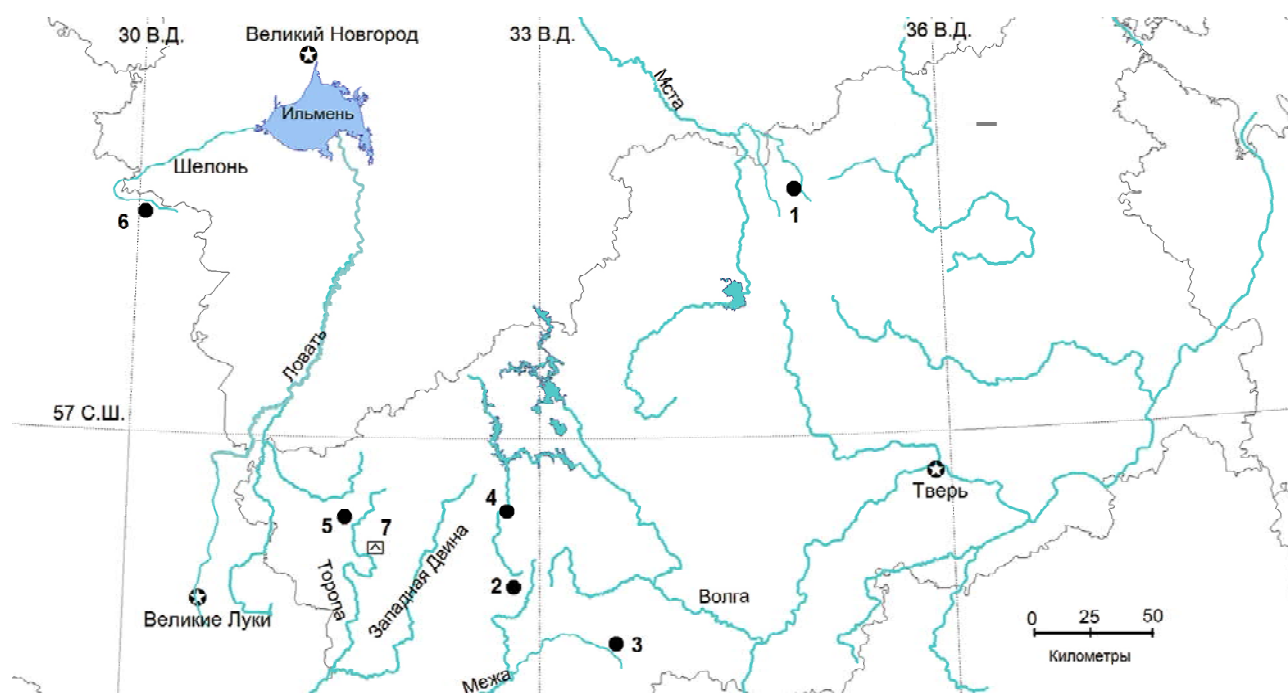
ала дать филогеографическую характеристику инвазионного вида в изученной части ареала.

### Материал и методы

Исходным материалом для работы послужили образцы тканей (в основном фрагменты сухих шкурок) от 108 особей американской норки. После выделения ДНК, проведения полимеразной цепной реакции, очистки ПЦР-продукта и секвенирования доступными для дальнейшего анализа были 48 (выделены из 41 фрагмента сухих шкурок, 7 – свежая мышечная ткань, сохранявшаяся в 95%-м этаноле) хорошо расшифрованных последовательностей, что позволило минимизировать вероятность технических ошибок. Животные были добыты в период с 2001 по 2013 г. в 5 административных районах Тверской области и в 1 районе Псковской области в результате легальной охоты. Кроме того, изучена выборка доместичированных норок, содержащихся на Знаменской звероферме, которая расположена в Торопецком районе на западе Тверской области (рис. 1). На ферме содержатся американские норки трёх пород: стандартной окраски, серо-голубые и сапфир, в изученной нами выборке содержатся стандартные и серо-голубые норки. По данным Государственного мониторинга охотничьих ресурсов в период сбора материала численность норки на территории Тверской области оценивалась в 10.4–11.4 тыс. особей и проявляла тенденцию к росту. В Псковской области обитало 7.9 тыс. особей, численность также характеризовалась положительной динамикой (данные уполномоченных региональных органов Росприроднадзора).

Расстояние между пунктами сбора материала составляло от 20 до 300 км.

В качестве маркера молекулярно-генетической изменчивости выбраны фрагменты митохондриальной (мт) ДНК, используемые в филогеографических исследованиях позвоночных [Холодова, 2009]. Эти участки генома получили широкое распространение при изучении генетической изменчивости млекопитающих на популяционном, видовом и межвидовом уровнях [Банникова, 2004; и др.]. Отли-



**Рис. 1.** Места сбора материала. Номерами обозначены пункты сбора в: 1 – Удомельском районе (n=7), 2 – Нелидовском районе (n=11), 3 – Оленинском районе (n=10), 4 – Пеновском районе (n=4), 5 – Торопецком районе (n=3), 6 – Дновском районе (n=3), 7 – Знаменской звероферме (n=10).

чительные признаки мтДНК – неменделевское наследование (исключительно по материнской линии), быстрое накопление мутаций и отсутствие рекомбинаций. Структурно в состав мтДНК входит D-петля, или контрольный регион, который представляет собой некодирующий участок ДНК, отвечающий за инициацию репликаций [Льюин, 1987]. Этот участок генома относительно быстро накапливает мутации и отражает дивергенцию материнских линий, что делает его удобным маркером в исследованиях генетической изменчивости млекопитающих на популяционном, видовом и межвидовом уровнях. Для сравнительного анализа использовали 31 фрагмент гомологичных участков мтДНК американской норки, депонированных в Генбанке (JF430903–JF430933 [Zalewski et al., 2011]).

Тотальную ДНК из тканей выделяли сорбентным методом с использованием набора 0206 Литех (ООО Научно-производственная фирма ЛИТЕХ, Москва, Россия).

Для амплификации выбранного фрагмента применяли два праймера, дизайн которых предложен в работе [Hundertmark et al., 2002]: пря-

мой – LGL283 (L15693, 5'–TACACTG GTCTTGTA AAC–3') и обратный – ISM015 (H00068, 5'–ATGGCCCTGTAGAAAGAAC–3').

Использовали следующий режим работы амплификатора: 1. Предварительная денатурация – 94 °C – 3 мин; 2. Денатурация-отжиг-элонгация (94 °C – 45 с, 50 °C – 50 с, 72 °C – 1 мин) Ч 30 циклов; 3. Заключительная элонгация – 72 °C – 10 мин; 4. Охлаждение реакционной смеси – 4 °C – 3 мин.

Продукт амплификации очищали с помощью осаждающего раствора ацетата натрия в этаноле и последующей промывки 70%-м этиловым спиртом.

Определение нуклеотидных последовательностей выполняли на автоматическом анализаторе ABI 3500 с применением набора реагентов BigDye Terminator v.3.1. (Applied Biosystems) с прямым и обратным праймерами.

Полученные последовательности выравнивали с помощью программы BioEdit 7.0.9 [Hall, 1999]. Филогенетические отношения между гаплотипами оценены на основе дендрограмм, построенных по методу ближайшего связывания (NJ) с использованием двухпараметричес-

кой модели Кимуры (K2P) в программе MEGA 6 [Tamura et al., 2013]. Статистическую достоверность узлов дендрограммы оценивали на основе бутстрэп-поддержки (1000 реплик). Построение медианных сетевых деревьев выполнено в программе Network 4.6.1.3 [Bandelt et al., 1999]. Оценка показателей гаплотипического ( $H$ ) и нуклеотидного ( $p$ ) разнообразия, а также значений  $F_{ST}$  (рассчитанных на основании парных различий между последовательностями) между выборками произведена в программе Arlequin v. 3.5 [Excoffier, 2005]. Оценка «изоляции расстоянием» в исследованных выборках диких американских норок проведена путём сопоставления парных генетических дистанций, выраженных в  $F_{ST}/(1-F_{ST})$ , к логарифму географического расстояния между выборками. Оценка статистической значимости корреляции матриц осуществлена с применением теста Мантеля (1000 итераций) в программе IBD [Bohonak, 2002]. Для оформления картографического материала использовали программы MapInfo и MS Excel.

Полученные нуклеотидные последовательности депонированы в Базе данных Генбанк с указанием района происхождения под номерами KT355782–KT355794.

### Результаты

Получен и использован для анализа участок контрольного региона мтДНК длиной 369 п.н. Соотношение нуклеотидов в нём составило: аденин – 27.2%, гуанин – 14.6%, цитозин – 28.1%, тимин – 30.2%. Амплифицированный фрагмент содержал 16 переменных позиций, среди них 10 транзиций, 2 трансверсии и 4 делеции. Обнаружено 13 гаплотипов, различия между которыми варьировали от 1 до 10 нуклеотидов (0.27%–2.71%). Среди выявленных гаплотипов шесть ранее не описаны и не представлены в базе данных Генбанк, семь – общие с гаплотипами интродуцированной в Польшу американской норки (CBX1: JF430903; CBX3: JF 430909; 2134: JF430908; 1999: JF430915; 1228: JF430922; 21: JF430924; 1861: JF430933 [Zalewski et al., 2011]). Среднее число парных различий между гаплотипами  $3.44 \pm 1.79$ . Значения нуклеотидного  $p$  и

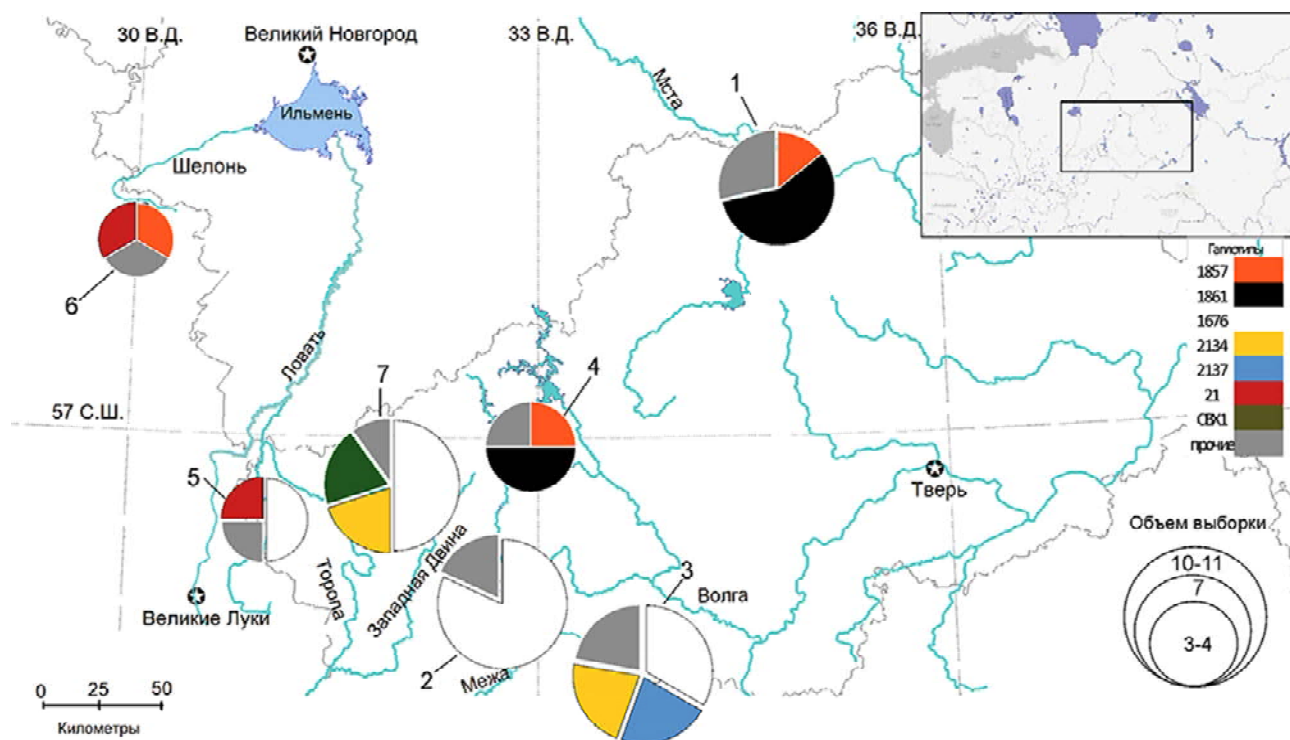
гаплотипического  $H$  разнообразия для диких ( $n=38$ ) и domestцированных ( $n=10$ ) американских норок составили  $p = 0.0098 \pm 0.0056$ ;  $H = 0.82 \pm 0.05$  и  $p = 0.0074 \pm 0.0048$ ;  $H = 0.73 \pm 0.12$ , соответственно.

Преобладающий гаплотип (1676) объединял около 40% особей и был распространён среди как диких, так и domestцированных животных. В выборке диких американских норок выявлено 11 гаплотипов, два из которых общие с животными зверофермы. У последних выявлено 4 гаплотипа, среди них два (CBX1 и CBX3) оказались уникальными для данной выборки. В географически разобшённых выборках диких норок гаплотипы распределились неравномерно. Так, наиболее часто встречающийся гаплотип 1676 был обнаружен только у животных Нелидовского, Оленинского и Торопецкого районов Тверской области, а также у норок звероводческой фермы. Пять гаплотипов оказались уникальными и относились к оленинской (1652 и 2035), пеновской (1999), удомельской (1228) и дновской (10) выборкам (рис. 2 и 3).

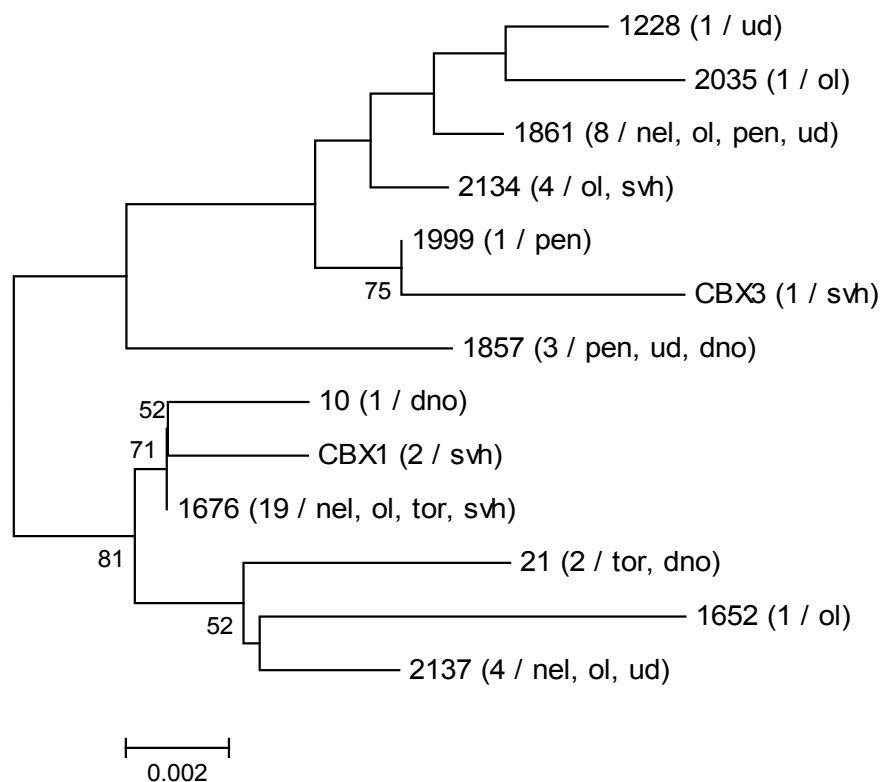
Для выяснения связи популяционной генетической структуры с географическим распределением особей было проведено попарное сравнение выборок на основе критерия  $F_{ST}$ . Достоверные различия были выявлены в пяти парах сравнений (табл. 1), в то время как различия между дикими и domestцированными норками в целом недостоверны.

Несмотря на достоверные различия некоторых выборок американской норки по значениям  $F_{ST}$ , специально проведённый анализ указывает на отсутствие статистически значимой корреляции между географической дистанцией и генетической дифференциацией населения вида в природе. Значения теста Мантеля как для натуральных, так и логарифмированных данных матриц (табл. 1) варьировали:  $r = -0.02 \dots -0.13$ ,  $Z = 593.8 \dots -27.6$ , при  $p > 0.5$ .

Дендрограмма филогенетических отношений, полученных нами гаплотипов, демонстрирует сравнительно большую разобшённость отдельных последовательностей изучаемого фрагмента ДНК. Шесть гаплотипов формируют генетический кластер со сравнительно высокой бутстрэп-поддержкой (81) (рис. 3).



**Рис. 2.** Пространственное распределение гаплотипов в исследованных выборках американской норки. Номера выборок соответствуют таковым на рис. 1.



**Рис. 3.** Дендрограмма филогенетических отношений гаплотипов контрольного региона мтДНК американской норки Тверской и Псковской областей. В скобках указано число образцов с данным гаплотипом и места его обнаружения: nel – Нелидовский, ol – Оленинский, pen – Пеновский, tor – Торопецкий, ud – Удомельский районы Тверской области, dno – Дновский район Псковской области, svh – звероводческая ферма.

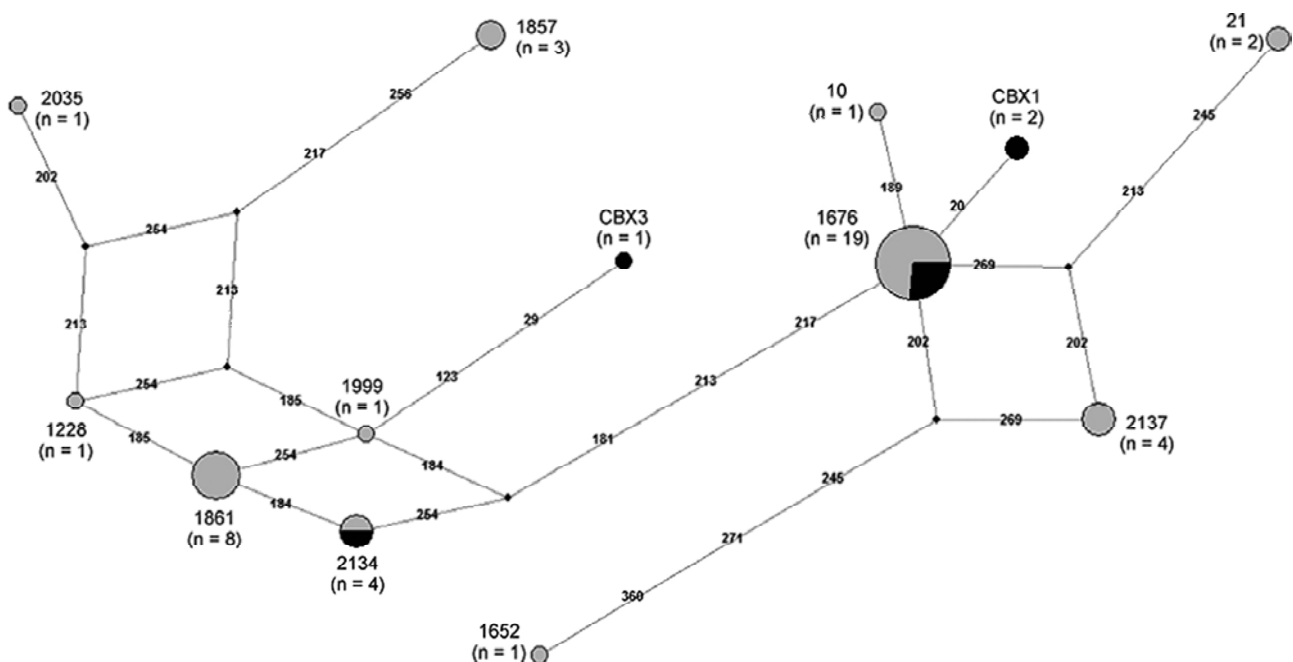
**Таблица 1.** Сравнение выборок американской норки на основе критерия  $F_{ST}$ . Над диагональю – значения  $F_{ST}$ . Под диагональю – географическая дистанция между выборками, км. По диагонали – число особей в каждой выборке. Выделены пары достоверно различающихся выборок, \* уровень значимости различий  $p \leq 0.05$   
\*\*  $p \leq 0.005$

Выборка	Нелидово	Оленино	Пено	Торопец	Удомля	Дно	Зв. хоз-во
Нелидово	11	0.08	<b>0.61**</b>	0.02	<b>0.52**</b>	0.13	0.02
Оленино	60	10	0.21	0.01	0.16	0.02	0.01
Пено	<b>60</b>	100	4	0.52	0.18	0.23	<b>0.36*</b>
Торопец	80	140	80	3	<b>0.42*</b>	0.22	0.02
Удомля	<b>240</b>	230	190	<b>270</b>	7	0.23	<b>0.31*</b>
Дно	220	280	180	150	300	3	0.03
Зв. хоз-во	60	120	<b>70</b>	20	<b>250</b>	170	10

Заметно, что топология распределения гаплотипов в географическом пространстве (рис. 2) и на дендрограмме (рис. 3) не проявляет согласованности с пунктами обитания особей, несущих данные гаплотипы. Вместе с тем, обращает на себя внимание тот факт, что наиболее многочисленный гаплотип 1676 помимо domesticированных норк встречается только в трёх географически не столь удалён-

ных от Знаменской зверофермы местах сбора материала – Нелидовском, Оленинском и Торопецком районах. Отмеченная генетическая структура населения вида изучаемого региона хорошо прослеживается и на медианной сети гаплотипов (рис. 4).

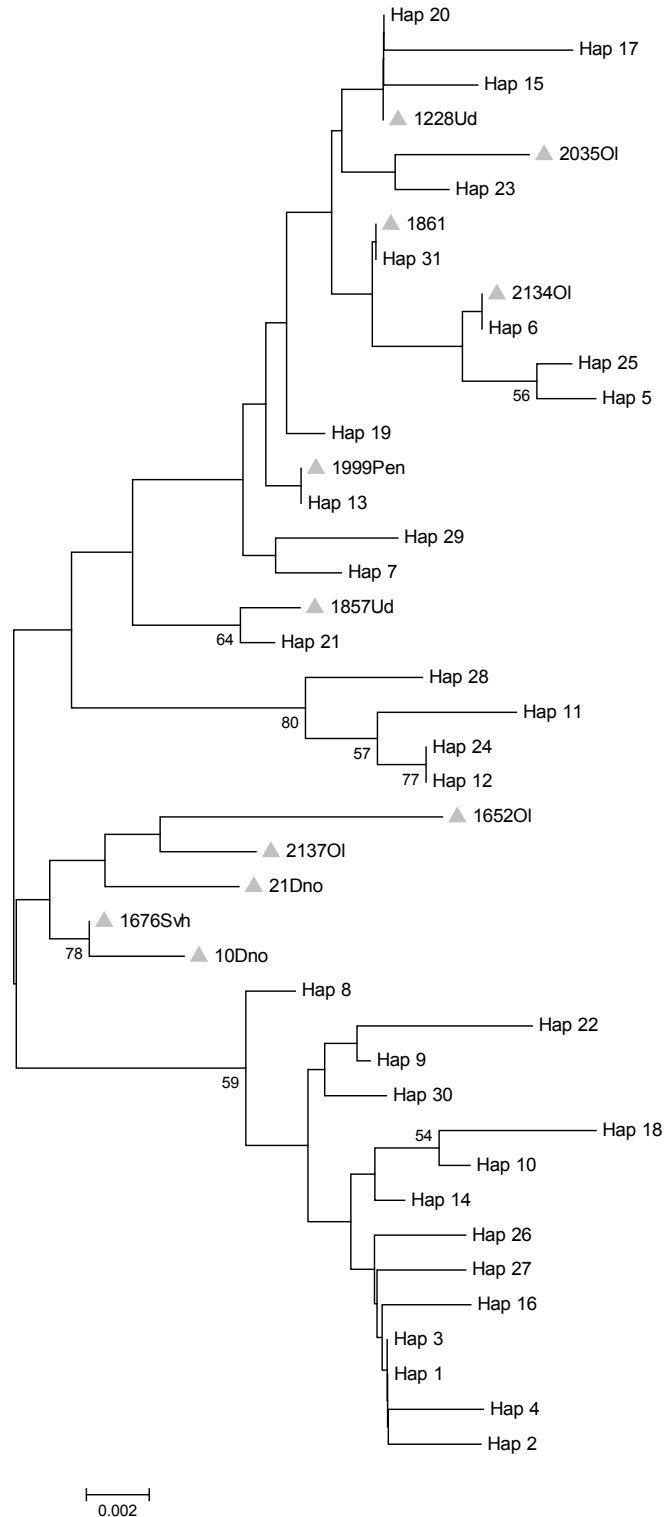
На основании анализа полученных гаплотипов и гомологичных последовательностей из Генбанка, построена филогенетическая денд-



**Рис. 4.** Медианная сеть гаплотипов контрольного региона мтДНК американской норки Каспийско-Балтийского водораздела. Серый цвет – дикие норки, чёрный цвет – domesticированные норки.

рограмма, отражающая взаимосвязь генетической структуры населения вида в центре Европейской части России и в Восточной Европе (рис. 5).

Последовательности изученного фрагмента мтДНК норки из Центральной России в совокупности с гаплотипами из Польши на филогенетическом дереве формируют слабо диф-



**Рис. 5.** Дендрограмма филогенетических отношений гаплотипов контрольного региона мтДНК американской норки из области Каспийско-Балтийского водораздела и Польши (336 п.н.). Гаплотипы, полученные нами, помечены серым треугольником.

ференцированную структуру. С относительно высокой поддержкой бутстрэпа (80) выделяется лишь кластер из четырёх гаплотипов, выявленных среди польских животных. Залевский с соавторами относят эти гаплотипы к одной из двух существующих, по их предположению, гаплогрупп в польской популяции норки [Zalewski et al., 2011]. В остальном, не прослеживается статистически подтверждённой филогенетической и филогеографической структурированности интродуцированного вида по изученному маркеру. Гаплотипы норки из Тверской и Псковской областей и из Польши по отношению друг к другу не образуют обособленных генетических групп.

### Обсуждение

Сравнение показателей полиморфизма диких популяций американской норки, населяющих Каспийско-Балтийский водораздел и территорию Польши, позволяет отметить практически полное соответствие нуклеотидного и гаплотипического разнообразия ( $p = 0.0094$ ,  $H = 0.82$  в Польше;  $p = 0.0098$ ,  $H = 0.82$  наши данные). Нами обнаружено, что нуклеотидное и гаплотипическое разнообразие domesticированных норк ниже, чем диких ( $p = 0.0074$ ,  $H = 0.73$ ), сходное наблюдали и в Польше ( $p = 0.0064$  и  $H = 0.711$ ). Как и мы, польские исследователи отмечают отсутствие достоверных статистических различий полиморфизма мтДНК одичавших и domesticированных норк, но обнаруживают большее количество гаплотипов у содержащихся на звероферме животных (21 гаплотип против 19 в диких популяциях вида) [Zalewski et al., 2011]. Меньшие значения и пределы изменчивости гаплотипического и нуклеотидного разнообра-

зия domesticированных норк можно объяснить проводимой селекцией, что подразумевает константность породы. Также можно предполагать эффект генетического дрейфа, оказывающий влияние на полиморфизм при смене поколений животных на зверофермах. Генетический полиморфизм в диких популяциях норки подвержен влиянию иных механизмов филогенетического масштаба, в основе которых лежат внутривидовые процессы, сопровождавшие формирование вида как в пределах нативного ареала, так и в местах интродукции.

Для объективной оценки генетического разнообразия используемого нами фрагмента ДНК американской норки Каспийско-Балтийского водораздела приведём сравнительный анализ с аборигенными видами кунных по тому же генетическому маркеру на территории этого же географического региона (табл. 2).

По сравнению с видами, исторически населяющими данную местность, американская норка характеризуется самым высоким нуклеотидным разнообразием, практически равным своему экологическому аналогу – европейской норке. Гаплотипическое разнообразие интродуцированного вида ниже, чем у европейской норки и куницы, но выше, чем у лесного хоря, который на фоне остальных представителей семейства отличается наиболее низким полиморфизмом.

В процессе интродукции из-за влияния эффекта основателя и «бутылочного горлышка» – стадии низкой численности, можно предполагать существенное снижение генетического полиморфизма. Действительно, в интродуцированных популяциях ондатры *Ondatra zibethicus* отмечали практически полное отсут-

**Таблица 2.** Значения полиморфизма американской норки в ряду аборигенных видов кунных рассматриваемой географической области

Вид / длина фрагмента мтДНК, п.н.	Нуклеотидное разнообразие ( $\pi$ )	Гаплотипическое разнообразие ( $H$ )	Источник
<i>Mustela lutreola</i> / 526	0.0092±0.0055	0.95±0.054	Кораблёв М. и др., 2013
<i>Mustela putorius</i> / 465	0.0026±0.0019	0.74±0.052	Кораблёв М. и др., 2015
<i>Martes martes</i> / 487	0.0069±0.0041	0.90±0.039	Кораблёв М. и др., 2016
<i>Neovison vison</i> / 369	0.0093 ± 0.0054	0.81 ± 0.05	Настоящее исследование



стве вариабельности наиболее полиморфных локусов [Zachos et al., 2007], в современных автохтонных и реинтродуцированных популяциях евроазиатского бобра *Castor fiber* при сравнении их с позднеголоценовыми субфосильными останками отмечали утрату около 25% уникальных гаплотипов [Horn et al., 2009]. В то же время, один из распространённых в Европе интродуцированных хищников – енотовидная собака *Nyctereutes procyonoides* – отличается высоким нуклеотидным и гаплотипическим разнообразием [Pitra et al., 2010]. Данные, полученные нами для енотовидной собаки Тверской и юга Вологодской областей (599 п.н. D-петля) составили  $p = 0.015 \pm 0.0077$ ;  $H = 0.95 \pm 0.02$  [Кораблёв Н. и др., 2011]. Высокие показатели нуклеотидного и гаплотипического разнообразия енотовидной собаки мы связываем со множественными интродукциями и стремительным ростом численности инвазионных популяций вскоре после выпуска животных в природу. Высокое нуклеотидное и гаплотипическое разнообразие американской норки также может быть объяснено множественными интродукциями на протяжении освоения видом инвазионного ареала и быстрым ростом численности. Полученные данные позволяют предполагать большой эффективный размер популяции, населяющей Каспийско-Балтийский водораздел.

Генетическое разнообразие изученных выборок американской норки относительно ниже её эпигенетического разнообразия, оцениваемого на основе неметрических признаков черепа и зубной системы [Кораблёв М. и др., 2012; Кораблёв Н. и др., 2016]. Залевский и соавторы [Zalewski et al., 2011], анализируя аналогичный используемому нами участок мтДНК, отмечают высокое генетическое разнообразие диких и доместичированных норок, несмотря на потенциальные факторы сокращения гетерозиготности (эффект основателя и «бутылочное горлышко»). При этом авторы формулируют две комплементарные причины: 1) большое количество основателей, колонизировавших территорию; 2) выпуск особей из различных первичных популяций и последующие популяционные процессы – заселение

территории, дальнейшее их объединение – панмиксия и формирование сложно структурированной метапопуляции.

Дискуссионный момент в изучении интродуцированных популяций американской норки – их филогеографическая структура. Предположение польскими исследователями существования в интродуцированных популяциях двух гаплогрупп [Zalewski et al., 2011] не находит полного подтверждения в нашем исследовании. Вместе с тем, обособление на филограмме генетического кластера с относительно высокой статистической поддержкой (рис. 3) перекликается с результатами, полученными польскими авторами. Однако значение взвешенной межгрупповой дистанции (net distance) между обсуждаемым кластером и остальными гаплотипами, равное  $0.70 \pm 0.30\%$ , не даёт оснований различать обособленные филогенетические группы в популяции вида на изучаемой территории.

Поскольку мы не располагаем данными о характере изменчивости мтДНК норки в Северной Америке, судить о подвидовой дифференциации можно по изменчивости микросателлитных локусов ядерной ДНК [Belliveau et al., 1999; Stevens et al., 2005; Kidd, 2008] и фенотипическому полиморфизму животных [Larivière, 1999]. Исследования, проведённые в различных провинциях центра и востока Канады, показали, что характер генетического разнообразия указывает на выраженную пространственную подразделённость популяций, и в пределах Неарктики отчётливо проявляется морфологическая изменчивость животных, имеющая адаптивный характер к природно-климатическим условиям, формирующим контрастные различия на севере и юге естественного ареала.

Большинство исследований микросателлитных локусов ядерной ДНК американской норки указывает на генетическую подразделённость интродуцированных популяций. На сопоставимом географическом пространстве обнаруживали от двух кластеров в Польше [Michalska-Prada et al., 2009] до четырёх – в Испании [Lecis et al., 2008] и Японии [Shimatani et al., 2010]. Причинами наблюдаемой дифференциации исследователи полага-

ют смешение автохтонных подвидов, которые продолжают сохранять некоторую генетическую самостоятельность внутри domesticiрованных пород норок, а также факторы естественной среды, которые привели к формированию дивергентных генетических линий в донорских популяциях нативного ареала.

Тенденция популяционного генетического полиморфизма в соответствии с моделью «изоляция расстоянием» [Wright, 1943] имеет неоднозначный характер, и большинство исследователей проявление данного эффекта не отмечали [Stevens et al., 2005; Lecis et al., 2008, Shimatani et al., 2010; Zalewski et al., 2011; наши данные], в то время как в отдельных популяциях Непарктики [Belliveau et al., 1999; Kidd, 2008] и местах интродукции он присутствует [Zalewski et al., 2009; Bifulchi et al., 2010]. Минимальное расстояние, на котором проявлялась генетическая подразделённость популяций американской норки в Шотландии при оценке полиморфизма микросателлитных локусов – 5 км [Zalewski et al., 2009], но была отмечена высокая миграционная активность животных, даже при отсутствии водоёмов. В то же время, изучение генетической структуры вида по четырём полиморфным микросателлитным локусам на юго-востоке США (Арканзас) не обнаружило зависимости географического расстояния между точками сбора и их генетическими различиями в пределах 100 км вследствие существенного потока генов в панмиксной популяции, вероятно, из-за того, что животные активно перемещались между бассейнами разных водоёмов [Stevens et al., 2005].

Молекулярно-генетическая изменчивость американской норки Каспийско-Балтийского водораздела согласуется с морфологической в том, что различия найдены между выборками, географически представляющими северо-восток (Удомельский район), и юго-запад области (Торопецкий; Пеновский и Нелидовский районы). Население этих двух частей области формировалось по-разному: за счёт преднамеренной интродукции (северо-восточная часть) и норки, сбегавших из звероферм (юго-западная часть). Репродуктивные контакты между ними, вероятно, в силу характера гидрографи-

ческой сети, происходили на юго-западе области в районе Центрально-Лесного заповедника [Кораблёв М. и др., 2012]. Поэтому полагаем, что даже на относительно небольшой по площади территории население интродуцированного вида структурировано, что проявляется при изучении отдельных морфологических и молекулярно-генетических маркеров.

Следует отметить, что некоторое противоречие в пространственной структуре популяций американской норки определяется и временем начала инвазии, и скоростью расселения интродуцента. Этим, возможно, объясняется отсутствие корреляции между генетической изменчивостью и расстоянием между популяциями американской норки, что отмечается в Европе и на Японских островах, хотя, как мы установили, при использовании размерных и неметрических морфологических признаков эффект изменчивости, обусловленный расстоянием, в популяциях присутствует.

Отдельно необходимо коснуться генетических различий диких и domesticiрованных норок. При использовании микросателлитов как маркеров популяционного полиморфизма, очевидные различия между дикими и domesticiрованными американскими норками, включая отдельные селекционные линии вида, обнаружены [Belliveau et al., 1999; Kidd, 2008; Zalewski et al., 2010]. Фрагменты мтДНК диких и domesticiрованных животных достоверно не различаются [Zalewski et al., 2011, наши данные]. Таким образом, анализ результатов изучения американской норки с использованием различных маркеров генетической изменчивости, представленных ядерным и митохондриальным геномом, показал, что структура современных интродуцированных популяций лучше выражена на уровне полиморфизма микросателлитных локусов.

Анализ факторов филогеографической структуры популяций в местах естественного и сформированного в результате интродукций ареала американской норки указывает на их различную природу. В Северной Америке генетическая подразделённость диких популяций, в первую очередь, вызвана длительной филогенетической историей, в процессе кото-

рой формировалась сложная метапопуляционная структура населения вида [Stevens et al., 2005]. Изменчивость групп особей в этом случае объясняется адаптацией к природно-климатическим условиям, направлениями естественного отбора и географической изоляцией [Harding, Smith, 2009]. Во-вторых, присутствует и фактор непреднамеренной интродукции из-за побегов животных со звероферм [Belliveau et al., 1999; Kidd, 2008]. Изменчивость популяций американской норки в Евразии определяется первоначальным генетическим пулом интродуцентов, представленных различными подвидами, затем вовлечённых в селекцию domestцированных американских норок [Dunstone, 1993]. Общим фактором, влияющим на генетическую изменчивость диких популяций двух континентов, следует признать систематический приток животных со звероферм, которые пополняют природные группировки вида. Результативность таких репродуктивных контактов в природе, по оценкам польских специалистов, составляет от 12% [Michalska-Parda et al., 2009] до 17% и положительно коррелирует с поголовьем животных на зверофермах [Zalewski et al., 2010]. Важным следствием систематической утечки domestцированных норок в дикую природу может быть сокращение численности диких популяций вида из-за гибридизации диких и domestцированных форм с последующей утратой важных адаптивных качеств диких норок (гибридный дисгенез и, как следствие, аутбредная депрессия) [Kidd, 2008; Кораблёв М. и др., 2012] и заражения животных диких популяций инфекциями из ферм, например, алеутской болезни норок. Специальные исследования образцов тканей американской и европейской норок, хоря и выдры из различных районов Тверской области выявили регулярно встречающихся инфицированных алеутской болезнью особей [Manas et al., 2002].

### Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Центрально-Лесного заповедника и Великолукской сельскохозяйственной академии. Определение нуклеотидной последовательно-

сти фрагментов генома выполнено в Кабинете методов молекулярной диагностики Института проблем экологии и эволюции им А.Н. Северцова РАН. Авторы выражают благодарность рецензентам за существенную работу по улучшению настоящей статьи.

### Литература

- Банникова А.А. Молекулярные маркеры и современная филогенетика млекопитающих // Журнал общей биологии. 2004. Т. 65. № 4. С. 278–305.
- Данилов П.И., Туманов И.Л. Куны Северо-Запада СССР. Ленинград: Наука, 1976. 256 с.
- Кораблёв М.П., Кораблёв Н.П., Кораблёв П.Н. Морфогенетический анализ популяций американской норки (*Neovison vison*) Каспийско-Балтийского водораздела // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 4. С. 36–56. (Перевод: Korablev M.P., Korablev N.P., Korablev P.N. Morphogenetic Analysis of American Mink (*Neovison vison*) Populations from the Caspian-Baltic Watershed // Russian Journal of Biological Invasions. 2013. Vol. 4. No. 1. P. 24–38).
- Кораблёв М.П., Кораблёв П.Н., Кораблёв Н.П., Туманов И.Л. Характеристика полиморфизма исчезающей популяции европейской норки (*Mustela lutreola*, Carnivora, Mustelidae) в районе Центрально-Лесного заповедника // Зоологический журнал. 2013. Т. 92. № 8. С. 1259–1268.
- Кораблёв М.П., Кораблёв П.Н., Кораблёв Н.П., Туманов И.Л. Внутрипопуляционный полиморфизм лесного хоря (*Mustela putorius*, Carnivora, Mustelidae) // Зоологический журнал. 2015. Т. 94. № 5. С. 580–592.
- Кораблёв М.П., Кораблёв Н.П., Кораблёв П.Н., Туманов И.Л. Внутрипопуляционный полиморфизм лесной куницы *Martes martes* (Carnivora, Mustelidae) Тверской области // Зоологический журнал. 2016. Т. 95. № 1. С. 80–93.
- Кораблёв Н.П., Кораблёв М.П., Рожнов В.В., Кораблёв П.Н. Полиморфизм контрольного региона митохондриальной ДНК енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides* Gray, 1834), интродуцированной в бассейне Верхней Волги // Генетика. 2011. Т. 47. № 10. С. 1378–1385.
- Кораблёв Н.П., Кораблёв М.П., Кораблёв П.Н., Туманов И.Л. Факторы морфологического разнообразия краниометрических признаков американской норки (*Neovison vison*) // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 4. С. 30–54. (Перевод: Korablev N.P., Korablev M.P., Korablev P.N., Tumanov I.L. The Factors of Morphological Variation in Craniometrical Traits of the American Mink (*Neovison vison*) // Russian Journal of Biological Invasions. 2015. Vol. 6. No. 1. P. 21–36).
- Кораблёв Н.П., Кораблёв М.П., Кораблёв П.Н., Туманов И.Л. Эпигенетическая изменчивость американской норки *Neovison vison* Восточной Европы: поиск

- факторов полиморфизма // Экология. 2016. № 3. С. 221–228. (Перевод: Korablev N.P., Korablev M.P., Korablev P.N., Tumanov I.L. Epigenetic Variation in the American Mink, *Neovison vison*, from Eastern Europe: A Search for Factors of Polymorphism // Russian Journal of Ecology. 2016. Vol. 47. No. 3. P. 289–295).
- Льюин Б. Гены / Пер. с англ. М.: Мир. 1987. 544 с.
- Павлов М.П., Корсакова И.Б., Тимофеев В.В., Сафонов В.Г. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Киров, 1973. Ч. 1. 536 с.
- Туманов И.Л. Редкие хищные млекопитающие России (мелкие и средние виды). СПб.: ООО «Бранко», 2009. 448 с.
- Хляп Л.А., Варшавский А.А., Бобров В.В. Разнообразие чужеродных видов млекопитающих в различных регионах России // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 3. С. 79–88. (Перевод: Khlyar L.A., Warshavsky A.A., Bobrov V.V. Diversity of Alien Mammal Species in Different Regions of Russia // Russian Journal of Biological Invasions. 2011. Vol. 2, No. 4. P. 293–299. DOI: 10.1134/S2075111711040059).
- Холодова М.В. Сравнительная филогеография: молекулярные методы, экологическое осмысление // Молекулярная биология. 2009. Т. 43. № 5. С. 910–917.
- Чашухин В.А. Норка американская. М.: Т-во научных изданий КМК, 2009. 103 с.
- Bandelt H.J., Forster P., Rohl A. Median-Joining Networks for inferring Intra specific Phylogenies // Molecular Biology and Evolution. 1999. Vol. 16. № 1. P. 37–48.
- Belliveau A.M., Farid A., O'Connell M., Wright J.M. Assessment of genetic variability in captive and wild American mink (*Mustela vison*) using microsatellite markers // Canadian Journal of Animal Science. 1999. Vol. 79. № 1. P. 7–16.
- Bifolchi A., Picard D., Lemaire C., et al. Evidence of admixture between differentiated genetic pools at a regional scale in an invasive carnivore // Conservation Genetics. 2010. № 11. P. 1–9.
- Bohonak A.J. IBD (Isolation By Distance): a program for analyses of isolation by distance // Journal of Heredity. 2002. Vol. 93. P. 153–154.
- Bonesi L., Palazon S. The American mink in Europe: Status, impacts, and control // Biological Conservation. 2007. Vol. 134. P. 470–483.
- Dunstone N. The mink. T & A D Poyser Natural History, London, 1993. 232 p.
- Excoffier L., Laval G., Schneider S. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. Evolutionary Bioinformatics Online. 2005. Vol. 1. P. 47–50.
- Hall T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // Nucl. Acids Symp. Ser. 1999. Vol. 41. P. 95–98.
- Hammershøj M., Pertoldi C., Asferg T., et al. Danish free-ranging mink populations consist mainly of farm animals: evidence from microsatellite and stable isotope analyses // Journal for Nature Conservation. 2005. Vol. 13. P. 267–274.
- Harding L.E., Smith F.A. Mustela or Vison? Evidence for the taxonomic status of the American mink and a distinct biogeographic radiation of American weasels // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2009. Vol. 52. P. 632–642.
- Horn S., Benecke N., Hufthammer A.K., Schouwenburg C., Toskan B., Hofreiter M. DNA from thousands of years ago: insights into the genetic history of the Eurasian beaver (*Castor fiber*) // Abstracts of 5th International beaver symposium. Dubingiai, Lithuania; Kaunas: Vitautas Magnus University, 2009. P. 40.
- Hundertmark K.J., Shields G.F., Udina I.G., et al. Mitochondrial phylogeography of moose (*Alces alces*): late Pleistocene divergence and population expansion // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2002. Vol. 22. P. 375–387.
- Kidd A.G. Mink gone wild: hybridization between escaped farm and wild American mink (*Neovison vison*) in a natural context. Thesis in the Masters of Science (M.Sc.) in Biology. Laurentian University Sudbury, Ontario, Canada, 2008. 68 p.
- Larivière S. *Mustela vison* // Mammalian Species. 1999. Vol. 608. P. 1–9.
- Lecis R., Ferrando A., Ruiz-Olmo J., et al. Population genetic structure and distribution of introduced American mink (*Mustela vison*) in Spain, based on microsatellite variation // Conservation Genetics. 2008. № 9. P. 1149–1161.
- Macdonald D.W., Sidorovich V.E., Anisomova E.I., et al. The impact of American mink *Mustela vison* and European mink *Mustela lutreola* on water voles *Arvicola terrestris* in Belarus // Ecography. 2002. Vol. 25. P. 295–302.
- Michalska-Parda A., Brzeziński M., Zalewski A., Kozakiewicz M. Genetic variability of feral and ranch American mink *Neovison vison* in Poland // Acta Theriologica. 2009. Vol. 54. P. 1–10.
- Manas S., Cena J.C., Palazon S., Ruiz-Olmo J., Katchanovsky V., Katchanovskaia P., Fournier P., Domingo M., Wolfenbarger J.B., Bloom M.E. Identification of Aleutian mink disease parvovirus infections in wild riparian mustelids // The European mink second workshop. 2002. Abstracts. Central-Forest Reserve. P. 61–62.
- Pitra C., Schwarz S., Fickel J. Going west – invasion genetics of the alien raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* in Europe // European Journal of Wildlife Research. 2010. Vol. 56. P. 117–129.
- Shackelford R.M. Origin of the American ranch-bred mink // American Fur Breeder. 1949. Vol. 22. P. 12–14.
- Shimatani Y., Fukue Y., Kishimoto R., Masuda R. Genetic Variation and Population Structure of the Feral American Mink (*Neovison vison*) in Nagano, Japan, Revealed by Microsatellite Analysis // Mammal Study. 2010. Vol. 35. № 1. P. 1–7.
- Sidorovich V., Macdonald D.W. Density dynamics and changes in habitat use by the European mink and other native mustelids in connection with the American mink expansion in Belarus // Netherlands Journal of Zoology. 2001. Vol. 51. P. 107–126.

- Stevens R-T., Kennedy M-L., Kelley V-R. Genetic structure of American mink (*Mustela vison*) populations // *The Southwestern Naturalist*. 2005. Vol. 50. № 3. P. 350–355.
- Tamura K., Stecher G., Peterson D., et al. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0 // *Molecular Biology and Evolution*. Advance Access publication October 16, 2013.
- Wright S. Isolation by distance // *Genetics*. 1943. Vol. 28. № 2. P. 114–138.
- Zachos F.E., Cirovic D., Rottgardt I., Seiffert B., Oeking S., Eckert I., Hartl G.B. Geographically large-scale genetic monomorphism in a highly successful introduced species: the case of the muskrat (*Ondatra zibethicus*) in Europe // *Mammalian Biology*. 2007. Vol. 72. P. 123–126.
- Zalewski A., Piertney S-B., Zalewska H., Lambin X. Landscape barriers reduce gene flow in an invasive carnivore: geographical and local genetic structure of American mink in Scotland // *Molecular Ecology*. 2009. Vol. 18. № 8. P. 1601–1615.
- Zalewski A., Michalska-Parda A., Bartoszewicz M., et al. Multiple introductions determine the genetic structure of an invasive species population: American mink *Neovison vison* in Poland // *Biological Conservation*. 2010. Vol. 143. P. 1355–1363.
- Zalewski A., Michalska-Parda A., Ratkiewicz M., et al. High mitochondrial DNA diversity of an introduced alien carnivore: comparison of feral and ranch American mink *Neovison vison* in Poland // *Diversity and Distributions. A Journal of Conservation Biogeography*. 2011. Vol. 17. № 4. P. 757–768.

## POLYMORPHISM OF THE AMERICAN MINK (*NEOVISON VISON* (SCHREBER, 1777)) POPULATIONS INHABITING THE CASPIAN-BALTIC WATERSHED INFERRED BY MEANS OF mtDNA D-LOOP

©2016 Korablev N.P.<sup>1,2\*</sup>, Korablev M.P.<sup>3,4</sup>, Korablev P.N.<sup>4</sup>, Volkov N.O.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Velikie Luki State Agricultural Academy, pr. Lenina 2, Velikie Luki, Pskov oblast

<sup>2</sup> Pskov State University, pl. Lenina, 2, Pskov

<sup>3</sup> Severtsov Institute of Ecology and Evolution, the Russian Academy of Sciences, Leninskii pr. 33, Moscow

<sup>4</sup> Central Forest State Nature Biosphere Reserve, Zapovednyi, Nelidovo district, Tver oblast

e-mail: \* [cranlab@gmail.com](mailto:cranlab@gmail.com)

Analysis of the fragment of mtDNA d-loop (369 bp, n=48) in wild and domestic American minks harvested in Caspian-Baltic watershed in the European part of Russia revealed relatively high genetic polymorphism degree for introducents. The values of haplotype and nucleotide polymorphism are correspondent to the level, which was found in populations of the species inhabiting Eastern Europe (Poland). The tendency of differentiation of haplogroups is noted on the background of weak geographical or breeding structure of populations. Observed patterns of polymorphism are probably connected with peculiarities of introduction history as well as with the pool of initial DNA set of ancestors introduced in Eurasia. Domesticated form of the American mink does not differ from wild populations of the species on the base of used DNA-marker. In wild populations of the species located at the short distance from mink's farm, haplotypes typical for domesticated minks were found.

**Key words:** *Neovison vison*, D-loop, mtDNA, European part of Russia, polymorphism.

УДК 574.5 (282.247.416.1)

# РАЗНООБРАЗИЕ, ДИНАМИКА РАСПРОСТРАНЕНИЯ И СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ БЕНТОСА САРАТОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2015 Курина Е.М.

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти  
e-mail: [ekaterina\\_kurina@mail.ru](mailto:ekaterina_kurina@mail.ru)

Поступила в редакцию 10.05.2015

На основании результатов исследований 2009–2012 гг. приведена межгодовая и сезонная динамика разнообразия и распространения чужеродных видов в донных сообществах Саратовского водохранилища. Представлена зависимость распространения чужеродных видов от факторов среды: содержания кислорода, ионного состава, температуры, pH и др. Показано, что наибольшей инвазионной активностью среди чужеродных видов на глубоководных участках водохранилища обладают моллюски *Dreissena rostriformis bugensis*, полихеты *Hypania invalida*, амфиподы *Dikerogammarus haemobaphes* и *Chaetogammarus warpachowskyi*, в прибрежной зоне – брюхоногие моллюски *Lithoglyphus naticoides*.

**Ключевые слова:** чужеродные виды, макрозообентос, Саратовское водохранилище, сезонная динамика, факторы среды, распространение.

## Введение

Во второй половине XX столетия вследствие климатических изменений и усиления антропогенного пресса резко ускорились процессы расселения видов из своего исторического ареала и проникновения их в новые регионы. В настоящее время в ряде иностранных публикаций чужеродные виды считаются второй по значению угрозой биоразнообразию (после разрушения мест обитания), одной из угроз естественным экосистемам, устойчивости биологических ресурсов и здоровью людей [Ruesink et al., 1995; Simberloff, 1996; Vitousek et al., 1997; Simberloff, Von Holle, 1999; Everett, 2000; Byers et al., 2002].

Любая интеграция нового вида в сообщество может повлечь за собой изменения в его структуре и функционировании, однако не всегда эти изменения заметны и могут быть выражены количественно, к тому же далеко не все чуже-

родные виды оказывают существенное влияние на функциональные параметры экосистем, поскольку всякая система имеет компенсаторные свойства. В ряде случаев происходит разделение ниш между видом-вселенцем и одним или несколькими нативными видами [Динамика..., 2012]. Даже если конкуренция значительна и заносный вид вытесняет, например, кого-то из представителей аборигенной фауны, он нередко занимает его место в пищевых цепях без особых последствий для экосистемы в целом [Гиляров, 1996; Миркин, Наумова, 2001]. Причём речь не идёт об исчезновении одного из автохтонных видов, а лишь о переходе его в разряд «малочисленных» или «редких». Наиболее сильное воздействие на экосистемы оказывают ключевые виды (например, моллюски рода *Dreissena*), виды, замыкающие трофические цепи, и виды-конкуренты аборигенов [Gollasch, Nehring, 2006].

### Материал и методы исследования

Отбор проб бентоса в Саратовском водохранилище производили на 23 станциях прибрежных и глубоководных участков (июнь 2009–2011 гг.) и в устьевых зонах притоков: рек Сок, Самара, Чапаевка, Чагра, Малый Иргиз. Для оценки сезонной динамики и изучения биологии массовых чужеродных видов проведены ежемесячные круглогодичные (2009–2011 гг.) и ежедекадные сборы бентоса (2012 г.) на станции в районе с. Мордово Саратовского вдхр.

Всего в Саратовском вдхр. собрано и обработано 228 количественных и качественных проб. Количественные пробы отбирали дночерпателем Экмана-Берджи с площадью захвата 250 см<sup>2</sup> и 400 см<sup>2</sup> по 2 подъёма на станции и дночерпателем ДАК-100 (100 см<sup>2</sup> x 8). Качественные пробы отбирали гидробиологическим скребком с длиной ножа 20 см и драгой с длиной ножа 40 см (размер ячеек 0.23 мм). Субстрат промывали через сито № 23 и фиксировали 4%-м раствором формальдегида. Моллюски фиксировались 70%-м этанолом. На каждой станции измеряли глубину, скорость течения, определяли тип биотопа, степень зарастания. Температуру воды, рН и содержание кислорода измеряли в поверхностном и придонном горизонтах воды. Сбор и обработка материала проведена с использованием стандартных гидробиологических методов [Жадин, 1960; Методика изучения..., 1975; Руководство по методам..., 1983; Руководство по гидробиологическому..., 1992; Баканов, 2000]. В состав кормового бентоса включены моллюски размером до 1.5 см, без учёта крупных унионид, вивипарид и дрейссенид [Жадин, 1960; Руководство по гидробиологическому..., 1992]. В настоящей работе за мелководную зону принимались участки водохранилища глубиной до 2 м [Буторин, 1986].

Для анализа структуры сообществ зообентоса определяли количество видов и таксонов более высокого ранга (включая чужеродные виды), частоту встречаемости, индекс видового разнообразия Шеннона-Уивера [Shannon, Weaver, 1949]; соотношение численности и биомассы отдельных таксонов, чужеродных и аборигенных видов. Гидрохимический анализ вы-

полнен аккредитованной лабораторией ООО «Центр мониторинга водной и геологической среды», г. Самара. При анализе влияния факторов среды был использован канонический анализ соответствий ССА [Goodall, 1954; Джонгман и др., 1999]. Статистическая обработка проведена с помощью программ Microsoft Excel 2007, PSPP 0.8.1. и Statgraphics plus 5.1.

**Район исследований.** Саратовское вдхр. образовано в 1967–1968 гг. регулированием стока р. Волги в районе г. Балаково и расположено между плотинами Куйбышевской и Саратовской ГЭС. Саратовское вдхр. относится к Нижней Волге; на севере граничит с Куйбышевским вдхр., на юге – с Волгоградским.

Водохранилище относится к долинно-руслевому типу [Волга..., 1978]. По облику и конфигурации зеркала водохранилища больше напоминает вяло текущую реку, чем водоём замедленного водообмена. Максимальные глубины водохранилища (30 м) отмечаются в нижней части водоёма, в бывшем русле р. Волга. За пределами этого участка Саратовское вдхр. представляет собой неглубокий, хорошо прогреваемый водоём. Преобладают глубины до 10 м, составляющие 71.9% площади (до 2 м – 21.1%, 2–5 м – 25.5%, 5–10 м – 25.3% площади водохранилища) [Сиденко, 1973]. Прибрежье верхнего и особенно среднего участков в основном занято зарослями высшей водной растительности, что создаёт предпосылки для массового развития чужеродных видов фитофильных ракообразных, биомасса которых на таких участках достигает 85% общей биомассы бентоса. Для Саратовского вдхр. характерна высокая проточность: среднегодовой коэффициент водообмена в 4.8 раза выше, чем в Куйбышевском и в 2.7 раза выше, чем в Волгоградском [Чумак, 1989; Попченко, 2001].

Максимальные значения температуры воды отмечаются во второй половине июля – первой половине августа и составляют до 20.3–24.9 °С, а в аномально жаркий 2010 г. – до 25.5 °С. В период исследований (июнь 2009 г.) средняя температура воды в водохранилище составляла 17.4 °С, в июне 2010 г. – 20.4 °С, в июне 2011 г. – 19.5 °С [Селезнёва, Селезнёв, 2011; собственные данные].

На гидрохимический состав воды Саратовского вдхр. оказывают влияние воды Приплотинного плёса Куйбышевского вдхр. Вода в водохранилище относится к гидрокарбонатно-кальциевому типу со средней минерализацией, не превышающей 350 мг/л [Котляр, 1978]. Активная реакция воды летом равна 7.8–8.4, зимой – 7.1–7.4. Содержание кислорода в поверхностном слое 6.0–14.4 мг/л, в придонном – 6.0–12.1 мг/л. Содержание свободной двуокиси углерода изменяется от 2.2 до 27.3 мг/л [Гидрометеорологический режим..., 1978].

Содержание основных биогенных элементов, перманганатной окисляемости и других гидрохимических показателей в 2010 г. в районе с. Мордово приведено в таблице 1.

Трофический статус водохранилища определяется интенсивностью поступления автохтонного органического вещества, образуемого в основном за счёт фотосинтеза фитопланктона [Минеева, 2004]. Сложная гидрологическая структура водохранилищ обуславливает формирование в каждом из них зон с различной биологической продуктивностью и, соответственно, трофностью. Саратовское вдхр. по содержанию хлорофилла «а» оценивается как мезозвтрофное (содержание мезозвтрофных вод в водохранилище – 66%) [Минеева, 2004].

### Результаты и обсуждение

За более чем сорокалетний период исследований донных сообществ Саратовского вдхр. по литературным [Нечваленко, 1973; Бородич, 1976; Волга..., 1978; Воронин, Ермохин, 2005; Малинина и др., 2007; и др.] и собственным данным был обнаружен 41 чужеродный вид, из которых 38 видов Понто-Каспийского происхождения, 2 вида – *Lithoglyphus naticoides* (Pfeiffer, 1828) и *Shablogammarus chablensis* (Stgus, 1943) – Понто-Азовского и 1 вид – *Micruropus wohli* (Dybowskyi, 1874) – субэндемик Байкала. В период исследований 2009–2012 гг. в составе макро- и нектозообентоса Саратовского вдхр. нами выявлен 31 чужеродный вид, из них 1 вид полихет, 1 – олигохет, 2 – пиявок, 4 – брюхоногих и двустворчатых моллюсков и 23 вида ракообразных (13 видов амфипод, 5 – мизид; 4 – кумовых ракообраз-

**Таблица 1.** Гидрохимический состав воды Саратовского водохранилища в районе с. Мордово (средний участок) в апреле – октябре 2010 г.

Показатель	Концентрация, мг/дм <sup>3</sup>
рН	7.81
Растворённый кислород, мг О <sub>2</sub> /дм <sup>3</sup>	8.1
Перманганатная окисляемость, мг О <sub>2</sub> /дм <sup>3</sup>	7.4
БПК <sub>5</sub> /БПК <sub>20</sub> , мг О <sub>2</sub> /дм <sup>3</sup>	1.56/2.2
ХПК, мг О <sub>2</sub> /дм <sup>3</sup>	17.0
Взвешенные вещества, мг/дм <sup>3</sup>	8.3
Сухой остаток, мг/дм <sup>3</sup>	241.0
Хлорид-ион, мг/дм <sup>3</sup>	32.0
Сульфат-ион, мг/дм <sup>3</sup>	61.0
Ион аммония/азот аммонийный, мг/дм <sup>3</sup>	0.84/0.66
Нитрит-ион/азот нитритный, мг/дм <sup>3</sup>	0.10/0.03
Нитрат-ион/азот нитратный, мг/дм <sup>3</sup>	8.43/1.93
Жёсткость общая, еЖ	3.2
Кальций, мг/дм <sup>3</sup>	40.5
Магний, мг/дм <sup>3</sup>	14
Карбонаты, мг/дм <sup>3</sup>	<0.5
Гидрокарбонат-ион, мг/дм <sup>3</sup>	99
Железо общее, мг/дм <sup>3</sup>	0.22
Хром 3 <sup>+</sup> , мг/дм <sup>3</sup>	<0.01
Хром, 6 <sup>+</sup> , мг/дм <sup>3</sup>	<0.01
Медь, мг/дм <sup>3</sup>	0.0050
Кадмий, мг/дм <sup>3</sup>	<0.001
Никель, мг/дм <sup>3</sup>	<0.001
Цинк, мг/дм <sup>3</sup>	0.013
Свинец, мг/дм <sup>3</sup>	0.0036
Марганец, мг/дм <sup>3</sup>	0.038
Алюминий, мг/дм <sup>3</sup>	<0.04
Нефтепродукты, мг/дм <sup>3</sup>	0.063
Сероводород и сульфид-ион в сумме (в пересчёте на сероводород)	<0.002
Фосфат-ион (по фосфору)	0.09
СПАВ (анион.)	<0.01
Фенолы (летучие)	<0.001

ных; 1 вид изопод) (рис. 1, табл. 2). Общее число чужеродных видов в Саратовском водохранилище составляет менее 20% всего таксономического состава.

В 2009–2012 гг. в Саратовском вдхр. не обнаружены указанные ранее чужеродные виды полихет – *Hypnaniola kowalewskyi* (Grimm, 1877), ракообразных – *Pontogammarus sarsi*



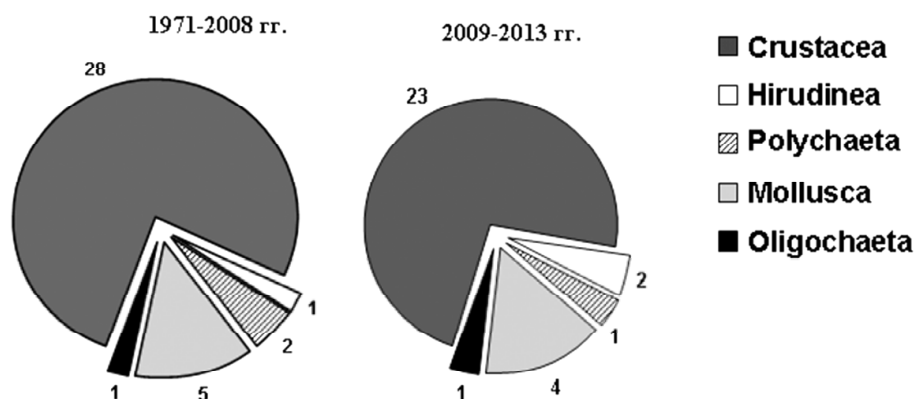


Рис. 1. Число чужеродных видов различных таксономических групп беспозвоночных в Саратовском водохранилище в 1971–2008 гг. (архивные и литературные данные) и в 2009–2012 гг. (собственные данные).

Таблица 2. Состав, максимальные численность (N) и биомасса (B) чужеродных видов макрозообентоса Саратовского водохранилища (2009–2012 гг.)

Таксоны	N (экз./м <sup>2</sup> )(max)	B (г/м <sup>2</sup> ) (max)
Polychaeta		
<i>Hypania invalida</i> (Grube, 1860)	950	5.14
Oligochaeta		
<i>Potamothrix vej dovskiyi</i> Hrab e, 1941	561	0.18
Hirudinea		
<i>Archaeobdella esmonti</i> Grimm, 1876	200	0.104
<i>Caspiobdella fadejewi</i> (Epstein, 1961)	20	0.004
Crustacea		
<i>Chaetogammarus warpachowskyi</i> G.O. Sars, 1894	600	0.70
<i>Chaetogammarus ischnus</i> (Stebbing, 1898)	100	0.92
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i> (Eichwald, 1841)	1000	24.01
<i>Dikerogammarus caspius</i> (Pallas, 1771)	100	0.61
<i>Dikerogammarus villosus</i> (Sowinsky, 1894)	20	0.14
<i>Pontogammarus robustoides</i> (G.O. Sars, 1894)	115	0.50
<i>Pontogammarus maeoticus</i> (Sowinsky, 1894)	80	0.43
<i>Pontogammarus obesus</i> (G.O. Sars, 1896)	301	2.48
<i>Shablogammarus chablensis</i> (S. Cărausu, 1943)	726	1.35
<i>Stenogammarus compressus</i> (G.O. Sars, 1894)	150	0.07
<i>Stenogammarus dzjubani</i> (G.O. Sars, 1894)	420	0.29
<i>Stenogammarus similis</i> (G.O. Sars, 1894)	25	0.01
<i>Chelicorophium curvispinum</i> G.O. Sars, 1895	264	0.60
<i>Katamysis warpachowskyi</i> G.O. Sars, 1893	618	0.84
<i>Paramysis ullskyi</i> (Czerniavskyi, 1882)	50	1.22
<i>Paramysis lacustris</i> (Czerniavskyi, 1882)	162	0.36
<i>Paramysis intermedia</i> (Czerniavskyi, 1882)	26	0.10
<i>Limnomysis benedeni</i> Czerniavskyi, 1882	10	0.04
<i>Pterocuma sowinskyi</i> (G.O. Sars, 1894)	114	0.21
<i>Pterocuma rostrata</i> (G.O. Sars, 1894)	466	0.45
<i>Pseudocuma cercaroides</i> (G.O. Sars, 1894)	150	0.08
<i>Caspiocuma campylaspoides</i> (G.O. Sars, 1897)	10	0.01
<i>Jaera sarsi</i> Valkanov, 1936	224	0.09
Mollusca		
<i>Dreissena polymorpha polymorpha</i> (Pallas, 1771)	256	65.15
<i>Dreissena rostriformis bugensis</i> (Andrussov, 1847)	32950	10542.7
<i>Lithoglyphus naticoides</i> (Pfeiffer, 1828)	1164	26.47
<i>Theodoxus astrachanicus</i> (Star., Filch., Pirogov, 1994)	80	3.71

(Sowinsky, 1898), *P. abbreviatus* (G.O. Sars, 1894), *Stenogammarus macrurus* (G.O. Sars, 1894), *Micruropus wohli*, *Chelicorophium sowinskyi* (G.O. Sars, 1894), *C. mucronatum* G.O. Sars, 1895, *Pterocuma pectinata* Sowinsky, 1893, *Schizorhynchus bilamellatus* G.O. Sars, 1900, моллюсков – *Adacna colorata* (Eichwald, 1829).

Впервые для Саратовского вдхр. в 2009–2012 гг. нами установлено расселение 3 видов ракообразных: амфипод *Shablogammarus chablensis*, кумовых ракообразных *Pseudocuma cercaroides* (G.O. Sars, 1894) и *Caspicuma campylaspoidea* (G.O. Sars, 1897), а также пиявок *Archaeobdella esmonti* Grimm, 1876.

Сравнение фауны чужеродных видов Куйбышевского и Саратовского водохранилищ показало, что в последнем число видов оксифильных ракообразных значительно больше, что, вероятно, связано с его высокой проточностью и, соответственно, большим содержанием растворённого кислорода в воде.

Среди причин, обусловивших массовое развитие в Саратовском вдхр. высших ракообразных и особенно амфипод, можно назвать также значительные площади мелководий, занятых высшей водной растительностью.

Отметим, что в Саратовское вдхр. не проникли некоторые каспийские виды, зарегистрированные в Волгоградском вдхр.: *Dikerogammarus fluviatilis* (Linné, 1758), *Chelicorophium nobile* G.O. Sars, 1895, *C. meoticum* Sowinsky, 1898, *Stenogammarus deminutus* (Stebbing, 1906), а

также широко распространённый в прибрежной зоне водохранилища бокоплав *Pandorites platycheir* (G.O. Sars, 1896) [Волга..., 1978; Филинова и др., 2008].

**Видовое разнообразие чужеродных видов.** Максимальные значения индекса видового разнообразия Шеннона, рассчитанного по численности чужеродных видов макрозообентоса, в Саратовском вдхр. зарегистрированы на русле верхнего участка (1.7 бит/экз.), где скорость течения остаётся достаточно высокой (до 1.3 м/с) и где значительное развитие получили оксифильные виды ракообразных. Высокое видовое разнообразие и в прибрежной зоне нижнего участка (1.7 бит/экз.), где на каменисто-галечных грунтах в массе обитают литофильные и фитофильные виды амфипод, кумовых ракообразных и моллюсков. При увеличении температуры воды в 2010 г. наблюдалось преимущественное снижение индекса Шеннона на русле и мелководье практически на всех участках водохранилища (табл. 3). Минимальное значение индекса Шеннона (0.4 бит/экз.) отмечено на русле нижнего участка в 2011 г., где на глубине более 16 м из чужеродных видов в массе обитают моллюски *Dreissena rostriformis bugensis*, полихеты *Huypania invalida* и немногочисленные кумовые ракообразные *Pterocuma sowinskyi*.

**Частота встречаемости чужеродных видов.** Из общего количества видов-вселенцев водохранилища частоту встречаемости более 50% имели только полихеты *H. invalida* в 2009 г. На рис. 2 представлены наиболее распространённые в водохранилище чужеродные виды, встречаемость которых составляла более 20%. В 2009 г. частота встречаемости более 30% отмечена для амфипод *Chaetogammarus warpachowskyi* (48%), двустворчатого моллюска *Dreissena rostriformis bugensis* (44%), брюхоногого моллюска *Lithoglyphus naticoides* (40%), а также ракообразных *Dikerogammarus haemobaphes*, *Pterocuma sowinskyi* и *Katamysis warpachowskyi* (по 36%).

**Таблица 3.** Значение индекса видового разнообразия Шеннона (бит/экз.) чужеродных видов на различных участках Саратовского водохранилища (2009–2011 гг.)

Участок водохранилища		2009 г.	2010 г.	2011 г.
Верхний	Русло	1.7	0.5	0.9
	Прибрежье	1.3	1.1	0.6
Средний	Русло	1.6	0.8	0.9
	Прибрежье	1.2	1.4	0.6
Нижний	Русло	1.1	0.7	0.4
	Прибрежье	1.7	1.2	1.2

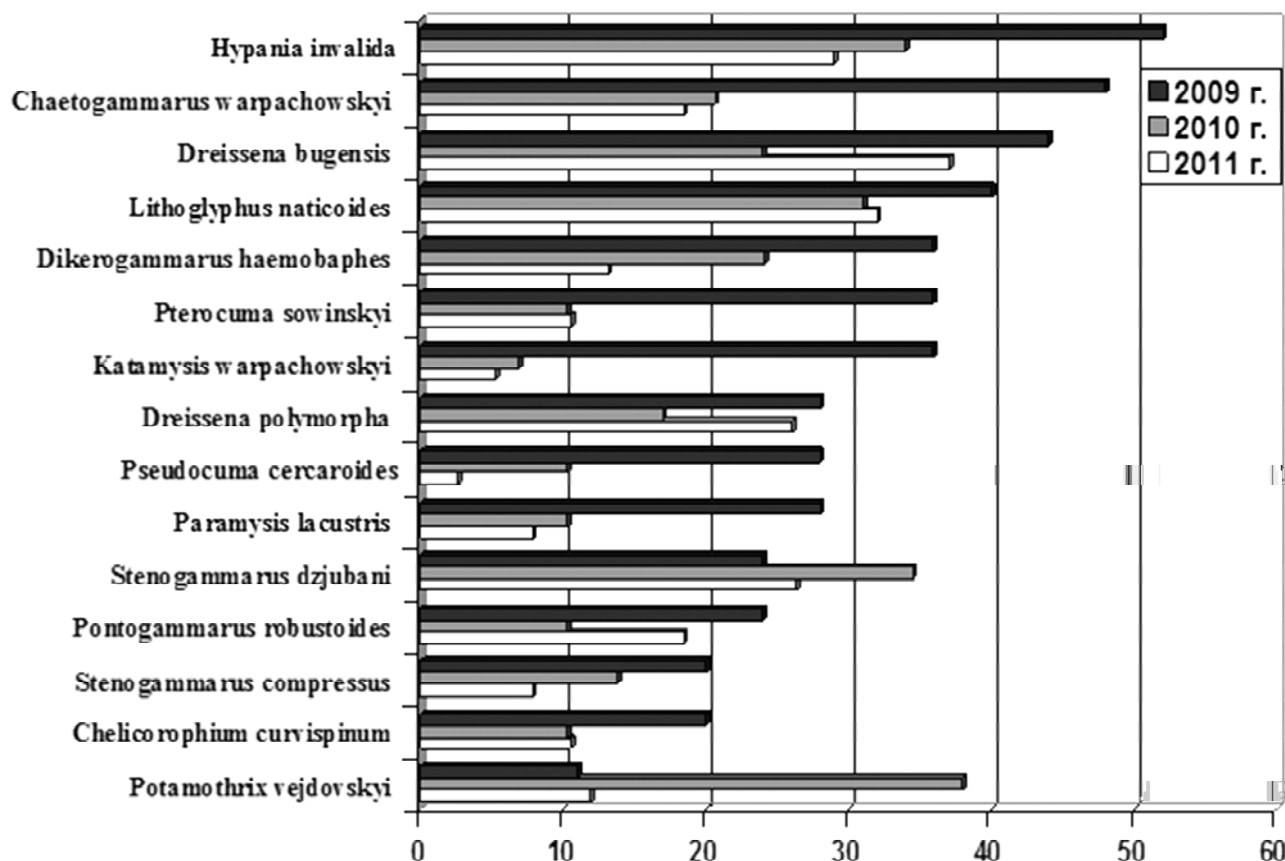


Рис. 2. Частота встречаемости чужеродных видов в Саратовском водохранилище в 2009–2011 гг.

В 2010–2011 гг. отмечена тенденция снижения частоты встречаемости практически всех чужеродных видов, за исключением амфипод *Stenogammarus dzjubani* и олигохет *Potamothrix vej dovskyi*, встречаемость которых в аномально жаркий 2010 г. возросла как на глубоководных, так и прибрежных участках Саратовского вдхр. (рис. 2).

**Доля видов-вселенцев в донных сообществах водохранилища. Динамика численности и биомассы чужеродных и аборигенных видов.** Доля чужеродных видов (включая крупных моллюсков) в общей численности бентоса на русле составила 65–85% (2009–2011 гг.). В период аномально высоких температур (июнь 2010–2011 гг.) на русловых участках выявлено резкое увеличение численности видов-вселенцев в 6–7 раз (max – 5827 экз./м<sup>2</sup>, 2011 г.). Иная зависимость развития чужеродных видов от температуры отмечена в прибрежье. Так, начиная с 2010 г. на мелководьях отмечено снижение численности вселенцев

(ракообразных и моллюсков) в 6 раз на фоне увеличения доли аборигенных видов (рис. 3а). Кроме того, увеличение температуры в летний период и снижение концентрации растворённого кислорода при интенсивном развитии цианобактерий [Селезнёва, Селезнёв, 2011; Номоконова, Паутова 2013], сопровождается снижением численности ракообразных.

Биомасса чужеродных видов на глубоководных и прибрежных участках составляет более 90% от общей биомассы бентоса. Без учёта дрейссены биомасса «мягкого» бентоса была максимальной в прибрежье – до 7.8 г/м<sup>2</sup>, а на русле не превышала 0.86 г/м<sup>2</sup>. В 2010–2011 гг. при увеличении температуры придонного горизонта воды биомасса «мягкого» бентоса возросла на русловых участках до 3.66 г/м<sup>2</sup>, где доля видов-вселенцев (ракообразные, полихеты, моллюски) составила более 50%. (рис. 3б).

Среди видов-вселенцев в глубоководных районах водохранилища по численности доминировали ракообразные, доля которых в

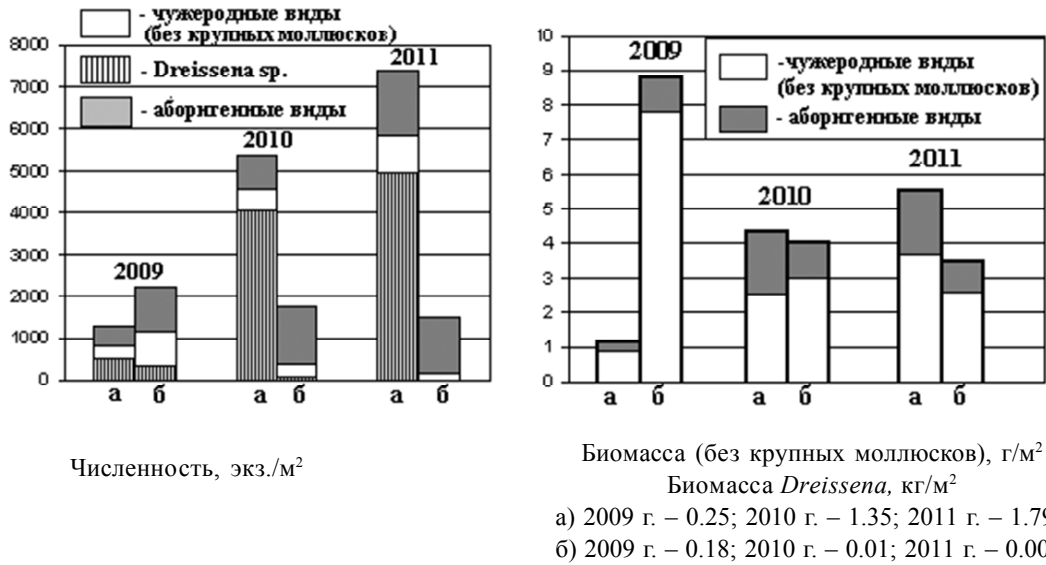


Рис. 3. Динамика численности и биомассы чужеродных и аборигенных видов на русле (а) и в прибрежье (б) Саратовского водохранилища (2009–2011 гг.)

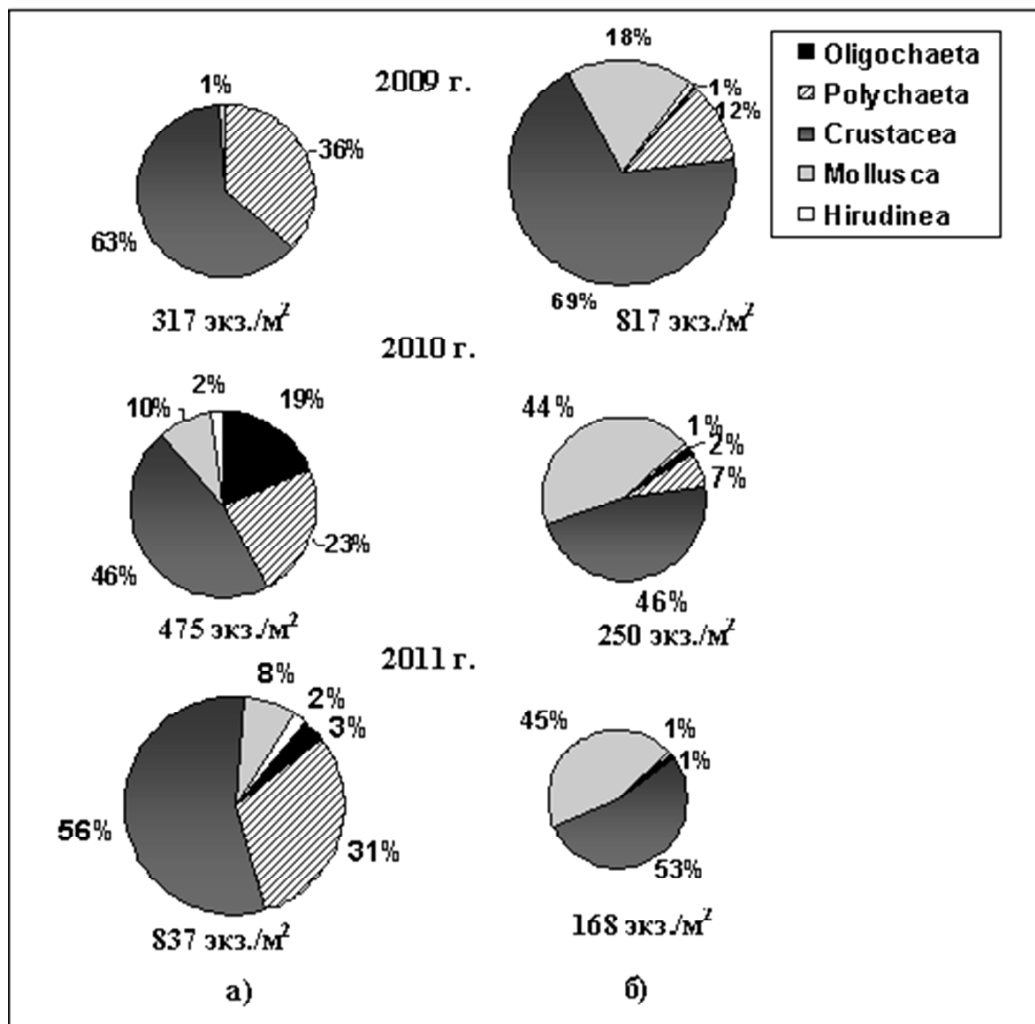


Рис. 4. Доля численности различных таксонов чужеродных видов макрозообентоса (без учёта моллюсков рода *Dreissena*) в глубоководных (а) и прибрежных (б) районах Саратовского водохранилища в 2009–2011 гг.

2009–2011 гг. составляла 46–63% от общей численности бентоса (рис. 4а). Второй по доминированию группой чужеродных видов на русловых и пойменных участках являются полихеты, которые в водохранилище представлены одним видом *Hypania invalida* (рис. 4а).

В прибрежной зоне водохранилища в 2009 г. основную долю чужеродных видов составляли ракообразные – 69%. В период исследований после аномально жаркого 2010 г. их доля в общей численности вселенцев заметно снизилась (рис. 4б), тогда как значительное развитие получили моллюски. Так, *Lithoglyphus naticoides* в массе освоил песчаные биотопы прибрежной зоны водохранилища.

Соотношение биомассы основных систематических групп чужеродных видов макрозообентоса (без учёта моллюсков рода *Dreissena*) в глубоководных и прибрежных районах Саратовского вдхр. в 2009–2011 гг. представлено на рис. 5. В 2009 г. на русловых и пойменных участках водохранилища преобладали полихеты (48%) и ракообразные (37%), в прибрежье – моллюски (51%) и ракообразные (48%). В 2010–2011 гг. заметно возросла доля чужеродных видов моллюсков (в основном *Lithoglyphus naticoides*) как на мелководье, так и на русле (54–94% биомассы вселенцев) при резком снижении доли полихет на глубоководных участках водохранилища (до 12% биомассы

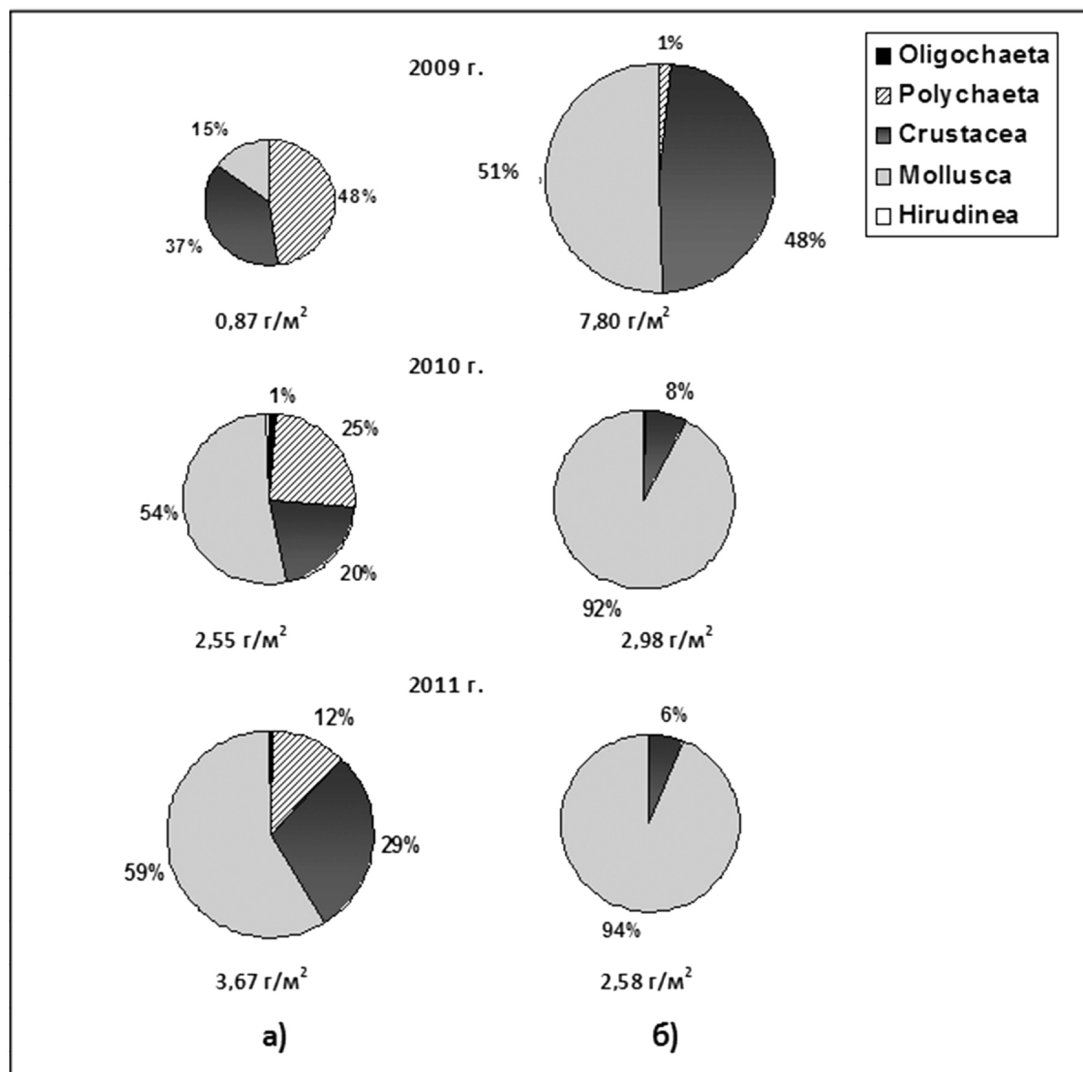


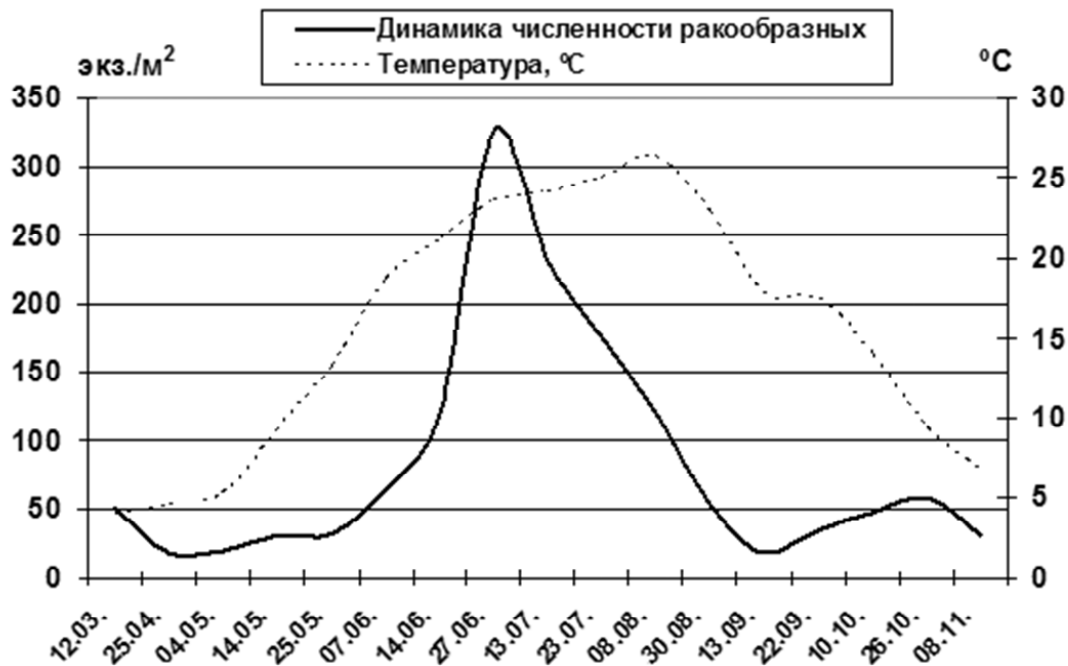
Рис. 5. Доля биомассы различных систематических групп чужеродных видов макрозообентоса (без учёта моллюсков рода *Dreissena*) в глубоководных (а) и прибрежных (б) районах Саратовского водохранилища в 2009–2011 гг.

вселенцев в 2011 г.) и доли ракообразных – в прибрежье (до 6% в 2011 г.).

**Сезонная динамика чужеродных видов** ракообразных и моллюсков в Саратовском водхр. в 2012 г. представлена по данным распределения видов-вселенцев на пойменном участке водохранилища в районе с. Мордово на глубине 6 м (сильно заиленные грунты с растительными остатками и значительным развитием моллюсков рода *Dreissena*, в летний период, частично зарастает высшей водной растительностью) и прибрежном участке водохранилища на глубине 1 м (заиленный песок).

**Crustacea.** Анализ динамики численности макрозообентоса на пойменной станции водохранилища показал, что развитие чужеродных видов ракообразных в значительной степени определяется температурным режимом и весенним колебанием уровня воды в водохранилище. Так, в мае 2012 г. в районе с. Мордово наблюдалось повышение уровня воды в водохранилище в среднем на 1.5 м. Минимальная численность ракообразных в течение всего вегетационного периода наблюдалась в апреле – мае (период весеннего половодья), а также в сен-

тябре – ноябре, что связано со снижением температуры воды и гибелью половозрелых особей, закончивших размножение. Максимум численности отмечен в конце июня в период массового развития молоди мизид *Katamysis warpachowskyi* (83% численности) и в меньшей степени амфипод *Chaetogammarus warpachowskyi* (9%). Отметим, что температура воды в водохранилище в этот период ещё не достигла своего максимума и составляла 23.5 °С. При дальнейшем увеличении температуры воды до 26.3 °С наблюдалось постепенное уменьшение численности всех видов ракообразных (рис. 6). Миграция прибрежных видов амфипод *Stenogammarus dzjubani* и кумовых раков *Pterocuma rostrata* с мелководий водохранилища на пойменные участки, а также развитие крупных самцов мизид *Paramysis ullskyi* и *P. lacustris* вызвали незначительное увеличение численности ракообразных в октябре. Однако при дальнейшем снижении температуры воды в ноябре на станции отмечены немногочисленные крупные самцы амфипод *Pontogammarus robustoides* и половозрелые самцы и самки *Chaetogammarus warpachowskyi*.



**Рис. 6.** Сезонная динамика численности ракообразных в районе с. Мордово, h=6 м, Саратовское водохранилище, 2012 г.

Сезонная динамика биомассы ракообразных отражает, прежде всего, особенности жизненного цикла крупных видов амфипод и мизид, а именно, сроки появления новой генерации и элиминацию размножившихся взрослых особей. На пойменном участке водохранилища отмечено 3 пика биомассы (рис. 7): первый пик приходится на май и связан с появлением крупных половозрелых самцов и самок прошлогодних генераций *Paramysis ullskyi* и *Pontogammarus robustoides*, которые собираются на пойменных участках водохранилища для размножения. Пик биомассы в июне связан с массовым размножением мизид *Katamysis warpachowskyi*. С июля по сентябрь наблюдалось постепенное снижение биомассы, вероятно в связи с тем, что многие виды ракообразных в этот период предпочитают хорошо прогреваемые участки открытых мелководий для размножения. В октябре отмечен максимум биомассы высших ракообразных ( $0.53 \text{ г/м}^2$ ), более 90% которой составляли крупные половозрелые самцы мизид *Paramysis ullskyi* и *P. lacustris*.

**Mollusca.** Анализ сезонной динамики численности и биомассы *Dreissena rostriformis*

*bugensis* показал, что развитие моллюска в значительной степени связано с изменением температуры в водохранилище (рис. 8, 9). Так, при увеличении температуры воды в мае – июле наблюдалось постепенное увеличение численности и биомассы моллюсков, в августе отмечен температурный максимум ( $26.3 \text{ }^\circ\text{C}$ ), а также пик численности ( $746 \text{ экз./м}^2$ ) и биомассы ( $1085.3 \text{ г/м}^2$ ). Дальнейшее снижение температуры воды в осенний период сопровождалось резким сокращением количественных показателей *D. r. bugensis* более чем в 6 раз; незначительное увеличение биомассы в октябре связано с развитием крупных особей моллюска.

Максимальные значения численности и биомассы моллюска *D. p. polymorpha* ( $141 \text{ экз./м}^2$  и  $37.7 \text{ г/м}^2$ , соответственно) отмечены в конце мая в период массового размножения моллюска. Из литературных источников известно, что нерест *D. p. polymorpha* в разных точках ареала начинается при температуре близкой к  $15 \text{ }^\circ\text{C}$  [Дрейссена..., 1994], что согласуется с нашими данными – нерест моллюска в Саратовском вдхр. начинается при температуре  $13.5 \text{ }^\circ\text{C}$ .



Рис. 7. Сезонная динамика биомассы ракообразных на пойменной станции в районе с. Мордово ( $h=6 \text{ м}$ ), Саратовское водохранилище, 2012 г.

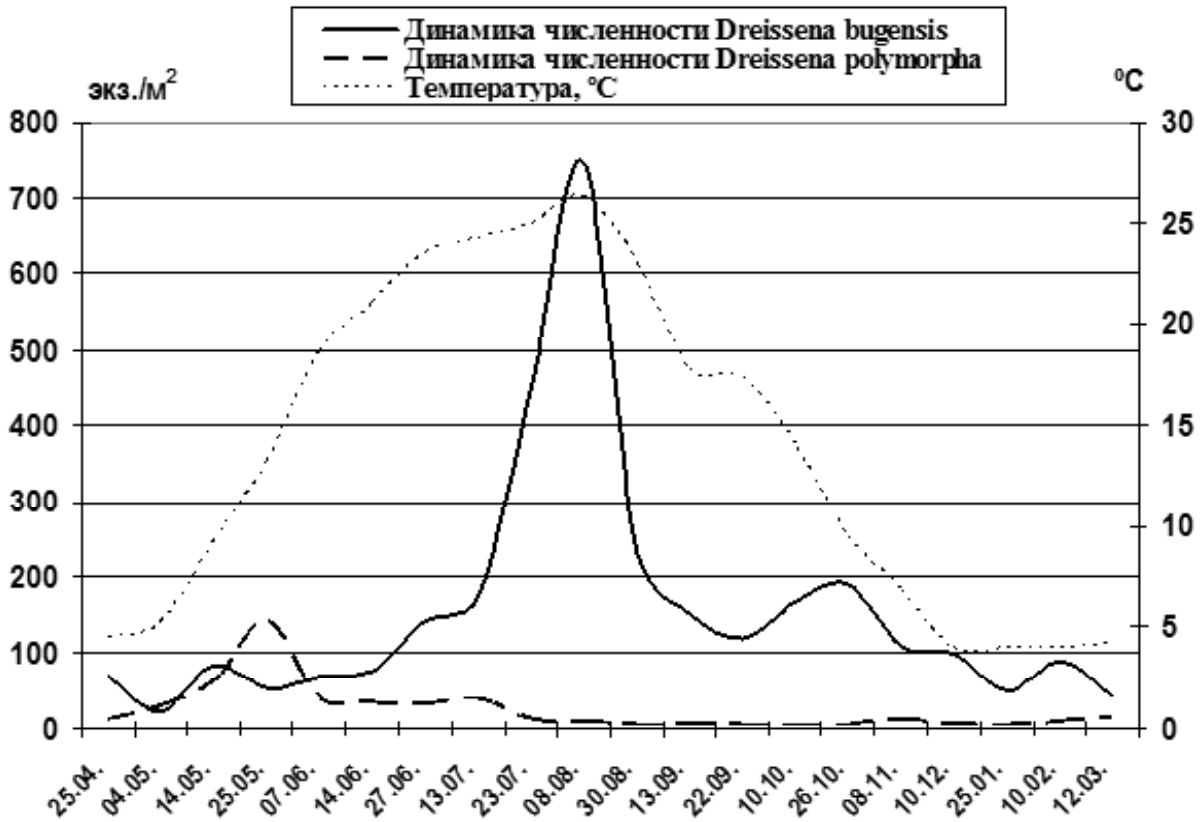


Рис 8. Сезонная динамика численности *D. r. bugensis* и *D. p. polymorpha* на пойменной станции в районе с. Мордово (h=6 м), Саратовское водохранилище, 2012 г.

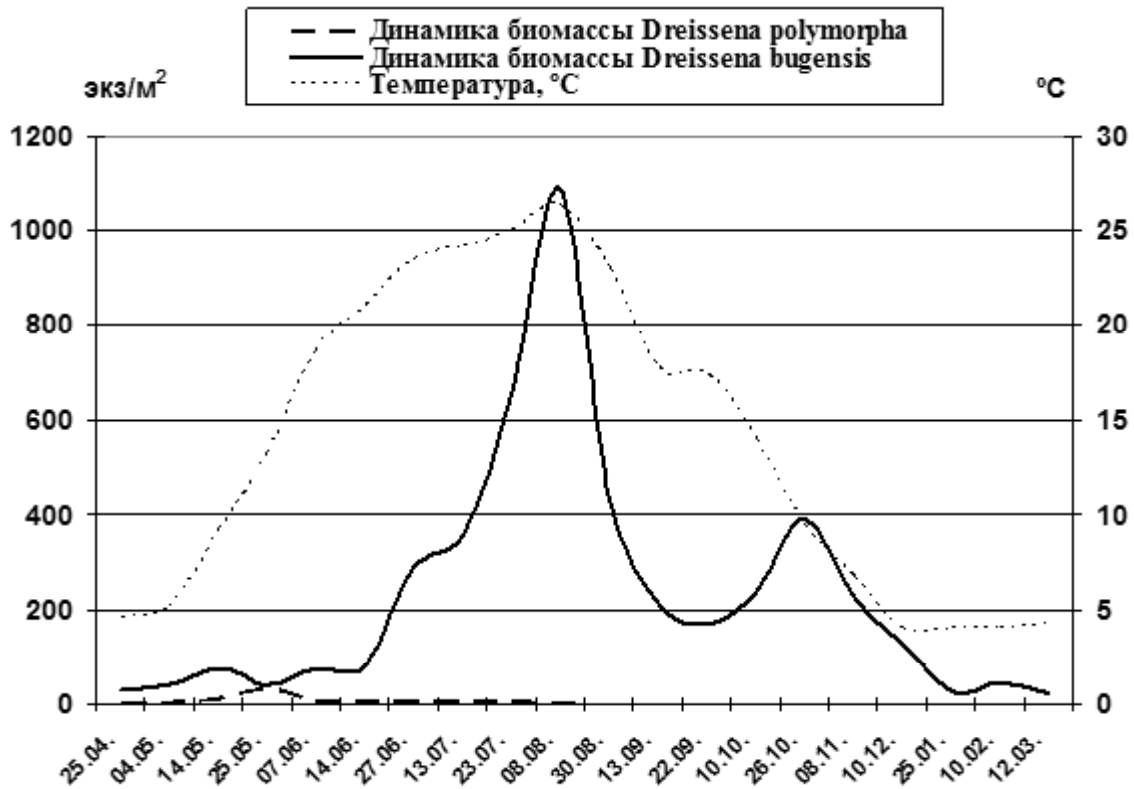


Рис 9. Сезонная динамика биомассы *D. r. bugensis* и *D. p. polymorpha* на пойменной станции в районе с. Мордово (h=6 м), Саратовское водохранилище, 2012 г.

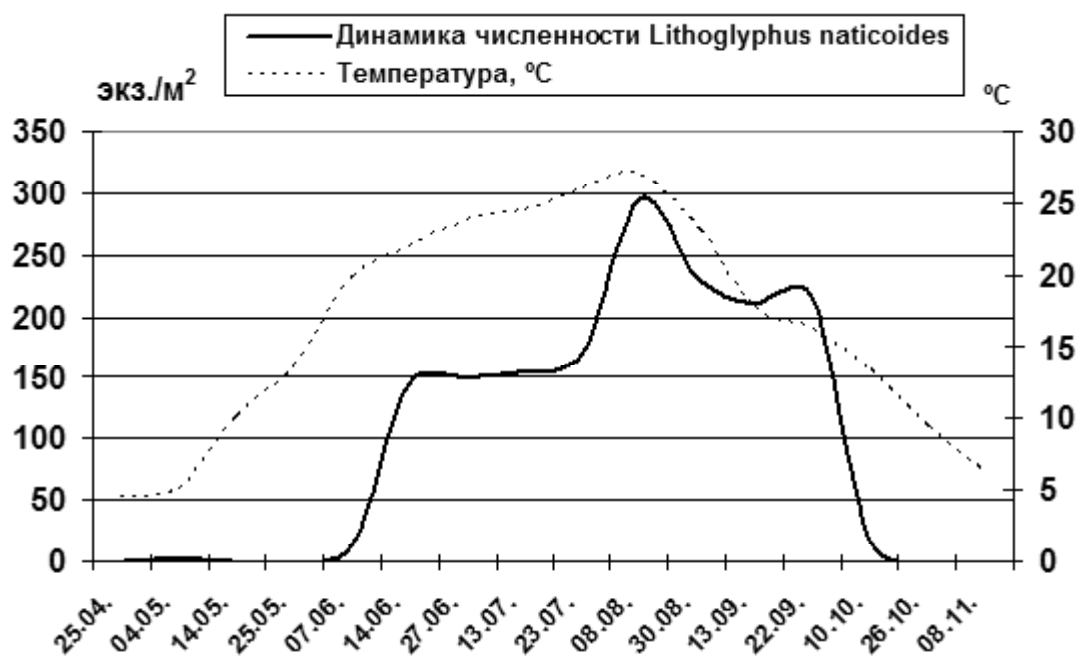


Дальнейшее снижение численности и биомассы *D. p. polymorpha* в летний период, вероятно, в значительной степени определяется конкурентными отношениями с *D. r. bugensis*, достигающим максимального развития в июле – августе, и в меньшей степени температурным режимом. В осенние и зимние месяцы моллюск *D. p. polymorpha* отмечался единично.

Анализ сезонной динамики численности и биомассы *Lithoglyphus naticoides* на прибрежной станции ( $h=1.0$  м) показал, что минимальная численность и биомасса моллюска наблюдалась в период весеннего половодья в апреле – мае, а также при снижении температуры воды до  $13.5$  °С в середине октября (рис. 10, 11). В ноябрьских пробах моллюск в прибрежье не обнаружен. Размножение *L. naticoides* происходит с июня по сентябрь, пик численности ( $295$  экз./м<sup>2</sup>) отмечен в начале августа при максимальной температуре воды  $27.0$  °С, пик биомассы ( $14.3$  г/м<sup>2</sup>) – в конце августа при увеличении средних размеров тела моллюска.

Таким образом, численность и биомасса чужеродных видов ракообразных и моллюсков на пойменном участке Саратовского вдхр. были наибольшими в летний период, постепенно возрастая с конца апреля и снова снижаясь к концу осени. Также отмечено осеннее увеличение численности и биомассы ракообразных (в основном, мизид) и моллюска *Dreissena rostriformis bugensis* (третья декада сентября – октябрь). Максимальные значения численности ракообразных, моллюсков *D. r. bugensis* и *Lithoglyphus naticoides* отмечены при увеличении температуры воды до  $26.3$ – $27.0$  °С. Пик численности и биомассы *Dreissena polymorpha polymorpha* наблюдался в мае. Дальнейшее снижение количественных показателей *D. p. polymorpha* в летний период, вероятно, в значительной степени связано с конкурентными отношениями с *D. r. bugensis*.

**Зависимость развития чужеродных видов от изменения факторов среды в течение вегетационного периода.** Математические методы прямой ординации [Goodall, 1954; Джонгман и др., 1999] позволяют отобразить



**Рис. 10.** Сезонная динамика численности *L. naticoides* на прибрежной станции в районе с. Мордово ( $h=1$  м), Саратовское водохранилище, 2012 г.

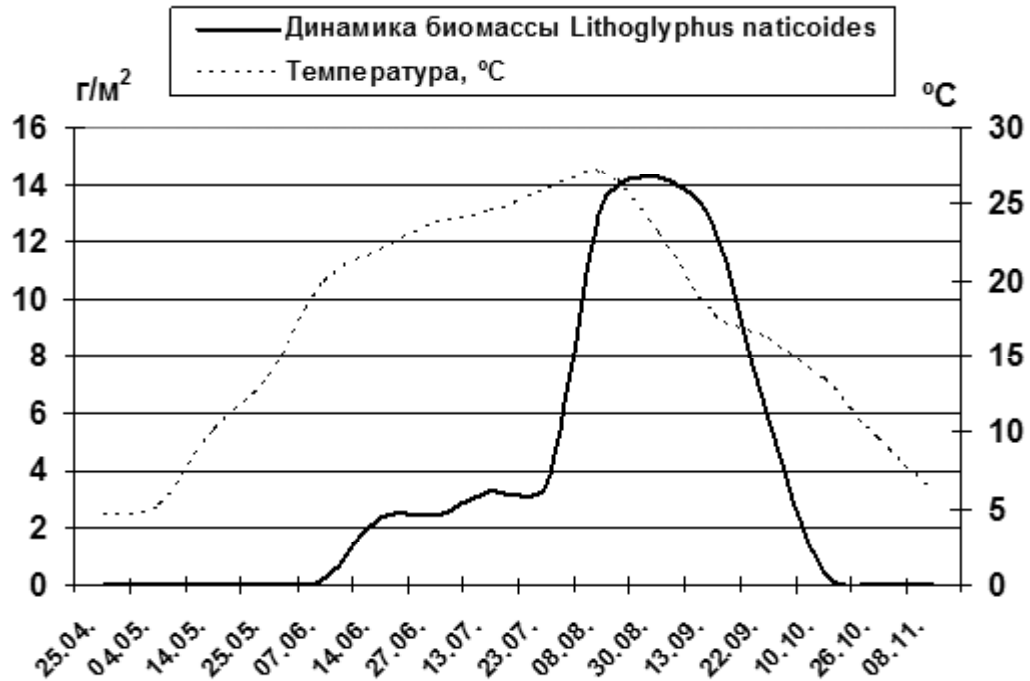


Рис. 11. Сезонная динамика биомассы *L. naticoides* на прибрежной станции в районе с. Мордово (h=1 м), Саратовское водохранилище, 2012 г.

изменения состава чужеродных видов моллюсков в зависимости от экологических градиентов водной среды (векторы содержания кислорода, ионного состава, температуры и др.) на постоянной станции в районе с. Мордово. При анализе влияния факторов среды, которые зависят друг от друга, нами был ис-

пользован канонический анализ соответствий ССА (рис. 12).

Анализ ординационной диаграммы позволяет выявить ключевые факторы, сезонно влияющие на распределение чужеродных видов. Так, стратегия реагирования численности *Dreissena polymorpha polymorpha* на измене-

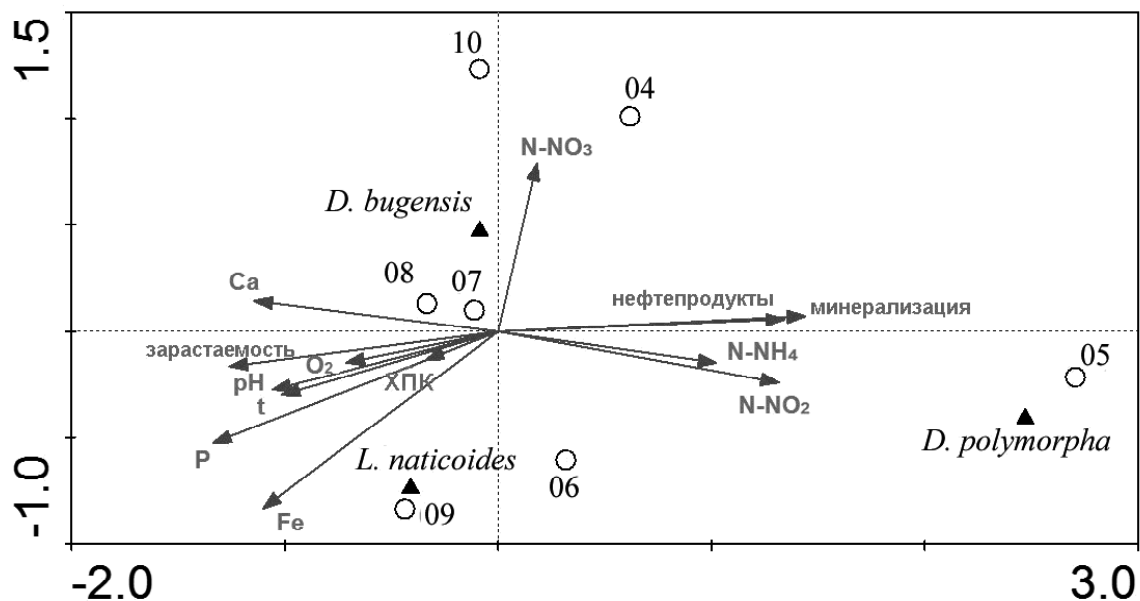


Рис. 12. Ординационная диаграмма ССА взаимосвязи факторов среды и состава чужеродных видов моллюсков на пойменном участке Саратовского водохранилища (04–10 – месяцы отбора проб; векторы: t – температура воды, O<sub>2</sub> – содержание кислорода в поверхностном слое воды, P – фосфор минеральный).

ние биогенных элементов, нефтепродуктов и содержание ионов марганца проявляется в начале мая (рис. 12). Это положение подтверждается и отдельными литературными фактами [Шкорбатов и др., 1994; Орлова, 2010]. При интенсивном расселении моллюска *Dreissena rostriformis bugensis* более значительное влияние в летние месяцы имеют биогенные элементы и содержание ионов кальция, необходимое для формирования раковины моллюска [Дрейссена..., 1994; Nichols, 1996; Orlova et al., 2005; Орлова, 2011]. Фактор скорости течения в исследованных водохранилищах не оказывает влияния на пассивный снос личинок и не ограничивает поддержание численности их донных поселений [Кирпиченко, 1997; Buchan, Padilla, 1999; Щербина, 2009; и др.]. Прослеживается наиболее устойчивая комбинация воздействия разных факторов (температура, pH, содержание кислорода в воде, уровень загрязнения органическими веществами, концентрации ионов железа, фосфора) на развитие и распространение моллюска *Lithoglyphus naticoides* осенью при его распространении в прибрежной зоне водохранилищ. *L. naticoides* не отличается повышенной чувствительностью к загрязнению [Wegl, 1983]. Факторами, ограничивающими распространение *L. naticoides* в северном направлении, считаются низкая минерализация воды и дефицит кислорода в конце зимы [Шарапова, 2007; Яковлев и др., 2009].

Таким образом, в донных сообществах Саратовского вдхр. за весь период исследований обнаружен 31 чужеродный вид, среди которых преобладают ракообразные и моллюски, что определяется значительным потенциалом их представителей к перемещению через географические барьеры и выживанием в новых местообитаниях с последующим формированием самоподдерживающихся популяций. Трансформация среды обитания, вызванная климатическими изменениями, влияет на структуру сообществ, создаёт предпосылки для вселения новых видов и формирования биологического разнообразия. Типологические особенности Саратовского вдхр. (относительно высокая скорость течения в верхнем участке, высокая

заращаемость макрофитами, значительные площади мелководий и др.) обуславливают различия видового состава, структуры и разнообразия чужеродных видов донных сообществ в прибрежной и глубоководной зонах. В период исследований в Саратовском вдхр. доля видов-вселенцев от общей биомассы «мягкого» бентоса составила в среднем 23% в прибрежье водохранилища и 38% на глубоководных участках. Массовое развитие на русле и пойме имеют моллюски рода *Dreissena*, полихеты *Hypania invalida*, амфиподы *Dikergammarus haemobaphes* и *Chaetogammarus warpachowskyi*, на мелководьях – моллюски *Lithoglyphus naticoides*. В связи с тем, что нарушенные местообитания в большей степени восприимчивы к успешной натурализации вселенцев, чем ненарушенные [Биологические..., 2004], следует ожидать новых инвазий водных беспозвоночных в водохранилища Средней и Нижней Волги.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ №16-34-00108 и № 15-04-03341.

### Литература

- Баканов А.И. Использование зообентоса для мониторинга пресноводных водоёмов // Биол. внутр. вод. 2000. № 1. С. 68–83.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Под ред. А.Ф. Алимова, Н.Г. Богуцкой. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.
- Бородич Н.Д. Представители понтокаспийской фауны в водохранилищах Средней и Нижней Волги в 1971–1974 гг. // Биол. внутр. вод. Информ. Бюлл. 1976. № 29. С. 35–36.
- Буторин Н.В. Особенности гидрологических процессов в мелководных зонах равнинных водохранилищ // Водные ресурсы. 1986. № 2. С. 3–10.
- Волга и её жизнь. Л.: Наука, 1978. 348 с.
- Воронин М.Ю., Ермохин М.В. Видовой состав бентоса водоёма-охладителя Балаковской АЭС и прилегающих водоёмов // В сб.: Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья. Межд. симпозиум. Саратов, 2005. С. 214–216.
- Гидрометеорологический режим озёр и водохранилищ СССР. Куйбышевское и Саратовское водохранилища. Л.: Гидрометеоздат, 1978. 269 с.
- Гиляров А.М. Мнимые и действительные проблемы биоразнообразия // Усп. соврем. биол. 1996. Т.16, № 4. С. 493–506.

- Джонгман Р.Г.Г., Тер Браак С.Дж.Ф., Ван Тонгерен О.Ф.Р. Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. М.: РАСХН, 1999. 306 с.
- Динамика биологического разнообразия и биоресурсов континентальных водоёмов / Под ред. А.Ф. Алимова, С.М. Голубкова. СПб.: Наука, 2012. 369 с.
- Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae): Систематика, экология и практическое значение. М.: Наука, 1994. 240 с.
- Жадин В.И. Методы гидробиологического исследования. М.: Высшая школа, 1960. 190 с.
- Кирпиченко М.Я. Проблема плотности в гидробиологии. Тольятти: Изд-во ИБВВ, 1997. 92 с.
- Котляр С.Г. Влияние загрязнения на гидрохимический режим Саратовского водохранилища // Тр. Сар. отд. ГосНИОРХ. 1978. Т. 16. С. 26–38.
- Малинина Ю.А., Далечина И.Н., Джаяни Е.А. и др. Характеристика гидробиоценозов пойменных мелководий Саратовского водохранилища (на примере Безенчукской поймы) // В сб.: Состояние, охрана, воспроизводство и устойчивое использование биологических ресурсов внутренних водоёмов. Мат. междунауч.-практ. конф. Волгоградское отд. ФГНУ ГосНИОРХ. Волгоград, 2007. С. 187–189.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоёмов. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Минеева Н.М. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. М.: Наука, 2004. 156 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Адвентивизация растительности: инвазивные виды и инвазительность сообществ // Усп. соврем. биол. 2001. Т. 121. № 6. С. 550–562.
- Нечваленко С.П. Донная фауна в первые четыре года после заполнения водохранилища // В сб.: Саратовское водохранилище. Труды Саратовского отделения ГосНИОРХ / Под ред. А.Н. Яковлева, В.П. Выюшкова, Т.К. Небольсина. Саратов: Приволжское книжное издательство, 1973. С. 94–103.
- Номоконова В.И., Паутова В.Н. Первичная продукция фитопланктона в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах в летние сезоны 2009–2011 гг. // Известия СНЦ РАН. 2013. Т. 15, № 3. С. 185–193.
- Орлова М.И. Биологические инвазии моллюсков в континентальных водах Голарктики: Автореф. дисс. ... доктора биол. наук. СПб., 2010. 47 с.
- Орлова М.И. Биологическая инвазия – горнило для эволюции // Экологическая генетика человека. 2011. Т. 9, № 3. С. 33–46.
- Попченко И.И. Видовой состав и динамика фитопланктона Саратовского водохранилища. Тольятти, 2001. 148 с.
- Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб.: Гидрометеоздат, 1992. 318 с.
- Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. Л.: Гидрометеоздат, 1983. 240 с.
- Селезнёва А.В., Селезнёв В.А. Опыт экологического нормирования биогенной нагрузки на примере Саратовского водохранилища // Известия СНЦ РАН. 2011. Т. 13, № 5. С. 26–31.
- Сиденко В.И. Некоторые сведения о гидрологических и гидрохимических условиях Саратовского водохранилища в годы его становления // Тр. Сарат. отд. ГосНИОРХ. Саратов, 1973. Т. 12. С. 23–39.
- Филинова Е.И., Малинина Ю.А., Шляхтин Г.В. Биоинвазии в макрозообентосе Волгоградского водохранилища // Экология. 2008. № 3. С. 206–210.
- Чумак В.К. Перспективы рыбохозяйственного использования Саратовского водохранилища // Пути рационального рыбохозяйственного использования волжских водохранилищ / Тр. ГосНИОРХ. Л., 1989. Вып. 303. С. 63–67.
- Шарапова Т.А. Моллюски перифитона равнинных водоёмов Западной Сибири. Моллюски: Морфология, таксономия, филогения, биогеография и экология // Седьмое совещание по изучению моллюсков. Сб. научных работ. СПб., 2007. С. 280–283.
- Шкорбатов Г.Л., Карпевич А.Ф., Антонов П.И. Экологическая физиология // Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae): Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. С. 67–108.
- Щербина Г.Х. Изменение видового состава и структурно-функциональных характеристик макрозообентоса водных экосистем Северо-Запада России под влиянием природных и антропогенных факторов: Автореф. дис. ... доктора биол. наук. СПб., 2009. 49 с.
- Яковлев В.А., Ахметзянова Е.Ш., Яковлева А.В. Встречаемость, распределение и размерно-весовые характеристики *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda, Hydrobiidae) в верхней части Куйбышевского водохранилища // Росс. журн. биол. инвазий. 2009. № 1. С. 39–52.
- Buchan L.A.J., Padilla D.K. Estimating the probability of long-distance overland dispersal of invading aquatic species // Ecol. Applications. 1999. V. 9. P. 254–265.
- Byers J.E., Reichard S., Randall J.M., Parker I.M., Smith C.S., Lonsdale W.M., Atkinson I.A., Seasted T.R., Williamson M. Directing research to reduce the impacts of nonindigenous species // Conservation Biology. 2002. V. 16, No 3. P. 630–640.
- Everett R.A. Patterns and pathways of biological invasions // Trends Ecol. Evol. 2000. V. 15. P. 177–178.
- Gollasch S., Nehring S. National checklist for aquatic alien species in Germany // Aquatic Invasions. 2006. V. 1, No 4. P. 245–269.
- Goodall D.W. Objective methods for the classification of vegetation. III. An essay in the use of factor analysis // Austral. J. Bot. 1954. V. 2. P. 304–324.
- Nichols S.J. Variations in the reproductive cycle of *Dreissena polymorpha* in Europe, Russia and North America // Amer. Zool. 1996. V. 36. P. 311–325.

- Orlova M.I., Muirhead J.R., Antonov P.A., Shcherbina G.H., Starobogatov Y.I., Biochino G.I., Therriault T.W., MacIsaac H.J. Range expansion of quagga mussels *Dreissena rostriformis bugensis* in the Volga River and Caspian Sea basin // *Aquat. Ecol.* 2005. V. 38. P. 561–573.
- Ruesink J.L., Parker I.M. et al. Reducing the risks of Non-indigenous Species introductions // *Bioscience.* 1995. V. 45. P. 465–477.
- Shannon C.E., Weaver W. The mathematical theory of communication. Urbana: Univ. of Illinois. Press., 1949. 117 pp.
- Simberloff D. Impacts of introduced species in the United States // *Consequences.* 1996. V. 2, No 2. P. 13–22.
- Simberloff D., Von Holle B. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? // *Biological Invasions.* 1999. V. 1. P. 21–32.
- Vitousek P.M., D'Antonio C.M., Loope L.L., Rejmanek M., Westbrooks R. Introduced species: a significant component of human-caused global change // *N. Z. J. Ecology.* 1997. V. 21. P. 1–16.
- Wegl R. Index für Limnosaprobität // *J. Wasser und Abwasser.* 1983. Bd. 26. S. 1–175.

## DIVERSITY, DYNAMICS OF DISTRIBUTION AND STRUCTURE OF COMMUNITIES OF BENTHIC ALIEN SPECIES IN SARATOV RESERVOIR

© 2015 Kurina E.M.

Institute of Ecology of the Volga River Basin of the RAS,  
e-mail: [ekaterina\\_kurina@mail.ru](mailto:ekaterina_kurina@mail.ru)

The long-term and seasonal dynamics of the diversity and distribution of alien species in benthic communities of the Saratov Reservoir based on the results of the studies during the period of 2009–2012 are given. Dependence of alien species distribution on environmental factors, such as oxygen content, ion composition, temperature, pH, and others, is shown. It is shown that the highest invasive activity among alien species in the deep waters of the reservoir is inherent to the mussels *Dreissena rostriformis bugensis*, polychaete *Hypania invalida*, amphipods *Dikerogammarus haemobaphes* and *Chaetogammarus warpachowskyi*, and in the shallow waters – to gastropods *Lithoglyphus naticoides*.

**Key words:** alien species, macrozoobenthos, Saratov Reservoir, seasonal dynamics, environmental factors, distribution.

УДК: 574.58:582.26

# ***PLEUROSIRA LAEVIS* (EHRENBERG) COMPÈRE – НОВЫЙ ВИД ДИАТОМОВОЙ ВОДОРΟΣЛИ ДЛЯ УЗБЕКИСТАНА И СРЕДНЕЙ АЗИИ**

© 2016 Маманазарова К.С.<sup>1\*</sup>, Гололобова М.А.<sup>2\*\*</sup>

<sup>1</sup> Институт генофонда растительного и животного мира АН РУз,  
Ташкент 100053;

<sup>2</sup> Биологический факультет МГУ имени М.В. Ломоносова,  
Москва 119234.

E-mail: \* [karomat.3005@mail.ru](mailto:karomat.3005@mail.ru); \*\* [gololobovama@mail.ru](mailto:gololobovama@mail.ru)

Поступила в редакцию 17.02.2016

В одной из самых крупных рек Узбекистана – реке Зарафшан, найден новый для данного региона вид диатомовой водоросли – *Pleurosira laevis*. Популяции из Узбекистана были изучены с помощью световой и электронной микроскопии. Приводятся сведения о распространении, морфологии и экологии данного вида. Предполагается, что этот вид диатомовой водоросли мог быть занесён в Узбекистан случайно при преднамеренной интродукции других организмов или мог проникнуть из водоёмов соседних стран, куда попал ранее.

**Ключевые слова:** вселение, диатомовые водоросли, *Pleurosira laevis*, альгофлора, бентос, обростание, Зарафшан, Узбекистан.

## **Введение**

*Pleurosira laevis* (Ehrenberg) Compère (синонимы – *Biddulphia laevis* Ehrenberg, *Cerataulus laevis* (Ehrenberg) Ralfs) – довольно крупная центрическая диатомовая водоросль, обитающая в морях и солоноватоводных водоёмах [Kocielek et al., 1983]. Для территории бывшего СССР данный вид указывается для Чёрного и Азовского морей, приазовских лиманов и Керченского пролива [Диатомовый анализ, 1949], а в более поздней сводке [Забелина и др., 1951] вообще отсутствует. *P. laevis*, тем не менее, имеет довольно широкий ареал и является космополитом [Krammer, Lange-Bertalot, 1991]. Вид отмечен в различных водоёмах Европы (в Бельгии, Великобритании, Венгрии, Германии, Испании, Италии, России, Румынии, Украине, Финляндии, Франции, Чехии, Швеции) [Fránková-Kozáková et al., 2007; Генкал, Ярмошенко, 2009; Algae of Ukraine, 2009; Guiry, Guiry, 2016]; Азии (в Израиле, Иордании, Ираке, Китае, Корее, Тайване, Турции, Шри-Ланке, Японии) [Tuji, Houki, 2001; Ген-

кал, Ярмошенко, 2009; Algae of Ukraine, 2009; Guiry, Guiry, 2016]; Африки (в Египте и Судане) [Генкал, Ярмошенко, 2009; Guiry, Guiry, 2016]; Америки (в США, Канаде, Аргентине, Бразилии, Колумбии, Чили, Пуэрто-Рико) [Генкал, Ярмошенко, 2009; Guiry, Guiry, 2016]; Австралии и Новой Зеландии [Guiry, Guiry, 2016]; на островах Атлантического океана (Канарские о-ва, Мадейра) [Guiry, Guiry, 2016] и Тихого океана (Гавайские о-ва, Галапагосские о-ва) [Генкал, Ярмошенко, 2009; Guiry, Guiry, 2016]. Также *P. laevis* отмечена во внутренних морях Европы и Азии: Балтийском, Азовском, Чёрном и Мраморном [Генкал, Ярмошенко, 2009; Algae of Ukraine, 2009; Guiry, Guiry, 2016]. Данные по исследованию водорослей Узбекистана и Средней Азии приведены в работах Музафарова [1958, 1960, 1965], Мусаева [1960], Музафарова и Мусаева [1969], Каримовой [1972], Когана [1972], Ельмуратова [1977], Тальских [1990], Тальских и Мустафеева [2005], Алимжановой [2007], Шайимкуловой [2007], Бобоева [2011, 2013] и др. Однако,

ни в одной из работ этот вид диатомовой водоросли не отмечается, хотя в силу довольно крупных для диатомовых водорослей размеров и весьма «типичной» морфологии его практически невозможно пропустить и/или не точно идентифицировать. В нашей работе приводятся первые данные о находке диатомовой водоросли *P. laevis* в Узбекистане и Средней Азии, данные о распространении, морфологии и экологии данного вида, а также обсуждается вопрос о возможных путях вселения *P. laevis* в р. Зарафшан и об условиях, позволивших данному виду развиваться в массе в данном водотоке.

### Материал и методы

Материалом для изучения послужили пробы перифитона и бентоса, собранные в 2009–2012 гг. в нижнем течении р. Зарафшан (Узбекистан), в районе г. Навои (рис. 1).

Река Зарафшан (используется также название названия р. Зеравшан) расположена на территории двух республик: Таджикистана и Узбекистана. Истоком является Зеравшанский ледник (Таджикистан), находящийся в горном узле Коксу, лежащем на стыке Туркестанского и Зеравшанского хребтов, на высоте около 2800 м. Питание реки – снегово-ледниковое. Площадь бассейна р. Зарафшан составляет 17,7 тыс. км<sup>2</sup>, длина – 781 км. По геоморфологическому характеру бассейн реки делится на 3 части: верхнее, среднее и нижнее течения. Верхнее течение относится к горной области на территории Таджикистана, среднее (193 км) – к предгорной зоне Самаркандской области Узбекистана, нижнее (около 287 км) относится к равнинной зоне Навоийской и Бухарской областей [Шульц, 1965; Шульц, Машрапов, 1969]. Воды р. За-



Рис. 1. Карта Северной Азии с обозначенным районом исследования; на врезке черным треугольником обозначен район отбора проб, масштабная линейка приведена в километрах.

рафшан в нижнем течении целиком разбираются на орошение (рис. 1).

Во время сбора материала определяли разные физико-химические показатели воды, в том числе температуру, водородный показатель кислотности среды (рН) и минерализацию.

Материал был исследован с помощью световой (СМ) и сканирующей электронной микроскопии (СЭМ). Морфометрические данные (если это не оговорено специально в тексте) получены путём измерения 120 створок. Очистку материала от органического содержимого проводили перекисным методом [Kelly et al., 2001]. Для изучения материала при помощи световой микроскопии очищенные кремнезёмные компоненты клеток диатомовых водорослей заключали в Naphrax. Исследование постоянных препаратов проводили при помощи светового микроскопа (Leica DM 1000), оснащённого 100-кратным масляно-иммерсионным планохроматическим объективом с численной апертурой 1.25. Параллельно производили микрофотосъёмку с использованием цифровой фотокамеры с разрешением 3 Мрх (Leica EC3), захват изображений осуществляли в формате TIFF в программе LAS EZ 2.1.0. Для сканирующей электронной микроскопии покровное стекло с панцирями приклеивали к латунным столикам двусторонним электропроводным скотчем и покрывали слоем Au-Pd или Ag-Pd в ионном распылителе. Электронно-микроскопические исследования проводили на сканирующем электронном микроскопе модели Quanta 250. Данные сохраняли в виде цифровых изображений в формате TIFF.

### Результаты и обсуждение

*Pleurosira* (Meneghini) Trevisan di San Leon – относительно небольшой по объёму род диатомовых водорослей, который в настоящее время включает порядка 7 видов [Guiry, Guiry, 2016].

Клетки *P. laevis* в изученном материале образуют зигзагообразные колонии. Клетки в колониях соединены при помощи слизи (слизистых подушечек), выделяемой из глазков,

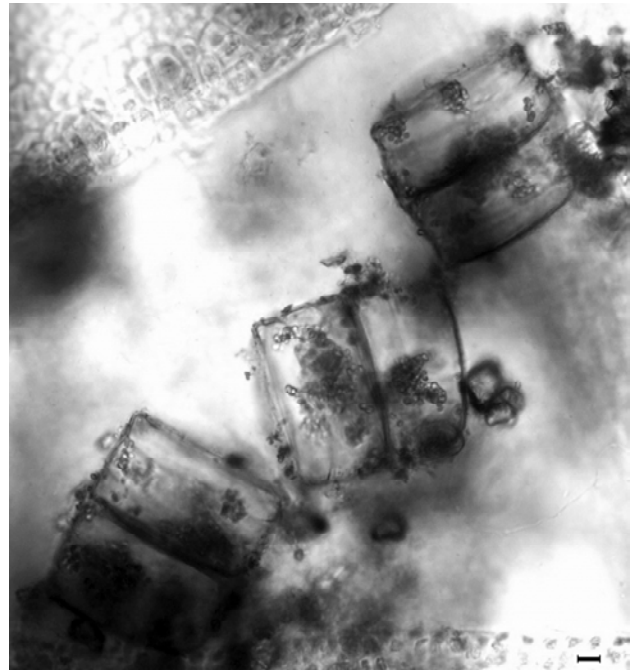


Рис. 2. Общий вид колонии *Pleurosira laevis* в СМ (масштабный отрезок равен 10 мкм).

расположенных на краю лицевой части створки. Несмотря на то, что клетки имеют по два глазка на каждой створке, в соединении участвует только один из глазков. Колонии состоят из разного числа клеток (от нескольких до 10 и более). Клетки содержат множество дисковидных хлоропластов (рис. 2).

Клетки с пояска прямоугольные; ширина панциря варьирует от 58 до 88 мкм (по данным измерений 20 клеток). Загиб створки перфорированный, ареолы на нём расположены в прямых рядах; высота загиба створки варьирует от 11.7 до 16 мкм (по данным измерений 20 створок). Створки от эллиптических до почти округлых, поверхность их слегка выпуклая или плоская. Длина створок варьирует от 54 до 91 мкм, ширина – от 47 до 72 мкм; отношение длины створки к ширине составляет 1.1–1.2. На каждой створке присутствуют 2 овальных по форме глазка, расположенных на границе лицевой части створки и загиба, практически друг напротив друга. Каждый глазок состоит из рядов порелл; на наружной поверхности створки глазок слегка приподнят относительно плоскости створки и ограничен кремниевым ободком с неровными краями; с внутренней стороны – глазок расположен в углублении и окружён гиалиновым ободком.



Глазки незначительно различаются по длине, на 0.5–1 мкм; длина глазков варьирует от 8.5 до 12 мкм. На створке присутствуют 2, реже 3 римопортулы; если римопортул 2, то они расположены по обе стороны от оси, проходящей через глазки, более или менее друг напротив друга. Каждая римопортула окружена небольшим гиалиновым полем (кольцом). Штрихи радиальные, 14–16 в 10 мкм на краю створки, состоят из ареол. Ареол 13–16 в 10 мкм, они образуют упорядоченные радиальные ряды по краю створки и неупорядоченные – в центре. На лицевой части и загибе створки присутствуют шипики, более многочисленные по краю створки (рис. 3–6).



Рис. 3. *Pleurosira laevis* (вид со створки) в СМ.

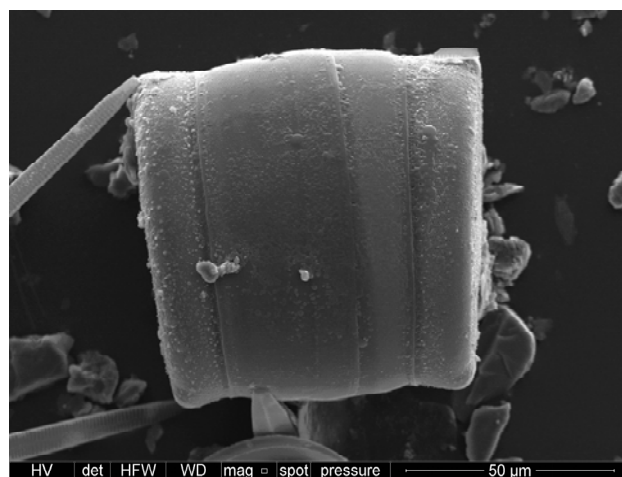


Рис. 4. *Pleurosira laevis* (вид с пояска) в СЭМ.

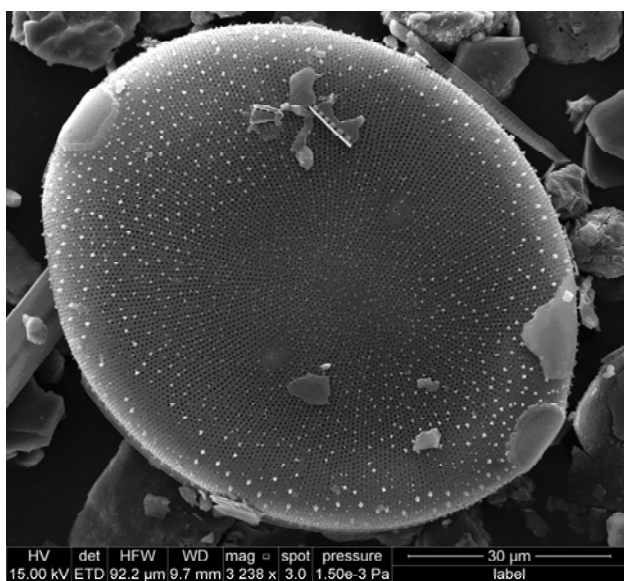


Рис. 5. *Pleurosira laevis* (вид с наружной поверхности створки) в СЭМ.

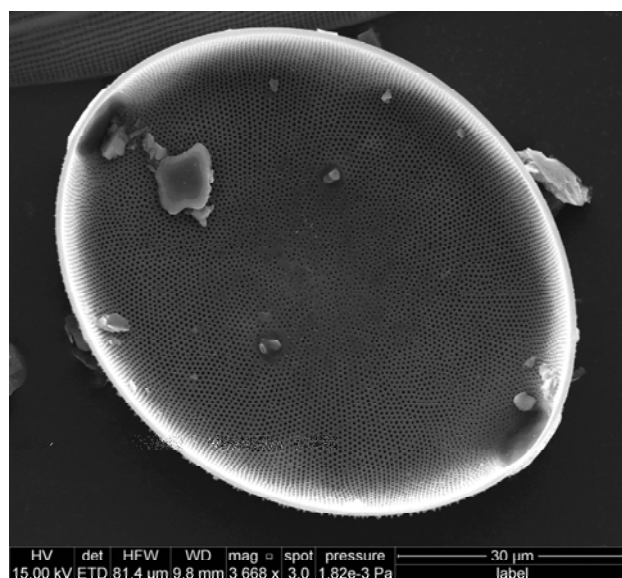


Рис. 6. *Pleurosira laevis* (вид с внутренней поверхности створки) в СЭМ.

В исследованном материале *P. laevis* была отмечена в массе как в пробах перифитона (в ассоциации с зелёной водорослью *Enteromorpha* sp.), так и в бентосе.

*Pleurosira laevis* – солоноватоводный вид с широким распространением, имеющий статус космополита [Krammer, Lange-Bertalot, 1991]. С точки зрения экологии, вид является мезогалобом, обитает в морских, солоноватоводных и пресных водах («holoeuryhaline» в английской терминологии) с разной трофностью (от олиго- до мезотрофных вод), алкалибионтом, наиболее обильно развивается в водах умеренных широт и тропиках [Denys, 1991; Krammer, Lange-Bertalot, 1991; Генкал, Ярмошенко, 2009].

В связи с находкой *P. laevis* в р. Зарафшан и его массовым развитием в ней, возникает целый ряд вопросов. Во-первых, почему ранее исследователи не отмечали этот вид в водоёмах Узбекистана и Средней Азии? Во-вторых, каким образом данный вид мог вселиться в этот регион? В-третьих, какие условия способствовали массовому развитию данного вида?

В целом, данные по альгофлоре р. Зарафшан носят отрывочный характер. Есть работы, посвящённые изучению альгофлоры верхнего и среднего течений реки. А.М. Музафаров и К.Ю. Мусаев в течение 1957–1960 гг. исследовали водоросли различных водоёмов, расположенных в верхнем течении бассейна р. Зарафшан [Музафаров, Мусаев, 1969]. Немногочисленные данные приведены в работах И.А. Киселёва [1926, 1930], которые посвящены изучению водорослей рисовых полей, хаузов, прудов и некоторых водоёмов в окрестностях Самарканда и Старой Бухары. Между тем, в литературе отсутствуют данные об альгофлоре нижней части р. Зарафшан. Если говорить об исследованиях, связанных с изучением водорослей не только Узбекистана, но и других стран Средней Азии, то стоит упомянуть работы Музафарова [1958, 1960, 1965], Мусаева [1960], Музафарова и Мусаева [1969], Каримовой [1972], Когана [1972], Шайимкуловой [2007], Бобоева [2011, 2013], однако, ни в одной из работ диатомовая водоросль *P. laevis* не приведена (с учётом других названий (синонимов) этого вида).

В силу того, что *P. laevis* имеет весьма крупные по сравнению с другими диатомовыми водорослями размеры клеток и при этом довольно «типичную» морфологию, пропустить или спутать данный вид с другими водорослями практически невозможно. А если учесть, что во времена СССР альгофлору Средней Азии, в том числе и Узбекистана, довольно хорошо изучали (см. выше), по-видимому, этот вид просто ранее не обитал в водоёмах данного региона.

Другой вопрос, каким образом *P. laevis* смогла вселиться в р. Зарафшан? По литературным данным, *P. laevis* имеет статус инвазионного вида неясного происхождения [Handbook of

Alien Species..., 2009]. Изначально вид *P. laevis* был описан (как *Biddulphia laevis* Ehrenberg) из р. Гудзон (США) [Ehrenberg, 1843]. За последние годы появилось значительное число работ, в которых сообщается о находках *P. laevis* в различных странах Европы, где ранее он не отмечался. Так, например, относительно недавно данный вид был впервые зарегистрирован в одной из рек Чехии [Fránková-Kozáková et al., 2007]; популяция данного вида была описана в водоёме-охладителе Хмельницкой АС [Генкал, Ярмошенко, 2009]. В Азии данный вид отмечен в Израиле, Иордании, Ираке, Китае, Корее, Тайване, Турции, Шри-Ланке и Японии [Tuji, Houki, 2001; Генкал, Ярмошенко, 2009; Algae of Ukraine, 2009; Guiry, Guiry, 2016].

Известно несколько основных путей распространения водорослей: воздушный, водный и при помощи других организмов, в том числе человека [Kristiansen, 1996]. К сожалению, в нашем случае, мы не можем однозначно сказать, каким образом данный вид был занесён в р. Зарафшан. На наш взгляд, наиболее вероятными путями проникновения *P. laevis* в Зарафшан могут быть занесение его в реку при интродукции других организмов (в частности, рыб) или распространение из водоёмов соседних стран, куда он мог попасть ранее. По литературным данным известно, что в водоёмы и водотоки Узбекистана и Средней Азии в XX в. были интродуцированы разные виды рыб [Карпевич, 1998], например, из бассейна р. Амур (Китай): белый толстолобик (*Hypophthalmichthys molitrix*), амурский лжепескарь (*Abbottina rivularis*), белый амур (*Ctenopharyngodon idella*), китайская медака (*Oryzias sinensis*), микроперкопс (*Micropercops* sp.), амурский риногобиус (*Rhinogobius similis*), змееголов (*Channa argus*) и др. [Мирабдуллаев и др., 2011]. Можно также констатировать, что в близлежащих морях (Аральском и Каспийском) до сих пор этот вид диатомовых водорослей не был отмечен, а также нет данных о находках его в каком-либо другом водоёме Средней Азии.

Очевидно, что даже если вид каким-либо образом вселился в водоём, ему необходимы определенные условия для дальнейшего раз-

**Таблица.** Физико-химические показатели воды в нижнем течении р. Зарафшан (в районе г. Навои)

	Февраль	Апрель	Август	Октябрь
Температура воды, °С	4–5	10–14	17–24	16–18
рН воды	7	7.5	7	8
Минерализация воды, г/л	1.39–1.44	1.25–1.74	1.39–1.99	1.79–1.89

Примечание. В таблице приведены минимальные и максимальные значения за период с 2009 по 2012 г.

вития. Исходя из экологических характеристик, при которых развивается *P. laevis* (см. выше), наиболее значимыми условиями являются рН среды и солёность.

Был проведён физико-химический анализ воды в районе станции Навои (табл.).

Как было сказано выше, *P. laevis* является алкалибионтом, то есть оптимальные условия для его развития – воды с повышенным рН. В нашем случае, рН воды колебался от нейтрального значения рН до 8 (табл. 1). Таким образом, можно сказать, что по этому показателю условия в водоёме были благоприятными для развития данного вида. Особого внимания, на наш взгляд, заслуживает обсуждение минерализации воды в исследованном районе. Согласно литературным данным, *P. laevis* – солоноватоводный вид, характерный для эстуариев рек и внутренних водоёмов с высокой проводимостью [Comprige, 1982]. В целом, повышение минерализации в р. Зарафшан наблюдается с конца 1960-х гг. В начале 1960-х гг. минерализация воды в нижнем течении реки была выше в 2.9 раза по сравнению с горной частью и продолжала повышаться в последующие годы. Так, в 1970-х гг. минерализация воды составляла 0.22–0.39 г/л, а вблизи г. Навои – 0.58–1.05 г/л. В результате вода нижнего течения р. Зарафшан стала непригодной для питья [Узбекская национальная энциклопедия, 2002]. По данным гидрометеорологического центра за 2009–2011 гг., минерализация воды в среднем течении реки составила 0.36–0.86 г/л, а в нижнем – 2.56–3.66 г/л. По нашим данным, максимальное значение минерализации воды в исследованном районе (в районе г. Навои) составила 1.99 г/л (табл.).

Повышение уровня минерализации в нижнем течении р. Зарафшан, и, в частности, в

районе г. Навои, связано, по-видимому, со сбросом в реку засоленных коллекторно-дренажных вод с орошаемых сельскохозяйственных угодий. В данном случае, очевидно, что повышение минерализации в нижнем течении реки способствовало развитию вселившегося вида водоросли.

### Заключение

Таким образом, в р. Зарафшан впервые отмечен новый вид диатомовой водоросли *P. laevis*, который, в создавшихся в водоёме за счёт деятельности человека условиях (в частности, повышенной минерализации воды) развивается в нём в массе. По-видимому, *P. laevis* был занесён в р. Зарафшан в связи с интродукцией водных объектов (скорее всего рыб), или проник из водоёмов соседних стран, куда мог попасть ранее. Мы намеренно ничего не говорим о статусе данного вида, то есть является ли он «инвазионным» [Handbook of Alien Species..., 2009], чтобы избежать терминологической путаницы [Dgebuadze, 2011], и, надеемся, что дальнейшее изучение альгофлоры р. Зарафшан поможет решить данный вопрос.

### Благодарности

Обработка материала выполнена при поддержке гранта РФФИ 14-50-00029. Морфологическая часть работы проведена в рамках государственного задания МГУ, часть 2, п. 01 10.

Электронные микрофотографии сделаны на оборудовании отделения электронной микроскопии ЗИН РАН. Авторы выражают благодарность м. н. с. лаборатории паразитологии ЗИН РАН А.А. Миролубову за помощь в работе на СЭМ.

Авторы также выражают благодарность д.б.н. С.И. Генкалу за консультации и помощь в подборе литературы, д.б.н. Н.И. Дорофеев, к.б.н. С.С. Бариновой и к.б.н. Ф.В. Сапожникову за возможность обсуждения результатов, академику Ю.Ю. Дгебуадзе за помощь в подборе литературы, связанной с интродукцией рыб в водоёмы Средней Азии и д.б.н. А.А. Котову за поддержку.

### Литература

- Алимжанова Х.А. Закономерности распределения водорослей бассейна р. Чирчик и их значение в определении эколого-санитарного состояния водоёмов. Ташкент: Фан, 2007. 265 с.
- Бобоев М.Т. Анализ систематической структуры альгофлоры водоёмов Южно-Гаджикской депрессии // Известия АН РТ. 2011. № 2 (175). С. 7–14.
- Бобоев М.Т. Альгофлора рек Юго-Гаджикской депрессии // Доклады АН РТ. 2013. № 10 (56). С. 821–826.
- Генкал С.И., Ярмошенко Л.П. К морфологии, таксономии, экологии и распространению *Pleurosira laevis* (Bacillariophyta) // Украинский ботанический журнал. 2009. Т. 66. № 5. С. 659–669.
- Диатомовый анализ: Определитель ископаемых и современных диатомовых водорослей. Книга 2. Порядки Centrales и Mediales / Ред. А.И. Прошкина-Лавренко. М.; Л., 1949. 238 с.
- Ельмуратов А.Е. Фитопланктон южной части Аральского моря и озёр Приаралья в условиях антропогенного евтрофирования (систематическая часть): Дис. ... докт. биол. наук. Ташкент: ИБ АН РУз, 1977. 447 с.
- Забелина М.М., Киселёв И.А., Прошкина-Лавренко А.И., Шешукова В.С. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 4. Диатомовые водоросли. М.: Советская наука, 1951. 619 с.
- Каримова Б.К. Флора водорослей водоёмов Алайской долины и бассейна р. Куршаб: Дис. ... канд. биол. наук. Ташкент: ИБ АН РУз, 1972. 145 с.
- Карпевич А.Ф. Избранные труды: В 2-х т. Т. 2. Акклиматизация гидробионтов и научные основы аквакультуры. М.: ВНИРО, 1998. 870 с.
- Киселёв И.А. К вопросу об альгологическом населении хаузов г. Старой Бухары // Русский журнал тропического медицины. 1926. № 3. С. 48–64.
- Киселёв И.А. Планктон прудов (хауза) «Нау» г. Старой Бухары, его состав и периодичность в связи с изменениями физико-химических условий водной среды // Труды Узбекского института тропической медицины. 1930. Т. 1. Вып. 1. С. 115–188.
- Коган Ш.И. Водоросли водоёмов Туркм ССР. Ашхабад: Ёлым, 1972. 252 с.
- Мирабдуллаев И.М., Мирзаев У.Т., Кузметов А.Р., Кимсанов З.О. Определитель рыб Узбекистана. Ташкент, 2011. 108 с.
- Музафаров А.М. Флора водорослей горных водоёмов Средней Азии. Ташкент: АН Уз ССР, 1958. 380 с.
- Музафаров А.М. Флора водорослей стока Амударьи. Ташкент: АН УзССР, 1960. 101 с.
- Музафаров А.М. Флора водорослей водоёмов Средней Азии. Ташкент: Наука, 1965. 580 с.
- Музафаров А.М., Мусаев К.Ю. Водоросли водоёмов Узбекистана. Ташкент: Фан, 1969. 228 с.
- Мусаев К.Ю. Водоросли орошаемых земель и их значение для плодородия почв. Ташкент: Фан, 1960. 212 с.
- Тальских В.Н. Естественные и антропогенные изменения биоценозов перифитона в водотоках Среднеазиатского региона // Труды САНИГМИ. Сб. науч. трудов. М., 1990. № 138 (219). С. 56–78.
- Тальских В.Н., Мустафаева З.А. Систематический список водорослей перифитона в водных экосистемах Сары-Челекского заповедника // Труды заповедников Кыргызстана. Бишкек, 2005. С. 84–93.
- Узбекская национальная энциклопедия. Ташкент: Государственное научное издательство, 2002. Т. 3. 704 с.
- Шайимкулова М.А. Альгофлора реки Акбууры и её роль оценке качества вод: Дис. ... канд. биол. наук. Ташкент: ИБ АН РУз, 2007. 119 с.
- Шульц В.Л. Реки Средней Азии. Л.: ЛИМИЗ, 1965. 606 с.
- Шульц В.Л., Машрапов Р. Ўрта Осиё гидрографияси. Тошкент: Ўқитувчи, 1969. 360 с.
- Algae of Ukraine: Diversity, Nomenclature, Taxonomy, Ecology and Geography. Vol. 2. Bacillariophyta / Eds. P.M. Tsarenko, S.P. Wasser, E. Nevo. Ruggell / Liechtenstein: A.R.G. Gantner Verlag, 2009. 413 p.
- Compire P. Taxonomic revision of the diatom genus *Pleurosira* (Eupodiscaceae) // Bacillaria. 1982. Vol. 5. P. 165–190.
- Denys L. A check-list of the diatoms in the Holocene deposits of the western Belgian coastal plain with a survey of their apparent ecological requirements II: Centrales // Geological Survey of Belgium Professional Paper. 1991. Vol. 247. 92 p.
- Dgebuadze Yu.Yu. A decade of research on invasions of alien species in the Holarctic // Russian Journal of Biological Invasions. 2011. Vol. 2 (2–3). P. 69–72.
- Ehrenberg C.G. Verbreitung und Einfluss des mikroskopischen Lebens in Süd- und Nord-Amerika // Abhandlungen der Königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin. 1843. S. 291–466.
- Fránková-Kozáková M., Marvan P., Geriš R. Halophilous diatoms in Czech running waters: *Pleurosira laevis* and *Bacillaria paxillifera* // Proceedings of the 1st Central European Diatom Meeting 2007 / Eds. W.-H. Kusber, R. Jahn. Botanic Garden and Botanical Museum Berlin-Dahlem, Freie Universität Berlin. 2007. P. 39–44.
- Guiry M.D., Guiry G.M. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway // (<http://www.algaebase.org>); searched on 15 January 2016.
- Handbook of Alien Species in Europe / Ed. J.A. Drake. Invading Nature – Springer Series in Invasion Ecology. 2009. Vol. 3. 399 p.

- Kelly M.G., Adams C., Graves A.C., Jamieson J., Krokowski J., Lycett E.B., Murray-Bligh J., Prichard S., Wilkins C. The Trophic Diatom Index: A User's Manual. Revised edition. Bristol: Environment Agency, 2001. 135 p.
- Kociolek J.P., Lamb M.A., Lowe R.L. Notes on the growth and ultrastructure of *Biddulphia laevis* Ehr. (Bacillariophyceae) in the Maumee River, Ohio // The Ohio Journal of Science. 1983. Vol. 83. No 3. P. 125–130.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. 2/3. Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae / Hrsg. H. Ettl, J. Gerloff, H. Heynig, D. Möllenhauer. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart: G. Fischer; Jena: G. Fischer, 1991. 576 s.
- Kristiansen J. Dispersal of freshwater algae – a review // Hydrobiologia. 1996. Vol. 336. P. 151–157.
- Tuji A., Houki A. Centric diatoms in Lake Biwa // Lake Biwa Monographs. 2001. No 7. P. 1–90.

## ***PLEUROSIRA LAEVIS* (EHRENBERG) COMPÈRE – THE NEW DIATOM SPECIES FOR UZBEKISTAN AND CENTRAL ASIA**

© 2016 Mamanazarova K.S.<sup>1\*</sup>, Gololobova M.A.<sup>2\*\*</sup>

<sup>1</sup> Institute of the Gene Pool of the Plants and Animals of the Uzbek Academy of Sciences,  
Tashkent 100053;

<sup>2</sup> Faculty of Biology, M.V. Lomonosov Moscow State University,  
Moscow, 119234.

E-mail: \* [karomat.3005@mail.ru](mailto:karomat.3005@mail.ru), \*\* [gololobovama@mail.ru](mailto:gololobovama@mail.ru)

A diatom species *Pleurosira laevis* was found in the Zarafshan River, the largest river of Uzbekistan, for the first time. The populations from Uzbekistan were studied by light and scanning electron microscopy. Some data on distribution, morphology, and ecology of this species are represented. We assume that *Pleurosira laevis* could be introduced occasionally to the Zarafshan River simultaneously with the intentional introduction of other organisms, or could penetrate from the waters of neighboring countries, where it appeared earlier.

**Key words:** introduction, diatoms, *Pleurosira laevis*, algoflora, benthos, periphyton, Zarafshan River, Uzbekistan.

УДК 575.17.599.323.5.

# ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ВОЗМОЖНЫЕ ИСТОЧНИКИ ФОРМИРОВАНИЯ ИЗОЛИРОВАННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ПОЛЕВОЙ МЫШИ *APODEMUS AGRARIUS* PALLAS, 1771 НА ТЕРРИТОРИИ МАГАДАНСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2016 Переверзева В.В.<sup>1\*</sup>, Примак А.А.<sup>1\*\*</sup>, Павленко М.В.<sup>2\*\*\*</sup>,  
Докучаев Н.Е.<sup>1\*\*\*\*</sup>, Евдокимова А.А.<sup>1\*\*\*\*\*</sup>

<sup>1</sup> Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения Российской академии наук (ИБПС ДВО РАН), ул. Портовая 18, Магадан, 685000, Россия,

<sup>2</sup> Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения Российской академии наук (БПИ ДВО РАН), Владивосток, просп. 100 лет Владивостоку, 159, 690022, Россия.

e-mail: \* [vypereverzeva@mail.ru](mailto:vypereverzeva@mail.ru), \*\* [primak@ibpn.ru](mailto:primak@ibpn.ru), \*\*\* [mv\\_pavlenko@mail.ru](mailto:mv_pavlenko@mail.ru),  
\*\*\*\* [dokuchaev@ibpn.ru](mailto:dokuchaev@ibpn.ru), \*\*\*\*\* [annaevdokimova1994@yandex.ru](mailto:annaevdokimova1994@yandex.ru)

Поступила в редакцию 22.04.2016

Полевая мышь *Apodemus agrarius* – новый для Магаданской области вид-вселенец, успешно адаптировавшийся к условиям Северного Приохотья. У полевых мышей из 4 локальных поселений региона (Снежная Долина, Снежный, Солнечный, Талон) определена полная нуклеотидная последовательность гена цитохром *b* (*cytb*) мтДНК и выявлено 5 *cytb*-гаплотипов. Филогенетический анализ показал сходство строения нуклеотидных последовательностей *cytb* полевых мышей из Северного Приохотья и *cytb*-гаплотипов особей этого вида из дальневосточно-китайского участка ареала. Наиболее вероятно, что инвазия *A. agrarius* в пос. Талон произошла из Приморского края; в пос. Снежная Долина – из Приморского края и Китая; в пос. Снежный и м/р-н Солнечный – только из Китая. Полевые мыши, населяющие пос. Снежный и м/р-на Солнечный, имеют единое монофилетическое происхождение. Мыши, обитающие в пос. Снежная Долина, по-видимому, имеют полифилетическое происхождение. Полевые мыши из пос. Талон имеют отличное от 3 остальных поселений северо-приохотского анклава монофилетическое происхождение. По данным о состоянии 16 аллозимных локусов, выборки полевой мыши из пос. Снежный, м/р-на Солнечный и пос. Талон высоко достоверно различаются между собой. У полевой мыши Северного Приохотья параметры изменчивости по взятому в анализ набору биохимических маркеров генов имеют тенденцию к снижению. Генетический анализ показал, что исследованные локальные поселения *A. agrarius* Магаданской области на настоящий момент представляют собой небольшие изолированные популяции.

**Ключевые слова:** полевая мышь, *Apodemus agrarius*, вид-вселенец, ген цитохрома *b* (*cytb*), аллозимная изменчивость, генетическое разнообразие, филогенетический анализ.

## Введение

Полевая мышь *Apodemus agrarius* Pallas, 1771 – грызун-агрофил, относящийся в некоторых регионах России к числу чужеродных инвазийных видов [Тупикова и др., 2000; Бобров и др., 2008; Хляп, Варшавский, 2010; Хляп и др., 2011]. Являясь важным звеном экосистемы, служит кормовой базой для хищников, участвует в почвообразовании, наносит опре-

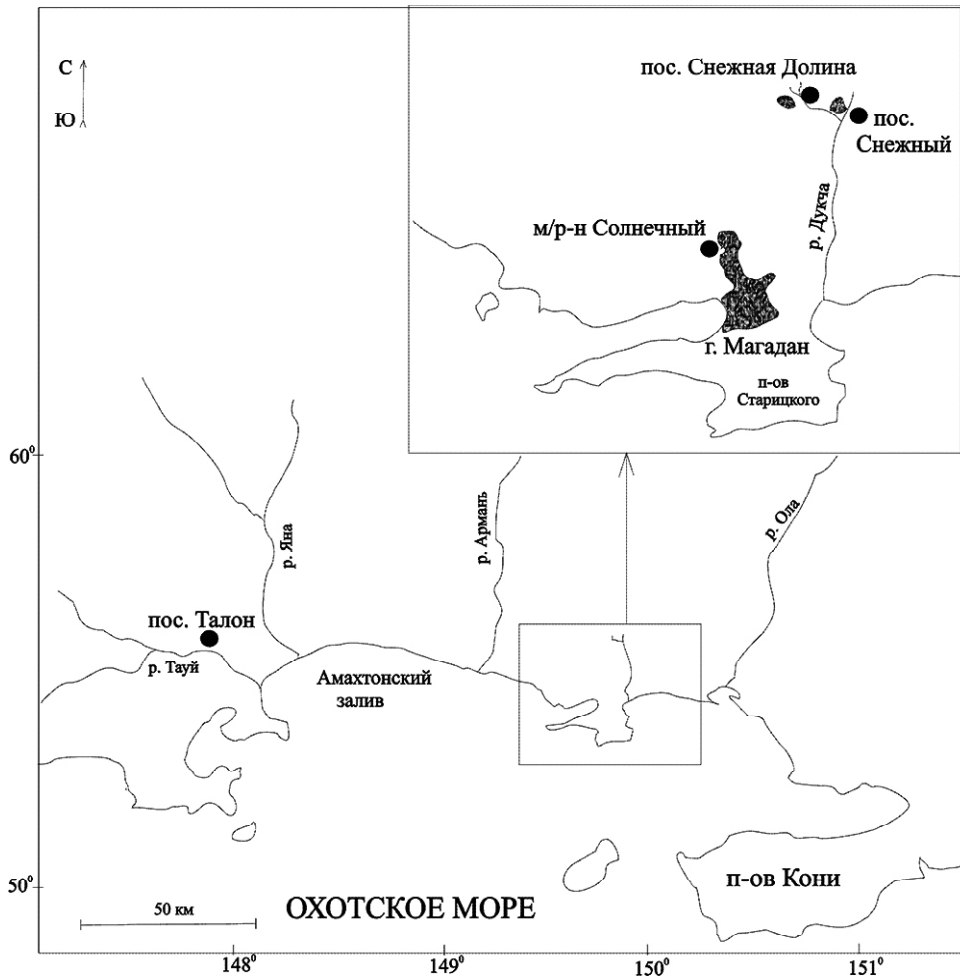
делённый ущерб сельскому хозяйству и способствует поддержанию различных природно-очаговых инфекций [Карасёва, 1979]. В дальневосточном регионе полевая мышь – источник заражения людей геморрагической лихорадкой с почечным синдромом [Lee, 2003]. Ареал полевой мыши подразделяется на два изолированных массива – Европейско-Сибирско-Казахстанский и Дальневосточно-Китай-

ский. Ареал расширяется и формируется в основном под влиянием хозяйственной деятельности человека [Волков и др., 1979; Карасёва и др., 1992; Тихонова и др., 1992; Костенко, 2000; Тупикова и др., 2000; Неронов и др., 2001; Бобров и др., 2008; Bazhenov et al., 2015]. До середины 1990-х гг. вид в Магаданской обл. отсутствовал [Юдин и др., 1976; Чернявский, 1984; Позвоночные..., 1996]. Впервые полевая мышь здесь была отмечена в 1995 г., когда несколько её особей были отловлены в посёлках Талон и Снежная Долина [Докучаев и др., 2001; Андреев и др., 2006]. В последующие годы её регулярно ловили в ряде пунктов Магаданской обл. (окрестностях г. Магадан, в посёлках Снежная Долина и Талон). Местами численность полевой мыши достигала высоких значений. Так, в пос. Талон в начале октября 2003 г. по периферии убранного картофельного поля площадью примерно 1600 м<sup>2</sup> Н.Е. Докучаев за неполные сутки отловил 63 экземпляра. Плотность грызунов, таким образом, составила почти 400 экз. на 1 га [Примаков и др., 2004]. В условиях Магаданской обл. полевая мышь в основном заселяет территории, освоенные под сельскохозяйственные культуры (поля, огороды, приусадебные и дачные участки). Часть из них заброшена и заросла бурьяном, равно как и межи между огородами. Отдельные особи вида были отловлены и в естественных биотопах (лиственничниках с кедровым стлаником, ерником, кустарниковыми ивами и злаково-разнотравной растительностью в пойме р. Дукча), на удалении в сотни метров от ближайших огородов. Наблюдение магаданских поселений полевой мыши в течение 20-летнего периода свидетельствует об успешной адаптации вида к местным условиям: резко укороченному вегетационному периоду, длительному присутствию снежного покрова, майским (а то и июньским) заморозкам и снегопадам. Перезимовавшие самки за тёплый период здесь дают три выводка, и один-два помёта приносят молодые самки. Средняя плодовитость, оценённая по числу эмбрионов и плацентарных пятен у 23 половозрелых самок, составила  $7.1 \pm 0.29$  молодых в выводке [данные Н.Е. Докучаева]. Это даже

выше, чем в южных регионах Дальнего Востока, где у самок в среднем фиксировалось 6 эмбрионов [Костенко, 2000].

Несомненно, полевая мышь попала в Магаданскую обл., удалённую более чем на 1300 км от нативного ареала вида, с завозимыми по морю кормами для животных или иной сельскохозяйственной продукцией. Железнодорожное сообщение с Магаданской обл. отсутствует. Основная часть грузооборота области приходится на перевозки морским транспортом [Правительство Магаданской области..., 2016]. Регулярные морские перевозки установились с начала 1930-х гг. Главным корреспондирующим направлением Магаданского морского торгового порта являются порты юга Дальнего Востока России – Владивосток, Восточный (Находка), Ванино. В этих портах для магаданских торговых и сельскохозяйственных предприятий формируются контейнеры с грузами, поступающими из Приморского и Хабаровского краёв, Сибири, Китая, Казахстана и Кореи. В южных районах Приморского края, на Ханкайской равнине, где полевая мышь многочисленна [Костенко, 2000], долгие годы существовали сельхозпредприятия (совхозы), находившиеся в административно-хозяйственном подчинении Магадана и снабжавшие северную область овощами, картофелем, сеном, причём регулярные поставки сельхозпродукции в Магаданскую обл. осуществлялись до конца 1990-х гг. [История и современное состояние..., 2007; Приозёрное (Приморский край)..., 2016]. Завоз этого грызуна в Магаданскую обл. автомобильным транспортом нами исключается, равно как и авиацией. Федеральная автомобильная дорога Р504 «Колыма» связывает Магадан с Якутском, и проходит по территории, где этот грызун не обитает. Авиацией завозятся лишь небольшие партии овощей и фруктов.

В настоящее время полевая мышь в Магаданской обл. живёт в нескольких изолированных друг от друга локальных поселениях, расположенных на разном удалении друг от друга (от 5 до 130 км) и приуроченных к населённым пунктам и их окрестностям (рис. 1). Она проявляет себя здесь как грызун-агрофил со



**Рис. 1.** Район вселения полевой мыши в Северное Приохотье. Места обнаружения полевой мыши и сбора проб показаны точками.

склонностью к синантропии, что известно и для других регионов России [Кучерук, Карасёва, 1992; Хляп, Варшавский, 2010; Тихонова и др., 2012]. Наиболее изолированы полевые мыши в пос. Талон, тогда как три локальных поселения в окрестностях г. Магадан можно таковыми назвать лишь условно. Все они находятся в речных поймах и соединены автомобильными трассами, вдоль которых расположены огороды. Какие-либо препятствия для расселения полевой мыши отсутствуют, тем не менее, она не имеет здесь сплошного распространения, ловилась только в перечисленных выше населённых пунктах и не была поймана между ними.

В пос. Талон до середины 1990-х гг. был совхоз «Тауйский», существовало животноводческое хозяйство, на полях выращивали

картофель. В пос. Снежный (в 1968–1997 гг. совхоз «Снежный») были коровники и развивалось свиноводческое производство. В м/р-не Солнечный в период с начала 1980-х до середины 1990-х гг. действовала птицефабрика «Северная». В пос. Снежная Долина расположены базы отдыха. В настоящее время в этих посёлках имеются личные подсобные и фермерские хозяйства, дачи и огороды. Во все перечисленные места через Магаданский морской торговый порт завозили сельскохозяйственную продукцию и корма для скота (в том числе брикетированное сено и зерно).

Было предпринято несколько попыток выяснить, откуда могли быть завезены грызуны. Для этого выборки полевой мыши из Магаданской обл., Приморья и юга Хабаровского края сравнивались с помощью разных генетичес-



ких методов – исследования аллозимной изменчивости [Примак и др., 2004, 2005; Засыпкин и др., 2007] и RAPD-PCR анализа [Докучаев и др., 2008]. Результаты данных исследований позволили выдвинуть предположение о неоднократной интродукции полевой мыши на территорию Магаданской обл. В последние годы для уточнения филогенетических связей этого инвазионного вида были апробированы молекулярно-генетические методы [Примак, 2013; Примак, Переверзева, 2015]. Следует отметить широкий полиморфизм нуклеотидной последовательности выбранного для анализа гена цитохрома *b* (*cytb*) мтДНК в популяциях этого вида. Это позволяет успешно использовать молекулярно-генетический анализ *cytb*-гаплотипов в филогенетических исследованиях *A. agrarius* [Serizawa et al., 2000; Reutter et al., 2003; Liu et al., 2004; Suzuki et al., 2008; Dubey et al., 2009; Sakka et al., 2010; Oh et al., 2013; Переверзева, Павленко, 2014; Koh et al., 2014; Kim, Park, 2015].

Можно предположить, что генетическая структура полевой мыши (как недавнего вселенца в Северное Приохотье) в новых для вида условиях всё ещё находится в стадии становления. Генофонд *A. agrarius* Магаданской обл., по-видимому, в наибольшей степени был обусловлен эффектом основателя и дрейфом генов. При этом нельзя исключить, что существовал хотя и ограниченный, но постоянный приток новых генов в результате завоза полевых мышей с регулярными поставками кормов и сельскохозяйственной продукции из южных регионов Дальнего Востока.

Целью настоящей работы является выявление донорских популяций для полевой мыши Магаданской обл. и определение уровня генетической изменчивости этого вида в поселениях Северного Приохотья.

### Материал и методика

Полевые мыши для исследования были отловлены в выше перечисленных пунктах в 1997–2015 гг. сотрудниками ИБПС ДВО РАН: Н.Е. Докучаевым, Е.А. Дубининым и А.А. Примаком. Образцы для молекулярно-генетических методов (скелетные мышцы) фиксиро-

вали в 96%-м этаноле, для аллозимного анализа – замораживали и хранили при  $-20^{\circ}\text{C}$ . Выделение тотальной ДНК из заспиртованной мышечной ткани и её очистка проводились по модифицированному методу М. Флеминга и Д. Кука [Fleming, Cook, 2002]. Амплификация полной нуклеотидной последовательности гена *cytb* митохондриального генома велась с использованием составленных в лаборатории популяционной генетики ИБПС ДВО РАН праймеров ApoL14061 cta cac agc att caa ctg tga cta atg aca tg и ApoR15351 cct tct tct tga tgc cct gag aag aga agt tct tgc. Условия амплификации нуклеотидной последовательности гена *cytb* соответствуют представленным А.Е. Балакиревым с соавторами [2007]. Амплифицированный участок мтДНК очищался и подготавливался к секвенированию по стандартной методике набором реагентов Diatom™ DNA Clean-Up «Лаборатория Изоген». Строение нуклеотидных последовательностей гена *cytb* мтДНК определяли по стандартной методике с применением наборов для циклического секвенирования ДНК Big Dye Terminator (Applied Biosystems, v. 3.1) и генетического анализатора ABI Prism 3130 (Applied Biosystems, США). Ген *cytb* картировался относительно полной нуклеотидной последовательности мтДНК *A. agrarius* (GenBank № HM034866 [Oh et al., 2011]).

Для проведения филогенетического анализа, помимо собственных данных, из GenBank были взяты сведения о строении полной или частичной (880 пар нуклеотидов (пн)) нуклеотидной последовательности гена *cytb* у 191 экземпляра полевой мыши из различных локалитетов [Serizawa et al., 2000; Liu et al., 2004; Sakka et al., 2010; Oh et al., 2013; Переверзева, Павленко, 2014; Koh et al., 2014; Kim, Park, 2015]. Были отобраны только образцы экземпляров из Приморского и Хабаровского краёв, Сибири, Китая, Казахстана и Кореи – территорий, откуда завоз полевых мышей в Магаданскую обл. наиболее вероятен. В качестве внешней группы использовалась последовательность нуклеотидов гена *cytb* *Apodemus chevrieri* (Milne-Edwards, 1868), GenBank № AB096818. Статистическая обработка и ана-

лиз генетических данных проводились с помощью пакетов программ MEGA 6.0.2.74 [Tamura et al., 2013], ARLEQUIN ver. 3.5 [Excoffier et al., 2005] и Network 4.5.1.0 [Bandelt et al., 1999].

Разделение аллозимов проводили методом вертикального электрофореза с использованием модифицированного оборудования [Засыпкин, 1983, 1986] в 6.5–7.5%-м полиакриламидном геле на трис-ЭДТА-боратной [Peacock et al., 1965] и трис-глициновой [Davis, Ornstein, 1959] буферных системах. Выявление ферментативных активностей проводили по стандартным методикам [Manchenko, 2003]. Проанализировано 15 ферментных систем, кодируемых, предположительно, 16 интерпретационными локусами. Обозначения локусов соответствуют сокращённому названию ферментов и даны в аббревиатуре, представленной Г.П. Манченко [Manchenko, 2003]. Для определения соответствия наблюдаемых численностей генотипов ожидаемым по распределению Харди-Вайнберга при выявленных частотах аллелей, а также для определения генетической гетерогенности выборок использовали специализированные компьютерные программы – SHHW и SHRXC [Zaykin, Pudovkin, 1993]. Суммарное значение критерия  $\Sigma\chi^2$ , основанное на свойстве аддитивности  $\chi^2$ -распределения, рассчитывали согласно: [Животовский, 1991].

### Результаты и обсуждение

Полная нуклеотидная последовательность гена *cytb* мтДНК определена у полевых мышей из 4 локальных поселений Магаданской обл. (см. рис. 1). У этого вида *cytb* включает 1143 пары нуклеотидов (пн) и расположен с 14127-й по 15270-ю пн митохондриального генома. У обследованных особей в нуклеотидной последовательности *cytb* найдены в общей сложности 22 нуклеотидные замены, определяющие наличие 5 гаплотипов гена *cytb* (рис. 2). Полученные нуклеотидные последовательности M1–M5 депонированы в GenBank (№№ KR338982–KR338986).

В исследованных нуклеотидных последовательностях гена *cytb* полевых мышей найде-

		111223344	4566677789	00
		3346378928	8428846847	36
		9275434660	9346718002	55
M1	KR338983	CGACTTCGGG	ACATTGCCCC	CA
M2	KR338982	.A.....	...C.A....	.C
M3	KR338984	.A.T.C.C..	..G...T...	.C
M4	KR338985	T.....	G.....T...	..
M5	KR338986	TAG.A.T.AA	.T..C..TTT	TC

Рис. 2. Гаплотипы гена цитохрома *b* полевой мыши из Магаданской обл. Нуклеотидные замены представлены относительно последовательности варианта M1. Сайты замен показаны от начала гена цитохрома *b* митохондриального генома *A. agrarius* GenBank № HM034866 [Oh et al., 2011].

ны преимущественно синонимичные нуклеотидные замены – 18 транзиций и 3 трансверсии в 3-й позиции кодона. Полученные результаты согласуются с литературными данными, согласно которым 3-й нуклеотид большинства кодонов в транслируемых участках гена наиболее вариабелен из-за вырожденности кода [Zardoya, Meyer, 1996]. В гаплотипе M2 замена тимина на цитозин во 2-м нуклеотиде триплета (в сайте 686 пн от начала гена) приводит к замещению изолейцина треонином в 229 позиции полипептида цитохрома *b*. Данный аминокислотный сайт расположен в VI трансмембранном домене фермента и является промежуточным по степени консервативности [Howell, 1989]. Модифицированная физико-химическая дистанция Грэнтсема для этой замены составляет 59, что больше порогового значения 57.9 для одношаговых замен и свидетельствует о её консервативном характере [Бутвиловский и др., 2009]. По-видимому, обнаруженная аминокислотная замена является эволюционно нейтральной.

Распределение долей найденных у полевых мышей гаплотипов гена *cytb* в обследованных выборках представлено в табл. 1

Полевые мыши, отловленные в окрестностях пос. Снежная Долина, составляют единственную полиморфную по строению нуклеотидной последовательности гена *cytb* группу. Учитывая, что были исследованы только 6 экземпляров, допустимо наличие и других *cytb*-гаплотипов у полевых мышей данного поселения. Можно предположить, что попу-

**Таблица 1.** Доли гаплотипов гена цитохрома *b* в выборках из поселений полевой мыши Магаданской области

Место сбора проб	Объём выборки	Гаплотипы гена цитохром <i>b</i>				
		M1	M2	M3	M4	M5
		Доля гаплотипов в выборке				
Пос. Снежная Долина	6	0.1667	0.1667	0.1667	0.0000	0.5000
Пос. Снежный	17	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	1.0000
М/р-н Солнечный	34	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	1.0000
Пос. Талон	23	0.0000	0.0000	0.0000	1.0000	0.0000

ляция этого вида в пос. Снежная Долина была сформирована в результате нескольких «волн» небольшого количества вселенцев либо из различных популяций-доноров, либо из одной донорной популяции, но неоднократно. Во втором случае происходила инвазия мышей с различными мтДНК-гаплотипами. Однократная интродукция большой группы неродственных полевых мышей представляется менее вероятной.

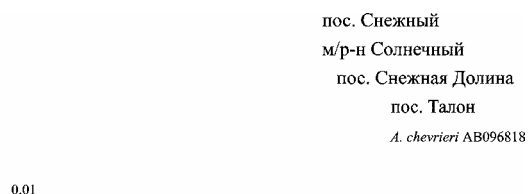
По-видимому, мономорфное строение нуклеотидной последовательности *cytb* у полевых мышей в остальных выборках является результатом синергии эффекта основателя и дрейфа генов. У особей из пос. Снежный найден только M5, распространённый и у зверьков из пос. Снежная Долина. Эти населённые пункты расположены менее чем в 2 км на разных берегах р. Дукчи. Поскольку полевая мышь в Магаданской обл. обитает в населённых пунктах и прилегающих к ним огородах, можно предположить ограничение потока генов между локальными поселениями этого вида, приуроченными к пос. Снежный и Снежная Долина. Вероятно, особи с гаплотипом M5 были завезены с поставкой одной партии сельскохозяйственной продукции (или сена) в оба соседних посёлка. При этом в пос. Снежный, возможно, не произошла интродукция экземпляров с другими *cytb*-гаплотипами. Не исключён и другой сценарий: полевые мыши с иными вариантами гена *cytb* попали в пос. Снежный, но из генофонда этого поселения мышей в силу стохастических процессов произошла элиминация гаплотипов, отличных от M5.

В выборке полевых мышей из м/р-на Солнечный найдены особи только с вариантом M5. Хотя данный микрорайон и пос. Снежный соединяет автомобильная трасса длиной 18 км,

вдоль которой разбросаны огороды, в промежутке между этими пунктами полевые мыши в уловах отсутствовали. Возможно, это связано с небольшой численностью популяций полевой мыши в этих посёлках, что определяет низкую миграционную активность особей. Наличие в данных популяциях полевой мыши экземпляров только с гаплотипом M5, видимо, обусловлено завозом грызунов из одного и того же места.

Генофонд мышей, обитающих в окрестностях пос. Талон, включает только M4, что также может быть следствием совместного действия эффекта основателя и дрейфа генов. На основании полученных результатов с применением метода ближайшего соседа (NJ) в пакете программ MEGA6 построено дерево, которое отражает филогенетические отношения между поселениями полевой мыши Магаданской обл. (рис. 3).

В NJ-дендрограмму входят 2 кластера. Группы M5-полевых мышей пос. Снежный и м/р-на Солнечный составляют 1-ю кладу. Полиморфное по строению нуклеотидной последовательности гена *cytb* поселение мышей пос. Снежная Долина и M4-особи пос. Талон об-



**Рис. 3.** NJ-филогенетическое дерево отношений между поселениями полевой мыши Магаданской области, основанное на данных об изменчивости гена цитохрома *b* мтДНК. Масштабный отрезок соответствует числу нуклеотидных замен на один сайт.

разуют 2-ю кладу. Данное объединение объясняется близостью нуклеотидного строения М1–М3 (пос. Снежная Долина) и М4 (пос. Талон) *cytb*-гаплотипов полевых мышей. Большая длина ветви, характеризующей выборку из пос. Талон, определяется наличием только в этой группе мышей М4-гаплотипа. По-видимому, полевая мышь попала в этот населённый пункт с отдельной, завезённой только в данный посёлок поставкой сельскохозяйственной продукции. Особи этого вида с другими *cytb*-гаплотипами либо не попали в пос. Талон, либо были элиминированы из поселения стохастическими процессами.

Корма для животных и сельскохозяйственная продукция, с которой полевая мышь могла попасть в Магаданскую обл., завозились преимущественно из Приморского и Хабаровского краёв, а также из Сибири, Казахстана, Китая и Кореи. Поэтому из GenBank были отобраны образцы гена (или его фрагмента, не менее 880 пн) мышей из выше перечисленных регионов.

Предварительный анализ показал сходство строения гаплотипов М1–М4 с нуклеотидными последовательностями (742 пн) вариантов гена *cytb* В1, В2, В3, В5, В7 и В8 (GenBank № FJ906759, FJ906756, FJ906761, FJ906760, FJ906762, FJ906764 соответственно) полевых мышей популяции юга Приморского края [Переверзева, Павленко, 2014]. Для более точного анализа были секвенированы и депонированы в GenBank полные нуклеотидные последовательности гена *cytb* особей из Приморского края с данными гаплотипами. Гаплотипу В1 в GenBank соответствует KU859999, В2 – KU860001, В3 – KU860002, В5 – KU860000, В7 – KU860003, В8 – KU860006. Подчеркнём, что именно эти гаплотипы обнаружены у полевых мышей в выборке из окрестностей с. Прилуки Хорольского района [Переверзева, Павленко, 2014], расположенной в непосредственной близости от угодий с. Приозёрное, откуда до конца 1990-х гг. шли поставки сельхозпродукции в Магаданскую обл. С применением метода ближайшего соседа (NJ) в пакете программ MEGA6 построено дерево, отражающее филогенетические отношения меж-

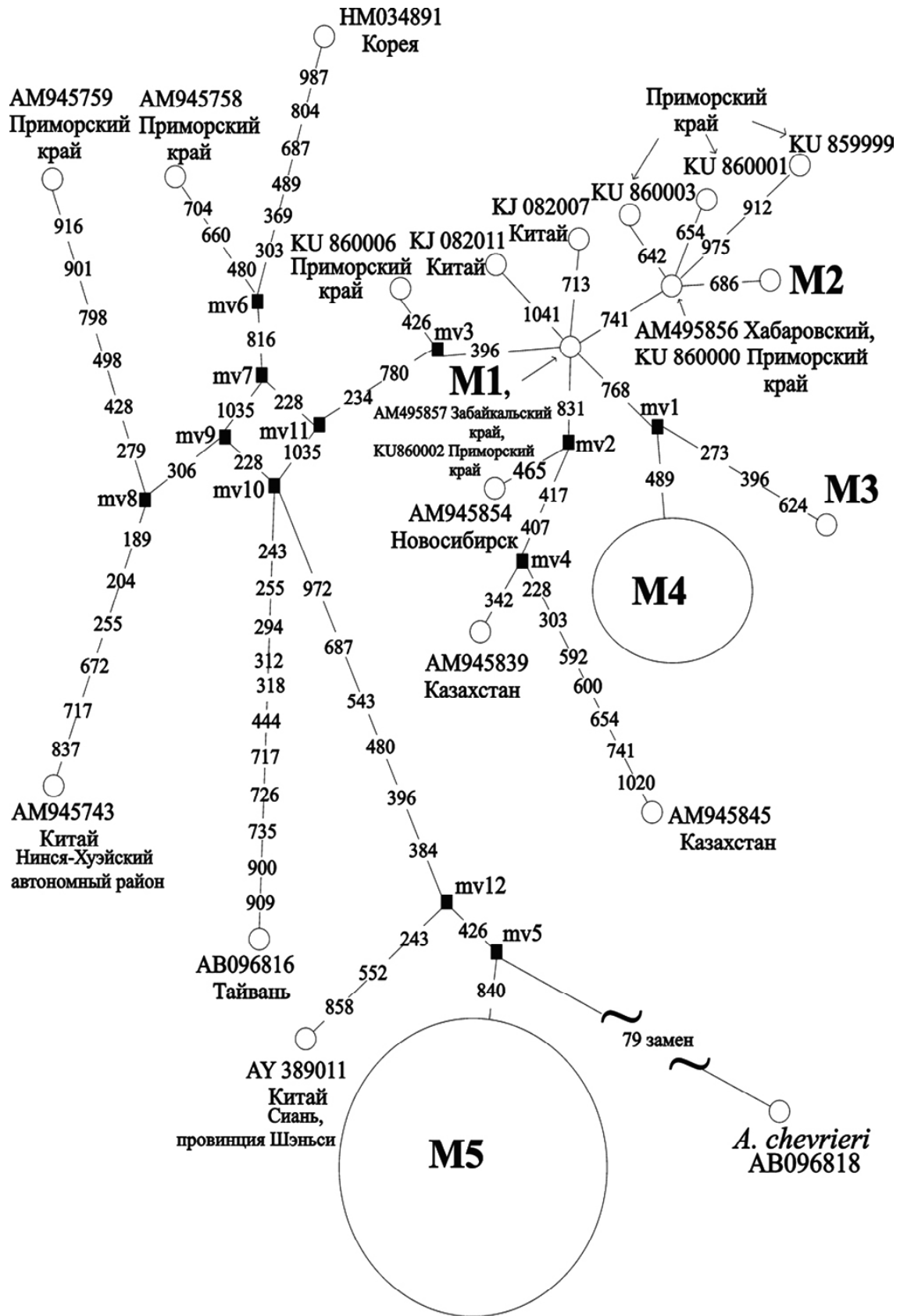
ду нуклеотидными последовательностями гаплотипов М1–М5 и вариантами гена *cytb* особей полевой мыши из перечисленных регионов (рис. 4). Полученные результаты показывают высокую степень полиморфизма нуклеотидной последовательности гена *cytb* у *A. agrarius*, о чём свидетельствует наличие субкластеров с высокими значениями бутстрэп-индексов. Вариант М5 локализован на ветви, близкой к корню дерева с бутстрэп-поддержкой 70%. По-видимому, гаплотип М5 относится к более древней и обособленной генетической сублинии.

Для дальнейшего филогенетического анализа были отобраны нуклеотидные последовательности, расположенные на NJ-дереве в совместных с М1–М5 субкластерах, и построена медианная сеть по принципу минимального числа нуклеотидных замен (рис. 5).

На медианной сети (рис. 5) более детально определены филогенетические связи гаплотипов М1–М5. Вариант М1 (по участку 880 пн) совпадает с нуклеотидными последовательностями образцов AM495857 (отловлен в зоне дизъюнкции ареала, в долине р. Онон, в окрестностях с. Караксар Забайкальского края, сопредельного Дальневосточному округу) [Павленко и др., 2007; Sakka et al., 2010] и KU860002 (добытому в Приморском крае). Закономерно предположить, что с большей вероятностью М1-особи этого вида попали в Магаданскую обл. из Приморского края, с которым Магаданский регион имеет более тесные экономические связи, чем с Забайкальским краем. Нуклеотидная последовательность гена *cytb* особей KJ082007 и KJ082011 [Kim, Park, 2015] из Китая отличается от М1 одной заменой (рис. 5). Китай имеет общую границу с Приморским краем, поэтому поток генов между популяциями *A. agrarius* этих территорий вполне возможен.

Мыши из Хабаровского (AM495865) и Приморского (KU860000) краёв имеют одинаковую нуклеотидную последовательность этого фрагмента гена (рис. 5). Данный *cytb*-гаплотип отличается от М1 одной нуклеотидной заменой. Он является родоначальным для небольшого субкластера, включающего в себя





**Рис. 5.** Медианная сеть гаплотипов мтДНК *A. agrarius* из Магаданской области и потенциально донорных популяций. Размер кругов пропорционален частоте варианта мтДНК в выборках полевой мыши из магаданских поселений. Цифрами обозначены сайты мутаций относительно начала гена цитохрома *b* митохондриального генома *A. agrarius* GenBank № NM034866 [Oh et. al., 2011]. Чёрными квадратами отмечены гипотетические гаплотипы mv 1–12.

варианты гена *cytb* особей из Приморского края (KU859999, KU860001, KU860003) и M2 (рис. 5). Это может свидетельствовать о едином происхождении данных гаплотипов. Можно предположить, что M2-мыши были интродуцированы также из Приморского (или Хабаровского) края.

Варианты гена M3 и M4 сходны по нуклеотидному строению и составляют небольшой субкластер, происходящий от M1 (рис. 5). У *A. agrarius* очень широкий полиморфизм нуклеотидной последовательности гена *cytb*. В выборке полевой мыши с юга Приморского края при анализе фрагмента гена 742 пн были идентифицированы 36 вариантов гена *cytb* [Переверзева, Павленко, 2014]. Можно предположить, что при исследовании полной нуклеотидной последовательности 1143 пн у особей этого вида популяции Приморского края количество вариантов гена *cytb* увеличится. Вполне вероятно, что в генофонде полевой мыши присутствуют *cytb*-гаплотипы, соответствующие гипотетическому mv1 или более близкие по строению к M3 и M4. Однако мыши с такими генотипами не были отловлены, и их нуклеотидные последовательности гена *cytb* не были зарегистрированы в GenBank. Можно констатировать филогенетическое родство нуклеотидных последовательностей M1 с M3 и M4 и предположить инвазию полевых M3- и M4-мышей из Приморского края в Магаданскую обл.

Таким образом, наиболее вероятно, что полевые мыши с гаплотипами M1–M4 проникли в магаданский регион из Приморского края. В пользу этого свидетельствует наибольшее сходство нуклеотидных последовательностей вариантов мтДНК полевых мышей в выборке из окрестностей с. Прилуки Приморского края (соседствующего с хозяйством, откуда шли регулярные поставки сельхозпродукции в Магаданскую обл.) к гаплотипам M1–M4. Важно также отметить, что среди гаплотипов полевых мышей из Приморского края, которые оказались наиболее близки вариантам *cytb* магаданских особей, присутствуют варианты B2 – KU860001, B3 – KU860002 и B7 – KU860003, в отношении которых нами ранее

было высказано предположение об их адаптивной ценности [Переверзева, Павленко, 2014].

Вариант M1 является анцестральным не только для M2–M4, которые обнаружены у особей из Магаданской обл., но и для других гаплотипов из восточной части Азии – Приморского и Хабаровского краёв, Китая (дальневосточно-китайский участок ареала), а также Восточной Сибири и Казахстана (европейско-сибирско-казахстанский массив) (рис. 5). Поэтому можно предположить, что вариант M1 достаточно распространён в популяциях полевой мыши восточной части Азии. По-видимому, он типичен для *A. agrarius* дальневосточно-китайского массива. Однако M1 может быть предковым и для нуклеотидных последовательностей некоторых мышей европейско-сибирско-казахстанской части ареала (AM945839, AM945845 и AM945854). Несмотря на изоляцию двух массивов ареала *A. agrarius*, нельзя исключить случайный, связанный с хозяйственной деятельностью человека, завоз полевых мышей из одной территории в другую, например, вместе с кормами для животных или сельскохозяйственной продукцией по железной дороге. Поэтому, возможно, полной изоляции мышей европейско-сибирско-казахстанской и дальневосточно-китайской частей ареала нет [Sakka et al., 2010; Фрисман и др., 2015; Kim, Park, 2015], но поток генов между популяциями *A. agrarius* этих двух массивов сильно ограничен.

Обособленное положение на медианной сети занимает гаплотип M5 (рис. 5). Из всех вариантов гена *cytb* *A. agrarius* M5 наиболее близок по строению нуклеотидной последовательности к данному участку митохондриального генома *A. chevrieri*. Это свидетельствует об архаичности данной нуклеотидной последовательности. Вариант M5 составляет генетически обособленный (бутстрэп-индекс 70%) субкластер с отловленным в Китае образцом AY389011 (Центральный Китай, провинция Шэнси, Сиань [Liu et al., 2004]) (рис. 4). Сходство нуклеотидного строения M5 и AY389011 позволяет предположить принадлежность этих гаплотипов к одной генетической сублинии *A. agrarius*. Нуклеотидная последовательность

этих образцов отличается от последовательности экземпляра AM945743 (ближайшего к ним по строению и отловленному также в Китае в соседнем Нинся-Хуэйском автономном районе [Sakka et al., 2010]) шестнадцатую (M5) и семнадцатую (AY389011) заменами. От M1 они разнятся одиннадцатую и двенадцатую заменами, соответственно (рис. 5). Однако, учитывая топологию NJ-дерева (рис. 4), представляется вполне вероятной инвазия M5-особей полевой мыши из провинций центрального Китая. В настоящее время Магаданский регион имеет широкие торговые связи с КНР через порты юга Дальнего Востока России, что позволяет предположить возможность завоза в Магаданскую обл. особей полевой мыши непосредственно с территории Китая.

В целом можно сделать вывод, что полевые мыши Магаданской обл. происходят от особей дальневосточно-китайской части ареала этого вида – из Приморского края и Китая.

Гаплотип M5 присутствует у мышей из колоний пос. Снежный, пос. Снежная Долина и м/р-на Солнечный (табл. 1). Это может свидетельствовать об интродукции особей этого вида в Магаданскую обл. из одной донорной популяции.

Для уточнения сходства генофондов выборок *A. agrarius* из пос. Снежный и м/р-на Солнечный проведён генетический анализ биохимических маркеров ядерных генов. В выборках полевой мыши из Магаданской обл. было выявлено и интерпретировано 16 аллозимных локусов. Локусы LDH-1, LDH-2, IDH-2, PGD, GR, SOD, HK, AK и EST-D оказались мономорфными во всех изученных группах. В исследованных выборках мышей обнаружено 7 полиморфных ферментных систем. Характеристики полиморфных локусов, параметры аллозимной изменчивости выборок и оценка межвыборочной гетерогенности по этим маркерам генов показаны в табл. 2.

В полиморфных системах частота основного аллеля составляет 0.556–0.98. В большинстве локусов присутствует 2 аллеля, только в локусе EST-M у особей из пос. Талон и м/р-на Солнечный присутствуют 3 и 4 аллеля, соответственно. В последнем случае 2 редких ал-

леля найдены у одной гетерозиготной особи.

В ходе исследования выявлены: полиморфные маркеры генов, характерные только для одной выборки мышей; установлены аллозимные локусы, полиморфные в двух выборках особей; обнаружены маркеры генов, полиморфные во всех исследованных группах.

Достоверное отклонение наблюдаемых численностей генотипов от ожидаемых по распределению Харди-Вайнберга выявлено в трёх случаях. Во-первых, в выборке из окрестностей м/р-на Солнечный найдена особь с генотипом 0.90/1.30 по локусу EST-M, которая была единственным носителем двух редких аллелей, что и обусловило обнаруженное генетическое неравновесие. Во-вторых, в этой же выборке мышей наблюдался достоверный избыток особей, гетерозиготных по локусу ACP. Причины такого отклонения от равновесного состояния могут быть различными. Отлов животных производился в конце августа на небольшой по площади территории обширного поля. В выборку могли попасть зверьки-сеголетки из родственных помётов с идентичными гетерозиготными генотипами по данному локусу. В-третьих, случай достоверного отклонения от распределения генотипов по закону Харди-Вайнберга приходится на локус ACP у полевых мышей из пос. Снежный. В этом случае неравновесие связано с наличием в выборке двух редких гомозиготных особей. В одной точке отловлено относительно небольшое количество экземпляров (табл. 2). Поэтому носители этих генотипов, возможно, принадлежат к одному выводку. Частоты генотипов остальных полиморфных аллозимных локусов в выборках полевой мыши соответствуют закону Харди-Вайнберга.

Для оценки наличия изоляции между исследованными группами полевой мыши Магаданской обл. был проведён тест на гетерогенность (табл. 3).

Все изученные выборки мышей по распределению частот аллелей биохимических маркеров генов различаются между собой с высокой степенью достоверности. Это свидетельствует о полной изоляции исследованных поселений *A. agrarius* Магаданской обл. и позво-



**Таблица 2.** Частоты аллелей полиморфных локусов, оценка уровня генетической гетерогенности и параметры аллозимной изменчивости выборки полевой мыши Магаданской области.

Локус	F	Места отлова			Значение критерия $\chi^2$
		Пос. Талон N=62	М/р-н N=42	Солнечный Пос. Снежный N=18	
Частоты аллелей					
G-3-PD	1.00	1.00	1.00	0.972	$\chi^2=5.83$ d.f.=2
	1.10			0.028	
	H <sub>obs</sub>			0.056	
ME	1.00	0.911	1.00	1.00	$\chi^2=11.70^{**}$ P<0.01 d.f.=2
	1.10	0.089			
	H <sub>obs</sub>	0.177			
GOT	1.00	1.00	0.369	0.861	$\chi^2=88.69^{***}$ P<0.001 d.f.=4
	1.10		0.631	0.139	
	H <sub>obs</sub>		0.500	0.278	
EST-M	0.90	0.113	0.012	1.00	$\chi^2=37.42^{***}$ P<0.001 d.f.=12
	1.00	0.556	0.750		
	1.20	0.331	0.226		
	1.30	0.000	0.012		
	H <sub>obs</sub>	0.548	0.381		
L( $\chi^2$ )		84.03 <sup>***</sup> P<0.001			
d.f.		6			
ACP	1.00	0.847	0.702	0.806	$\chi^2=14.99^{**}$ P<0.01 d.f.=4
	1.10	0.153	0.298	0.194	
	H <sub>obs</sub>	0.274	0.548	0.167	
	L( $\chi^2$ )		4.03* P<0.05	3.94* P<0.05	
	d.f.		1	1	
GLO	1.00	1.00	1.00	0.833	$\chi^2=30.12^{***}$ P<0.001 d.f.=4
	1.10			0.167	
	H <sub>obs</sub>			0.222	
PGM	1.00	0.984	1.00	1.00	$\chi^2=1.97$ d.f.=2
	1.10	0.016			
	H <sub>obs</sub>	0.032			
Параметры аллозимной изменчивости выборки					$\sum \chi^2=190.72^{***}$
H <sub>obs</sub>		0.064	0.089	0.045	P<0.001
N <sub>A/L</sub>		1.3	1.3	1.1	d.f.=30

**Примечание.** F – относительная подвижность аллеля, N – число исследованных экземпляров, L( $\chi^2$ ) – значение критерия  $\chi^2$  для оценки равновесия Харди-Вайнберга в локусе, d.f. – число степеней свободы, P – уровень достоверности, H<sub>obs</sub> – средняя наблюдаемая гетерозиготность, N<sub>A/L</sub> – среднее число аллелей на локус,  $\sum \chi^2$  – суммарное значение критерия  $\chi^2$ .

**Таблица 3.** Суммарная генетическая гетерогенность выборки полевой мыши Магаданской области по данным о состоянии аллозимных полиморфных локусов.

Место отлова	Пос. Талон	М/р-н Солнечный	Пос. Снежный
Пос. Талон		$\sum \chi^2=117.90^{***}$ d.f.=12	$\sum \chi^2=75.52^{***}$ d.f.=13
М/р-н Солнечный	P < 0.001		$\sum \chi^2=53.68^{***}$ d.f.=10
Пос. Снежный	P < 0.001	P < 0.001	

**Примечание.**  $\sum \chi^2$  – суммарное значение критерия  $\chi^2$  для всех локусов, P – уровень достоверности, d.f. – число степеней свободы.

ляет рассматривать их как отдельные популяции. Генофонд изолированных поселений полевой мыши формируется синергией эффекта основателя, дрейфа генов и отбора. В различные посёлки Магаданской обл. могло попасть небольшое число вселенцев полевой мыши, чей генофонд изначально содержал ограниченное число аллелей. Причём в разные посёлки попадали особи с различным набором аллелей. Эти небольшие наборы аллелей, различные в каждом поселении полевых мышей, и послужили основанием для формирования уникальных генофондов этих популяций. Чем меньше численность локального поселения и чем больше она колеблется, тем интенсивнее происходят стохастические изменения частот аллелей различных генов, не связанные непосредственно с отбором – дрейф генов. Полевая мышь относится к быстро размножающимся видам с флуктуирующей численностью. Это подтверждается результатами ежегодных обловов сельхозугодий в окрестностях м/р-на Солнечный с 2005 по 2013 г. Высокая численность полевых мышей здесь была отмечена в 2005 и 2008 гг., в остальные годы попадались лишь единичные экземпляры, или вид в уловах вовсе отсутствовал [данные А.А. Примака]. При сильном падении численности в популяции сохраняется незначительное число особей с очень ограниченным числом аллелей. Генофонд колонии проходит через стадию «бутылочного горлышка», приводящую к снижению полиморфизма.

Для сравнения уровней белкового полиморфизма полевой мыши из популяций Магаданской обл. и популяций дальневосточно-китайской части ареала были взяты данные по аллозимной изменчивости выборок *A. agrarius* из Приморского и Хабаровского краёв. В северо-приохотских группах особей полевой мыши совокупные параметры изменчивости по взятому в анализ набору аллозимных локусов имеют тенденцию к снижению. У представителей каждой популяции *A. agrarius* обнаружено только 3–4 полиморфных локуса из 16 исследованных, в то время как в нативных популяциях этого вида из Приморского и Хабаровского краёв по данному спектру аллозим-

ных маркеров полиморфизм выявлен в 4–6 локусах. У особей из популяций Магаданской обл. только в единственном локусе EST-M найдено 4 аллеля. В выборках полевых мышей с юга Дальнего Востока России 3–4 аллеля обнаружено в системах G-3-PD, ME, EST-M и GLO [Засыпкин и др., 2007].

### Заключение

Сопоставляя данные молекулярно-генетического и аллозимного анализов, можно реконструировать историю формирования генофонда новых популяций *A. agrarius*, которые возникли в Магаданской обл. в результате многократных инвазий. Следует констатировать мноморфное строение нуклеотидной последовательности гена *cytb* у особей трёх локальных поселений из четырёх исследованных. В нативных популяциях этого вида имеет место широкий полиморфизм данного участка мтДНК. Этот факт свидетельствует об интенсивных микроэволюционных процессах, проходящих в исследованных изолированных поселениях *A. agrarius*. Полученная информация о филогенетических связях гаплотипов гена *cytb* мтДНК полевой мыши Северного Приохотья свидетельствует о наиболее вероятной инвазии особей этого вида из Приморского края (пос. Снежная Долина и Талон) и Китая (пос. Снежная Долина, пос. Снежный и м/р-н Солнечный). Эти территории относятся к дальневосточно-китайскому участку ареала *A. agrarius*. Наличие M5 *cytb*-гаплотипа у мышей из пос. Снежный и м/р-на Солнечный свидетельствует о едином монофилетическом происхождении этих поселений. По-видимому, с одной поставкой сельскохозяйственной продукции в эти населённые пункты попали полевые мыши, родственные по материнской линии и имеющие один митотип. Возможно, в пос. Снежный и м/р-н Солнечный были завезены особи и с другими *cytb*-гаплотипами, но в силу стохастических процессов их носители были элиминированы из этих поселений. По-видимому, нельзя исключить возможность повторных инвазий особей этого вида с очередными поставками сельскохозяйственной продукции в данные населённые пункты. Ве-

роятно, частота привнесённых таким образом *cytb*-гаплотипов незначительна, и посредством дрейфа генов данные митотипы элиминируются из генофонда полевых мышей пос. Снежный и м/р-на Солнечный. Высоко достоверные отличия этих выборок друг от друга по биохимическим маркерам генов, вероятно, являются результатом синергии эффекта основателя и дрейфа генов. По-видимому, донорная популяция *A. agrarius* имела более высокий уровень аллозимного полиморфизма, но ограниченное число колонистов привнесли в образованные на территории Магаданской обл. группировки вида лишь часть генного пула этой популяции. При этом в поселении полевой мыши м/р-на Солнечный полиморфизм сохранился в локусе EST-M, а в пос. Снежный – в G-3-PD и GLO. В утрату различных альтернативных аллелей этих локусов в двух изолированных малочисленных группах полевой мыши могли внести свой вклад и стохастические процессы.

В пос. Снежная Долина обитает единственная полиморфная по строению нуклеотидной последовательности гена *cytb* группировка *A. agrarius* в Магаданской обл. Вероятно, данная популяция сформировалась в результате неоднократной инвазии небольшого числа вселенцев из одной донорной популяции Китая (особи с митотипом M5) и различных популяций-доноров Приморского края (экземпляры с гаплотипами M1–M3). Возможен и другой путь формирования генофонда полевой мыши пос. Снежная Долина. Особи с гаплотипом M5 попали в этот посёлок из одной популяции Китая, а полевые мыши с вариантами гена *cytb* M1–M3 завозились неоднократно из одной и той же популяции Приморского края.

Пос. Талон расположен в 130 км от г. Магадан. Гаплотип M4 найден только у полевых мышей этого поселения, что может свидетельствовать об уникальном монофилетическом происхождении талонской группировки грызунов. Спектр полиморфных аллозимных маркеров данной выборки также имеет свои особенности. Локусы ME и PGM в группе особей пос. Талон полиморфны, а в выборках мышей пос. Снежный и м/р-на Солнечный – мономор-

фны. В локусе GOT обнаружен полиморфизм у мышей из пос. Снежный и м/р-на Солнечный, а в поселении из пос. Талон данный маркер мономорфный (табл. 2). Можно предположить, что полевые мыши попали в пос. Талон в результате разовой поставки сельскохозяйственной продукции из Приморья.

Полученные результаты молекулярно-генетического и аллозимного анализов свидетельствуют о существовании в Магаданской обл. небольших изолированных поселений *A. agrarius*. Найдено, что полевые мыши пос. Снежный и м/р-на Солнечный имеют единое монофилетическое происхождение. Группировка этого вида в пос. Снежная Долина, по-видимому, имеет полифилетическое происхождение. Наиболее географически изолированная популяция полевых мышей пос. Талон имеет монофилетическое происхождение, отличное от всех остальных группировок этого вида в Северном Приохотье. Высоко достоверные генетические отличия между выборками полевых мышей Магаданской обл. указывают на изолированный характер выявленных поселений и позволяют рассматривать их как самостоятельные популяции. Эти поселения *A. agrarius* сформировывались, предположительно, в разное время в результате неоднократных инвазий. Плотность грызунов в них в основном поддерживается на низком уровне, лишь в отдельные годы давая локальные всплески численности, какие были отмечены в 2003 г. в пос. Талон и в 2005 и 2008 гг. в м/р-не Солнечный. Низкая численность, видимо, является основной причиной слабой миграционной активности грызунов и изолированного существования выявленных локальных поселений полевой мыши на территории Магаданской обл.

### Благодарности

Авторы выражают благодарность сотруднику лаборатории экологии млекопитающих ИБПС ДВО РАН к. б. н. Е.А. Дубинину, принимавшему участие в сборе материала для молекулярно-генетического и аллозимного анализов. Авторы также признательны глубокоуважаемым рецензентам за рекомендации, позво-

лившие значительно улучшить представляемый для публикации материал. Работа проводилась при частичной финансовой поддержке грантов ДВО РАН № 05-III-Г-06-107 (руководитель А.А. Примак), РФФИ № 15-04-02668 (руководитель Н.Е. Докучаев) и ДВО РАН № 15-I-6-0150 (руководитель В.П. Никишин).

### Литература

- Андреев А.В., Докучаев Н.Е., Кречмар А.В., Чернявский Ф.Б. Наземные позвоночные Северо-Востока России: Аннотированный каталог. 2-е изд., испр. и доп. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2006. 315 с.
- Балакирев А.Е., Баскевич М.И., Гмырь А.П. и др. К вопросу о таксономическом статусе формы *ciscaucasicus* и её родственных отношений с малой лесной мышью *Sylvaemus uralensis* по данным секвенирования гена цитохрома b мтДНК // Генетика. 2007. Т. 43. № 12. С. 1651–1666.
- Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А. Чужеродные виды млекопитающих в экосистемах России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 232 с.
- Бутвиловский А.В., Барковский Е.В., Бутвиловский В.Э. и др. Основные методы молекулярной эволюции. Минск: Белорусский государственный медицинский университет, 2009. 210 с.
- Волков В.И., Черных П.А., Долгих А.М., Яковлева Т.В. Распространение и основные черты экологии полевой мыши (*Apodemus agrarius*) в Приамурье // Зоол. журн. 1979. Т. 58. № 8. С. 1202–1212.
- Докучаев Н.Е., Лапинский А.Г., Соловечук Л.Л. Генетическая изменчивость полевых мышей (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) Дальнего Востока России по результатам RAPD-PCR анализа // Известия РАН. Сер. биол. 2008. № 4. С. 429–434.
- Докучаев Н.Е., Поспехов В.В., Лазуткин А.Н. Нежелательная интродукция полевой мыши в Магаданскую область // Колымские вести. 2001. № 14. С. 19–20.
- Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 271 с.
- Засыпкин М.Ю. Камера для электрофореза белков в пластинах полиакриламидного геля // Лабораторное дело. 1983. № 3. С. 58–59.
- Засыпкин М.Ю. Полуавтоматическая система для переноса белковых образцов из центрифуги в электрофоретическую камеру // Лабораторное дело. 1986. № 2. С. 117–118.
- Засыпкин М.Ю., Примак А.А., Павленко М.В., Докучаев Н.Е. Генетическая гетерогенность полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) Магаданской области и юга Дальнего Востока России по результатам исследования аллозимной изменчивости // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2007. № 2. С. 49–55.
- История и современное состояние Хорольского района (Электронный справочник). «Территория: Приморский край» / ПГПБ им. А.М. Горького. Владивосток, 2007. // ([http://old.pgpb.ru/cd/terra/horo/horo\\_01.htm](http://old.pgpb.ru/cd/terra/horo/horo_01.htm)). Проверено 18.08.2016.
- Карасёва Е.В. Полевая мышь (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) // В кн.: Медицинская териология. М.: Наука, 1979. С. 194–203.
- Карасёва Е.В., Тихонова Г.Н., Богомолов П.Л. Ареал полевой мыши (*Apodemus agrarius*) в СССР и особенности обитания вида в его разных частях // Зоол. журн. 1992. Т. 71, вып. 6. С. 106–115.
- Костенко В.А. Грызуны (Rodentia) Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2000. 210 с.
- Кучерук В.В., Карасёва Е.В. Синантропия грызунов // В сб.: Синантропия грызунов и ограничение их численности / Ред. В.Е. Соколов, Е.В. Карасёва. М.: РАН, 1992. С. 4–36.
- Неронов В.М., Хляп Л.А., Тупикова Н.В., Варшавский А.А. Изучение формирования сообществ грызунов на пахотных землях Северной Евразии // Экология. 2001. № 5. С. 355–362. (Перевод: Neronov V.M., Khlyap L.A., Tupikova N.V., Warshavsky A.A. Formation of Rodent Communities in Arable Lands of Northern Eurasia // Russian Journal of Ecology. 32 (5). 2001. P. 326–333.)
- Павленко М.В., Кораблёв В.П., Картавцева И.В., Кардаш А.И. Изменение границ ареала полевой мыши *Apodemus agrarius* Pallas, 1771 (Rodentia, Muridae) в Забайкалье: новые находки из зоны дизъюнкции и их генетическая характеристика // Природоохранное сотрудничество Читинской области (Российская Федерация) и автономного района Внутренняя Монголия (КНР) в трансграничных экологических регионах: Мат-лы междунар. конф. Чита: Забайкал. гос. гум.-пед. ун-т, 2007. С. 260–265.
- Переверзева В.В., Павленко М.В. Разнообразие строения гена цитохрома b митохондриальной ДНК полевой мыши *Apodemus agrarius* Pallas, 1771 из популяций юга Дальнего Востока России // Известия РАН. Серия Биологическая. 2014. № 1. С. 5–16.
- Позвоночные животные Северо-Востока России / Отв. ред. И.А. Черешнев. Владивосток: Дальнаука, 1996. 308 с.
- Правительство Магаданской области. Официальный сайт (Электронный документ) // ([http://www.49gov.ru/our\\_region/overview/](http://www.49gov.ru/our_region/overview/)). Проверено 19.08.2016.
- Примак А.А. Новые данные о происхождении анклава полевой мыши пос. Талон Магаданской области // В сб.: Чтения памяти акад. К.В. Симакова: Мат-лы докл. Всерос. науч. конф. (Магадан, 26–28 ноября 2013 г.). Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2013. С. 162.
- Примак А.А., Докучаев Н.Е., Засыпкин М.Ю. Первые данные по аллозимной изменчивости полевой мыши – недавнего вселенца в Магаданскую область // В сб.: Сибирская зоологическая конференция: Тезисы докладов всероссийской конференции, посвящённой 60-летию ИСЭЖ СО РАН, 15–22 сентября 2004 г. Новосибирск, 2004. С. 171–172.

- Примак А.А., Докучаев Н.Е., Засыпкин М.Ю. Аллозимная изменчивость полевой мыши *Apodemus agrarius* Pallas, 1771 – недавнего вселенца в Магаданскую область // В сб.: Наука Северо-Востока России – начало века: Мат-лы Всероссийской научной конференции, посвящённой памяти академика В.В. Симакова и в честь его 70-летия (Магадан, 26–28 апреля 2005 г.). Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2005. С. 339–340.
- Примак А.А., Переверзева В.В. Полиморфизм строения гена цитохрома b полевой мыши *Apodemus agrarius* Pallas, 1771 Северного Приохотья // В сб.: Чтения памяти акад. К.В. Симакова: Материалы докл. Всерос. науч. конф. (Магадан, 24–25 ноября 2015 г.). Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2015. С. 160–161.
- Приозёрное (Приморский край) (Электронный документ) // ([https://ru.wikipedia.org/wiki/Приозёрное\\_\(Приморский\\_край\)](https://ru.wikipedia.org/wiki/Приозёрное_(Приморский_край))). Проверено 16.09.2016.
- Тихонова Г.Н., Карасёва Е.В., Богомолов П.Л. Основные изменения ареала полевой мыши в Советском Союзе за последние 30–40 лет // В кн.: Синантропия грызунов и ограничение их численности. М.: Наука, 1992. С. 301–322.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Суров А.В., Богомолов П.Л., Котенкова Е.В. Экологические аспекты формирования фауны мелких млекопитающих урбанистических территорий Средней полосы России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 371 с.
- Тупикова Н.В., Хляп Л.А., Варшавский А.А. Грызуны полей Северо-Восточной Палеарктики // Зоол. журн. 2000. Т. 79, вып. 4. С. 480–494.
- Фрисман Л.В., Богданов А.С., Шереметьева И.Н., Каргавцева И.В., Павленко М.В. Западный и восточный изоляты полевой мыши: сравнительный анализ пяти микросателлитных локусов // Структура вида у млекопитающих: Материалы конференции. М., 2015. С. 82.
- Хляп Л.А., Варшавский А.А. Синантропные и агрофильные грызуны как чужеродные млекопитающие // Рос. журнал биол. инвазий. 2010. № 3. С. 73–91.
- Хляп Л.А., Варшавский А.А., Бобров В.В. Разнообразие чужеродных видов млекопитающих в различных регионах России // Рос. журн. биол. инвазий. 2011. № 3. С. 79–88.
- Чернявский Ф.Б. Млекопитающие крайнего северо-востока Сибири. М.: Наука, 1984. 388 с.
- Юдин Б.С., Кривошеев В.Г., Беляев В.Г. Мелкие млекопитающие Севера Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1976. 269 с.
- Bandelt H.J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. 1999. Vol. 16. P. 37–48.
- Bazhenov Yu.A., Pavlenko M.V., Korabiev V.P., and Kardash A.I. Current Distribution of the Striped Field Mouse (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) in Eastern Transbaikalia: New Findings in the Disjunction Area. Russian journal of biological invasions. 2015. Vol. 6. № 1. P. 1–5.
- Davis B.J., Ornstein L. A new high resolution electrophoresis method. // Report Delivered at the New York Academy of Medicine on March 24, 1959. P. 112–118.
- Dubey S., Michaux J., Brunner H., et al. False phylogenies on wood mice due to cryptic cytochrome-b pseudogene // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2009. 50. P. 633–641.
- Excoffier L., Laval G., Schneider S. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis // Evol. Bioinformatics Online. 2005. Vol. 1. P. 47–50.
- Fleming M.A., Cook J.A. Phylogeography of endemic ermine (*Mustela erminea*) in southeast Alaska // Mol. Ecol. 2002. Vol. 11. P. 795–807.
- Howell N. Evolutionary conservation of protein regions in the proton motive cytochrome b and their possible roles in redox catalysis // J. Mol. Evol. 1989. Vol. 29. P. 157–169.
- Kim H.R., Park Y.C. Genetic diversity and genetic structure of the striped field mouse *Apodemus agrarius coreae* (Muridae, Rodentia) in Korea (Электронный журнал) // Gene. 2015. 10. 572(2):292-7. doi: 10.1016/j.gene.2015.08.014. Epub 2015 Aug 8. (2015) // (<http://dx.doi.org/10.1016/j.gene.2015.08.014>). Проверено 19.08.2016.
- Koh H.S., Shaner P.J., Csorba G., et al. Comparative genetics of *Apodemus agrarius* (Rodentia: Mammalia) from insular and continental eurasian populations: cytochrome b sequence analyses // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. 2014. 60 (1). P. 73–84.
- Lee H.W. Emergence and control of hantavirus disease // В кн.: Хантавирусы и хантавирусные инфекции (к 70-летию изучения ГЛПС на Дальнем Востоке России). Владивосток: Примполиграфкомбинат, 2003. С. 20–42.
- Liu X., Wei F., Li M., Jiang X., et al. Molecular phylogeny and taxonomy of wood mice (genus *Apodemus* Kaup, 1829) based on complete mtDNA cytochrome b sequences, with emphasis on Chinese species // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2004. 33. P. 1–15.
- Manchenko G.P. Handbook of detection of enzymes on electrophoretic gels: 2nd ed. CRC Press. Inc., Boca Raton, FL, 2003. 553 p.
- Oh D.J., Kim T.W., Chang M. H., Han S.H., Oh H.S., Kim S.J. Mitochondrial genome sequences of the striped field mice *Apodemus agrarius coreae* and *Apodemus agrarius chejuensis* Mitochondrial DNA, 2011; Vol. 22. № 5–6. P. 165–167.
- Oh D.J., Kim T.W., Chang M.H., Han S.H., Oh H.S., Kim S.J. Migration route estimation of the Jeju striped field mouse *Apodemus agrarius chejuensis* (Rodentia, Muridae) // Mitochondrial DNA. 2013. Vol. 24. № 2. P. 137–144.
- Peacock A.C., Bunting S.L., Queen K.G. Serum protein electrophoresis in acrylamide gel: patterns and theory // Science. 1965. Vol. 147, № 3664. P. 1451–1453.
- Reutter B.A., Petit E., Bruenner H., Voge P. Cytochrome b haplotype divergences in West European *Apodemus*. // Z. Säugetierkunde. 2003. 68. P. 153–164.
- Sakka H., Quere J.P., Kartavtseva I., et al. Comparative phylogeography of four *Apodemus* species (Mammalia: Rodentia) in the Asian Far East: evidence of Qua-

- ternary climatic changes in their genetic structure // Biological Journal of the Linnean Society. 2010. Vol. 100. № 4. P. 797–821.
- Serizawa K., Suzuki H., Tsuchiya K. A phylogenetic view on species radiation in *Apodemus* inferred from variation of nuclear and mitochondrial genes // Biochem. Genet. 2000. 38. P. 27–40.
- Suzuki H., Filippucci M.G., Chelomina G.N., et al. A biogeographic view of *Apodemus* in Asia and Europe inferred from nuclear and mitochondrial gene sequences // Biochem. Genet. 2008. 46. P. 329–346.
- Tamura K., Stecher G., Peterson D., et al. MEGA-6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 6.0. // Mol. Biol. Evol. 2013. Vol. 30. P. 2725–2729.
- Zardoya R., Meyer A. Phylogenetic performance of mitochondrial protein-coding genes in resolving relationships among vertebrates // Mol. Biol. Evol. 1996. V. 13. № 7. P. 933–942.
- Zaykin D.V., Pudovkin A.I. Two programmes to estimate significance of Chi-square values using pseudo-probability test // J. Heredity. 1993. Vol. 84. P. 152–155.

## OF THE STRIPED FIELD MOUSE *APODEMUS AGRARIUS* PALLAS, 1771 ON THE TERRITORY OF MAGADAN OBLAST

© 2016 Pereverzeva V.V.<sup>1\*</sup>, Primak A.A.<sup>1\*\*</sup>, Pavlenko M.V.<sup>2\*\*\*</sup>,  
Dokuchaev N.E.<sup>1\*\*\*\*</sup>, Evdokimova A.A.<sup>1\*\*\*\*\*</sup>

<sup>1</sup>Institute of Biological Problems of the North, the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences (IBPN FEB RAS), 685000, Magadan, Portovaya st., 18. Russia;

<sup>2</sup>Institute of Biology and Soil Sciences, the Far Eastern Branch, the Russian Academy of Sciences (IBSS FEB RAS), 690022, Vladivostok, 159 Stoletiya Street, Russia;

e-mail: \* [vvpereverzeva@mail.ru](mailto:vvpereverzeva@mail.ru), \*\* [primak@ibpn.ru](mailto:primak@ibpn.ru), \*\*\* [mv\\_pavlenko@mail.ru](mailto:mv_pavlenko@mail.ru),  
\*\*\*\* [dokuchaev@ibpn.ru](mailto:dokuchaev@ibpn.ru), \*\*\*\*\* [annaevdokimova1994@yandex.ru](mailto:annaevdokimova1994@yandex.ru)

A striped field mouse *Apodemus agrarius* is a new invading species for Magadan oblast, adapted successfully to the ecological conditions of Northern Priokhotye. A full nucleotide sequence of mtDNA *cytb* gene of the striped field mice from 4 local settlements of the region (Snezhnaya Dolina, Snezhny, Solnechny, Talon) was determined. Five *cytb* haplotypes were found. The phylogenetic analysis showed the similar structure of the nucleotide sequences of *cytb* of the striped field mice from Northern Priokhotye and haplotypes of this species from the Far East-Chinese part of the species range. Most likely, the invasion of *Apodemus agrarius* individuals to Talon came from Primorsky krai; to Snezhnaya Dolina - from Primorsky krai and China; to Snezhny and Solnechny - from China only. The striped field mice inhabiting Snezhny and Solnechny have the same monophyletic origin. The mice inhabiting Snezhnaya Dolina probably have polyphyletic origin. The striped field mice from Talon have a distinct monophyletic origin, which differs from 3 other settlements of the Northern Priokhotye enclave. The samples from Snezhny, Talon and Solnechny are significantly different among themselves according to 16 allozyme loci data. A downward tendency in variability parameters of the striped field mouse from the Northern Priokhotye was revealed on the basis of biochemical gene markers analysis. The genetic analysis showed that the studied local settlements of *Apodemus agrarius* from Magadan oblast represent small isolated populations.

**Key words:** striped field mouse *Apodemus agrarius*, invading species, *cytb* gene (*cytb*), allozyme variability, genetic variability, phylogenetic analysis.



УДК 595.782(470.67)

## **GLYPHODES PYLOALIS WALKER, 1859 (LEPIDOPTERA, CRAMBIDAE) – НОВЫЙ ВИД ТРОПИЧЕСКОЙ ОГНЁВКИ ДЛЯ ФАУНЫ ДАГЕСТАНА**

© 2008 Полтавский А.Н.<sup>1\*</sup>, Ильина Е.В.<sup>2\*\*</sup>

<sup>1</sup> Южный Федеральный Университет,  
Ростов-на-Дону 344041;

<sup>2</sup> Прикаспийский институт биологических ресурсов ДНЦ РАН,  
Махачкала 367025.

E-mail: \* [poltavsky54@mail.ru](mailto:poltavsky54@mail.ru); \*\* [carabus@list.ru](mailto:carabus@list.ru)

Поступила в редакцию 20.02.2016

На юге Дагестана в долине реки Самур впервые обнаружена огнёвка *Glyphodes pyloalis* Walker, 1859 – новый вид для фауны западной части России, вредитель шелковицы.

**Ключевые слова:** Lepidoptera, Spilomelinae, *Glyphodes pyloalis*, Дагестан.

### **Введение**

Изучение разноусых чешуекрылых Дагестана проводится с 1998 г. и ежегодно в сборах на свет мы обнаруживаем новые виды для фауны республики. В некоторых случаях это потенциально опасные для сельского или лесного хозяйства виды огнёвок [Полтавский, Ильина, 2015]. В 2015 г. в Дагестане впервые собрана огнёвка, которая была ранее известна из Закавказья.

### **Материал и методика**

В рамках постоянного мониторинга ночных чешуекрылых проводился ручной сбор бабочек на свет ртутной лампы (ДРЛ-250) на фоне белого экрана. В 2015 г. всего было собрано 186 особей 48 видов огнёвок в 11 пунктах.

Впервые отмечена для Дагестана малая тутовая огнёвка – *Glyphodes pyloalis* Walker, 1859 (Семейство Crambidae, подсемейство Spilomelinae): пос. Тагиркент-Казмаляр, Магарамкентского района, 29.07.2015 (1 самка). Пункт учёта находится в южной части Дагестана в дельте р. Самур на границе с Азербайджаном. Координаты: 41°49'07.1"N, 48°30'23.6"E (рис. 1, 2).

Всего с 1999 г. в Магарамкентском районе Дагестана сборы чешуекрылых на свет проводились 22 раза в 7 пунктах.

### **Обсуждение результатов**

Малая тутовая огнёвка распространена в Афротропической, Ориентальной и Восточно-палеарктической областях, а также в южных штатах США. В Иране, Грузии и Азербайджане – это вредитель шелководческих хозяйств [Канчавели и др., 2009; Yazdani et al., 2013]. В России вид *Glyphodes pyloalis* известен с юга Дальнего Востока [Синёв, 2008].

Обширный род тропических и субтропических огнёвок – *Glyphodes* Guenée, 1854 включает более 150 видов мировой фауны. В настоящее время по северному склону Большого Кавказского хребта расселяется ещё один вид данного рода – *Glyphodes* (= *Cadalima*) *perspectalis* (Walker, 1859) – самшитовая огнёвка. Она была завезена в Россию из Италии с саженцами самшита для озеленения Олимпийской деревни в 2012 г. и в настоящее время уничтожает реликтовые рощи самшита не только на Черноморском побережье Кавказа, но и на Северо-Западном Кавказе [Гниненко и др., 2014].



Рис. 1. Карта-схема юга России и Кавказа. Прямоугольником выделена южная зона Дагестана (см. рис. 2).



Рис. 2. Южная зона Дагестана. Звездочкой отмечен пункт сбора туговой огнёвки.



Сборы чешуекрылых, регулярно проводимые на протяжении многих лет в Магарамкентском районе, позволяют заключить, что собранная в 2015 г. бабочка *Glyphodes pyloalis* является представителем закавказской популяции и попала на территорию Дагестана из Азербайджана.

### Заключение

Появление в Дагестане малой тутовой огнёвки, вероятно, стало возможным в связи с глобальным потеплением климата. Однако, из-за отсутствия в южных регионах России шелководства, данная инвазия не представляет экономической опасности. Также, в настоящее время в долине Самура мало тутовых деревьев, которые растут главным образом в населённых пунктах.

### Благодарности

Авторы приносят свою благодарность коллегам: С.Ю. Синёву (Санкт-Петербург, Зоологический институт РАН) и В. Де Принсу (W. De Prins, университет Амстердама), которые

любезно подтвердили видовое определение малой тутовой огнёвки.

### Литература

- Гниненко Ю.И., Ширяева Н.В., Щуров В.И. Самшитовая огнёвка – новый инвазивный организм в лесах Российского Кавказа // Карантин растений. Наука и практика. 2014. № 3 (7). С. 32–39.
- Канчавели Ш., Канчавели Л., Парцвания М. Малая тутовая огнёвка – новый вредитель шелковицы в Грузии // Защита и карантин растений. 2009. № 1. С. 36.
- Полтавский А.Н., Ильина Е.В. Краткий обзор новых видов чешуекрылых на Северном Кавказе: иммиграции и инвазии // В сб.: Эколого-экономический потенциал экосистем Северо-Кавказского Федерального округа, причины современного состояния и вероятные пути устойчивого развития социоприродного комплекса: Мат. Всероссийск. конф. / Под ред. Г.М. Абдурахманова, М.З. Магомедова. Махачкала: ИПЭ РД «Эко-пресс», 2015. С. 348–350.
- Синёв С.Ю. Семейство Pyralidae. Семейство Crambidae // В кн.: Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России / Под ред. С.Ю. Синёва. СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. С. 156–187.
- Yazdani E., Sendi J.J., Aliakbar A. Chemical composition, toxicity and physiological effects of essential oil of *Rosemarinus officinalis* on lesser mulberry pyralid, *Glyphodes pyloalis* Walker (Lepidoptera: Pyralidae) // Journal of Crop Protection. 2013. No 2 (4). P. 461–476.

## **GLYPHODES PYLOALIS WALKER, 1859 (LEPIDOPTERA, CRAMBIDAE) – A NEW SPECIES OF TROPICAL SNOUT-MOTH FOR THE FAUNA OF DAGESTAN**

© 2008 Poltavsky A.N.<sup>1\*</sup>, Ilyina E.V.<sup>2\*\*</sup>

<sup>1</sup> Southern Federal University,  
Rostov-on-Don 344041;

<sup>2</sup> Caspian Institute of Biological Resources of the DSC of the RAS,  
Mahatchkala 367025.

E-mail: \* [poltavsky54@mail.ru](mailto:poltavsky54@mail.ru); \*\* [carabus@list.ru](mailto:carabus@list.ru)

In the south of Dagestan, in a delta of the river Samur, the snout-moth *Glyphodes pyloalis* Walker, 1859 – a new species for fauna of western part of the Russia, the pest of mulberry, was found for the first time.

**Key words:** Lepidoptera, Spilomelinae, *Glyphodes pyloalis*, Dagestan.

УДК 591.69:597.55

# ПЕРВЫЕ СВЕДЕНИЯ О ПАРАЗИТАХ РОТАНА *PERCCOTTUS GLENII* DYBOWSKI, 1877 (OSTEICHTHYES: ODONTOBUTIDAE) В БАССЕЙНЕ Р. ЕНИСЕЙ (ВОДОХРАНИЛИЩЕ БУГАЧ)

© 2016 Поляева К.В.<sup>1\*</sup>, Яблоков Н.О.<sup>1, 2\*\*</sup>

<sup>1</sup>ФГБНУ «Научно-исследовательский институт экологии рыбохозяйственных водоёмов», Красноярск 660077;

<sup>2</sup>ФГАОУ ВО «Сибирский федеральный университет», Красноярск, 66004;

e-mail: \* [nii\\_erv@mail.ru](mailto:nii_erv@mail.ru); \*\* [nyablokov@mail.ru](mailto:nyablokov@mail.ru)

Поступила в редакцию 05.04.2016

Представлены первые результаты изучения паразитофауны вида-вселенца *Perccottus glenii* в водоёме бассейна р. Енисей (водохранилище Бугач). Обнаружен один паразитический вид – ракообразные *Lernaea elegans*. Специфических видов паразитов ротана обнаружено не было.

**Ключевые слова:** ротан, *Perccottus glenii*, водохранилище Бугач, паразитофауна, р. Енисей, инвазия.

## Введение

Одной из глобальных проблем в современной экологии является расселение чужеродных организмов в водные и наземные экосистемы, именуемое биологическими инвазиями [Алимов и др., 2004].

Проблема биологических инвазий в водных экосистемах связана, прежде всего, с увеличением объёмов трансконтинентального переноса балластных вод, изменением гидрологического режима крупных рек, неконтролируемой преднамеренной интродукцией промысловых видов и т.д. Согласно данным А.Ф. Алимова с соавторами, свыше 30% видового списка пресноводных рыб России относится к категориям интродуцированных и инвазионных видов [Алимов и др., 2004]. Такое интенсивное проникновение видов-вселенцев за пределы естественного ареала, как правило, приводит к существенным изменениям структурно-функциональных характеристик водных биоценозов [Алимов и др., 2000; Алимов и др., 2004].

Среди инвазионных рыб РФ, расширяющих свой ареал с большой скоростью, значительную угрозу аборигенным экосистемам пред-

ставляет ротан-головешка *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (сем. Odontobutidae). Ротан – аборигенный вид бассейна р. Амур и некоторых сопредельных водных систем. Современный ареал ротана простирается меридионально от бассейна Амура до бассейнов рек Восточной Европы (Дунай, Днестр) [Решетников, 2009]. Последние несколько десятилетий данный вид ведёт активную экспансию по водоёмам Восточной Европы и Сибири [Пронин, Болонев, 2006; Решетников, Петлина, 2007; Решетников, 2009]. Бассейн р. Енисей до настоящего времени оставался одной из немногих речных систем, где ротан не был обнаружен. В августе 2012 г. была сделана первая находка ротана в малом водохранилище Бугач в черте г. Красноярск [Зуев, Яблоков, 2013].

С точки зрения последствий вселения чужеродных видов в экосистемы-реципиенты одним из важнейших вопросов является формирование сообществ паразитов в изменённых водных сообществах. Данный аспект интересен как с позиций выявления опасных для человека паразитов, так и в качестве одного из потенциальных факторов стабилизации численности вида-вселенца. Стоит отметить, что

в естественной части ареала паразитофауна ротана исследована достаточно хорошо и насчитывает более шести десятков видов паразитов, в числе которых есть и специфичные для него виды [Ермоленко, 2004; Соколов, Фролов, 2012]. В пределах приобретённого ареала сообщества паразитов ротана изучены только для Европейской части России и бассейна Иртыша [Соколов и др., 2011 а, б]. Данные о паразитофауне ротана-головешки в системе р. Енисей публикуются впервые.

Целью настоящей работы было предварительное исследование состава паразитофауны ротана в водохранилище Бугач.

### Методики и материалы

Водоохранилище образовано на одноимённой реке, протекающей в пригородной зоне г. Красноярск. Расстояние до основного русла Енисея составляет около 10 км (рис.). Водоохранилище входит в систему искусственных водоёмов, соединённых между собой слабо текущими заиленными ручьями. Площадь водосбора – 116 км<sup>2</sup>. Площадь поверхности –

0.32 км<sup>2</sup>, средняя глубина – 2–4 м. Вода натриевого типа, гидрокарбонатного класса, среднее значение рН = 8.5. Прозрачность воды по диску Секки 0.1–1.0 м; максимальная температура в середине июля 23 °С. Водоём эвтрофный, в летний период наблюдается массовое развитие цианобактерий. Подлёдный период зачастую характеризуется дефицитом кислорода, что вызывает в апреле-мае замор рыб [Задорин и др., 2004].

В фитопланктоне зарегистрировано 138 таксонов, ведущей группой являются представители Chlorophyta (38% от числа видов), на втором месте – диатомовые (22%) и сине-зелёные (19%). В зоопланктоне 11 видов организмов [Батанина, 2008]. Ихтиофауна водохранилища представлена шестью видами рыб. В уловах количественно преобладают серебряный карась *Carassius gibelio* Bloch и верховка *Leucaspis delineates* Heckel. Ротан, золотой карась *Carassius carassius* L., речной окунь *Perca fluviatilis* L. и пескарь *Gobio gobio* L., характеризуются значительно меньшей численностью. В р. Бугач также присутствуют сибир-

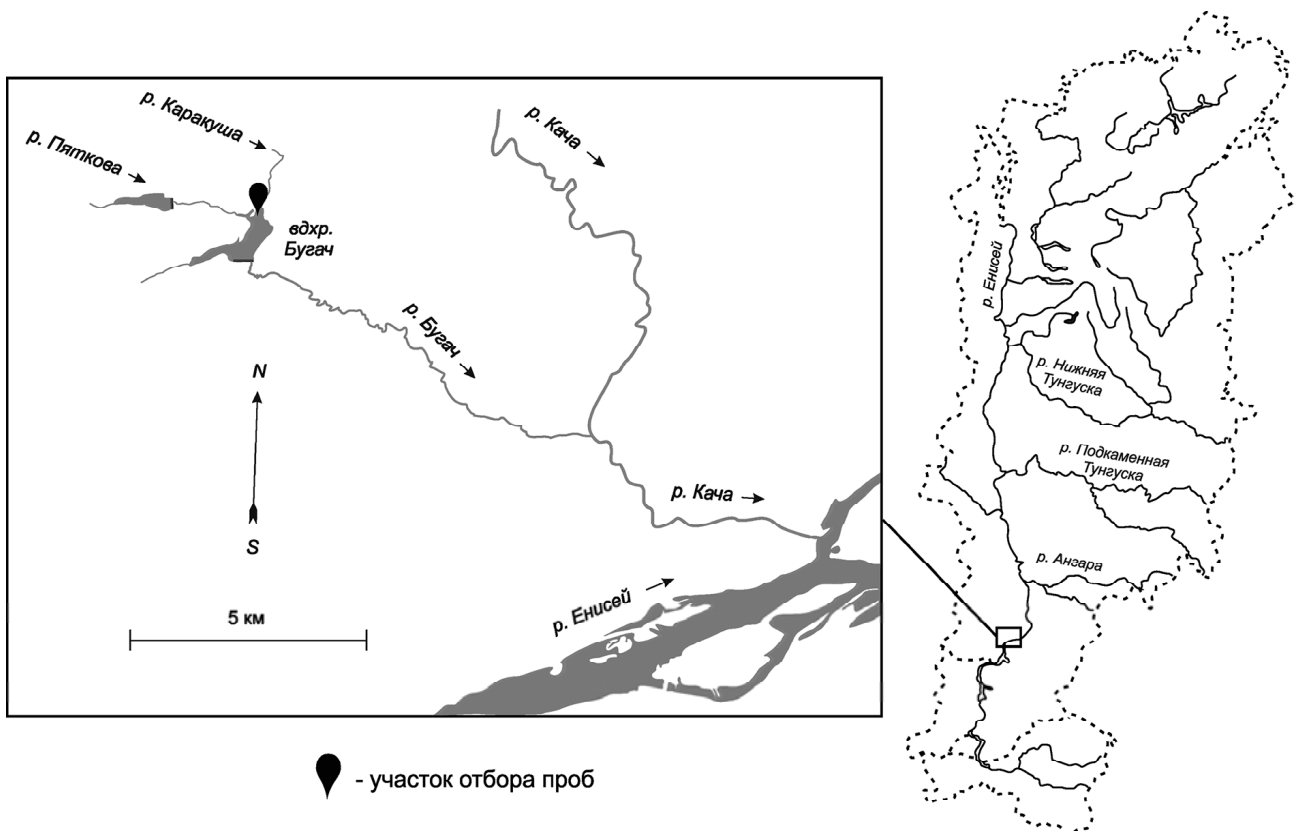


Рис. Карта-схема расположения водохранилища Бугач в системе р. Енисей.

ский голец-усач *Barbatula toni* Dybowski и елец сибирский *Leuciscus leuciscus baicalensis* Dybowski [Задорин и др., 2004]. В 2002 г. для уменьшения цветения водоёма осуществлялись биоманипуляционные мероприятия по вселению щуки [Гладышев и др., 2006].

Ихтиологический материал отбирался в сентябре 2015 г. в водохранилище Бугач и устьевых участках впадающих в него водотоков (рек Пяткова и Каракуша). Материал отбирался гидробиологическими сачками различных конструкций и фиксировался 4%-м раствором формалина. Всего было отловлено 14 особей ротана со средней абсолютной длиной тела 47 мм (27–101 мм) и средней массой тела 3 г (1–23 г). Сбор, фиксация и обработка паразитологического материала проводились по общепринятой методике [Быховская-Павловская, 1985] с учётом поправок, предложенных Г.Н. Доровских для фиксированного материала [Доровских, Степанов, 2009]. Для видовой идентификации паразитов использовали определители [Определитель..., 1985, 1987].

### Результаты и их обсуждение

В результате исследования у ротана был обнаружен один вид паразитов – ракообразные *Lernaea elegans* с экстенсивностью инвазии 14.3% и индексом обилия 0.14 экз. *L. elegans* в водохранилище Бугач встречается также у верховки и серебряного карася [Герман и др., 2006; Поляева, 2010]. Этот вид лерней ранее уже отмечался для ротана в Нерченском водохранилище, принадлежащем к бассейну р. Шилка (бассейн р. Амур) [Горлачёва и др., 2015].

Часто встречаемой у ротана в нативном и приобретённом ареале цестоды *Nippotaenia togurndae* не обнаружено, несмотря на то, что в водохранилище Бугач высока численность её промежуточного хозяина – зоопланктонного организма *Mesocyclops leuckarti* [Батанина, 2008]. Предполагаем, что ротан попал в водоём будучи незаражённым этой цестодой, поэтому не произошло её внедрения в экосистему водохранилища. Следует отметить, что у рыб водохранилища Бугач не развит комплекс кишечных паразитов: у верховки не отмечено ни одного вида, у серебряного карася – личин-

ка нематоды *Nematoda ordo. fam. gen. sp.* с невысокими показателями экстенсивности заражения [Герман и др., 2006; Поляева, 2010].

Поскольку у рыб водохранилища Бугач отмечено носительство шести видов трематод рода *Diplostomum* [Герман и др., 2006; Поляева, 2010], ожидалось, что у ротана также будут обнаружены метацеркарии этих паразитов, однако подобной находки не произошло. Согласно литературным данным, у ротана других водоёмов диплостомиды отмечены, но с низкими показателями экстенсивности заражения, не выше 20% [Соколов и др., 2012; Mierzejewska et al., 2012].

Причинами малого видового разнообразия паразитов могут быть время сбора материала (отбор проб проходил в сентябре, когда температура воды уже низкая, что существенно влияет на численность одноклеточных эктопаразитов и моногеней), а также высокая антропогенная нагрузка на водоём. В весенний период в водохранилище происходит сток биогенных элементов и нефтепродуктов с прилегающих сельскохозяйственных угодий и дорожного полотна, летом наблюдается интенсивная рекреационная нагрузка. Последние годы ситуация усугубляется застройкой жилых комплексов в верховьях р. Бугач.

В результате исследования специфических видов паразитов ротана зарегистрировано не было. Необходимо проведение дальнейших исследований со сбором материала в летний период для расширения фаунистического списка паразитов ротана в бассейне р. Енисей.

### Литература

- Алимов А.Ф., Богуцкая Н.Г., Орлова М.И. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.
- Алимов А.Ф., Орлова М.И., Панов В.Е. Последствия интродукции чужеродных видов для водных экосистем и необходимость мероприятий по их предотвращению // Виды-вселенцы в европейских морях России. Апатиты: КНЦ РАН, 2000. С. 12–23.
- Батанина Е.В. Бактериальное сообщество донных отложений водохранилища Бугач и его роль в оценке качества воды: Дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2008. 167 с.
- Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб: Руководство по изучению. Л.: Наука, 1985. 121 с.

- Герман Ю.К., Вышегородцев В.В., Пронин Н.М. Паразитофауна верховки *Leucaspius delineates* (Heckel) – нового вселенца в водоёмы бассейна реки Енисей // Вестник КрасГУ. 2006. С. 57–59.
- Гладышев М.И., Чупров С.М., Колмаков В.И., Дубовская О.П., Кравчук Е.С., Иванова Е.А., Трусова М.Ю., Сушик Н.Н., Калачева Г.С., Губанов В.Г., Прокопкин И.Г., Зуев И.В., Махутова О.Н. Биоманипуляция «top-down» в небольшом сибирском водохранилище без дафний // Сибирский экологический журнал. 2006. Т. 13. № 1. С. 55–64.
- Горлачёва Е.П., Горлачёв В.П., Соколов С.Г. Ротан *Percottus Glenii* (Perciformes: Odontobutidae) водохранилища «Нерчинское» (бассейн р. Шилка) // Учёные записки Забайкальского гос. университета. Серия: Естественные науки. 2015. Т. 60. № 1. С. 42–50.
- Доровских Г.Н., Степанов В.Г. Методы сбора и обработки ихтиопаразитологических материалов. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского гос. университета, 2009. 132 с.
- Ермоленко А.В. Фауна паразитов головешки-ротана *Percottus glenii* (Eleotridae) Приморского края // Паразитология. 2004. Т. 38. № 3. С. 251–256.
- Задорин А.А., Зуев И.В., Вышегородцев А.А. Верховка – вид-вселенец в водоёмах Красноярского края // Биология внутренних вод. 2004. № 1. С. 75–79.
- Зуев И.В., Яблоков Н.О. Первая находка ротана *Percottus glenii* Dybowski, 1877 (Perciformes: Odontobutidae) в бассейне Среднего Енисея // Журнал Сибирского федерального университета. Серия: Биология. 2013. Т. 6. № 3. С. 243–245.
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 2: Паразитические многоклеточные (1-я часть). Л.: Наука, 1985, 425 с. Т. 3: Паразитические многоклеточные (2-я часть). Л.: Наука, 1987. 583 с.
- Поляева К.В. Паразитофауна карася серебряного *Carassius auratus* (Linnaeus, 1758) пруда Бугач, г. Красноярск // Паразиты Голарктики: Сборник научных статей Международного симпозиума. Петрозаводск, 2010. С. 57–59.
- Пронин Н.М., Болонев Е.М. О современном ареале вселенца ротана *Percottus glenii* (Perciformes: Odontobutidae) в Байкальском регионе и проникновении его в экосистему открытого Байкала // Вопросы ихтиологии. 2006. Т. 46. № 4. С. 564–566.
- Решетников А.Н. Современный ареал ротана *Percottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae, Pisces) в Евразии // Российский журнал биологических инвазий. 2009. № 1. С. 22–35.
- Решетников А.Н., Петлина А.П. Распространение ротана (*Percottus glenii* Dybowski, 1877) в реке Оби // Сибирский экологический журнал. 2007. № 4. С. 551–555.
- Соколов С.Г., Протасова Е.Н., Пельгунов А.Н., Воропаева Е.Л., Решетников А.Н. Данные о паразитофауне ротана *Percottus glenii* Dybowski, 1877 (Osteichthyes, Odontobutidae) в бассейне Иртыша // Поволжский экологический журнал. 2011а. № 1. С. 103–109.
- Соколов С.Г., Протасова Е.Н., Решетников А.Н. Паразитофауна ротана *Percottus glenii* Dybowski, 1877 (Osteichthyes, Odontobutidae) в некоторых водоёмах европейской части России // Поволжский экологический журнал. 2011б. № 4. С. 507–522.
- Соколов С.Г., Протасова Е.Н., Решетников А.Н., Шедько М.Б. Паразиты ротана *Percottus glenii* (Osteichthyes: Odontobutidae), интродуцированного в водоёмы европейской части России // Успехи современной биологии. 2012. Т. 132. № 5. С. 477–492.
- Соколов С.Г., Фролов Е.В. Разнообразие паразитов ротана (*Percottus glenii*, Osteichthyes, Odontobutidae) в границах нативного ареала // Зоологический журнал. 2012. Т. 91. № 1. С. 17–29.
- Mierzejewska K., Kvach Y., Woźniak M., Kosowska A., Dziekocska-Rynko J. Parasites of an asian fish, the chinese sleeper *Percottus glenii*, in the Wiociawek reservoir on the lower Vistula river, Poland: in search of the key species in the host expansion process // Comparative parasitology. 2012. Vol. 79. Is. 1. P. 23–29.

---

**THE FIRST DATA ON PARASITES OF AMUR SLEEPER  
*PERCCOTTUS GLENII* DYBOWSKI, 1877  
(OSTEICHTHYES: ODONTOBUTIDAE)  
IN THE YENISEI BASIN (BUGACH RESERVOIR)**

© 2016 Polyueva K.V.<sup>1\*</sup>, Yablokov N.O.<sup>1, 2\*\*</sup>

<sup>1</sup> Federal State Budgetary Scientific Establishment, Research Institute of Ecology of Fishery Reservoirs, Krasnoyarsk, 660077;

<sup>2</sup> Siberian Federal University, Krasnoyarsk, 660041;  
e-mail: \* [nii\\_erv@mail.ru](mailto:nii_erv@mail.ru); \*\* [noyablokov@mail.ru](mailto:noyablokov@mail.ru)

This is the first report on parasite fauna of Amur sleeper (*Perccottus glenii*) from the Yenisei basin (Bugach reservoir). Only one parasite species (*Lernea elegans*) was found. Specific parasite species of Amur sleeper were not found.

**Keywords:** Amur sleeper, *Perccottus glenii*, Bugach reservoir, parasite fauna, the Yenisei, invasion.

УДК 591.69:597.55

# НОВЫЕ ДАННЫЕ О ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДАХ ПАЗАРИТОВ И ХОЗЯЕВ В ЭКОСИСТЕМЕ ОЗ. ГЛУБОКОЕ (МОСКОВСКАЯ ОБЛАСТЬ, РОССИЯ)

© 2016 Соколов С.Г.\*, Решетников А.Н., Протасова Е.Н., Воропаева Е.Л.

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва 119071;  
e-mail: \* [sokolovsg@mail.ru](mailto:sokolovsg@mail.ru)

Поступила в редакцию 17.05.2016

Озеро Глубокое (Московская область, Россия) – один из наиболее изученных водоёмов Европы. У двух видов рыб оз. Глубокое – инвазийного ротана *Perccottus glenii* и аборигенного ерша *Gymnocephalus cernuus* обнаружены новые для экосистемы данного водоёма и чужеродные для территории Европы виды паразитов: кокцидия *Goussia obstinata* (у ротана) и копепода *Neoergasilus japonicus* (на ерше). Данная кокцидия специфична для ротана и была вселена в озеро вместе с ним. Установлено участие ротана в циркуляции обнаруженных у него гетероксенных гельминтов: *Isthmiophora melis*, *Azygia lucii* и *Raphidascaaris acus*. Оно подтверждено данными о трофических связях облигатных окончательных хозяев этих паразитов (американской норки *Neovison vison* и обыкновенной щуки *Esox lucius*) с ротаном.

**Ключевые слова:** паразиты, чужеродные виды, *Perccottus glenii*, *Gymnocephalus cernuus*, *Azygia lucii*, *Neoergasilus japonicus*.

## Введение

Паразитологические исследования составляют одно из актуальных направлений экологии инвазий [Duun, 2009]. Возможными последствиями вселения нового для данной территории вида животных или растений могут быть как усиление (spillback effect и spillover effect), так или ослабление (dilution effect) паразитарной нагрузки на аборигенных хозяев [Kelly et al., 2009; Lymbery et al., 2014].

В данном сообщении включение хозяев-вселенцев в нативные паразитарные системы реципиентных экосистем и вселение чужеродных паразитических видов рассматриваются на примере рыб оз. Глубокое (Московская обл.) и их паразитов. Это озеро, на берегу которого располагается одна из старейших пресноводных гидробиологических станций Европы, основанная в 1891 г., – один из наиболее изученных пресных водоёмов мира [Смирнов, 1997]. Данный водоём населяют 16 видов рыб [Дгебуадзе, Скоморохов, 2002], среди которых особого внимания заслуживает инвазийный вид – ротан *Perccottus glenii*

Dybowski, 1877 (Odontobutidae), нативный ареал которого приходится на амурский бассейн и ряд сопредельных речных систем [Решетников, 2009]. В оз. Глубокое этот нежелательный вселенец известен с 1976 г. [Смирнова, 1978].

Задачи работы – выявление новых для оз. Глубокое паразитов у чужеродного для этого водоёма ротана и паразитов-вселенцев у аборигенной рыбы (на примере ерша *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758)), а также изучение паразитологических аспектов взаимодействия ротана с другими гидробионтами и околотовными представителями фауны.

## Материалы и методы

Озеро Глубокое (55°45' с. ш., 36°31' в. д.) расположено на дне Глубоко-Истринской котловины в Рузском районе Московской области, в 50 км к западу от г. Москвы. Данное озеро площадью приблизительно 59 га и максимальной глубиной 33 м является мезотрофным водоёмом, принадлежащим к бассейну Волги. До середины XX в. озеро служило истоком р.

Малая Истра, но в настоящее время оно гидрологически изолировано.

Нами изучены 8 выборок ротана и 1 выборка аборигенного для озера вида – ерша (табл. 1). Выборки ротана были взяты с 10.06.2013 по 07.06.2014 г. при помощи ихтиологического сачка и сети Киналёва, выборка ерша взята 10.06.2013 при помощи мальковой волокуши. Все ротаны отловлены на одной станции, представляющей собой мелководье (<60 см) у восточного берега, заросшее макрофитами, преимущественно хвощём *Equisetum fluviatile* L., ситнягом *Eleocharis palustris* (L.) и рогозом широколистным *Typha latifolia* L. Рыбы из первой выборки ротана исследовались свежесловленными, материал из других выборок замораживали или фиксировали 70%-м этиловым спиртом для транспортировки в лабораторию и последующего изучения. У ротанов просмотрены жабры, стенки ротовой полости и/или желудочно-кишечный тракт (у большинства особей только на наличие отдельных видов паразитов – см. табл. 1). Фиксацию и последующую обработку паразитов проводили общепринятыми методами [Быховская-Павловская, 1985]. Заражённость хозяев макропаразитами охарактеризована тремя традиционными показателями – встречаемостью с ошибкой выборочной доли, интенсивностью заражения и индексом обилия с ошибкой средней; для выборок рыб, численность которых менее

15 экз. индекс обилия паразитов не рассчитывался. Заражённость исследованных рыб мелкими видами протистов выражена только через встречаемость.

### Результаты и обсуждение

У обследованного ротана обнаружены 7 видов паразитов разных систематических групп – кокцидии, инфузории, трематоды и нематоды (табл. 2). При этом только трематоды и инфузории представлены более чем одним видом. Наиболее распространённые виды в группе многоклеточных паразитов – метацеркарии *Isthmiophora melis* (Schrank, 1788), чья встречаемость в отдельных выборках ротана достигает 100% (табл. 2), и мариты *Azygia lucii* (Müller, 1776). Заражёнными *A. lucii* могут быть до трети особей рыб в выборке (табл. 2). Отмеченные у ротана экземпляры *A. lucii* были разного размера (длина 0.8–5.7 мм) и степени зрелости. Преобладали ювенильные особи со слабо развитой маткой, без яиц. Один экземпляр (длина тела 5.7 мм) от ротана, выловленного в июле 2013 г., был зрелым, с многочисленными яйцами. Азигии отмечены у ротана длиной 52–185 мм, но в основном – у особей с длиной тела  $\geq 70$  мм.

У ерша обнаружены 11 видов паразитов, основное число которых (10) многоклеточные: моногенеи, трематоды, нематоды и веслоно-

Таблица 1. Данные об изученных выборках рыб оз. Глубокое

Вид рыб	Дата вылова	Число обследованных рыб, экз.	Общая длина тела рыб –TL, мм min–max (M±SE)
<i>Percottus glenii</i>	10.06.2013 г.	15	50–100 (68.7±3.6)
	17.06.2013 г.	29 (только на заражённость <i>Azygia lucii</i> )	18–37 (26.4±0.8)
	18–23.06.2013 г.	13 (только на заражённость <i>A. lucii</i> )	55–185 (75.6±9.7)
	11.09.2013 г.	42 (только на заражённость макропаразитами)	16–46 (32.9±1.2)
	12.09.2013 г.	35 (только на заражённость макропаразитами)	50–111 (76.3±2.4)
	11.11.2013 г.	21 (только на заражённость макропаразитами)	65–165 (79.1±4.7)
	26.04.2014 г.	13 (только на заражённость <i>A. lucii</i> )	45–123 (71.8±6.0)
	07.06.2014 г.	11 (только на заражённость макропаразитами)	57–90 (73.1±2.8)
<i>Gymnocephalus cernuus</i>	10.07.2013 г.	29	47–101 (64.0±2.1)



Таблица 2. Паразиты чужеродной рыбы *Perccottus glenii* в оз. Глубокое

Дата вылова рыб	Вид паразита, его локализация и показатели заражённости: встречаемость, интенсивность заражения и индекс обилия					
	<i>Goussia obstinata</i> , кишечник	<i>Trichodina</i> spp.,* жабры	<i>Azygia lucii</i> , пищевод	<i>Skrjabinoeces</i> sp., mtc, кишечник	<i>Isthmiophora melis</i> , стенка ротовой полости	<i>Raphidascaris acus</i> J <sub>3</sub> , печень
10.06.2013 г.	53.3±13.3%	40.0±13.1%	33.3±12.6% 1–17 экз., 1.8±1.2	0	46.7±13.3% 1–7 экз., 1.9±0.7	6.7±6.7% 1 экз., 0.1±0.1
17.06.2013 г.	–	–	0	–	–	–
18–23.06.2013 г.	–	–	у 5 рыб 1–4 экз. –	–	–	–
11.09.2013 г.	–	–	0	0	45.2±7.7% 1–18 экз., 2.1±0.5	0
12.09.2013 г.	–	–	28.6±7.6% 1–4 экз., 0.5±0.2	0	88.6±5.4% 1–38 экз., 9.6±1.7	0
11.11.2013 г.	–	–	23.8±9.5% 1–7 экз., 0.7±0.4	0	100±0% 2–55 экз., 17.2±3.5	0
26.04.2014 г.	–	–	у 1 рыбы 2 экз. –	–	–	–
07.06.2014 г.	–	–	0	у 1 рыбы 1 экз. –	у 5 рыб 5–10 экз. –	0

Примечание. \* – миксинвазия *Trichodina nigra* и *Trichodina mutabilis*; «–» – оценка заражённости не велась; здесь и в табл. 3: mtc – метацеркария, J<sub>3</sub> – личинка нематод третьей стадии.

Таблица 3. Паразиты аборигенного вида рыб – ерша *Gymnocephalus cernuus* в оз. Глубокое

Паразит и его локализация	Встречаемость, %	Интенсивность инвазии, экз.	Индекс обилия
<i>Ichthyophthirius multifiliis</i> плавники	34.5±8.8	1–3	0.4±0.1
<i>Gyrodactylus longiradix</i> плавники	17.2±7.0	1–3	0.3±0.1
<i>Dactylogyrus amphibothrium</i> жабры	6.9±4.7	1–3	0.1±0.1
<i>Tylodelphys clavata</i> , mtc стекловидное тело глаза	65.5±8.8	1–33	2.7±1.2
<i>Diplostomum</i> sp.*, mtc хрусталик	65.5±8.8	1–7	2.3±0.5
<i>Ichthyocotylurus</i> spp.***, mtc серозная оболочка	65.5±8.8	1–16	2.1±0.6
<i>Raphidascaris acus</i> , J <sub>3</sub> стенка кишечника	13.8±6.4	1–5	0.4±0.2
<i>Camallanus lacustris</i> кишечник	58.6±9.1	1–9	1.8±0.4
<i>Neoergasilus japonicus</i> спинной плавник	13.8±6.4	1–3	0.2±0.1

Примечание. \* – миксинвазия *Diplostomum huronense* (La Rue, 1927) и незрелыми *Diplostomum* sp.; \*\* – миксинвазия *Ichthyocotylurus platycephalus* и *I. variegatus*.

гие ракообразные (табл. 3). Паразитические протисты представлены только одним видом инфузорий. Преобладали метацеркарии *Ichthyocotylurus* spp., *Diplostomum* spp. и *Tylodelphys clavata* (Nordmann, 1832), и кишечная нематода *Camallanus lacustris* (Zoega, 1776), зарегистрированные у более чем половины обследованных ершей (табл. 3).

Ранее для ротана оз. Глубокое был указан лишь один вид паразитов – *Trichodina nigra* Lom, 1960 [Соколов и др., 2008]. Настоящее исследование, отдельные результаты которого уже получили огласку [Соколов, Мошу, 2014], заметно расширило их список, при этом инфузория *T. nigra* была отмечена повторно. Расширение списка обнаруженных паразитов можно объяснить межгодовой динамикой заражённости их промежуточных хозяев и увеличением числа обследованных особей ротана. Только один из отмеченных паразитов специфичен для этого хозяина – *Goussia obstinata* Sokolov et Moshu, 2014 [Соколов, Мошу, 2014] и, соответственно, был вселён в озеро вместе с ним.

Отмеченные у ротана в оз. Глубокое инфузории *Trichodina mutabilis* Kazubski et Migala, 1968, *T. nigra*, нематода *Raphidascaris acus* (Bloch, 1779) и трематода *I. melis* широко распространены на Евразийском континенте и не имеют (для *R. acus* на фазе личинки III стадии и *I. melis* – метацеркарии) строгой привязки к определённой систематической группе рыб. Эти паразиты ранее уже регистрировались у ротана как в нативной, так и приобретённой частях его ареала [Соколов, Фролов, 2012; Соколов, 2013; Sokolov et al., 2014]. Развитие со сменой хозяев характерно только для двух из них – *R. acus* и *I. melis*. Для обоих паразитов ротан служит промежуточным (единственным, либо вторым) хозяином. Обязательным окончательным хозяином *R. acus* в Палеарктике является обыкновенная щука *Esox lucius* Linnaeus, 1758, и ротан, как и в описанном ниже случае с *A. lucii*, участвует в передаче паразита данному хозяину. Окончательным хозяином для *I. melis* служат куньи (Mustelidae) и псовые (Canidae) млекопитающие, реже – звери других систематических групп. В нашем случае жизненный цикл этой трематоды, без

сомнения, осуществляется при участии обитающей на берегах оз. Глубокое американской норки *Neovison vison* Schreber, 1777, поскольку ротан входит в рацион этого хищника в данном водоёме [Решетников и др., 2009].

Трематода *A. lucii* распространена почти по всей территории (возможно, за исключением бассейна Верхнего Амура), занятой приобретённой частью ареала ротана. Тем не менее, это лишь вторая регистрация *A. lucii* у рассматриваемого хозяина [Соколов и др., 2012]. Обязательный окончательный хозяин *A. lucii* – обыкновенная щука [Odening, 1976]. Однако половое созревание данного паразита возможно и в других рыбах: окунёвых (Percidae), лососёвых (Salmonidae), налимовых (Lotidae) – его факультативных окончательных хозяевах. Крупные хищные рыбы заражаются *A. lucii*, заглатывая мирных рыб и хищников более низкого трофического уровня, содержащих марины данного паразита. Степень половой зрелости азигий при реинвазии не имеет значения, поскольку в хищнике приживаются и продолжают дальнейшее развитие как ювенильные, так и половозрелые особи данного паразита [Odening, 1976]. В оз. Глубокое ротан входит в спектр кормовых объектов щуки [А.Н. Решетников, неопубликованные данные], что согласуется с данными о трофической связи этих видов рыб в европейских и сибирских водоёмах [Litvinov, O’Gorman, 1996; Вечканов, Ручин, 2007]. Нами установлено, что *A. lucii* может присутствовать в популяции ротана в течение относительно длительного календарного периода (табл. 2), что увеличивает шансы передачи паразита по трофической цепи от ротана к щуке и иным хищным рыбам. Включение ротана в рацион щуки, высокая заражённость данного вселенца *A. lucii* (по крайней мере, отдельных размерных и территориальных группировок ротана), в сочетании с обилием ротана в прибрежье оз. Глубокое, могут привести к усилению заражённости местной популяции щуки данным паразитом – именуемому в англоязычной литературе как spillback effect [Kelly et al., 2009; Lymbery et al., 2014].

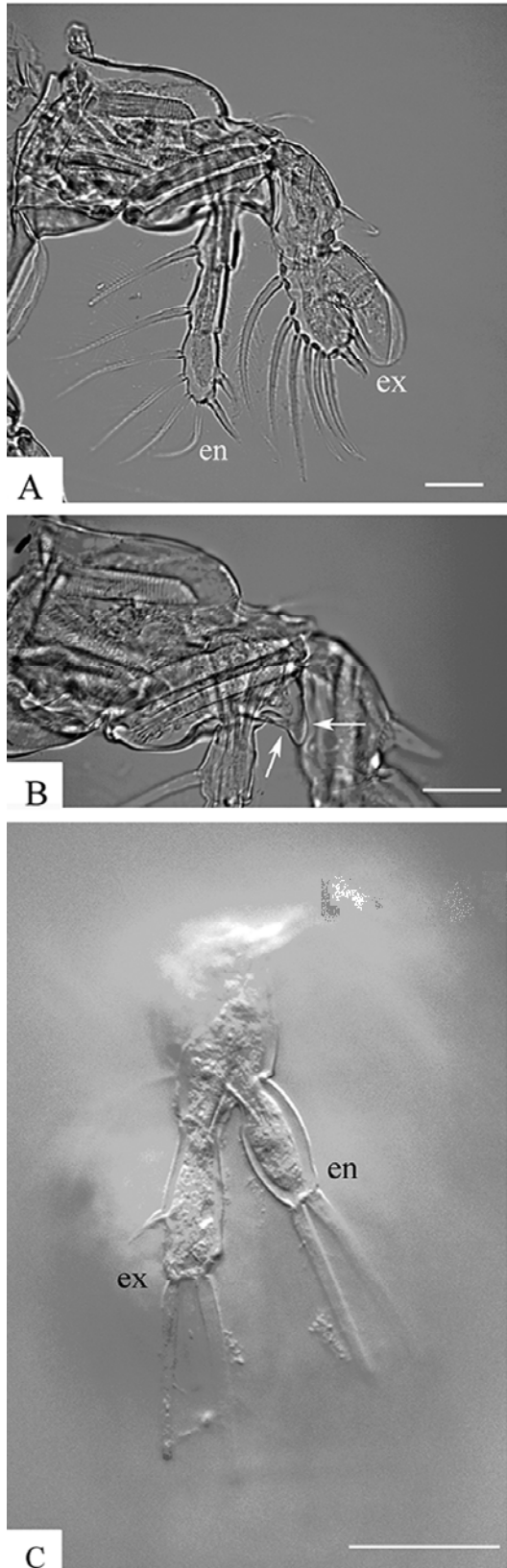
Мирные рыбы заражаются *A. lucii*, заглатывая церкарий, плавающих в толще воды [Szidat,

1932; Odening, 1976]. По размеру, форме тела и характеру движений церкарии этого вида имеют определённое сходство с личинками длинноусых двукрылых и привлекательны для рыб [Szidat, 1932; Odening, 1976]. Хищные рыбы, как отмечалось выше, заражаются этой трематодой от съеденных жертв. Ротаны – эврифаги, и азигии могут попадать к ним по обоим путям. По данным, полученным для водоёмов района оз. Глубокое, эти рыбы уже при длине тела 35 мм активно потребляют личинок насекомых, в том числе представителей сем. Chironomidae [Решетников, 2003]; эти объекты сохраняются в рационе и у более крупных рыб [Решетников, 2003; Дгебуадзе, Скоморохов, 2005]. Склонность к каннибализму ротаны проявляют вскоре после выклева из икры и сохраняют на протяжении всей жизни [А.Н. Решетников, неопубликованные данные]. В оз. Глубокое церкарии *A. lucii* развиваются в моллюсках *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) и *Planorbis planorbis* (Linnaeus, 1758) [Nikitina, 1986]. Ротан в данном водоёме приурочен к зарослям макрофитов [Решетников, 2003]. Постоянное нахождение в зарослях макрофитов – местах обитания этих моллюсков – и приверженность как к потреблению личинок двукрылых, с которыми сходны гигантские церкарии *A. lucii*, так и к каннибализму, способствуют экологическому контакту разно-размерных особей ротана с данной трематодой. Таким образом, слабая заражённость данным паразитом рыб размерной группы 52–70 мм и его отсутствие у более мелких ротанов пока не находит объяснения.

Трематода *Skrjabinoeces* sp. зарегистрирована у ротана впервые. Однако для неё данный вид рыб, без сомнения, ложный хозяин – элиминатор, попадание к которому ведёт к гибели паразита. Обнаруженная особь *Skrjabinoeces* sp. была на метацеркарной фазе развития и, несомненно, перешла в кишечник ротана из тела заглоченной личинки насекомого (второго промежуточного хозяина). По данным Grabda [1960], метацеркарии *Skrjabinoeces similis* (Looss, 1899) (у автора *Haematoloechus similis*) – одного из широко распространённых в Европе представителей данного рода – развиваются в личин-

ках стрекоз. Маритогония представителей р. *Skrjabinoeces* Sudarikov, 1950 осуществляется в лёгких бесхвостых земноводных семейства Ranidae.

Сведения о паразитах ерша в оз. Глубокое получены впервые. Девять из десяти отмеченных у этой рыбы видов паразитов (без учёта неопределённых до вида незрелых метацеркарий *Diplostomum* sp.) неоднократно регистрировались у неё в других европейских водоёмах [Жохов, 2010] и принадлежат к аборигенной паразитофауне данного хозяина. Отдельного внимания заслуживает находка на спинном плавнике рачка *Neoergasilus japonicus* (Harada, 1930) (табл. 3; рис.). В бассейне Волги, к которому относится оз. Глубокое, *N. japonicus* ранее был отмечен только у плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) Иваньковского водохранилища [Кашковская, 1984]. У ерша данный рачок был зарегистрирован ранее в р. Тиса, относящейся к бассейну Дуная [Ergens et al., 1975], и в р. Лямпушка, принадлежащей к бассейну Лены [Пугачёв, 2004]. В целом, ареал этого паразита охватывает значительную часть Евразии и Северной Америки, включая центрально-американский регион [Ponyi, Molnár, 1969; Hayden, Rogers, 1998; Knopf, Hölker, 2005; Kumari et al., 2009; Suárez-Morales et al., 2010; Soylu, Soylu, 2012]. Хозяевами данного рачка служат рыбы нескольких семейств: Cyprinidae, Percidae, Centrarchidae, Ictaluridae, Cichlidae [Hudson, Bowen, 2002; Suárez-Morales et al., 2010]. Hudson и Bowen [2002], изучив хронологию и географию находок *N. japonicus*, пришли к выводу, что нативные популяции этого вида существуют только на Дальнем Востоке. Во всех остальных регионах данный рачок принадлежит к числу вселенцев, завезённых при акклиматизационных работах с коммерческими рыбами дальневосточного комплекса, либо с балластными водами, и саморасселившихся по новой территории [Hudson, Bowen, 2002]. Данное мнение получило поддержку в ряде последующих публикаций [Knopf, Holker, 2005; Suárez-Morales et al., 2010]. Первые находки *N. japonicus* на территории Европы были сделаны в середине 1960-х гг. [Ponyi, Molnár, 1969].



**Рис.** Грудные конечности самки *Neoergasilus japonicus* с ерша оз. Глубокое. А – ножки I пары, В – треугольный зубец (стрелки) базиподита ножки I пары; С – ножки IV пары с одночленистыми экзо- и эндоподитами; ex – экзоподит; en – эндоподит. Масштабная линейка – 25 мкм.

### Заключение

Чужеродный вид ротан в оз. Глубокое – хозяин, по крайней мере, 6 видов паразитов, для одного из которых (*G. obstinata*) послужил вектором инвазии. Примечательно, что этот вид рыб участвует в передаче паразитов (трематода *I. melis*) другому вселенцу – американской норке. Не менее интересно включение ротана в циркуляцию паразитов аборигенной щуки: *A. lucii* и, в меньшей степени, *R. acus*. Также нами обнаружен (на ерше) чужеродный для экосистемы оз. Глубокое вид копепоид *N. japonicus* – паразит дальневосточного происхождения.

### Благодарности

Авторы благодарны С.Д. Павлову (МГУ, Москва) и его студентам за помощь в отлове ершей в июле 2013 г. Определение видов паразитов, анализ литературы по паразитам, подготовка рукописи к публикации поддержаны РФФИ (грант № 15-29-02528). Сбор материала в полевых условиях, анализ экосистемных связей и литературы по рыбам, редактирование рукописи выполнены за счет гранта Российского научного фонда (проект № 16-14-10323).

### Литература

- Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб: Руководство по изучению. Л.: Наука, 1985. 121 с.
- Вечканов В.С., Ручин А.Б. О трофических связях щуки *Esox lucius*, окуня *Perca fluviatilis*, ротана *Perccottus glenii* при их совместном обитании в пойменном замкнутом озере // В сб.: Ихтиологические исследования на внутренних водоёмах. Мат. Межд. науч. конференции / Под ред. А.Б. Ручина. Саранск: Мордовский гос. ун-т, 2007. С. 23–25.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Скоморохов М.О. Ихтиологические исследования на озере Глубоком: некоторые итоги и перспективы // Труды Гидробиологической станции на Глубоком озере. 2002. Т. 8. С. 142–149.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Скоморохов М.О. Некоторые данные по образу жизни ротана *Perccottus glenii* Dyb. (Odontobutidae, Pisces) озёрной и прудовой популяций // Труды Гидробиологической станции на Глубоком озере. 2005. Т. 9. С. 212–231.
- Жохов А.Е. Список паразитических Protozoa и Metazoa обыкновенного ерша (*Gymnocephalus cernuus*) // Журнал Сибирского федерального университета. Сер. Биология. 2010. Т. 3, вып. 1. С. 57–81.

- Кашковская В.П. Влияние сбросных вод Конаковской ГРЭС на паразитов молоди плотвы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР, 1984. 24 с.
- Пугачёв О.Н. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Нематоды, скребни, пиявки, моллюски, ракообразные, клещи // Труды Зоологического института РАН. 2004. Т. 304. С. 1–250.
- Решетников А.Н. Влияние ротана, *Perccottus glenii*, на амфибий в малых водоёмах: Диссертация ... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 2003. 179 с.
- Решетников А.Н. 2009. Современный ареал ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae, Pisces) в Евразии // Российский журнал биологических инвазий. № 1. С. 22–35.
- Решетников А.Н., Панютина А.А., Герасимова М.А., Зибров И.А. Список млекопитающих заказника «Озеро Глубокое» и его ближайших окрестностей // Труды Гидробиологической станции на Глубоком озере им. Н.Ю. Зографа. 2009. Т. 10. С. 208–227.
- Смирнов Н.Н. О деятельности биостанции «Глубокое озеро» в 1930–1997 гг. // Труды гидробиологической станции на Глубоком озере. 1997. Т. 7. С. 5–8.
- Смирнова Л.И. К биологии рыб озера Глубокого // В кн.: Экология сообществ озера Глубокого. М.: Наука, 1978. С. 54–58.
- Соколов С.Г. Новые данные о паразитофауне ротана *Perccottus glenii*, Actinopterygii: Odontobutidae) в Приморском крае с описанием нового вида микоспоридий рода *Muxidium* (Muxozoa: Muxidiidae) // Паразитология. 2013. Т. 47. № 1. С. 77–99.
- Соколов С.Г., Мошу А.Я. *Goussia obstinata* sp. n. (Sporozoa: Eimeriidae) – новый вид кокцидий из кишечника ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Perciformes: Odontobutidae) // Паразитология. 2014. Т. 48. № 5. С. 382–392.
- Соколов С.Г., Протасова Е.Н., Решетников А.Н. и др. Паразитофауна ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Osteichthyes: Odontobutidae) в некоторых водоёмах Московской области // В сб.: Биоразнообразие и экология паразитов наземных и водных ценозов. Мат. Межд. науч. конференции / Под ред. С.О. Мовсесяна. М.: Изд-во РАСХН, 2008. С. 365–367.
- Соколов С.Г., Протасова Е.Н., Решетников А.Н., Шедько М.Б. Паразиты ротана (Actinopterygii: Odontobutidae), интродуцированного в водоёмы европейской части России // Успехи современной биологии. 2012. Т. 132. № 5. С. 477–492.
- Соколов С.Г., Фролов Е.В. Разнообразие паразитов ротана (*Perccottus glenii*, Osteichthyes, Odontobutidae) в границах нативного ареала // Зоологический журнал. 2012. Т. 91. № 1. С. 17–29.
- Dunn A.M. Parasites and biological invasions // Advances in Parasitology. 2009. Vol. 68. P. 161–184.
- Ergens R., Gussev V.A., Izyumova N.A., Molnar K. Parasite fauna of fishes of the Tisa River Basin // Rozprawy ISAV: Štáda matematickéch a ršnrodnnch vmd. 1975. № 85. P. 1–117.
- Grabda B. Life cycle of *Haematoloechus similis* (Looss, 1899) (Trematoda: Plagiorchiidae) // Acta Parasitologica Polonica. 1960. Vol. 8. № 23. P. 357–366.
- Hayden K.J., Rogers W.A. *Neoergasilus japonicus* (Poecilostomatoida: Ergasilidae), a parasitic copepod new to North America // Journal of Parasitology. 1998. Vol. 84. № 1. P. 88–93.
- Hudson P.L., Bowen C.A. First record of *Neoergasilus japonicus* (Poecilostomatoida: Ergasilidae), a parasitic copepod new to the Laurentian Great Lakes // Journal of Parasitology. 2002. Vol. 88. № 4. P. 657–663.
- Kelly D.W., Paterson R.A., Townsend C.R., Poulin R., Tompkins D.M. Parasite spillback: A neglected concept in invasion ecology? // Ecology. 2009. Vol. 90. № 8. P. 2047–2056.
- Knopf K., Hölker F. First report of *Philometra obturans* (Nematoda) and *Neoergasilus japonicus* (Copepoda) in Germany // Acta Parasitologica. 2005. Vol. 50. № 3. P. 261–262.
- Kumari P.S., Madhavi R., Ramakrishna R. *Neoergasilus japonicus* (Harada) (Poecilostomatoida, Ergasilidae), a parasitic copepod new to India // Indian Journal of Fisheries. 2009. Vol. 56. № 4. P. 287–291.
- Litvinov A.G., O’Gorman R. Biology of Amur Sleeper (*Perccottus glenii*) in the Delta of the Selenga River, Buryatia, Russia // Journal of Great Lakes Research. 1996. Vol. 22. № 2. P. 370–378.
- Lymbery A.J., Morine M., Kanani H.G., Beatty S.J., Morgan D.L. Co-invaders: The effects of alien parasites on native hosts // International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife. 2014. Vol. 3. № 2. P. 171–177.
- Nikitina E.N. Trematode larvae in snails of Lake Glubokoe // Hydrobiologia. 1986. Vol. 141. № 1. P. 139–141.
- Odening K. Der Lebenszyklus von *Azygia lucii* (Trematoda) – Untersuchungen im Gebiet der DDR // Biologisches Zentralblatt. 1976. Bd. 95. № 1. S. 57–94.
- Ponyi M., Molnár K. 1969. Studies on the parasitic fauna of fish in Hungary. V. Parasitic copepods // Parasitologia Hungarica. 1969. Vol. 2. P. 137–148.
- Sokolov S.G., Reshetnikov A.N., Protasova E.N. A checklist of parasites of non-native populations of rotan *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae) // Journal of Applied Ichthyology. 2014. Vol. 30. № 3. P. 574–596.
- Suárez-Morales E., Paredes-Trujillo A., González-Solís D. The introduced Asian parasitic copepod *Neoergasilus japonicus* (Harada) (Cyclopoidea: Ergasilidae) from endangered cichlid teleosts in Mexico // Zoological Science. 2010. Vol. 27. № 11. P. 851–855.
- Soylu E., Soyulu M.P. First record of the nonindigenous parasitic copepod *Neoergasilus japonicus* (Harada, 1930) in Turkey // Turkish Journal of Zoology. 2012. Vol. 36. № 5. P. 662–667.
- Szidat L. Über cysticerke Riesencercarien, insbesondere *Cercaria mirabilis* M. Braun und *Cercaria splendens* n. sp., und ihre Entwicklung im Magen von Raubfischen zu Trematoden der Gattung *Azygia* Looss // Zeitschrift für Parasitenkunde. 1932. Bd. 4. № 3. S. 477–505.

---

## NEW DATA ON ALIEN SPECIES OF PARASITES AND HOSTS IN THE ECOSYSTEM OF GLUBOKOE LAKE (MOSCOW OBLAST, RUSSIA)

© 2016 Sokolov S.G.\*, Reshetnikov A.N., Protasova E.N., Voropaeva E.L.

A.N.Severtsov Institute of Ecology & Evolution, Leninskiy 33, Moscow 119071, Russia;  
[sokolovsg@mail.ru](mailto:sokolovsg@mail.ru)

Lake Glubokoe (Moscow oblast, Russia) is one of the most investigated water bodies of Europe. We detected new for the ecosystem of the lake (alien for territory of Europe) parasite species: coccidian *Goussia obstinata* (in invasive alien fish *Perccottus glenii*) and copepod *Neoergasilus japonicus* (on aboriginal ruff *Gymnocephalus cernuus*). The given coccidian is host-specific for *P. glenii* and was introduced in the lake together with its host. Participation of *P. glenii* in circulation of recorded heteroxenous helminthes (*Isthmiophora melis*, *Azygia lucii* and *Raphidascaris acus*) was revealed. This is confirmed by the data on trophic links of their obligatory definitive hosts (American mink *Neovison vison* and northern pike *Esox lucius*) with *P. glenii* in Glubokoe Lake.

**Key words:** parasites, alien species, *Perccottus glenii*, *Gymnocephalus cernua*, *Azygia lucii*, *Neoergasilus japonicus*.