

INSS 1996–1499

**2018 №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;

Е-mail: [invasjour@sevin.ru](mailto:invasjour@sevin.ru)

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

## Содержание

<i>Белоусова Ю.В., Слынько Ю.В.</i> ПЕРВЫЕ ДАННЫЕ О ГЕЛЬМИНТАХ У ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА АНАДАРЫ, <i>ANADARA KAGOSHIMENSIS</i> TOKUNAGA, 1906 (MOLLUSCA: BIVALVIA), ВСЕЛЕНЦА В ЧЕРНОМОРСКО-АЗОВСКИЙ МОРСКОЙ БАССЕЙН .....	2
<i>Бетехтина А.А., Ронжина Д.А., Иванова Л.А., Малыгин М. В., Иванов Л.А.</i> ОТНОСИТЕЛЬНАЯ СКОРОСТЬ РОСТА И ЕЕ КОМПОНЕНТЫ У ИНВАЗИОННОГО <i>HERACLEUM SOSNOWSKYI</i> И АБОРИГЕННОГО <i>H. SIBIRICUM</i> .....	7
<i>Драпун И.Е., Ханайченко А.Н.</i> МОРФОЛОГИЯ НАУПЛИУСОВ И ДЛИТЕЛЬНОСТЬ НАУПЛИАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ ЧЕРНОМОРСКОГО ВСЕЛЕНЦА <i>OITHONA DAVISAE</i> FERRARI AND ORSI, 1984 (COPEPODA: CYCLOPOIDA) В УСЛОВИЯХ ЛАБОРАТОРНОЙ КУЛЬТУРЫ .....	17
<i>Минеева О.В.</i> ТРЕМАТОДОФАУНА ПОНТО-КАСПИЙСКИХ БЫЧКОВ (PISCES, GOBIIDAE) В САРАТОВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ .....	31
<i>Перова С.Н., Пряничникова Е.Г., Жгарева Н.Н.</i> ПОЯВЛЕНИЕ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВСЕЛЕНЦЕВ В МАКРОЗООБЕНТОСЕ ВОДОХРАНИЛИЩ ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ .....	41
<i>Пиркова А.В., Ладыгина Л.В.</i> ЭМБРИОНАЛЬНОЕ И ЛИЧИНОЧНОЕ ИНТРАКАПСУЛЯРНОЕ РАЗВИТИЕ РАПАНЫ <i>RAPANA VENOSA</i> (VALENCIENNES, 1846) (GASTROPODA, MURICIDAE) .....	53
<i>Романов Д.А.</i> ПАРАЗИТОИДЫ АЗИАТСКОЙ БОЖЬЕЙ КОРОВКИ <i>HARMONIA AXYRIDIS</i> (PALLAS, 1773) (COLEOPTERA: COCCINELLIDE) .....	65
<i>Фоканов В.П., Гаврилова О.В., Фоканов А.В.</i> ЭФФЕКТИВНОСТЬ ПРИМЕНЕНИЯ УФ+ВУФ ОБЛУЧЕНИЯ ДЛЯ ПРЕДОТВРАЩЕНИЯ ОДНОКЛЕТОЧНЫХ ИНВАЗИЙ, ПЕРЕНОСИМЫХ БАЛЛАСТНЫМИ ВОДАМИ СУДОВ .....	87
<i>Фулга Н.И., Тодераш И.К., Булат Дм.Е., Булат Ден.Е., Райлян Н.К.</i> МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЯИЧНИКОВ ОКУНЯ СОЛНЕЧНОГО <i>LEPOMIS GIBBOSUS</i> (LINNAEUS, 1758) В УСЛОВИЯХ КУЧУРГАНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (ВОДОЁМ-ОХЛАДИТЕЛЬ МОЛДАВСКОЙ ГРЭС) .....	94
<i>Хлопкова М.В., Гусейнов К.М., Гасанова А.Ш., Бархалов Р.М., Зурхаева У.Д., Гусейнов М.К.</i> ПЕРВОЕ ОБНАРУЖЕНИЕ ЖИВЫХ МОЛЛЮСКОВ <i>CORBICULA FLUMINALIS</i> (BIVALVIA: CORBICULIDAE) В БАССЕЙНЕ ДАГЕСТАНСКОГО СЕКТОРА КАСПИЯ .....	101
<i>Чадин И.Ф., Далькэ И.В., Малышев Р.В.</i> ОЦЕНКА МОРОЗОСТОЙКОСТИ БОРЩЕВИКА СОСНОВСКОГО ( <i>HERACLEUM SOSNOWSKYI</i> MANDEN.) ПОСЛЕ УДАЛЕНИЯ СНЕЖНОГО ПОКРОВА В РАННЕВЕСЕННИЙ ПЕРИОД .....	105
<i>Яценко И.О., Виноградова Ю.К.</i> ИНВАЗИОННАЯ АКТИВНОСТЬ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В ГЛАВНОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ ИМ. Н.В. ЦИЦИНА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК .....	117

УДК 576.8:594(262.5)

# ПЕРВЫЕ ДАННЫЕ О ГЕЛЬМИНТАХ У ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА АНАДАРЫ, *ANADARA KAGOSHIMENSIS* TOKUNAGA, 1906 (MOLLUSCA: BIVALVIA), ВСЕЛЕНЦА В ЧЕРНОМОРСКО-АЗОВСКИЙ МОРСКОЙ БАССЕЙН

© 2018 Белоусова Ю.В.\*, Слынько Ю.В.\*\*

Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН,  
299011, Севастополь;

e-mail: \* [julls.belousova@gmail.com](mailto:julls.belousova@gmail.com), \*\* [yslynko@mail.ru](mailto:yslynko@mail.ru)

Поступила в редакцию 14.04.2018

Проанализирована заражённость вселенцев анадар гельминтами в прибрежьях Чёрного и Азовского морей. Представлены первые сведения о находках гельминтов у двустворчатых моллюсков *Anadara kagoshimensis* в Азовском море. Обнаружены у анадар в районе Арабатской стрелки спорцисты трематод с зародышевыми шарами. Приведены количественные показатели заражённости вида трематодами в акватории Арабатской стрелки. Выдвинуто предположение, что этот моллюск является первым промежуточным хозяином для выявленных трематод. Обсуждается вероятная роль анадары как перспективного массового хозяина для гельминтов Черноморско-Азовского бассейна.

**Ключевые слова:** гельминты, моллюски, вселенцы, *Anadara*, Чёрное море, река Чёрная, Азовское море, Арабатская стрелка.

## Введение

В числе многочисленных угроз, которые несут с собой чужеродные виды, немаловажное значение приобретает паразитарная опасность, особенно, это касается чужеродных видов моллюсков, прежде всего, как потенциальных промежуточных хозяев [Шиков, 2016]. Так, на примере чужеродных видов наземных моллюсков уже было обосновано предположение, что их вселение неизбежно повлечёт распространение ассоциированных с ними опасных паразитов [Король, Корнюшин, 2002; Балашов, 2016]. Вместе с тем, учитывая, что расселение водных видов моллюсков чаще всего происходит на планктонных стадиях их жизненного цикла с балластными водами судов, вероятность заноса водными моллюсками новых гельминтов крайне мала. Как правило, при классификации гельминтов по экологическим особенностям преимущественно учитывается характер взаимодействия паразитов с организ-

мом хозяина, а также количество и смена хозяев в цикле [Шульц, Гвоздев, 1970]. И чужеродные виды моллюсков приобретают в новоосвоенных акваториях статус своего рода «свободных ниш» для аборигенной гельминтофауны.

Моллюски рода *Anadara* (Gray, 1847) относятся к одной из наиболее массовых групп двустворчатых моллюсков (сем. Arcidae), имеющих большое экономическое значение в акваториях морей и океанов Индо-Пацифики [Broom, 1985; Kim, Kang, 1987; Narasimham, 1988]. В Средиземном море анадара (*Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906), ранее *Anadara cf. inaequalvis* (Bruguière, 1789) (Syn. *Scapharca inaequalvis* (Bruguière, 1789), *Cunearca cornea* (Reeve, 1884)), впервые была зарегистрирована в 1969 г. в Адриатическом море у берегов Италии в районе Равенны [Ghisotti, 1972; Rinaldi, 1972], откуда быстро распространилась в соседние акватории. В

Чёрном море представители рода *Anadara* впервые были обнаружены в 1978 г. в его юго-восточной части [Микашавидзе, 1981; Заика и др., 2010], а первые их находки у побережья северо-западного Крыма датируются 1980 г. Затем этот вид моллюска был обнаружен в Керченском проливе [Золотарёв, Золотарёв, 1987], через который он проник в Азовское море [Анистратенко, Халиман, 2006]. У берегов южного Крыма, в частности, у берегов Карадагского природного заповедника первые анадары были обнаружены в 1999 г. на глубине 23 м [Ревков и др., 2001]. Для Азово-Черноморского бассейна *Anadara kagoshimensis* является аутовселенцем, проникшим при завозе её велигеров с балластными водами морских судов [Золотарёв, Золотарёв, 1987; Анистратенко, Халиман, 2006]. Уже к 2013 г. из категории редкого вселенца, она стала одной из массовых форм бентоса крымского побережья [Ревков, 2015]. В Чёрном море анадара образует поселения на рыхлых грунтах [Zaitsev, Mamaev, 1997] в диапазоне глубин от 3 [Sahin et al., 2009] до 40–45 [Маринов, 1990; Ревков, 2015] и 60 м [Sahin et al., 2009].

Предполагается, что при расселении анадары на песчаных и заиленных грунтах может происходить вытеснение аборигенных видов двустворчатых моллюсков, таких как *Cerastoderma glaucum* (Bruguiere, 1789), *Abra segmentum* (Recluz 1843), *Chamelea gallina* (Linnaeus, 1758) и гастропод *Tritia pellucida* (Risso, 1826), *T. reticulata* (Linnaeus, 1758), обитающих на данных биотопах [Набоженко, 2011]. Наиболее актуально это в отношении массовых моллюсков *Cerastoderma* и *Chamelea*, которые являются основными компонентами биоценозов Азовского и Чёрного морей и, также как и анадара, могут служить основной кормовой базой для бычковых рыб [Смирнов, 1986] и скатов [Световидов, 1964; Павлов, 1980]. Наиболее уязвимы для хищников анадары в возрасте до двух лет. В этот период из-за недостаточной прочности створок раковины, моллюски становятся доступной кормовой базой для рыб-бентофагов [Ревков, Щербань, 2017], более крупные особи в меньшей степени потребляются хищной рапаной

[Savini, Occhipinti-Ambrogi, 2006; Золотарёв, Терентьев, 2012] и рыбами [Zaitsev, Mamaev, 1997].

В литературе имеются только сведения о находках личинок цестод (плероцеркоид) и церкарий трематод семейства *Vucephallidae* у видов р. *Anadara* из акватории Мексиканского залива Атлантического океана [Cake, 1976; Wardle, 1990]. Согласно этим данным, зарегистрированы не идентифицированные личинки цестод родов *Parachristianella* Dollfus, 1946, *Anthobothrium* van Beneden, 1850, *Rhinebothrium* Linton, 1890 у вида *Anadara transversa*, личинки *Tylocephalum* Linton, 1890 – у видов *A. transversa* и *A. floridana*, личинки *Dioecotaenia cancellata* (Linton, 1890) Schmidt, 1969 – у *A. ovalis* [Cake, 1976], а также церкарии трематод семейства *Vucephallidae* у *A. brasillana* [Wardle, 1990].

Специальных гельминтологических исследований анадары в районах Чёрного и Азовского морей не проводилось. Соответственно, основной задачей настоящей работы стало изучение гельминтофауны анадар в Чёрном и Азовском морях.

## Материал и методы

Отбор проб *Anadara kagoshimensis* проводили в декабре 2011 г. в эстуарии р. Чёрная из зоны опреснения (станция сбора возле недействующего ж/д моста; Севастопольская бух., глубина 0.5 м) с помощью рамки, обшитой мельничным газом, площадью 0.04 м<sup>2</sup> и в декабре 2017 г. в акватории Азовского моря у Арабатской стрелки (глубина 8 м) в ходе 100-го рейса НИС «Профессор Водяницкий» с помощью дночерпателя «Океан-50», площадь рамки 0.25 м<sup>2</sup>. Для гельминтологических исследований было взято 8 экз. из устья р. Чёрная и 16 экз. из акватории Арабатской стрелки. Органы анадар (мантия, гонады, пищеварительная система, жабры), а также мантийные жидкости исследовали компрессорным методом на наличие гельминтов. Среди моллюсков из акватории Арабатской стрелки инвазирована 1 особь моллюска из 16 исследуемых. Найденных партенит трематод исследовали живыми при помощи микроскопа



**Рис.** Общий вид спороцисты трематод с зародышевыми шарами от двустворчатых моллюсков *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) в акватории Арабатской стрелки (Азовское море). Масштабная линейка 500  $\mu\text{m}$ .

Olympus CX41, оснащённого фотокамерой CX50. При обнаружении паразитов производили расчёты показателей заражённости анадар: экстенсивность инвазии (ЭИ), интенсивность инвазии (ИИ), индекс обилия (ИО).

### Результаты

В эстуарии р. Чёрной гельминты у исследованных нами анадар не обнаружены. В акватории Арабатской стрелки у анадар были выявлены зародышевые шары трематод (Рис.), однако идентификация на столь ранних этапах развития трематод даже до семейства не представляется возможной.

Показатели заражённости моллюсков этими личинками составили: ЭИ –  $6 \pm 6\%$ , ИИ – 13 экз./особь и ИО –  $0.8 \pm 0.8$  экз.

### Обсуждение

Вселение новых видов моллюсков-хозяев может происходить несколькими путями: случайный занос планктонных стадий с балластными водами или, на взрослых стадиях, путём саморасселения после антропогенного

вмешательства или изменений экологических условий среды. Отмечается, что натурализация *Anadara kagoshimensis* существенно обогатила кормовую базу пелагических и бентосоядных рыб в Чёрном и Азовском морях [Зайка и др., 2010]. При ее значительных численностях (нередко скопления достигают  $600 \text{ г/м}^2$  [Студеникина, Фроленко, 2003] возникает высокая вероятность заражения цестодами и трематодами. В частности, представили цестод родов *Parachristianella sp.*, *Anthobothrium sp.*, *Rhinebothrium sp.*, ранее обнаруженных у других видов анадар Мексиканского залива, встречаются в Средиземном и Чёрном морях у морского кота – окончательного хозяина этих цестод [Полякова, 2014]. Также в Чёрном море церкарии буцефаллид отмечались у моллюсков *Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1791) [Долгих, 1965], метацеркарии выявлены у морского карася, чёрного бычка, кругляка, морской собачки и собачки Звонимира [Долгих, Найдёнова, 1968; Найдёнова, 1969], а мариты этого же вида трематод регистрировались в кишечнике и пиларических придатках морского налима

[Долгих, Найдёнова, 1968] у берегов Крыма. Всё изложенное позволяет предположить, что анадара в Чёрном море становится массовым первым промежуточным хозяином для трематод.

### Благодарности

Авторы выражают благодарность младшему научному сотруднику отдела экологической паразитологии ФГБУН ИМБИ им. А.О. Ковалевского Лозовскому Владиславу Леонидовичу за сбор двустворчатых моллюсков в ходе 100-го рейса НИС «Профессор Водяницкий».

Работа выполнена при финансовой поддержке средств федерального бюджета РАН (проект № АААА-А18-118020890074-2).

### Литература

- Анистратенко В.В., Халиман И.А. Двустворчатый моллюск *Anadara inaequivalvis* (Bivalvia, Arcidae) в северной части Азовского моря: завершение колонизации Азово-Черноморского бассейна // Вестник зоологии. 2006. Т. 40. № 6. С. 505–511.
- Балашов И.А. Охрана наземных моллюсков Украины. Киев: Ин-т зоологии НАНУ, 2016. 272 с.
- Долгих А.В. Личинки трематод – паразиты моллюсков крымского побережья Чёрного моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Севастополь: Львов, 1965. 19 с.
- Долгих А.В., Найдёнова Н.Н. О гельминтофауне налима *Gaidropsarus mediterraneus* (L.), обитающего в Чёрном море // Паразитология. 1968. Т. 2, вып. 5. С. 448–453.
- Заика В.Е., Сергеева Н.Г., Колесникова Е.А. Вселенцы в донной макрофауне Чёрного моря: распространение и влияние на сообщества бентали // Морской экологический журнал. 2010. Т. 9. № 1. С. 5–22.
- Золотарёв В.Н., Золотарёв П.Н. Двустворчатый моллюск *Cunearca cornea* – новый элемент фауны Чёрного моря // Доклады АН СССР. 1987. Т. 297. № 2. С. 501–503.
- Золотарёв П.Н., Терентьев А.С. Изменения в сообществах макробентоса Гудаутской устричной банки // Океанология. 2012. Т. 52. № 2. С. 251–257.
- Король Э.Н., Корнюшин А.В. Обнаружение интродуцированного вида слизней *Krynickillus melanocephalus* (Mollusca, Gastropoda, Stylommatophora) в Киеве и предварительные результаты его гельминтологического исследования // Vestnik zoologii. 2002. 36(6). 57–59.
- Маринов Т.М. Зообентос Болгарского сектора Чёрного моря. София: Изд-во Болгарской академии наук. 1990. 195 с.
- Микашавидзе Е.В. О новых находках некоторых видов полихет, моллюсков и ракообразных в юго-восточной части Чёрного моря // Зоологический журнал. 1981. № 60, вып. 9. С. 1415–1417.
- Набоженко М.В. Современное распределение двустворчатых моллюсков (Mollusca: Bivalvia) северо-восточной части Чёрного моря // Вестник южного научно-го центра РАН. 2011. Т. 7. № 3. С. 79–86.
- Найдёнова Н.Н. Паразитофауна рыб семейства бычковых Чёрного и Азовского морей. Киев: Наукова думка, 1969. Ч. 2. С. 257–259.
- Павлов П.Й. Личинкохордови (асцидії, апендикулярії), безчерепні (головохордови), хребетні (круглороті, хрящові риби, кісткові риби – осетрові, оселедцеві, анчоусові, лососеві, харіусові, шукові, умброві) // Фауна України: В 40 т. / АН УССР, Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена. Киев: Наукова Думка, 1980. Т. 8, вып. 1. 349 с.
- Полякова Т.А. Цестоды скатов (Elasmobranchii: Batoidea) Крымского побережья Чёрного моря: систематика, фауна, экология: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Севастополь. 2014. 24 с.
- Ревков Н.К. Недавний вселенец и перспективный объект аквакультуры в Чёрном море двустворчатый моллюск *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906): особенности развития поселений у берегов Крыма // Материалы VIII Всес. конф. по пром. беспозвоночным (Калининград, 2–5 сент. 2015 г.). Калининград. 2015. С. 254–257.
- Ревков Н.К., Болтачева Н.А., Николаенко Т.В. и др. Зообентос района Карадага // Карадагский природный заповедник: Летопись природы. Симферополь: Социат. 2001. 16. С. 65–70.
- Ревков Н.К., Щербань С.А. Особенности биологии двустворчатого моллюска *Anadara kagoshimensis* в Чёрном море // Экосистемы. 2017. Вып. 9. С. 47–56.
- Световидов А.Н. Рыбы Чёрного моря. Ленинград: Наука. 1964. 551 с.
- Смирнов А.И. Окунеобразные (бычковидные), скорпенообразные, камбалообразные, присоскопериобразные, удильщикообразные // Фауна Украины. Киев: Наукова думка. 1986. Т. 8: Рыбы. Вып. 5. 320 с.
- Студеникина Е.И., Фроленко Л.Н. Вселенцы Азово-Черноморского бассейна и их роль в экосистеме // Эволюция морских экосистем под влиянием вселенцев и искусственной смертности фауны: Тез. докл. междунар. конф. (г. Азов, 15–18 июня 2003 г.). Ростов-на-Дону. 2003. С. 133–134.
- Шиков Е.В. Адвентивные виды наземной малакофауны центра Русской равнины // Ruthenica. 2016. Т. 26. № 3–4. Р. 153–164.
- Шульц Р.С., Гвоздев Е.В. Общая гельминтология. М.: Наука, 1970. Т. 1. 429 с.
- Broom M.J. The Biology and Culture of Marine Bivalve Molluscs of the Genus *Anadara* // ICLARM Studies and Reviews 12. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila, Philippines. 1985. 37 p.

- Cake E.W. A key to larval cestodes of shallow-water, benthic mollusks of the northern Gulf of Mexico // *Proceeding of Helminthological Society of Washington*. 1976. 43. P. 160–171.
- Ghisotti F. *Scapharca* cfr. *cornea* (Reeve), ospite nuova del Mediterraneo // *Conchiglie*. 1972. 9 (3–4). P. 68.
- Kim Y.G., Kang Y.J. Culturing Density and Production of Ark Shell, *Anadara broughtoni* // *Bull. Fish. Res. Dev. Agency*. 1987. Vol. 36. P. 81–88.
- Narasimham K.A. Biology of the Blood Clam *Anadara granosa* (Linneus) in Kakinada Bay // *J. Mar. Biol. Ass.* 1988. No. 30. P. 137–150.
- Rinaldi E. Osservazioni relative a molluschi appartenenti al genere *Anadara* viventi in Adriatico // *Conchiglie*. 1972. 8 (9–19). P. 121–124.
- Sahin C., Emiral H., Okumus I., Mutlu Gozler A. The Benthic Exotic Species of the Black Sea: Blood Cockle (*Anadara inaequalis*, Bruguiere, 1789: Bivalve) and Rapa Whelk (*Rapana thomasiana*, Crosse, 1861: Mollusc) // *Journal of Animal and Veterinary Advances*. 2009. Vol. 8. No. 2. P. 240–245.
- Savini D., Occhipinti-Ambrogi A. Consumption rates and prey preference of the invasive gastropod *Rapana venosa* in the Northern Adriatic Sea // *Helgol. Mar. Res.* 2006. Vol. 60. P. 153–159.
- Wardle W.J. Larval *bucephalids* (Tremaroda: Digenea) parasitizing bivalve mollusks in Galveston Bay Area, Texas // *Journal of the Helminthological Society of Washington*. 1990. 57 (1). P. 5–11.
- Zaitsev Yu., Mamaev V. Biodiversity in the Black Sea: A study of Change and Decline // *New York Black Sea Envir. Ser.* 1997. No. 3. 208 p.

## FIRST DATA ABOUT HELMINTHS IN MOLLUSC – *ANADARA*, *ANADARA KAGOSHIMENSIS* TOKUNAGA, 1906 (MOLLUSCA: BIVALVIA), INVADER FOR THE BLACK-AZOV SEA BASIN

© Belousova Yu.V.\*, Slynko Yu.V.\*\*

A.O. Kovalevsky Institute of Marine Biological Research of the RAS, RF;  
e-mail: \* [julls.belousova@gmail.com](mailto:julls.belousova@gmail.com), \*\* [yslynko@mail.ru](mailto:yslynko@mail.ru)

The invasion of helminths into the anadara - invader in the coastal regions of the Black and Azov seas is analyzed. The first information on the presence of helminths in bivalve mollusks *Anadara kagoshimensis* in the Azov Sea is presented. Sporocysts of trematodes with embryonic globules were found in the anadara near the Peninsula Arabatskaya Strelka. Quantitative indicators of infection of anadars with trematodes in this water area are presented. It is suggested that anadara is the first alternate host for detected trematodes. The probable role of anadara as a promising mass host of helminths of the Black Sea-Azov basin is discussed.

**Key words:** helminths, mollusks, invaders, *Anadara*, Black Sea, Black River, Sea of Azov, Arabat arrow.

Проанализирована заражённость вселенцев анадар гельминтами в прибрежьях Чёрного и Азовского морей. Представлены первые сведения о находках гельминтов у двустворчатых моллюсков *Anadara kagoshimensis* в Азовском море. Обнаружены у анадар в районе Арабатской стрелки спороцисты трематод с зародышевыми шарами. Приведены количественные показатели заражённости вида трематодами в акватории Арабатской стрелки. Выдвинуто предположение, что этот моллюск является первым промежуточным хозяином для выявленных трематод. Обсуждается вероятная роль анадары как перспективного массового хозяина для гельминтов Черноморско-Азовского бассейна.

**Ключевые слова:** гельминты, моллюски, вселенцы, *Anadara*, Чёрное море, река Чёрная, Азовское море, Арабатская стрелка.

УДК 574.91:581.1

## ОТНОСИТЕЛЬНАЯ СКОРОСТЬ РОСТА И ЕЁ КОМПОНЕНТЫ У ИНВАЗИОННОГО *HERACLEUM SOSNOWSKYI* И АБОРИГЕННОГО *H. SIBIRICUM*

© 2018 Бетехтина А.А.<sup>а, \*</sup>, Ронжина Д.А.<sup>б, с</sup>, Иванова Л.А.<sup>б, с</sup>,  
Малыгин М.В.<sup>а</sup>, Иванов Л.А.<sup>б, с</sup>

<sup>а</sup> Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина, Екатеринбург 620002;

<sup>б</sup> Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук,  
Екатеринбург 620144;

<sup>с</sup> Тюменский государственный университет, Тюмень 625003;  
e-mail: \* [betechtina@mail.ru](mailto:betechtina@mail.ru)

Поступила в редакцию 22.06.2018

Исследованы относительная скорость роста проростков, надземных и подземных органов, а также функциональные показатели листьев и поглощающих корней у инвазионного вида *Heracleum sosnowskyi* и родственного аборигенного вида *H. sibiricum*. Растения выращивали в лабораторных условиях и анализировали параметры 21- и 35-дневных проростков. *H. sosnowskyi* отличался от *H. sibiricum* в 2.5 раза большей относительной скоростью роста (RGR), но прирост растений в высоту и по площади листьев был одинаковым. Абсолютные значения биомассы и общей площади листьев были вдвое выше у 35-дневных проростков инвазионного вида. Структурными особенностями листьев у 35-дневных проростков *H. sosnowskyi* были меньшая толщина и большая плотность листовой пластинки. При меньшем вкладе в биомассу подземных органов корневая система инвазионного вида была больше разветвлена, имела большую долю поглощающих корней с лучшим развитием корневых волосков. В результате, *H. sosnowskyi* по сравнению с *H. sibiricum* имел высокие темпы роста (в 2 раза) поглощающих корней и большую поглощающую поверхность корней. Сделан вывод, что структурно-функциональные особенности листьев и корней обеспечили инвазионному виду *H. sosnowskyi* вдвое более высокую скорость чистой ассимиляции углерода (NAR) и в 2.5 раза большую RGR.

**Ключевые слова:** инвазионные растения, *Heracleum sosnowskyi*, относительная скорость роста, листовые параметры, распределение биомассы, удельная длина корня, поглощающая поверхность корней.

### Введение

*Heracleum sosnowskyi* Manden. – важный инвазионный вид в Европе и России [Виноградова и др., 2010; Delivering..., 2012], имеющий кавказское происхождение [Манденова, 1951]. Биология и экология его в настоящее время хорошо изучена [Rušek et al., 2007; Виноградова и др., 2010]. Выявлено, что он активно расселяется по Евразийскому континенту, вытесняя местные виды [Baležentienė et al., 2013]. В Брянской области и Республике Коми этот вид формирует монодоминантные заросли [Панасенко, 2014, 2017; Dalke et al., 2015]. Его высокая конкурентоспособность реализу-

ется за счёт развития большой биомассы, высокого уровня фотосинтеза и транспирации [Dalke et al., 2015; Веселкин и др., 2017] и аллелопатической активности [Mishyna et al., 2017]. Установлено, что повышенная интенсивность физиологических процессов у инвазионных видов обусловлена особенностями строения фотосинтетических органов и корневой системы. Так, *H. sosnowskyi* в отличие от аборигенного вида *H. sibiricum* характеризуется более крупными клетками мезофилла листа с большим количеством хлоропластов в клетке и в единице площади листа [Веселкин и др., 2017]. Корневая система инвазионного

вида обеспечивает способность поглощать ресурсы при оптимальных почвенных условиях за счёт большего числа порядков ветвления корневой системы, частой встречаемости эфемерных корней, большего диаметра поглощающих корней и лучшего развития элементов ксилемы [Бетехтина и др., 2018].

Помимо размеров растения, конкурентоспособность вида обеспечивается большой относительной скоростью роста (RGR, relative growth rate) [Grime et al., 1988]. В соответствии с формулами  $RGR=LAR \times NAR$  и  $RGR=LMR/LMA \times NAR$  [Lambers et al., 1998] основными компонентами RGR являются относительная площадь листьев на единицу массы растения (LAR, leaf area ratio), скорость чистой ассимиляции углерода растением (NAR, net assimilation rate), а также доля листьев в биомассе целого растения (LMR, leaf mass ratio) и сухой вес единицы площади листа (LMA, leaf mass per area). Ранее показано, что изменения относительной скорости роста могут быть обусловлены изменением какого-то одного из компонентов или нескольких компонентов и это связано с принадлежностью видов к разным жизненным формам, экологическим и функциональным группам [Van der Werf et al., 1993; Cornelissen et al., 1997; Hunt, Cornelissen, 1997; Poorter, Van der Werf, 1998; Reich et al., 1998, 2003]. NAR тесно коррелирует со скоростью фотосинтеза единицы площади листа [Poorter, Van der Werf, 1998]. Таким образом, в многочисленных работах выявлено, что скорость роста растения зависит, прежде всего, от структуры и функциональной активности листьев, размеров листового полога и распределения биомассы по органам. При этом значительно меньше информации о связи относительной скорости роста растений с характеристиками подземных органов, хотя очевидно, что интенсивность ростовых процессов должна быть обеспечена соответствующим развитием корневой системы. Известно, что RGR отрицательно связана с объёмной плотностью корня [Hummel et al., 2006] и диаметром тонких корней и положительно – с удельной длиной корней [Valverde-Barrantes et al., 2017].

Некоторые инвазионные виды отличаются высокой RGR по сравнению с аборигенными [Pyšek, Richardson, 2007; van Kleunen et al., 2010], тогда как другие сравнимы по этому показателю с местными растениями [Daehler, 2003]. Из инвазионных видов рода *Heracleum* наиболее хорошо изучен *H. mantegazzianum* Somm. Et Lev., имеющий преимущественное распространение в Европе [Виноградова и др. 2010]. У этого вида выявлена высокая скорость роста проростков в сравнении с местными зонтичными [Pyšek et al., 2007]. В то же время, для *H. sosnowskyi*, активно распространяющегося в Восточной Европе и Сибири, отсутствуют сведения по относительной скорости роста и связанным с ней параметрам. Целью данной работы было изучить RGR и её компоненты для инвазионного *H. sosnowskyi* в сравнении с близкородственным аборигенным *H. sibiricum*, а также выявить особенности строения корневой системы, обеспечивающие высокую скорость роста *H. sosnowskyi*.

### Материалы и методы

Для определения RGR растений, был использован стандартный методический подход [Pérez-Harguindeguy et al., 2013], который позволяет выявить генетически обусловленную максимальную RGR вида. Согласно этому методу, RGR должна быть измерена между 2-й и 5-й неделей от момента прорастания семян при выращивании растений в стандартных одинаковых условиях. Разные виды должны быть выращены отдельно друг от друга, чтобы исключить конкурентное, аллелопатическое и другое взаимодействие.

Для определения RGR проростки исследуемых видов были собраны в мае 2017 г. в ботаническом саду УрО РАН на участке с зарослями борщевика Сосновского. Отбирали одинаковые по высоте, неповреждённые 7-дневные проростки с одним настоящим листом и пересаживали в 0.5-литровые полиэтиленовые сосуды, заполненные предварительно прокалённым кварцевым песком. Растения выращивали в лабораторных условиях при уровне освещения 300 мкмоль фотонов/(м<sup>2</sup>с); 16-часовом фотопериоде; температуре воздуха

$20 \pm 2$  °C. В течение всего эксперимента влажность субстрата поддерживали на уровне 70% от полной влагоёмкости. Один раз в неделю проростки поливали разбавленным в 4 раза раствором Хогланда.

Оценку высоты растений проводили на 21-й и 35-й дни у 10 растений каждого вида. Массу, распределение биомассы растений по органам, а также параметры листьев и корней определяли в возрасте проростков 21 и 35 дней у 10 растений. Для этого их выкапывали, очищали от песка, высушивали, взвешивали и рассчитывали отношение массы отдельных органов к массе целого растения.

На свежесобранных листьях измеряли толщину листа с помощью цифрового микрометра РК-1012E (Mitutoyo Corp., Япония). Затем листья фотографировали, высушивали и взвешивали. Площадь листа определяли с помощью системы цифрового анализа изображений Simagis Mesoplant (ООО «СИАМС», Россия, Екатеринбург). Сухой вес единицы площади листа (LMA, г/м<sup>2</sup>) вычисляли как  $LMA = DW/LA$  (DW – сухой вес листа, г; LA – площадь листа, м<sup>2</sup>). Плотность листа (LD, г/см<sup>3</sup>) рассчитывали, как  $LD = LMA/LT$  (LMA – сухой вес единицы площади листа, г/м<sup>2</sup>; LT – толщина листа, мкм). Кроме этого, определяли отношение площади листьев к массе целого растения (LAR, см<sup>2</sup>/г) по формуле:  $LAR = LMR/LMA \times 100$  (LMR – доля листьев в биомассе целого растения, %; LMA – сухой вес единицы площади листа, г/м<sup>2</sup>).

Изучение параметров корней проводили только на поглощающих корнях, к которым на основании анатомического анализа по присутствию первичной коры и корневых волосков относили все корни II–V дистальных порядков.

Объёмную плотность поглощающих корней (TMDr, г/см<sup>3</sup>) рассчитывали, как  $(TMDr = Mr/Vr)$  (Mr – масса корня, г; Vr – объём корня, см<sup>3</sup>). Удельную длину поглощающих корней (SLR, м/г) вычисляли как  $SLR = Lr/Mr$  (Lr – длина корня; Mr – масса корня). Определение общей и рабочей поверхности поглощающих корней проводили согласно [Колосов, 1962] в 5 биологических повторностях. Определяли число

порядков ветвления корневой системы по центробежной классификации [Berntson, 1997], главный корень считали корнем I порядка, на нем формируются корни II порядка и т. д. Свежесобранные окрашенные метиленовым синим корни раскладывали на плёнке, фотографировали, высушивали и взвешивали главный и поглощающие корни по отдельности. Толщину и длину поглощающих корней определяли с помощью системы цифрового анализа изображений Simagis Mesoplant (ООО «СИАМС», Россия, Екатеринбург). Встречаемость корневых волосков определяли в 15 случайно отобранных фрагментах корней длиной 1 см. Для этого в каждом фрагменте в 5 полях зрения микроскопически (Leica DM 5000;  $\times 100$ ) оценивали долю полей зрения с корневыми волосками.

Относительную скорость роста (RGR, мг/(г в день)) вычисляли по формуле  $RGR = (M2 - M1)/(M1 \times 14)$ , где M1 – средний сухой вес 21-дневных растений, г; M2 – средний сухой вес 35-дневных растений, г, 14 – продолжительность выращивания, дни. Скорость роста растений в высоту  $RGR_H = (H2 - H1)/(H1 \times 14)$ , где H1 – средняя высота 21-дневных растений, см; H2 – средняя высота 35-дневных растений, см. Скорость роста площади листьев определяли по формуле  $RGR_{LA} = (S2 - S1)/(S1 \times 14)$ , где S1 – средняя площадь листьев 21-дневных растений, см<sup>2</sup>; S2 – средняя площадь листьев 35-дневных растений, см<sup>2</sup>. Скорость роста корней в длину определяли только для поглощающих корней по формуле  $RGR_{RL} = (Lr2 - Lr1)/(Lr1 \times 14)$ , где Lr1 – средняя длина корней 21-дневных растений, см; Lr2 – средняя длина корней 35-дневных растений, см. Скорость чистой ассимиляции углерода (NAR, net assimilation rate) рассчитывали по формуле  $NAR = RGR/LAR$  [Lambers et al., 1998].

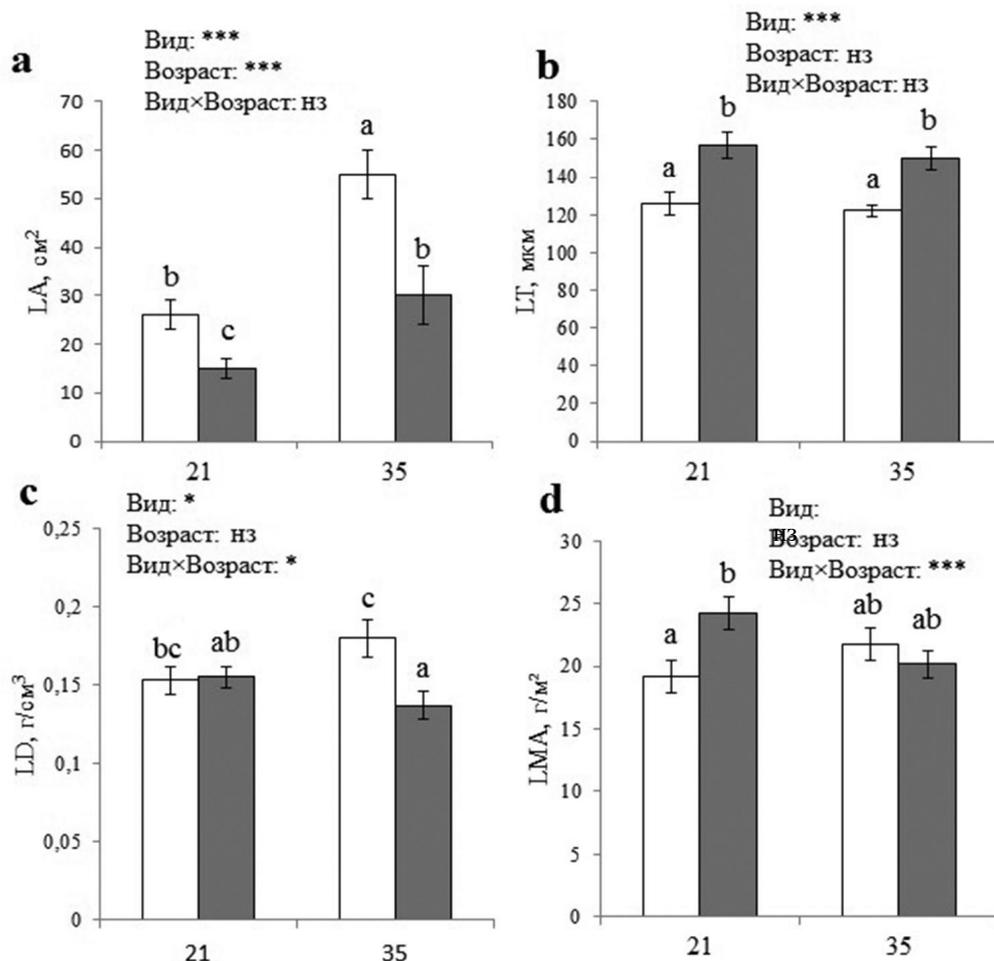
Достоверность различий между видами и вариантами оценивали: для количественных параметров, используя двухфакторный дисперсионный анализ (ANOVA) и критерий Тьюки; для признаков, измеренных в порядковой шкале – критерий Манна-Уитни. В таблице и на графиках приведены средние значения со стандартной ошибкой.

## Результаты

Результаты эксперимента показали, что RGR инвазионного вида *H. sosnowskyi* была в 2.5 раза выше по сравнению со значениями этого параметра у аборигенного *H. sibiricum* (таблица). При этом 21-дневные растения обоих видов не различались по общей биомассе, в то время как масса 35-дневных проростков *H. sosnowskyi* была в 1.8 раза больше, чем у *H. sibiricum*. Сравнительный анализ размеров растений показал, что высота проростков и общая площадь листьев была выше у инвазионного вида независимо от возраста, но прирост растений в высоту  $RGR_H$  и по площади листьев  $RGR_{LA}$  был одинаковым. Растения *H. sosnowskyi* отличались большими значениями

LAR, и этот показатель был стабильным в процессе роста растений, в то время как у *H. sibiricum*, несмотря на увеличение относительной площади листьев с возрастом, LAR был существенно ниже как у 21-дневных, так и у 35-дневных проростков. Наряду с более высокими значениями LAR *H. sosnowskyi* обладал в 1.8 раза большей скоростью чистой ассимиляции углерода (NAR) (табл.).

В изученный период листья обоих видов борщевиков имели постоянную толщину при больших её значениях у *H. sibiricum*, но имели разные направления изменения плотности листьев (LD) с возрастом. У аборигенного вида LD снижалась, в результате чего значения LMA у 35-дневных проростков становились сходными (рис. 1).



**Рис. 1.** Листовые параметры у *Heracleum sosnowskyi* (светлые столбцы), *Heracleum sibiricum* (тёмные столбцы). По оси X указан возраст растений: 21 и 35 дней. LA – площадь листьев, LT – толщина листьев, LD – плотность листьев, LMA – сухой вес единицы площади листьев. Представлены результаты дисперсионного анализа по влиянию факторов: «Вид», «Возраст» и их взаимодействию «Вид × Возраст». Уровень значимости F-критерия: \*  $p \leq 0.05$ , \*\*\*  $p \leq 0.001$ , нз – не значимо. Разные буквы над столбцами обозначают различия между видами и возрастными группами согласно Тьюки тесту на уровне  $p \leq 0.05$ .

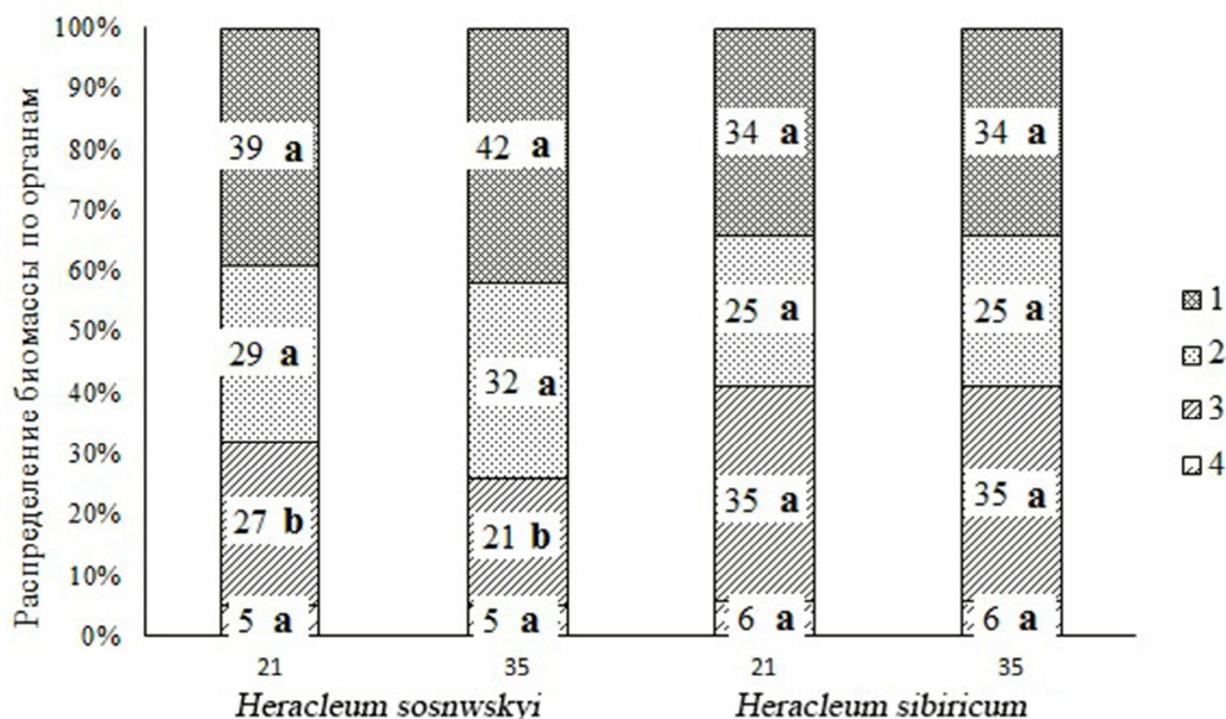
**Таблица.** Относительная скорость роста и функциональные параметры 21- и 35-дневных растений *Heracleum sosnowskyi* и *Heracleum sibiricum* (среднее  $\pm$  ошибка среднего); разные буквы – различия между видами и возрастными значимы на уровне  $p \leq 0.05$ , одинаковые буквы указывают на отсутствие различий.

Показатели	<i>Heracleum sosnowskyi</i>		<i>Heracleum sibiricum</i>	
	Возраст проростков, дни			
	21 (n=10)	35 (n=10)	21 (n=10)	35 (n=10)
RGR, мг/г в день	82.4		32.5	
RGR <sub>H</sub> , мм/см в день	0.10		0.13	
RGR <sub>LA</sub> , мм <sup>2</sup> /см <sup>2</sup> в день	8.0		8.0	
RGR <sub>RL</sub> , мм/ см в день	1.12		0.60	
NAR, г/м <sup>2</sup> в день	4.2		2.4	
Сухая биомасса, г	0.13 $\pm$ 0.02 b	0.28 $\pm$ 0.03a	0.11 $\pm$ 0.01 b	0.16 $\pm$ 0.02 b
Высота растения, см	14.7 $\pm$ 0.8 b	16.7 $\pm$ 0.1 a	12.3 $\pm$ 0.6 c	14.5 $\pm$ 1.2 b
LAR, м <sup>2</sup> /кг	19.6 $\pm$ 1.7 a	19.6 $\pm$ 1.4 a	13.3 $\pm$ 1.2 c	17.3 $\pm$ 1.7 b
Число порядков ветвления корней, порядки	3–4	4–5	3–4	3–4
Доля поглощающих корней в биомассе корневой системы, %	17.0 $\pm$ 2.7 ab	21.4 $\pm$ 3.2 a	14.7 $\pm$ 1.7 b	15.0 $\pm$ 1.6 b
Общая длина поглощающих корней, см	82.5 $\pm$ 10.2 b	211.3 $\pm$ 52.2 a	58.1 $\pm$ 5.7 b	106.5 $\pm$ 31.0 b
Толщина поглощающих корней, мм	0.40 $\pm$ 0.02 a	0.40 $\pm$ 0.02 a	0.39 $\pm$ 0.02 a	0.37 $\pm$ 0.01 a
SRL, м/г	153.9 $\pm$ 32.2 a	112.8 $\pm$ 6.9 ab	92.7 $\pm$ 11.0 b	99.2 $\pm$ 9.6 ab
TMDг, мг/см <sup>3</sup>	74.4 $\pm$ 14.9 b	71.5 $\pm$ 3.8 ab	92.4 $\pm$ 17.8 ab	95.3 $\pm$ 7.6 a
Встречаемость корневых волосков, %	–	47.8 $\pm$ 7.1 b	–	27.8 $\pm$ 3.1 a
Общая поверхность корней, м <sup>2</sup>	0.26 $\pm$ 0.07 b	0.61 $\pm$ 0.10 a	0.12 $\pm$ 0.04 b	0.31 $\pm$ 0.05 b
Поглощающая поверхность корней, м <sup>2</sup>	0.092 $\pm$ 0.023b	0.274 $\pm$ 0.047a	0.072 $\pm$ 0.025b	0.100 $\pm$ 0.023b
Доля поглощающей поверхности корней от общей, %	36.3 $\pm$ 1.7 b	45.0 $\pm$ 3.8 b	61.4 $\pm$ 6.0 a	31.9 $\pm$ 3.4 b

**Примечание.** RGR – относительная скорость роста проростков по биомассе; RGR<sub>H</sub> – относительная скорость роста проростков в высоту; RGR<sub>LA</sub> – относительная скорость роста листьев по площади; RGR<sub>RL</sub> – относительная скорость роста корней в длину; NAR – скорость чистой ассимиляции углерода; LAR – отношение площади листьев к массе растения; SRL – удельная длина корней; TMDг – плотность корней. «–» – Встречаемость корневых волосков была измерена только у 35-дневных растений изученных видов.

В отличие от скорости роста площади листьев, прирост поглощающих корней в длину у инвазионного вида была в два раза выше, чем у местного. Растения *H. sosnowskyi* на протяжении всего роста отличались более разветвлённой корневой системой. В возрасте 21 дня у растений обоих видов максимальное число порядков ветвления корней было III–IV, при этом максимальное число порядков IV – зафиксировано у 60% особей инвазионного вида и у 20% особей местного вида. В возрасте 35 дней 86% растений *H. sosnowskyi* уже имели разветвление корневой системы до V порядков, тогда как у особей *H. sibiricum* в этом возрасте было III–IV порядка. Анализ распределения биомассы по органам показал, что доля корневой системы в биомассе растений у инвазионного вида была значительно ниже, чем у местного вида. В возрасте 35 дней

доля поглощающих корней в общей массе корневой системы у *H. sosnowskyi* была больше и составляла 21% по сравнению с 15% у *H. sibiricum* (табл.). При этом у инвазионного вида на протяжении эксперимента был стабильно низкий вклад в биомассу главного корня в сравнении с местным видом (рис. 2). Общая поверхность корней увеличивалась у обоих видов в процессе роста, но у *H. sosnowskyi* она была в 2 раза больше. При этом доля поглощающей поверхности корня изменялась в разных направлениях, а именно у *H. sosnowskyi* значение показателя увеличивалось в 1.3 раза, а у *H. sibiricum* уменьшалось в 2 раза. Встречаемость корневых волосков в 1.7 раза была больше у инвазионного вида в сравнении с местным. Удельная длина поглощающих корней и их плотность у двух видов не различались.



**Рис. 2.** Распределение биомассы по органам у *Heracleum sosnowskyi* и *Heracleum sibiricum* возрастом 21 и 35 дней. 1 – листья, 2 – стебли, 3 – главный корень, 4 – поглощающие корни. Цифры на столбцах диаграммы – средние значения доли органов ( $n=10$ ). Разные буквы в столбцах обозначают различия по признаку между видами и возрастами согласно Тьюки тесту на уровне  $p \leq 0.05$ .

## Обсуждение

В нашем эксперименте при выращивании в одинаковых условиях выявлена значительно большая RGR у инвазионного вида *H. sosnowskyi* по сравнению с филогенетически близким аборигенным видом *H. sibiricum* (табл.). Для близкородственного вида *H. mantegazzianum*, инвазионного для Европы, обнаружена ещё более высокая RGR (156 мг/г день) [Pušek et al., 2007]. Ранее было показано, что большая RGR нередко наблюдается у инвазионных видов, но не является их обязательным свойством [Pušek, Richardson, 2007]. Несмотря на значительные темпы прироста биомассы (RGR), изученные нами виды рода *Heracleum* не различались по динамике прироста размеров надземных органов, а именно высоты растения ( $RGR_H$ ) и площади листьев ( $RGR_{LA}$ ) (табл.). Тем не менее, 35-дневные проростки инвазионного *H. sosnowskyi* превышали проростки аборигенного *H. sibiricum* не только по биомассе, но и по высоте растений и площади листьев (табл., рис. 1а). Большие размеры 35-дневных растений *H. sosnowskyi* были обусловлены изначально большими значениями этих параметров (высота растений и площадь листьев) у 21-дневных растений этого вида по сравнению с *H. sibiricum*. При одинаковой биомассе 21-дневных проростков почти вдвое большая площадь листьев у инвазионного вида обусловила большие значения LAR, который является важным компонентом RGR (исходя из формулы  $RGR = LAR \times NAR$  [Lambers et al., 1998]). Ранее показано, что инвестиции в площадь листа на ранних этапах онтогенеза, сильно увеличивают потенциал роста травянистых растений [Hunt, Cornelissen, 1997]. Структурными особенностями листьев 21-дневных проростков инвазионного вида, позволяющими ему развивать большую листовую поверхность, были меньшая толщина и LMA листовой пластинки (рис. 1 b, d). Низкие значения LMA часто отличают инвазионные виды от аборигенных [Ронжина, 2006, 2017; Pušek, Richardson, 2007; Novick et al., 2012].

Вторым важным компонентом RGR является NAR, которая напрямую характеризует чистую ассимиляционную активность растения и зависит от интенсивности фотосинтеза, дыхания и соотношения фотосинтетических и нефотосинтетических органов. Результаты нашего исследования выявили значительно большую NAR инвазионного вида *H. sosnowskyi* по сравнению с аборигенным *H. sibiricum* (табл.). Поскольку доля листьев в массе целого растения не различалась между видами, то наиболее вероятной причиной повышенной NAR являлась большая скорость фотосинтетических процессов. Ранее, более высокий уровень фотосинтеза был обнаружен у *H. sosnowskyi* по сравнению с *H. sibiricum* [Веселкин и др., 2017].

В отличие от скорости роста надземных органов прирост корней в длину ( $RGR_{RL}$ ) у изученных видов рода *Heracleum* был сопряжён со скоростью прироста биомассы (RGR) и у инвазионного вида был также вдвое больше по сравнению с аборигенным (табл.). У *H. sosnowskyi* также чаще встречались корневые волоски. Большая  $RGR_{RL}$  и развитие корневых волосков позволили *H. sosnowskyi* сильно увеличить поглощающую поверхность корней по отношению к общей поверхности корневой системы, что указывает на высокую конкурентоспособность инвазионного вида в подземной сфере. Развитие поглощающей поверхности корней является одним из факторов, обеспечивающих большую RGR инвазионного вида *H. sosnowskyi*. Для изученных видов борщевиков в эксперименте характерна одинаковая толщина, удельная длина и плотность поглощающих корней, что в целом не соответствует опубликованному ранее данным по инвазионным и аборигенным растениям. Так, для инвазионных деревьев была показана высокая удельная длина корней (SRL) [Jo et al., 2015], которая тесно положительно коррелирует с малыми диаметром и плотностью корней и высокой относительной скоростью роста. Отсутствие подобных различий в нашем исследовании, видимо, связано с иным методическим подходом: мы к поглощающим корням относили корни с первичной корой и ризодер-

мой, в отличие от Jo et al. [2015], в исследованиях которых к тонким корням относили все корни диаметром менее 1 мм.

Установленная нами ранее большая толщина поглощающих корней *H. sosnowskyi* по сравнению с аборигенными и отсутствие таких различий в эксперименте может быть следствием того, что у проростков мы не обнаружили толстые эфемерные поглощающие корни, которые часто встречались у генеративных особей в природных условиях [Бетехтина и др., 2018].

На протяжении всего периода выращивания у инвазионного вида был меньше вклад в биомассу корневой системы. Показано, что для быстрорастущих видов характерен меньший вклад биомассы в нефотосинтезирующие органы, что позволяет увеличить рост листьев [Grime, Hunt, 1975]. Однако если анализировать вклад в биомассу подземных органов главного и поглощающих корней, то важным отличием инвазионного вида была меньшая доля главного корня. Вероятно, меньший вклад в развитие главного корня, который не участвует в поглощении, позволяет сократить затраты на поверхности, которые не задействованы в перехвате воды и минеральных веществ. Главный корень выполняет опорную, проводящую и запасающую функции [Эзау, 1980], последняя, скорее всего, обуславливает его высокую энергетическую стоимость, что сказывается на темпах роста растений с крупным главным корнем.

Инвазионный вид отличался большим разветвлением корневой системы. Как правило, эта черта характерна для безмикоризных или факультативно микоризных растений. Ранее нами показано, что на Среднем Урале у *H. sosnowskyi* в части местообитаний развитие микоризы могло достигать высоких значений, а в других – в корнях не найдено арбускул, основных симбиотических структур арбускулярных микориз [Веселкин и др., 2017]. Это свидетельствует о пластичности корневой системы, способности осуществлять почвенное питание как в условиях конкуренции за почвенные ресурсы (при помощи микоризных грибов), так и в условиях их бога-

того обеспечения (без участия микоризных грибов).

### Заключение

Таким образом, *H. sosnowskyi* обладал более высокой относительной скоростью роста, которая была обусловлена как большими размерами листовой поверхности, так и большей активностью ассимиляционных процессов в листьях. В подземной сфере высокая RGR инвазионного *H. sosnowskyi* была обеспечена морфологическими особенностями корневой системы, а именно большей долей поглощающих корней в массе корневой системы, увеличения их длины, разветвлённости и встречаемости корневых волосков. Это способствовало развитию поглощающей поверхности корня, которая обеспечила поглощение воды и минеральных веществ, необходимые для достижения большой скорости роста.

### Благодарности

Работа выполнена при поддержке Министерства образования и науки РФ в рамках государственного задания № 6.7696.2017/8.9 и проекта № АААА-А17-117072810011-1 Российского федерального бюджета.

### Литература

- Бетехтина А.А., Сергиенко А.О., Веселкин Д.В. Структура корней свидетельствует о способности *Heracleum sosnowskyi* быстро поглощать ресурсы при оптимальных почвенных условиях // Известия РАН. Серия биологическая. 2018. № 3. С. 281–289.
- Веселкин Д.В., Иванова Л.А., Иванов Л.А. и др. Способность к быстрому использованию ресурсов как основа инвазивного синдрома *Heracleum sosnowskyi* // Доклады Академии Наук. Серия биологическая. 2017. Т. 473. № 1. С. 53–56.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2010. 494 с.
- Колосов И.И. Поглощительная деятельность корневых систем растений. М.: Изд-во Академии наук СССР, 1962. 387 с.
- Манденова И.П. Борщевик – *Heracleum L.* // Флора СССР. 1951. № 17. С. 223–259.
- Панасенко Н.Н. Чёрный список флоры Брянской области // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 2. С. 127–132.

- Панасенко Н.Н. Некоторые вопросы биологии и экологии борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 2. С. 95–106.
- Ронжина Д.А. Физиологические аспекты натурализации *Elodea canadensis* Michx. // В сб.: Адвентивная и синантропная флора России и стран ближнего зарубежья: состояние и перспективы / Ред. О.Г. Баранова, А.Н. Пузырёв. Ижевск: Изд-во Удмуртского у-та, 2006. С. 87–88.
- Ронжина Д.А. Распространение, конкурентоспособность и семенная продуктивность *Bidens frondosa* L. на Среднем Урале // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 3. С. 68–79.
- Эзау К. Анатомия семенных растений. М.: Мир, 1980. 558 с.
- Baležentienė L., Stankevičienė A., Snieškienė V. *Heracleum sosnowskyi* (Apiaceae) seed productivity and establishment in different habitats of central Lithuania // Ekologija. 2013. Vol. 59. No. 3. P. 123–133.
- Berntson G.M. Topological scaling and plant root system architecture: developmental and functional hierarchies // New Phytologist. 1997. Vol. 135. No. 4. P. 621–634.
- Cornelissen J.H.C., Werger M.J.A., Castro-Diez P. et al. Foliar nutrients in relation to growth, allocation and leaf traits in seedlings of a wide range of woody plant species and types // Oecologia. 1997. Vol. 111. No. 4. P. 460–469.
- Daehler C.C. Performance Comparisons of Co-Occurring Native and Alien Invasive Plants: Implications for Conservation and Restoration // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 2003. Vol. 34. No. 1. P. 183–211.
- Dalke I.V., Chadin I.F., Zakhochiy I.G. et al. Traits of *Heracleum sosnowskyi* Plants in Monostand on Invaded Area // PLoS ONE. 2015. Vol. 10. No. 11. P. e0142833.
- Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe (DAISIE). (Электронный ресурс). / Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe, 2012 // (<http://www.europe-aliens.org/>). Проверено 01.12.2016.
- Grime J.P., Hodson J.G., Hunt R. Comparative Plant Ecology. Dordrecht: Springer, 1988. 752 p.
- Grime J.P., Hunt R. Relative Growth-Rate: Its Range and Adaptive Significance in a Local Flora // Journal of Ecology. 1975. Vol. 63. No. 2. P. 393–422.
- Hovick S.M., Peterson C.J., Carson W.P. Predicting invasiveness and range size in wetland plants using biological traits: a multivariate experimental approach // Journal of Ecology. 2012. Vol. 100. No. 6. P. 1373–1382.
- Hummel I., Vile D., Violle C. et al. Relating root structure and anatomy to whole-plant functioning in 14 herbaceous Mediterranean species // New Phytologist. 2006. Vol. 173. No. 2. P. 313–321.
- Hunt R., Cornelissen J.H.C. Components of relative growth rate and their interrelations in 59 temperate plant species // New Phytologist. 1997. Vol. 135. No. 3. P. 395–417.
- Jo I., Fridley J.D., Frank D.A. Linking above- and belowground resource use strategies for native and invasive species of temperate deciduous forests // Biological Invasions. 2015. Vol. 17. No. 5. P. 1545–1554.
- Lambers H., Chapin F.S., Pons T.L. Plant Physiological Ecology. New York: Springer, 1998. 605 p.
- Myshina M., Pham V.T.T., Fujii Y. Evaluation of allelopathic activity of *Heracleum sosnowskyi* Manden. fruits // Allelopathy Journal. 2017. Vol. 42. No. 2. P. 169–178.
- Pérez-Harguindeguy N., Díaz S., Garnier E. et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide // Australian Journal of Botany. 2013. Vol. 61. No. 3. P. 167–234.
- Poorter H., Van der Werf A. Is inherent variation in RGR determined by LAR at low irradiance and by NAR at high irradiance? A review of herbaceous species // Inherent Variation in Plant Growth. Physiological Mechanisms and Ecological Consequences / Eds.: H. Lambers, H. Poorter, M. Van Vuuren. Leiden, 1998. P. 309–336.
- Pyšek P., Cock M., Nentwig W. et al. Ecology and Management of Giant Hogweed (*Heracleum Mantegazzianum*). Gateshead: CABI Pub., 2007. 352 p.
- Pyšek P., Richardson D.M. Traits Associated with Invasiveness in Alien Plants: Where Do we Stand? // Biological Invasions / Eds.: W. Nentwig. Berlin; Heidelberg: Springer, 2007. P. 97–125.
- Reich P.B., Buschena C., Tjoelker M.G. et al. Variation in growth rate and ecophysiology among 34 grassland and savanna species under contrasting N supply: a test of functional group differences // New Phytologist. 2003. Vol. 157. No. 3. P. 617–631.
- Reich P.B., Walters M.B., Tjoelker M.G. et al. Photosynthesis and respiration rates depend on leaf and root morphology and nitrogen concentration in nine boreal tree species differing in relative growth rate // Functional Ecology. 1998. Vol. 12. No. 3. P. 395–405.
- Valverde-Barrantes Oscar J., Freschet Grégoire T., Roumet C. et al. A worldview of root traits: the influence of ancestry, growth form, climate and mycorrhizal association on the functional trait variation of fine root tissues in seed plants // New Phytologist. 2017. Vol. 215. No. 4. P. 1562–1573.
- Van der Werf A., van Nuenen M., Visser A.J. et al. Contribution of physiological and morphological plant traits to a species' competitive ability at high and low nitrogen supply // Oecologia. 1993. Vol. 94. No. 3. P. 434–440.
- Van Kleunen M., Weber E., Fischer M. A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species // Ecology letters. 2010. T. 13. No. 2. C. 235–45.

# RELATIVE GROWTH RATE AND ITS COMPONENTS IN INVASIVE SPECIES *HERACLEUM SOSNOWSKYI* AND CONGENERIC NATIVE *H. SIBIRICUM*

© 2018 Betekhtina A.A.<sup>a, \*</sup>, Ronzhina D.A.<sup>b, c</sup>, Ivanova L.A.<sup>b, c</sup>,  
Malygin M.V.<sup>a</sup>, Ivanov L.A.<sup>b, c</sup>

<sup>a</sup>Ural Federal University the first President of Russia B.N. Yeltsin, Ekaterinburg, 620002;

<sup>b</sup>Institute Botanic Garden, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,  
Ekaterinburg, 620144;

<sup>c</sup>Tyumen State University, Tyumen, 625003;

e-mail: \* [betekhtina@mail.ru](mailto:betekhtina@mail.ru)

We studied the relative growth rate of seedlings, aboveground and underground organs, as well as functional traits of leaves and absorbing roots in the invasive species *Heracleum sosnowskyi* and congeneric native species *H. sibiricum*. The plants were grown in laboratory conditions and the parameters of 21- and 35-day-old seedlings were analyzed. The relative growth rate (RGR) of *H. sosnowskyi* differed from that of *H. sibiricum* by 2.5 times, but the growth rate of plants in height and in the leaves area was similar. Plant biomass and total leaf area were twice as high in 35-day-old seedlings of invasive species. Structural features of the leaves in *H. sosnowskyi* 35-day-old seedlings were a lower leaf thickness and a higher leaf density. Invasive species had a lower root mass ratio, but its roots were more branched with a greater ratio of absorbing roots and a better development of the root hairs. As a result, *H. sosnowskyi* had a higher growth rate of absorbing roots (by 2 times) and a larger absorbing surface in relation to total root surface. We concluded that the structural and functional traits of the leaves and roots provided a twice higher net assimilation rate (NAR) and 2.5 times larger RGR in the invasive species *H. sosnowskyi*.

**Key words:** invasive plants, *Heracleum sosnowskyi*, relative growth rate, leaf traits, biomass allocation, specific root length, absorbing root surface.

УДК 595.34:591.16(262.5)

# МОРФОЛОГИЯ НАУПЛИУСОВ И ДЛИТЕЛЬНОСТЬ НАУПЛИАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ ЧЕРНОМОРСКОГО ВСЕЛЕНЦА *OITHONA DAVISAE* FERRARI AND ORSI, 1984 (COPEPODA: CYCLOPOIDA) В УСЛОВИЯХ ЛАБОРАТОРНОЙ КУЛЬТУРЫ

© 2018 Драпун И.Е.\*, Ханайченко А.Н.\*\*

Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН,  
Севастополь 299011;  
e-mail: \* [innadra@gmail.com](mailto:innadra@gmail.com), \*\* [a.khanaychenko@gmail.com](mailto:a.khanaychenko@gmail.com)

Поступила в редакцию 06.03.2018

Представлены описания, оригинальные рисунки и фотографии, а также ключ к определению науплиальных стадий недавнего вселенца в Чёрное море *Oithona davisae* (Copepoda: Cyclopoidea) на основе исследования науплиусов из лабораторной культуры, полученной от потомства самок, собранных в Севастопольской бухте. Копепод содержали при естественном освещении, температуре  $21 \pm 2$  °C и кормлении культурой криптофитовых водорослей IBSS-CrPr54 (ESD= $10.9 \pm 1.4$  мкм) (средняя концентрация  $6 \times 10^3$  кл. мл<sup>-1</sup>; 0.7 мкг С мл<sup>-1</sup>). Длительность развития от первой науплиальной (N1) до первой копеподитной (C1) стадии составила  $5.3 \pm 0.7$  сут (N1–N3 – 1 сут; N3–N4 – 1 сут; N4–C1 – 3.3 сут).

**Ключевые слова:** *Oithona davisae*, Oithonidae, науплиальные стадии, описание, продолжительность развития, Чёрное море.

## Введение

*Oithona davisae* Ferrari and Orsi, 1984 впервые была описана как новый вид из эстуария рек Сакраменто и Сан-Хоакин (Калифорния) [Ferrari, Orsi, 1984]. Этот вид является типичным представителем неритической фауны [Uchima, 1988] и встречается, иногда в очень больших количествах, в устьях рек и прибрежных районах [Nishida, 1985; Hirota, 1990]. Благодаря своей многочисленности и мелким размерам *O. davisae* играет важную роль в экосистемных процессах, являясь источником пищи для личинок очень многих видов рыб.

Упоминания о науплиальных стадиях *O. davisae* имеются в ряде работ [Uye, Sano, 1995; Takahashi, Uchiyama, 2007], которые ссылаются на М. Uchima [1979], как автора их первоописания. В 1979 г., когда М. Uchima проводил свои исследования, вид *O. davisae* ещё не был описан. М. Uchima идентифицировал свой

объект из Токийского залива как *Oithona brevicornis* f. minor Nishida et al. [1977] (уточнение, что это именно малая форма, имеется в тексте и реферате статьи; в названии работы оно отсутствует).

В 1980-е гг. были описаны многие новые виды мелких прибрежных ойтонид, в том числе близкие морфологически виду *O. brevicornis* Giesbrecht, 1981 s. str., но отличающиеся от него меньшими размерами и наличием длинной дистальной щетинки на внутренней стороне первой доли максиллулы [Ferrari, 1981; Nishida, Ferrari, 1983; Ferrari, Orsi, 1984]. У *O. brevicornis* s. str. аналогичная щетинка гораздо короче.

В одной из этих работ [Nishida, Ferrari, 1983], авторы, помимо дополнений к описанию *O. brevicornis* s. str., переописали также *O. brevicornis aruensis* Früchtl, 1923, повысив статус таксона до видового. В конце статьи они от-

метили, что особи, использованные Uchima [1979] для получения науплиусов, были ими пересмотрены и оказались относящимися к *O. aruensis* Früchtl, 1923 («The specimens described as *O. brevicornis* f. minor Nishida et al. (1977) and as *O. brevicornis* by Uchima (1979) were re-examined and proved to be *O. aruensis*»).

*O. aruensis* очень близка морфологически и размерами к *O. davisae* [Temnykh, Nishida, 2012]. Соответственно, следует ожидать близкого сходства её науплиусов с науплиусами последней. На каком основании авторы статей [Uye, Sano, 1995; Takahashi, Uchiyama, 2007] отнесли описания науплиусов, выполненные Uchima [1979], к *O. davisae* неясно; соответствующие объяснения в тексте отсутствуют.

В то же время в базе данных NEMESIS (National Exotic Marine and Estuarine Species Information System. Smithsonian Environmental Research Center), в разделе California Non-native Estuarine and Marine Organisms (Cal-NEMO), на странице, посвящённой *O. davisae*, имеется следующая запись: «The copepodite and naupliar stages of this copepod have not been described. Morphology and development should be similar to that described for *Oithona brevicornis* by Uchima (1979)» [Fofonoff et al., 2018]. Соответственно можно заключить, что науплиальные стадии *O. davisae* так и не были описаны, однако они должны быть похожи на науплиусов малой формы *O. brevicornis* (= *O. aruensis* [Nishida, Ferrari, 1983]), впервые описанных М. Uchima [1979].

*O. davisae* была описана как новый вид на востоке Тихого океана, у берегов Калифорнии, однако по мнению некоторых исследователей [Uchima, 1988; Uye, Sano, 1995], первоначально вид обитал в прибрежных водах западной части Тихого океана, в том числе в большом количестве у берегов Японии, и был эндемичным для прибрежных вод Восточной Азии. В результате его дальнейшего распространения, по-видимому, балластными водами, он был обнаружен во многих прибрежных районах Мирового океана: у западного побережья США [Ferrari, Orsi, 1984; Ambler et al., 1985], южных берегов Чили [Hirakawa, 1988], в Сре-

диземном [Saiz et al., 2003] и Северном [Cornils, Wend-Heckmann, 2015] морях, в эстуарии р. Бильбао, впадающей в Бискайский залив [Uriarte et al., 2016], а также в Чёрном и Азовском морях.

Циклопоидная копепода-вселенец из рода *Oithona*, ошибочно определённая как *O. brevicornis* [Загородняя, 2002; Алтухов, Губанова, 2006; Gubanova, Altukhov, 2007; Селифонова, 2009, 2011], впервые была зарегистрирована в Севастопольской бухте (Чёрное море) в декабре 2001 г. [Загородняя, 2002]. Позднее её идентифицировали как *O. davisae* [Temnykh, Nishida, 2012]. С 2008 г. *O. davisae* периодически составляла до 99% общей численности копепод в Севастопольской бухте [Altukhov et al., 2014; Svetlichny et al., 2016], подобно *O. davisae* из Токийского залива, где она также преобладала над другими видами копепод, достигая 99% их общего количества в тёплые периоды 1980-х гг. [Tsuda, Nemoto, 1988]. К настоящему времени *O. davisae* зарегистрирована вблизи румынских [Timofte, Tabarcea, 2012], болгарских [Mihneva, Stefanova, 2013] и недавно – турецких берегов [Üstün, Kurt, 2016; Yildiz et al., 2016] Чёрного моря, а также в Мраморном море [Isinibilir et al., 2016].

Оценка вклада науплиальных стадий мелкой циклопоидной копеподы-вселенца в общую численность копепод затруднена не только из-за отсутствия орудий лова с мелкогабаритным ситом, но и отсутствием современного описания науплиальных стадий. Значительное увеличение личинок рыб в черноморском ихтиопланктоне в последние годы очевидно связано с увеличением как общей численности копепод, так и возрастанием численности в планктоне мелкогабаритной *O. davisae* [Gubanova et al., 2015; Khanaychenko et al., 2015], занявшей экологическую нишу исчезнувшей с 1989 г. *O. nana* [Altukhov et al., 2014; Svetlichny et al., 2016]. Благодаря большому количеству в зоопланктоне, вероятность нахождения этих копепод-вселенцев, особенно их науплиусов, в пищевом рационе личинок летне-нерестующих видов рыб на ранних стадиях развития в последние годы очень высока

[Вдодович и др., 2017], однако идентификация ранних возрастных стадий *O. davisae* в кишечниках личинок рыб часто вызывает затруднения [Vdodovich et al., 2017].

Целью данной работы было дать подробное описание морфологических особенностей науплиальных стадий черноморского вида-вселенца *O. davisae*, а также получить данные о продолжительности науплиального развития этого рачка в условиях лабораторной культуры.

### Материал и методы

Науплиусы *O. davisae*, использованные в исследовании, были отобраны из лабораторной культуры этих копепод, которая была получена из потомства оплодотворённых зимующих самок, отловленных из зоопланктонных проб вскоре после отбора их планктонной сетью с ситом 100 мкм в прибрежье Севастопольской бухты. Отлов неповреждённых активных самок проводили под бинокляром в камере Богорова. Оплодотворённые зимующие самки *O. davisae* сохраняют жизнеспособную сперму при низкой температуре (6–8 °C) в течение длительного времени и продуцируют жизнеспособное потомство после их перемещения в благоприятные условия [Svetlichny et al., 2016].

Монокультуру копепод содержали при комнатной температуре  $21 \pm 2$  °C, естественном освещении и кормлении (при средней концентрации  $6 \times 10^3$  кл. мл<sup>-1</sup>; 0.7 мкг С мл<sup>-1</sup>) криптофитовыми микроводорослями клона IBSS-CrPr54 (ESD =  $10.9 \pm 1.4$  мкм) из культуры в экспоненциальной фазе роста. В лабораторной культуре были получены многочисленные генерации копепод.

Для получения разных науплиальных стадий *O. davisae*, науплиусов первой стадии после их вылупления из яйцевых мешков перенесли в сосуды объёмом 10 мл и содержали при тех же температурных и трофических условиях. В процессе прохождения науплиусами последующих линек вплоть до первой копеподитной стадии, их ежедневно регистрировали и отлавливали необходимое количество особей соответствующей стадии для дальнейших исследований.

Особи разных науплиальных стадий (а также их экзувии) были отловлены из культуры в феврале 2017 г. и зафиксированы в 4%-м растворе формальдегида в морской воде (солёность 18‰). Затем они были помещены в водный раствор глицерина (1:1) на предметные стёкла с помощью бинокулярного микроскопа LOMO MBR-10, и измерены под микроскопом Leica DM LS2 при увеличении 400×. Все рисунки сделаны с помощью рисовального аппарата на Leica DM LS2 (увеличение 400×) в двух проекциях – вентральной и латеральной. Фотографии науплиусов получены цифровой фотокамерой Canon PowerShot A520.

Длиной особи считалось максимальное расстояние от вершины головного до конца хвостового отдела без учёта длины шипов и щетинок; шириной – наибольшее расстояние между боковыми сторонами науплиуса в вентральной либо дорзальной проекции.

Для зарисовки конечностей использовали как неповреждённые особи и экзувии, рассматриваемые с разных ракурсов, так и отчленённые конечности. Финальное изображение конечности содержит информацию о деталях её строения, собранную на основе изучения препаратов нескольких особей соответствующей стадии развития.

Для сравнения размеров лабораторных особей с особями из моря были отобраны и измерены науплиусы *O. davisae* из зоопланктонной пробы, взятой в бухте Круглая (Севастополь) 27 сентября 2015 г. с использованием сита с размером ячеек 64 мкм. Температура воды в бухте на момент взятия пробы (10:00) была 23 °C. Проба зафиксирована в 4%-м растворе формальдегида в морской воде.

Условные обозначения, принятые в работе при описании науплиусов: N1–N6 – первая – шестая науплиальные стадии; C1 – первая копеподитная стадия; Lb – верхняя губа; An1 – первая антенна (антеннула); An2 – вторая антенна (антенна); Md – мандибула; Mx1 – первая максилла (максиллула); Mx2 – вторая максилла (максилла); Mxp – максиллипед; P1 и P2 – первая и вторая грудные конечности; Cxp – коксоподит; Bsp – базиподит; Eпp – эндоподит (Eпp1–2 – членики эндоподита); Exр – эк-

зоподит (Ехр1–5 – членики экзоподита); L,  $L_{cp.}$  – длина, средняя длина тела;  $W_{cp.}$  – средняя ширина тела; n – количество исследованных особей.

## Результаты и обсуждение

### Описание науплиальных стадий

#### *Oithona davisae*

##### Общая характеристика науплиусов

Форма тела яйцевидная (первые три стадии, N1–N3) или каплевидная (N4–N6). Тело сплющено в дорсо-вентральном направлении; его передняя часть более широкая (фото, рис. 1). Длина особей разных науплиальных стадий, а также средние значения длины и её отношения к средней ширине особей, представлены в таблице.

Дорзальная поверхность науплиусов покрыта цефалоторакальным щитом [Сажина, 1985]. У первых двух стадий (ортонауплиусы) он покрывает всю дорзальную поверхность; при этом его высота превышает длину вентральной поверхности. Науплиусы следующих стадий (метанауплиусы) имеют более удлинённое тело. У 3-й стадии цефалоторакальный щит и задний конец абдомена находятся примерно на одном уровне. У 4-й, 5-й и 6-й – нижняя часть

тела в процессе развития вытягивается, выходя за пределы цефалоторакального щита.

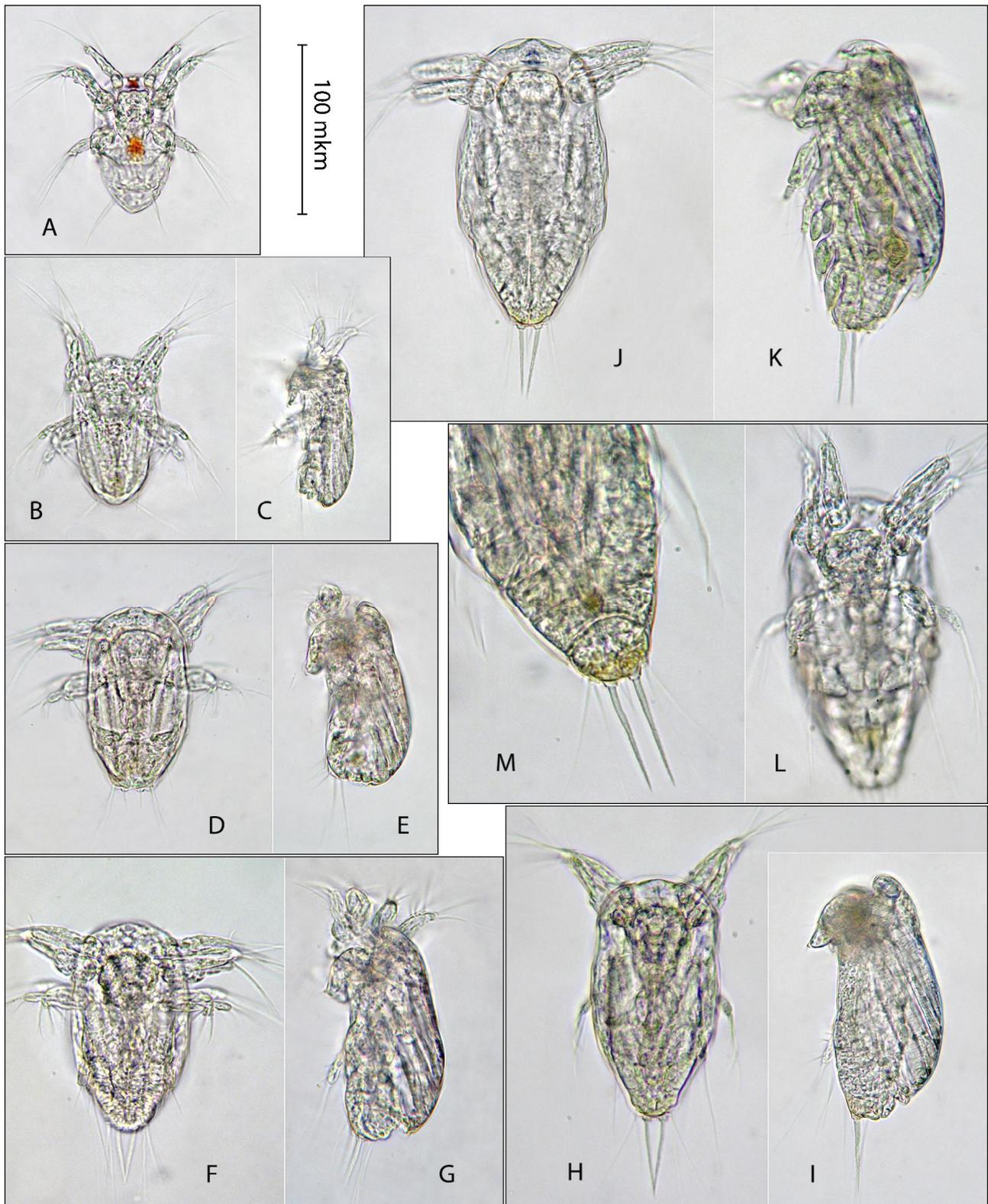
В верхней передней части тела располагается верхняя губа (Lb); в вентральной проекции она округлая, в латеральной – сильно выступает над вентральной поверхностью, нависая над ротовым отверстием. Нижний край Lb с четырьмя группами тонких, коротких волосков. Над Lb находится X-образный науплиальный глаз, а по обе стороны от неё размещены первые 3 пары ротовых придатков (An1, An2 и Md). У живых науплиусов глаз красного цвета (фото А).

Задняя часть тела снабжена парными каудальными щетинками и шипами. Их количество, длина и особенности строения являются одними из основных отличительных признаков разных науплиальных стадий.

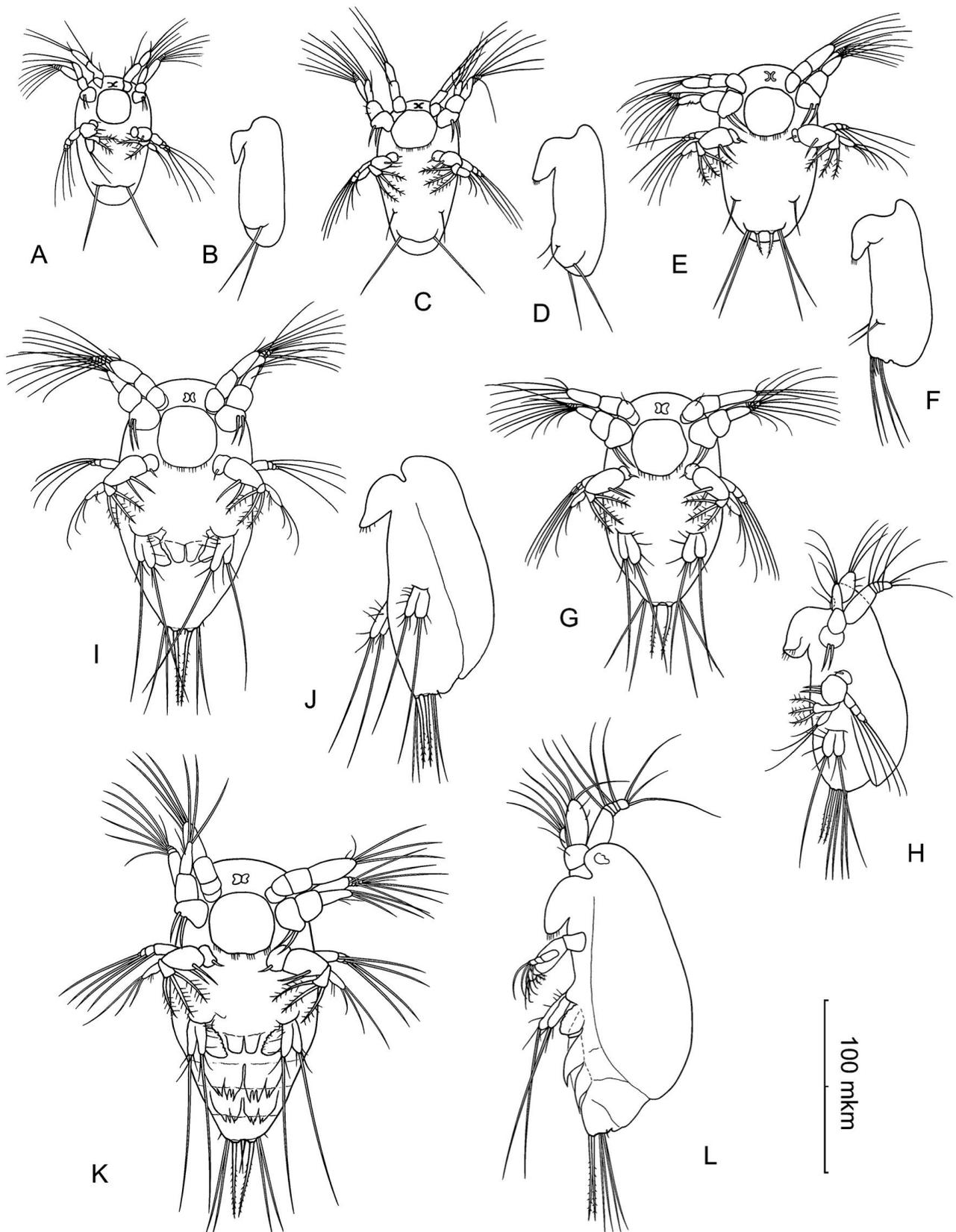
Ниже дано более подробное описание придатков разных науплиальных стадий. К «шипам» относили негнущиеся, утолщённые у основания, длинные или короткие выросты, к «щетинкам» – длинные или короткие гибкие выросты [Сажина, 1985]. Иногда использовали слово «волоски», для обозначения очень тонких выростов.

**Таблица. Размерные характеристики науплиальных стадий *O. davisae*: собственные и литературные данные**

Признак	N1	N2	N3	N4	N5	N6	Источник
n, экз.	18	15	11	9	7	7	лабораторная культура; данная работа
L, мкм	75–88	83–100	100–118	118–128	138–155	163–178	
$L_{cp.} \pm std$	$81 \pm 3$	$91 \pm 6$	$108 \pm 6$	$124 \pm 4$	$147 \pm 6$	$171 \pm 6$	
$L_{cp.}/W_{cp.} \pm std$	$1.75 \pm 0.04$	$1.78 \pm 0.06$	$1.90 \pm 0.05$	$1.90 \pm 0.07$	$1.90 \pm 0.09$	$1.95 \pm 0.04$	
n, экз.	–	–	1	7	10	17	бухта Круглая
L, мкм	–	–	105	118–120	133–143	150–165	
$L_{cp.} \pm std$	–	–	105	$119 \pm 1$	$138 \pm 4$	$158 \pm 4$	
L, мкм	70–90	85–105	100–115	115–125	125–135	135–160	[Uchima, 1979]
$L_{cp.}$	–	96–99	104–113	107–117	116–132	154–156	[Almeda et al., 2010: fig. 5A, B]
$L_{cp.}$	–	95–101	106–114	112–118	126–132	155–164	



**Фото.** Науплиальные стадии *O. davisae* в вентральной (слева для каждой из стадий) и латеральной (справа) проекциях: А – N1; В, С – N2; D, E – N3; F, G – N4; H, I – N5; J, K – N6. L – N6 с вентральной стороны, в средней части тела видны зачатки Mx2 и Mxp; M – задняя часть N6, хорошо видна сегментация тела науплиуса. Шкала единая для всех изображений, кроме M.



**Рис. 1.** Науплиальные стадии *O. davisae* в вентральной (слева для каждой из стадий) и латеральной (справа) проекциях: А, В – N1; С, D – N2; Е, F – N3; G, H – N4; I, J – N5; K, L – N6.

*Первая стадия, N1*  
(фото А; рис. 1 А, В).

An1 одноветвистая, состоит из 3 члеников (рис. 2 А1). Первый членик без вооружения, второй несёт 3 щетинки на вентральной стороне (на рис. 2 А1–А6 – сверху). Одна из щетинок, расположенная близко к соединению между вторым и третьим члениками, примерно в 2 раза длиннее, чем третий членик. Последний у науплиусов всех стадий уплощённый с боков. У N1 он снабжён 3 апикальными щетинками, одна из которых короче и гораздо тоньше двух других. Она трудноразличима, так как обычно располагается близко к соседней щетинке. На дорзальной (на рис. 2 А1–А6 – снизу) стороне третьего членика находятся 2 короткие волосковидные щетинки. Три наиболее длинные щетинки на втором и третьем члениках оперённые.

An2 двуветвистая (рис. 2 В1). Схр ближе к месту соединения с Vsp имеет выступ, к которому крепятся 2 шиповидные щетинки, одна из которых более тонкая и с длинными волосками (часто выглядит, как группа из нескольких тонких щетинок). Шипы направлены в сторону ротового отверстия. Vsp довольно короткий (его длина лишь немного превышает ширину), с 3 тонкими щетинками. Eпр одночленистый, с 2 длинными, оперёнными апикальными щетинками и 2 латеральными щетинками, одна из которых заметно длиннее, чем другая. Eхр – 5-членистый; Eхр1 наиболее крупный, удлинённый, с 1 длинной дистальной щетинкой. Следующие 3 членика очень короткие, каждый из них несёт по 1 длинной щетинке. Длина последнего членика примерно равна ширине; он снабжён 2 длинными апикальными щетинками. Все длинные щетинки на Eхр – оперённые.

Md двуветвистая (рис. 2 С1). Схр с 1 щетинкой. Vsp с 2 шиповидными оперёнными щетинками, расположенными по бокам членика и направленными в сторону ротового отверстия. Eпр двучленистый. Eпр1 образует так называемую «пальпу» [Сажина, 1985], снабжённую 2 мощными шипами, направленными в сторону ротового отверстия и вооружёнными жёсткими щетинками, расположенными

почти перпендикулярно к оси шипов; Eпр2 с 2 длинными оперёнными апикальными щетинками и 2 короткими латеральными. Eхр 4-членистый, каждый членик у своего дистального конца имеет по 1 длинной оперённой щетинке; последний членик, несущий апикальную щетинку, очень маленький.

Каудальное вооружение: 1 пара длинных щетинок.

*Вторая стадия, N2*  
(фото В, С; рис. 1 С, D).

An1 3-членистая (рис. 2 А2). Вооружение первых двух члеников без изменений; на третьем членике находятся 4 длинные апикальные щетинки (одна из них короче остальных, тонкая, трудноразличимая, неоперённая) и 3 относительно короткие волосковидные щетинки (1 на вентральной и 2 на дорзальной стороне).

An2 (рис. 2 В2): Схр и Vsp без изменений. Eпр с 3 апикальными щетинками и 2 латеральными. Eхр1 с 1 относительно короткой латеральной щетинкой и 1 длинной дистальной; остальные четыре его членика без изменений.

Md (рис. 2 С2): Схр, Vsp и Eхр без изменений. Пальпа (Eпр1) вооружена 3 мощными шипами, оперёнными жёсткими щетинками. Eпр2 с 3 апикальными и 2 латеральными щетинками.

Зачатки Mх1 выглядят как пара небольших бугорков, каждый с 1 тонкой щетинкой; расположены между мандибулами и каудальными щетинками (рис. 1 С, D).

Каудальное вооружение: 1 пара длинных щетинок.

*Третья стадия, N3*  
(фото D, E; рис. 1 E, F).

An1 (рис. 2 А3) 4-членистая, однако сегментация между вторым и третьим члениками нечёткая. Первый членик без вооружения. Второй – с 1 относительно короткой щетинкой. Третий – с 1 короткой и 1 длинной дистальной щетинкой. Четвёртый имеет 4 апикальные щетинки (одна из них тонкая, трудноразличимая) и 5–6 коротких волосковидных щетинок (1 на вентральной и 4–5 на дорзальной стороне).

An2 (рис. 2 B3): Схр с 2 шипами и 1 относительно короткой тонкой щетинкой, расположенной дистальнее шипов. Vsp и Epr без изменений. Eхр 5-членистый; на Eхр1 2 латеральные щетинки и 1 длинная дистальная, на последнем пятом членике – 3 апикальные щетинки (одна из них более чем в 2 раза короче двух других); каждый из трёх промежуточных коротких члеников (Eхр2–4) имеет по 1 длинной щетинке, как и у других науплиальных стадий.

Md (рис. 2 C3) без изменений.

Зачатки Mx1 (рис. 1 E, F) представлены парой выступов, каждый из которых с 1, иногда 2 щетинками.

Каудальное вооружение: 2 пары длинных щетинок и 1 пара коротких шипов, снабжённых вторичными шипиками и расположенных между длинными щетинками близко к центральной оси тела.

#### *Четвёртая стадия, N4* (фото F, G; рис. 1 G, H).

An1 (рис. 2 A4) 4-членистая. Вооружение члеников без изменений.

An2 (рис. 2 B4) похожа на таковую предыдущей стадии, но на Eхр1 имеется 3 латеральные щетинки.

Md (рис. 2 C4) без изменений.

Mx1 (рис. 2 D1) двуветвистая, сегментация не выражена. Каждая ветвь заканчивается 3 апикальными щетинками, одна из которых очень длинная (примерно в 3 раза длиннее самой ветви). На внутренней боковой стороне конечности имеются 3 латеральные щетинки.

Каудальное вооружение: количество каудальных выростов не изменилось, однако шипы заметно крепче и длиннее, чем у N3, немного превышают половину длины соседних длинных щетинок.

#### *Пятая стадия, N5* (фото H, I; рис. 1 I, J).

An1 (рис. 2 A5) 4-членистая. Вооружение первых трёх члеников без изменений. Четвёртый членик несёт 4 длинные апикальные щетинки (одна из них тонкая и неоперённая), 2 вентральные и 8 дорзальных щетинок.

An2 (рис. 2 B5): Схр, Vsp и Eхр без изменений. Epr несёт 3 апикальные и 4 латеральные щетинки; одна из латеральных щетинок довольно длинная и оперённая.

Md (рис. 2 C5): Epr2 с 3 щетинками на боковой поверхности; остальные членики без изменений.

Mx1 (рис. 2 D2) двуветвистая, сегментация слабо выражена. Как и у N4, каждая ветвь заканчивается 3 апикальными щетинками, одна из которых очень длинная (примерно в 3 раза длиннее самой ветви), почти достигает кончиков каудальных щетинок и шипов (рис. 1 I, J). На внутренней боковой стороне конечности имеются 5 латеральных щетинок (3 из них расположены ближе к основанию ноги). На Eхр, кроме 3 апикальных щетинок, имеется 1 латеральная щетинка на наружной стороне ветви, ближе к её концу.

Имеются зачатки Mx2 и Mхр. Первые располагаются немного ниже, чем Mx1; между ними – зачатки Mхр (рис. 1 I).

Каудальное вооружение: 2 пары длинных щетинок; 1 пара длинных мощных шипов, почти достигающих концов длинных щетинок; 1 пара очень коротких латеральных щетинок. Кроме того, у многих особей N5 между шипами можно увидеть ещё 1 пару очень коротких тонких щетинок.

#### *Шестая стадия, N6* (фото J–M; рис. 1 K, L).

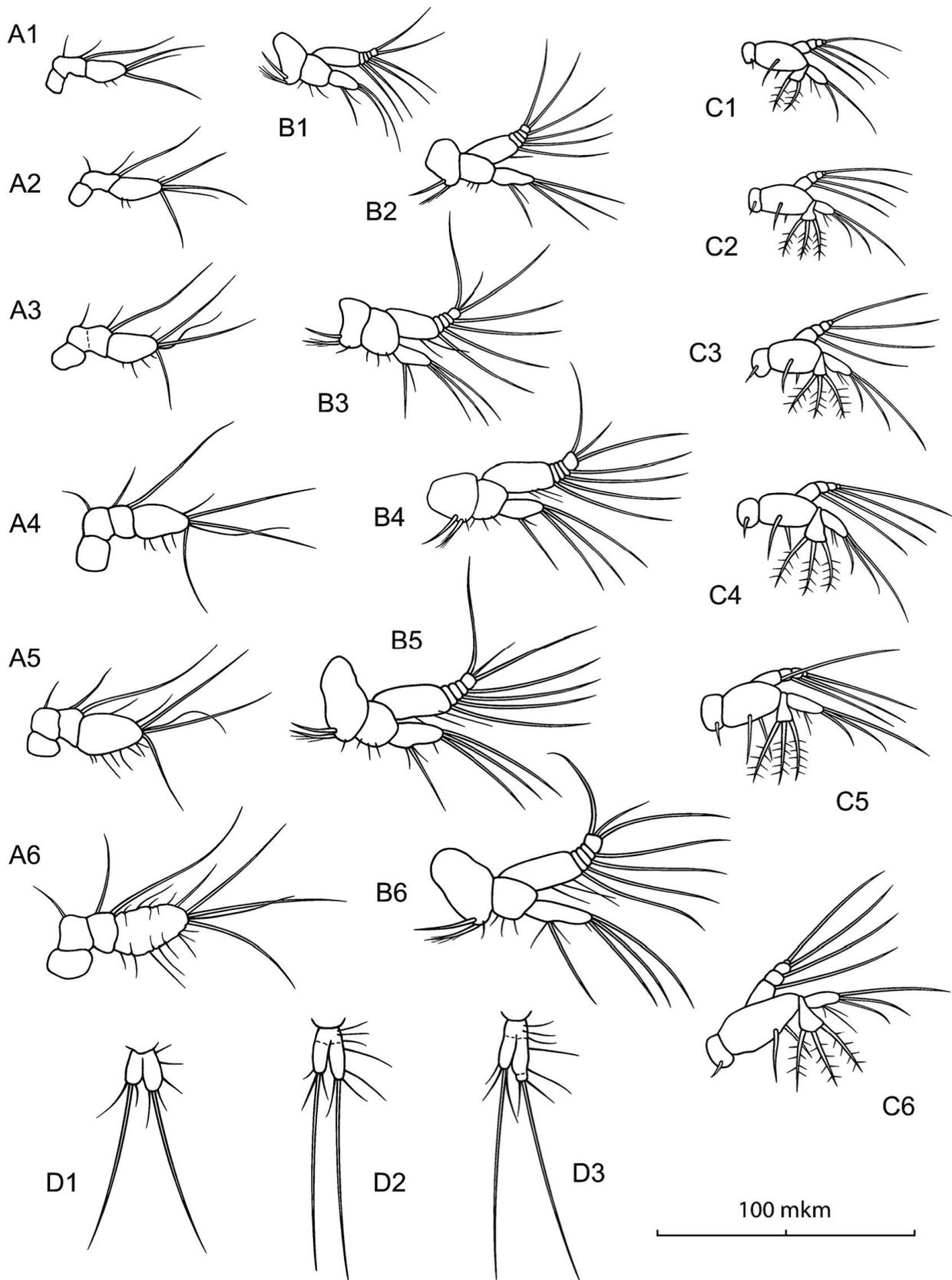
An1 4-членистая (рис. 2 A6), последний членик частично сегментирован. Вооружение первых трёх члеников не изменилось; четвёртый несёт 4 апикальные щетинки, 5 вентральных и 8 дорзальных.

An2 (рис. 2 B6), Md (рис. 2 C6), без изменений.

Mx1 (рис. 2 D3): сегментация слабо выражена; количество щетинок такое же, как у N5; Epr немного длиннее и, вероятно, двучленистый (второй членик очень короткий).

Кроме Mx2 и Mхр, имеются зачатки грудных конечностей P1 и P2.

Каудальное вооружение: 2 тонкие скрещенные центральные щетинки достигают примерно половины длины шипов; остальные щетинки и шипы без изменений.



**Рис. 2.** Детали строения и вооружение придатков науплиальных стадий *O. davisae*: A1–A6 – антеннулы науплиусов первой – шестой стадий (N1–N6); B1–B6 – антенны N1–N6; C1–C6 – мандибулы N1–N6; D1–D3 – правые максиллулы N4–N6.

Ниже представлен ключ, составленный на основе признаков, достаточных, чтобы определить принадлежность науплиусов черноморской *O. davisae* к той или иной стадии. Следует отметить, что чем старше науплиаль-

ная стадия, тем труднее при её определении ориентироваться на её размер, поскольку он сильно зависит от температурных и пищевых условий, в которых развивались науплиусы (см. ниже).

### Ключ к определению науплиальных стадий *O. davisae*

- 1 L обычно < 100 мкм. Цефалодорзальный щит превышает длину вентральной поверхности. An2 Exp5 с 2 апикальными щетинками. Кaudальное вооружение: 1 пара длинных щетинок ..... 2
- L обычно > 100 мкм. Цефалодорзальный щит короче либо примерно равен длине вентральной поверхности. An2 Exp5 с 3 апикальными щетинками (одна из них более, чем в 2 раза короче других). Кaudальное вооружение: 3 и более пар щетинок и шипов ..... 3
- 2 Md Enp1 (пальпа) с 2 мощными шипами, оперёнными жёсткими щетинками, расположенными почти перпендикулярно оси шипов. An1 с 3 апикальными щетинками (одна из них короче, тоньше, расположена близко к соседней щетинке, трудно различима). An2 Enp и Md Enp2 с 2 апикальными щетинками. Mx1 отсутствует ..... N1
- Md Enp1 (пальпа) с 3 мощными шипами. An1 с 4 апикальными щетинками (одна из них короче, тоньше, трудно различима). An2 Enp и Md Enp2 с 3 апикальными щетинками. Mx1 в виде бугорка с 1 тонкой щетинкой ..... N2
- 3 Цефалодорзальный щит примерно равен длине вентральной поверхности. Mx1 в виде бугорка с 1–2 тонкими щетинками. Кaudальное вооружение: 2 пары длинных щетинок + 1 пара коротких шипов ..... N3
- Цефалодорзальный щит короче длины вентральной поверхности. Mx1 двуветвистая, одна из 3 апикальных щетинок на каждой ветви очень длинная (более чем в 3 раза длиннее самой ветви) ..... 4
- 4 Тело с 4 парами конечностей. Внутренняя боковая поверхность Mx1 с 3 латеральными щетинками. Кaudальное вооружение: 2 пары длинных щетинок + 1 пара шипов средней длины (примерно в 2 раза короче длинных щетинок). ..... N4
- Тело с зачатками 5–8-й пар конечностей. Внутренняя боковая поверхность Mx1 с 5 латеральными щетинками. Кaudальное вооружение: 5 пар щетинок и шипов. .... 5
- 5 Тело с зачатками Mx2 и Mxp. Кaudальное вооружение: 2 пары длинных щетинок + 1 пара мощных длинных шипов (почти достигающих концов длинных щетинок) + 1 пара коротких латеральных щетинок + 1 пара очень коротких тонких центральных щетинок ..... N
- Тело с зачатками P1 и P2. Кaudальное вооружение: тонкие скрещенные центральные щетинки достигают примерно половины длины шипов ..... N6

Науплиусы черноморской *O. davisae* имеют большое сходство с особями, описанными ранее [Uchima, 1979] как науплиусы малой формы *O. brevicornis* (= *O. aruensis* [Nishida and Ferrari, 1983]). Однако имеются и некоторые отличия: 4-членистая (а не 3-членистая) An1 у науплиусов четвёртой – шестой стадий; наличие зачатков Mx2 (не упоминаются вообще в описаниях М. Uchima [1979]), Mxр и тонких центральных щетинок на заднем конце тела у N5; некоторые несовпадения в количестве мелких латеральных щетинок. Эти отличия вполне могут быть объяснены в том числе и трудностями в работе с науплиусами, связанными с их малыми размерами.

Описаний науплиальных стадий других видов, близких по своей морфологии к *O. davisae* (самки длиной менее 1 мм, с заострённым рострумом, загнутым на вентральную сторону тела), не существует, за исключением не очень подробного описания науплиусов *O. brevicornis* [Goswami, 1975]. Однако следует отметить, что М. Uchima [1979] в процессе сравнения своих данных с данными S.C. Goswami и анализа его описаний копеподитных стадий исследуемого вида, пришёл к выводу, что особи, описанные Goswami, скорее всего принадлежали другому виду, а не *O. brevicornis*.

#### Длительность науплиального развития *O. davisae* в лабораторной культуре

Предшествующие исследования селективности питания *O. davisae* [Khanauchenko et al., 2018] показали, что эти копеподы предпочитают криптофитовые микроводоросли другим представителям фитопланктона, и в культуре могут воспроизводиться на протяжении многочисленных генераций при кормлении исключительно криптофитовыми клоном IBSS-CrPr54 (ESD =  $10.9 \pm 1.4$  мкм) при их концентрации около  $6 \times 10^3$  кл. мл<sup>-1</sup>;  $0.7$  мкг С·мл<sup>-1</sup>. Поэтому морфологию и продолжительность развития науплиальных стадий изучали на особях, источником питания которых был только этот клон криптофитовых микроводорослей.

Длительность развития *O. davisae* от N1 до C1 составила  $5.3 \pm 0.7$  сут (N1–N3 – 1 сут; N3–

N4 – 1 сут; N4–C1 – 3.3 сут). Эти данные демонстрируют несколько более быстрое развитие науплиальных стадий в условиях нашей лабораторной культуры, чем в лабораторных культурах из работ других исследователей, в которых науплиусы содержались в сходных температурных условиях, но при питании другим кормом – гетеротрофными динофлагеллятами *Oxyrrhis marina*, 6.3–7.03 сут [Almeda et al., 2010] или *Dunaliella tertiolecta* и *Platymonas* sp., 7–9 сут [Uchima, 1979]. При этом науплиусы из нашей культуры на последних двух стадиях были крупнее (см. табл.).

Размеры определённых науплиальных стадий *O. davisae* значительно варьируют в зависимости от сочетания температурных и трофических условий [Almeda et al., 2010: fig. 5 A, B]. Мелкие размеры науплиусов, пойманных в бухте Круглая (см. табл.) в период, когда температура воды там была сходной с экспериментальной, вероятнее всего связаны с неподходящим для их развития питанием.

По неопубликованным данным Вдович и др. [Вдович, персональное сообщение], науплиусы *O. davisae* вносят солидный вклад в питание самых ранних личинок султанки и ставриды, и, по-видимому, именно их обилие в планктоне обуславливает высокую выживаемость личинок летне-нерестующих рыб. Дальнейшие исследования биологии и культивирования *O. davisae* могут быть основой разработки методов их массового культивирования в целях повышения выживаемости личинок ценных морских рыб в условиях аквакультуры.

#### Заключение

Данная работа имеет существенное значение как для дальнейших фундаментальных, так и прикладных исследований.

Выполненные описания, оригинальные фотографии и рисунки науплиусов черноморского вселенца *O. davisae* позволили выделить основные отличительные признаки каждой из шести науплиальных стадий. Эти сведения помогут облегчить их идентификацию в зоопланктонных пробах, что важно для изучения вклада данного вида в изменение структуры

планктонного сообщества и продуктивности, как Чёрноморского региона, так и других акваторий, в продуктивность которых данный инвазийный вид вносит большой вклад. Выделение морфологических особенностей науплиусов на разных стадиях развития облегчит также возможность их идентификации в кишечниках рыб и оценку избирательности разных науплиальных стадий личинками рыб разного возраста.

Полученные предварительные сведения о продолжительности науплиального развития, важность потребления мелкоразмерных науплиусов *O. davisae* личинками черноморских рыб для их выживаемости на ранних стадиях развития позволяют считать данный вид-вселенец потенциальным объектом марикультуры для разработки методов его массового культивирования и использования в кормлении личинок ценных морских рыб с целью повышения их выживаемости в искусственных условиях.

### Благодарности

Работа подготовлена по темам государственных заданий ФГБУН ИМБИ: «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана», номер гос. регистрации АААА-А18-118020890074-2; «Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса», номер гос. регистрации АААА-А18-118021350003-6.

### Литература

- Алтухов Д.А., Губанова А.Д. *Oithona brevicornis* Giesbrecht в Севастопольской бухте в октябре 2005 – марте 2006 гг. // Морской экологический журнал. 2006. Т. 5. № 2. С. 32.
- Вдодович И.В., Ханайченко А.Н., Гиригосов В.Е. Питание мальков сем. Mugilidae в прибрежных и открытых водах Чёрного моря в районе Севастополя, и копепода-вселенец *Oithona davisae* как компонент их кормовой базы // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. 2017. Т. 10. № 1. С. 106–113.
- Загородняя Ю.А. *Oithona brevicornis* в Севастопольской бухте – случайность или новый вселенец в Чёрное море? // Экология моря. 2002. Вып. 61. С. 43.
- Сажина Л.И. Науплиусы массовых видов пелагических копепод Мирового океана: Определитель. Киев: Наукова думка, 1985. 240 с.
- Селифонова Ж.П. *Oithona brevicornis* Giesbrecht (Copepoda, Cyclopoida) в акваториях портов северо-восточной части шельфа Чёрного моря // Биология внутренних вод. 2009. № 1. С. 33–35.
- Селифонова Ж.П. Вселенец в Чёрное и Азовское моря – *Oithona brevicornis* Giesbrecht (Copepoda: Cyclopoida) // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 2. С. 145–150.
- Almeda R., Calbet A., Alcaraz M., Yebra L., Saiz E. Effects of temperature and food concentration on the survival, development and growth rates of naupliar stages of *Oithona davisae* (Copepoda, Cyclopoida) // Marine Ecology Progress Series. 2010. Vol. 410. P. 97–109.
- Altukhov D.A., Gubanova A.D., Mukhanov V.S. New invasive copepod *Oithona davisae* Ferrari and Orsi, 1984: seasonal dynamics in Sevastopol Bay and expansion along the Black Sea coasts // Marine Ecology. 2014. Vol. 35. P. 28–34.
- Ambler J.W., Cloern J.E., Hutchinson A. Seasonal cycles of zooplankton from San Francisco Bay // Hydrobiologia. 1985. Vol. 129. P. 177–197.
- Cornils A., Wend-Heckmann B. First report of the planktonic copepod *Oithona davisae* in the northern Wadden Sea (North Sea): Evidence for recent invasion? // Helgolander Marine Research. 2015. Vol. 69. P. 243–248.
- Ferrari F.D. *Oithona wellershausi*, new species, and *O. spinulosa* Lindberg, 1950 (Copepoda: Cyclopoidae: Oithonidae) from the mouth of the Pearl river, China // Proceedings of the Biological Society of Washington. 1981. Vol. 94. No. 4. P. 1244–1257.
- Ferrari F.D., Orsi, J. *Oithona davisae*, New Species, and *Limnoithona sinensis* (Burckhardt, 1912) (Copepoda: Oithonidae) from the Sacramento-San Joaquin Estuary, California // Journal of Crustacean Biology. 1984. Vol. 4. No. 1. P. 106–126.
- Fofonoff P.W., Ruiz G.M., Steves B., Simkanin C., Carlton J.T. National Exotic Marine and Estuarine Species Information System. 2018 (Электронный ресурс) // (<http://invasions.si.edu/nemesis/>). Access Date: 6 Aug 2018.
- Goswami S.C. Metamorphosis of two species of genus *Oithona* Baird (Copepoda) // Indian Journal of Marine Sciences. 1975. Vol. 4. P. 60–67.
- Gubanova A.D., Altukhov D.A. Establishment of *Oithona brevicornis* Giesbrecht, 1892 (Copepoda: Cyclopoida) in the Black Sea // Aquatic Invasions. 2007. Vol. 2. No. 4. P. 407–410.
- Gubanova A., Khanaychenko A., Tokarev Y., Altukhov D., Vdodovich I., Popova E., Klimova T., Garbazy O. Small cyclopoid copepod *Oithona davisae* invasion into the

- Black Sea as a factor of the changes in zooplankton and ichthyoplankton in Crimean coastal waters // In: Integrated marine research in the Mediterranean and the Black Sea. PERSEUS Final Scientific Conference (7–9 Dec., Brussels). Brussels, 2015. P. 271–272.
- Hirakawa K. New records of the North Pacific coastal planktonic copepods, *Acartia omorii* (Acartiidae) and *Oithona davisae* (Oithonidae) from southern Chile // Bulletin of Marine Science. 1988. Vol. 42. P. 337–339.
- Hirota R. Microdistribution of the marine copepod *Oithona davisae* in the shallow waters of Ariake-kai mud flats, Japan // Marine Biology. 1990. Vol. 105. P. 307–312.
- Isinibilir M., Svetlichny L., Hubareva E. Competitive advantage of the invasive copepod *Oithona davisae* over the indigenous copepod *Oithona nana* in the Marmara Sea and Golden Horn Estuary // Marine Freshwater Behaviour and Physiology. 2016. Vol. 49. No. 6. P. 392–405.
- Khanaychenko A., Gubanova A., Svetlichny L., Vdodovich I., Gavrilova N., Mukhanov V., Aganesova L., Giragosov V. When the invaded community profit from the invader (the case of Asian cyclopoid in the Black Sea) // In: The Book of Abstracts and Programme. VI International Symposium of Ecologists of Montenegro (Montenegro, Ulcinj, Oct. 15–18, 2015). Podgorica, 2015. P. 63.
- Khanaychenko A., Mukhanov V., Aganesova L., Besiktepe S., Gavrilova N. Grazing and Feeding Selectivity of *Oithona davisae* in the Black Sea: Importance of Cryptophytes // Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2018. Vol. 18. No. 8. P. 937–949.
- Mihneva V., Stefanova K. The non-native copepod *Oithona davisae* (Ferrari F.D. and Orsi, 1984) in the Western Black Sea: seasonal and annual abundance variability // BioInvasions Records. 2013. Vol. 2. No. 2. P. 119–124.
- Nishida S. Taxonomy and distribution of the family Oithonidae (Copepoda, Cyclopoida) in the Pacific and Indian Oceans // Bulletin of the Ocean Research Institute, University of Tokyo. 1985. Vol. 20. P. 1–167.
- Nishida S., Ferrari F.D. Redescription of *Oithona brevicornis* Giesbrecht, and *O. aruensis* Fruchtl, new rank, with notes on the status of *O. spinulosa* Lindberg // Bulletin of Plankton Society of Japan. 1983. Vol. 30. No. 1. P. 71–80.
- Nishida S., Tanaka O., Omori M. Cyclopoid copepods of the Family Oithonidae in the Suruga Bay and adjacent waters // Bulletin of Plankton Society of Japan. 1977. Vol. 24. P. 119–158.
- Saiz E., Calbet A., Broglio E., Mari P. Effects of small-scale turbulence on copepods: The case of *Oithona davisae* // Limnology and Oceanography. 2003. Vol. 48. No. 3. P. 1304–1311.
- Svetlichny L., Hubareva E., Khanaychenko A., Gubanova A., Altukhov D., Besiktepe S. Adaptive Strategy of Thermophilic *Oithona davisae* in the Cold Black Sea Environment // Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2016. Vol. 16. P. 77–90.
- Takahashi T., Uchiyama I. Morphology of the naupliar stages of some *Oithona* species (Copepoda: Cyclopoida) occurring in Toyama Bay, southern Japan Sea // Plankton and Benthos Research. 2007. Vol. 2. No. 1. P. 12–27.
- Temnykh A., Nishida S. New record of the planktonic copepod *Oithona davisae* Ferrari and Orsi in the Black Sea with notes on the identity of “*Oithona brevicornis*” // Aquatic Invasions. 2012. Vol. 7. No. 3. P. 425–431.
- Timofte F., Tabarcea C. *Oithona brevicornis* Giesbrecht, 1892 (Copepoda: Cyclopoida) – first record in the Romanian Black Sea waters // Journal of Environmental Protection and Ecology. 2012. Vol. 13. No. 3A. P. 1683–1687.
- Tsuda A., Nemoto T. Feeding of copepods on natural suspended particles in Tokyo Bay, Japan // Journal of the Oceanographic Society of Japan. 1988. Vol. 44. P. 217–227.
- Uchima M. Morphological observation of developmental stages in *Oithona brevicornis* (Copepoda, Cyclopoida) // Bulletin of the Plankton Society of Japan. 1979. Vol. 26. No. 2. P. 59–76.
- Uchima M. Gut content analysis of neritic copepods *Acartia omorii* and *Oithona davisae* by a new method // Marine Ecology Progress Series. 1988. Vol. 48. P. 93–97.
- Uriarte I., Villate F., Iriarte A. Zooplankton recolonization of the inner estuary of Bilbao: influence of pollution abatement, climate and non-indigenous species // Journal of Plankton Research. 2016. Vol. 38. No. 3. P. 718–731.
- Üstün F., Kurt T.T. First report of the occurrence of *Oithona davisae* Ferrari F.D. and Orsi, 1984 (Copepoda: Oithonidae) in the Southern Black Sea, Turkey // Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2016. Vol. 16. P. 413–420.
- Uye S., Sano K. Seasonal reproductive biology of the small cyclopoid copepod *Oithona davisae* in a temperate eutrophic inlet // Marine Ecology Progress Series. 1995. Vol. 118. P. 121–128.
- Vdodovich I.V., Khanaychenko A.N., Gubanova A.D., Kolesnikova E.A., Aganesova L.O. Identification of some common food items in the guts of fish larvae and juveniles in the Black Sea // Морской биологический журнал. 2017. Т. 2. № 1. С. 3–10.
- Yildiz I., Feyzioglu A.M., Besiktepe S. First observation and seasonal dynamics of the new invasive planktonic copepod *Oithona davisae* Ferrari and Orsi, 1984 along the southern Black Sea (Anatolian Coast) // Journal of Natural History. 2016. Vol. 51. No. 3–4. P. 1–13.

# MORPHOLOGY OF THE NAUPLII AND DURATION OF NAUPLIAR DEVELOPMENT OF THE BLACK SEA ALIEN SPECIES *OITHONA DAVISAE* FERRARI AND ORSI, 1984 (COPEPODA: CYCLOPOIDA) IN LABORATORY CULTURE

© 2018 Drapun I.E.\* , Khanaychenko A.N.\*\*

A.O. Kovalevsky Institute of Marine Biological Research of the RAS, Sevastopol 299011;  
e-mail: \* [innadra@gmail.com](mailto:innadra@gmail.com), \*\* [a.khanaychenko@gmail.com](mailto:a.khanaychenko@gmail.com)

Descriptions, original drawings and digital photos, and also the key for identifying naupliar stages of recent invader species in the Black Sea *Oithona davisae* (Copepoda: Cyclopoida) are presented. Nauplii were taken from laboratory culture originated from the off-springs of *O. davisae* females selected from living zooplankton sampled in Sevastopol Bay. Copepods were reared under natural illumination, temperature of  $21 \pm 2$  °C, and feeding with cryptophyte culture IBSS-CrPr54 (ESD= $10.9 \pm 1.4$  μm) (mean concentration constituted  $6 \times 10^3$  cells ml<sup>-1</sup>; 0.7 mg C ml<sup>-1</sup>). Duration of development from the first nauplia stage (N1) to the first copepodite (C1) stage was  $5.3 \pm 0.7$  days (N1–N3 – 1 day; N3–N4 – 1 day; N4–C1 – 3.3 days).

**Key words:** *Oithona davisae*, Oithonidae, naupliar stages, description, duration of development, Black Sea.

УДК 595.122.2:597.556.333.1

# ТРЕМАТОДОФАУНА ПОНТО-КАСПИЙСКИХ БЫЧКОВ (PISCES, GOBIIDAE) В САРАТОВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

© 2018 Минеева О.В.

Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти 445003;  
e-mail: [ksukala@mail.ru](mailto:ksukala@mail.ru)

Поступила в редакцию 21.05.2018

Исследована фауна трематод трёх видов бычков-вселенцев – кругляка, головача и цуцика (Pisces, Gobiidae) в среднем участке Саратовского водохранилища. Обнаружено 12 видов дигенетических сосальщиков, два из которых (метацеркарии *Holostephanus cobitidis* и *Apatemon gracilis*) являются специфичными для бычков сем. Gobiidae. Большинство зарегистрированных паразитов – широко распространённые виды. Во всех изученных выборках рыб преобладали личиночные формы червей. Трематодрофауны исследуемых бычков характеризуются значительным сходством видового состава.

**Ключевые слова:** фауна трематод, Gobiidae, заражённость, Саратовское водохранилище.

## Введение

В составе современной ихтиофауны Волги, представленной 112 видами, не менее 43 видов рыб являются чужеродными [Слынько и др., 2010].

Среди основных факторов, способствующих проникновению чужеродных видов, можно выделить следующие: зарегулирование стока реки и превращение её в цепочку водохранилищ; интенсивное гидростроительство каналов, связавших в единую воднотранспортную артерию многие реки и крупные озёра; активизация судоходства, способствующая обмену видами, в первую очередь посредством балластных вод; преднамеренная интродукция, осуществляемая с целью повышения продуктивности экосистем; садковое выращивание и др. [Догель, 1939; Карпевич, Бокова, 1963; Шаронов, 1971; Цыплаков, 1974; Moyle, Light, 1996; Шакирова, 2007; Слынько и др., 2010]. В условиях Волжских водохранилищ наибольшим инвазионным потенциалом обладают бычковые рыбы сем. Gobiidae (Teleostei, Perciformes) – бычок-кругляк (черноротый бычок) *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814), каспийский бычок-головач *Neogobius iljini* (Vasiljeva et Vasiljev, 1996) и бычок-цуцик *Proterorhinus marmoratus* (Pallas,

1814). Эти виды являются представителями понто-каспийского солоноватоводного фаунистического комплекса, чей естественный ареал включает прибрежные районы Мраморного, Чёрного, Азовского, Каспийского морей [Атлас..., 2003].

В литературе нет единого мнения о векторах (способах) расселения гобиид вверх по каскаду водохранилищ. Одни авторы [Евланов и др., 1998] предполагают постепенное и последовательное продвижение бычков из водоёмов Понто-Каспия, другие [Цыплаков, 1974; Шакирова, 2007; Тютин и др., 2012] в качестве основного способа допускают вселение с балластными водами, при проведении преднамеренной интродукции и транспортировке песка.

Распространение бычковых рыб в бассейне Волги происходило настолько быстро, что уже в конце 1980-х гг. приобрело характер взрывной массовой экспансии [Слынько и др., 2010]. В Саратовском вдхр., самом северном из водохранилищ Нижней Волги, раньше других был обнаружен кругляк – в 1960-х гг. [Гавлена, 1971]. Головач и цуцик регистрируются с 1982 г., с начала 1990-х гг. эти виды стали обычны и достаточно многочисленны [Козловская, 1997]. В условиях Саратовского вдхр. все

три вида понто-каспийских бычков создали самовоспроизводящиеся популяции, включились в пищевые сети биоценоза водоёма и продолжают наращивать численность, чему способствует их высокий репродуктивный и адаптационный потенциал в сочетании с коротким жизненным циклом и обеспеченностью кормовыми ресурсами, а также агрессивная жизненная стратегия [Евланов и др., 2013].

Цуцик в продвижении на северо-восток опередил более крупных и агрессивных кругляка и головача и натурализовался в Рыбинском вдхр. [Слынько, 2008]. *N. melanostomus* и *N. iljini* сформировали большие по численности постоянные популяции в северной части Чебоксарского вдхр. [Клевакин, 2005; Тютин и др., 2012].

Все три вида активно расселяются по водоёмам и водотокам Центральной и Западной Европы [Ondračková et al., 2005, 2006; Лужняк, Корнеев, 2006; Жохов и др., 2016]. Помимо этого, с 1990-х гг. отмечается вселение кругляка и цуцика в североамериканские Великие озёра, где они оказывают значительное негативное воздействие на популяции местных видов рыб [Биологические инвазии..., 2004].

Паразитофауна понто-каспийских бычков в разных частях приобретённого ареала активно изучается. Это представляется весьма актуальным, поскольку паразитические виды занимают значительное место среди компонентов «биологического загрязнения» [Жохов, Пугачёва, 2001].

Расселение животных за пределы естественного ареала может сопровождаться появлением новых для региона паразитов; некоторые из них становятся причиной эпизоотий аборигенных видов [Лутга, 1941; Molnar et al., 1994; Бисерова, 2010]. Также существует вероятность трансформации нативной структуры местных паразитарных систем, что особенно актуально в случае с агрессивными вселенцами [Рубанова, 2011; Евланов и др., 2013]. Наиболее распространённым следствием инвазии новых видов является расширение круга хозяев для аборигенных паразитов [Евсеева и др., 1999; Заиченко, 2015; Жохов и др., 2016].

Целью настоящей работы является исследование трематодофауны бычков кругляка, голо-

вача и цуцика в Саратовском вдхр., а также оценка паразитологических последствий инвазии этих чужеродных видов в водоём.

### Материал и методика

Материалом для работы послужили паразитологические исследования рыб, проведённые в районе Кольцово-Мордовинского участка Саратовского вдхр. (53°10' с. ш., 49°26' в. д.) (средний участок водоёма). Географические координаты определяли при помощи GPS прибора марки Garmin GPS 72Н.

В период 2009–2015 гг. методом полного гельминтологического вскрытия [Скрябин, 1928] исследовано 320 экз. кругляка, 137 экз. головача и 21 экз. цуцика.

Отлов рыб производили с помощью поплавочной удочки и гидробиологического сачка. Вскрытие животных, сбор, фиксацию и камеральную обработку паразитов проводили по общепринятой методике [Быховская-Павловская, 1985] с учётом дополнений по метацеркариям трематод [Шигин, 1986; Судариков и др., 2006]. Видовая диагностика червей осуществлялась по соответствующим определителям [Определитель..., 1985; Судариков и др., 2006].

Для количественной характеристики заражённости животных использовались следующие показатели: экстенсивность инвазии (процентная доля заражённых особей в общем числе исследованных рыб), интенсивность инвазии (минимальное и максимальное число паразитов на одной особи рыб) и индекс обилия паразитов (средняя численность паразита у всех исследованных рыб, включая незаражённых). Математическую обработку проводили в пакетах программ Microsoft Excel.

Сходство состава трематодофаун разных видов бычков оценивали по индексу Жаккара (q) [Мэгарран, 1992].

### Результаты и их обсуждение

Фауна трематод бычковых рыб из обследованной акватории Саратовского вдхр. достаточно богата в качественном отношении и представлена 3 видами половозрелых и 9 видами личиночных форм (таблица).

**Таблица. Видовой состав трематод и параметры инвазии бычков в Саратовском водохранилище**

Паразит/локализация	П*	Бычок- кругляк	Бычок- головач	Бычок- цуцик
<b>Мариты</b>				
<i>Bunodera luciopercae</i> Müeller, 1776 кишечник	ЭИ	–	0.73±0.73	–
	ИИ	–	1	–
	ИО	–	0.01±0.01	–
<i>Phyllodistomum folium</i> Olfers, 1926 мочеточники, мочевого пузыря	ЭИ	1.56±0.69	1.46±1.03	–
	ИИ	1–3	1–3	–
	ИО	0.02±0.01	0.03±0.02	–
<i>Nicolla skrjabini</i> Iwanitzky, 1928 кишечник	ЭИ	60.00±2.74	86.13±2.96	–
	ИИ	1–240	1–195	–
	ИО	6.46±1.13	17.09±2.91	–
<b>Метацеркарии</b>				
<i>Rhipidocotyle campanula</i> Dujardin, 1845 ткани глаз	ЭИ	–	0.73±0.73	–
	ИИ	–	1	–
	ИО	–	0.01±0.01	–
<i>Holostephanus cobitidis</i> Opravilova, 1968 мышцы туловища, жаберной крышки	ЭИ	13.75±1.93	27.74±3.82	4.76±4.76
	ИИ	1–55	1–104	24
	ИО	1.18±0.33	4.18±1.23	1.14±1.14
<i>H. dubinini</i> Vojtek et Vojtkova, 1968 мышцы туловища	ЭИ	–	3.65±1.61	–
	ИИ	–	2–8	–
	ИО	–	0.18±0.09	–
<i>Diplostomum</i> spp. хрусталик глаза	ЭИ	80.00±2.24	76.64±3.63	4.76±4.76
	ИИ	1–45	1–138	1
	ИО	5.56±0.40	7.48±1.24	0.05±0.05
<i>Hysteromorpha triloba</i> (Rud., 1819) Lutz, 1931 мышцы туловища	ЭИ	–	2.92±1.44	–
	ИИ	–	1–15	–
	ИО	–	0.18±0.12	–
<i>Tylodelphys clavata</i> (Nordmann, 1832) Diesing, 1850 стекловидное тело глаз	ЭИ	8.13±1.53	2.19±1.26	–
	ИИ	1–11	1–4	–
	ИО	0.16±0.04	0.04±0.03	–
<i>Paracoenogonimus ovatus</i> Katsurada, 1914 мышцы туловища	ЭИ	1.88±0.76	5.11±1.89	9.52±6.56
	ИИ	1–28	1–4	1–231
	ИО	0.14±0.09	0.12±0.06	11.05±11.00
<i>Apatemon gracilis</i> (Rud., 1819) Szidat, 1928 полость тела, брыжейка, ткани глаз	ЭИ	3.75±1.06	23.36±3.63	4.76±4.76
	ИИ	1–5	1–140	7
	ИО	0.08±0.02	3.12±1.17	0.33±0.33
<i>Apharhyngostrigea cornu</i> (Zeder, 1800) Ciurea, 1927 полость тела, серозные покровы внутренних органов	ЭИ	0.31±0.31	0.73±0.73	33.33±10.54
	ИИ	2	2	1–12
	ИО	0.01±0.01	0.01±0.01	1.57±0.65
<b>Всего видов паразитов</b>		<b>8</b>	<b>12</b>	<b>5</b>

Примечание. П\* – параметры, ЭИ – экстенсивность инвазии, %, ИИ – интенсивность инвазии, экз., ИО – индекс обилия, экз., «–» – паразит не обнаружен.

Среди первых следует особо выделить чужеродную трематоду *N. skrjabini*, естественный ареал которой ограничен реками Азово-Черноморского и Балтийского бассейнов. Появление паразита в Волжских водохранилищах стало возможным с проникновением через Волго-Донской судоходный канал брюхоного моллюска *Lithoglyphus naticoides* (Pfeiffer, 1828), первого промежуточного хозяина трематоды. В Саратовском вдхр. литоглиф зарегистрирован в 1993–1996 гг., однако в зоне зарослевых мелководий он встречался редко и с низкой численностью [Попченко, 1997]. *N. skrjabini* отмечается в водоёме также с начала 1990-х гг. Паразитологические исследования рыб, проведённые А.В. Бурякиной [1995] на среднем участке этого водохранилища, выявили невысокую заражённость чужеродной трематодой обыкновенного ерша (инвазированы 4 рыбы из 12 при средней численности паразитов 0.50 экз.).

В настоящее время наблюдается устойчивая натурализация паразита в Саратовском вдхр., что связано с наличием всех участников его жизненного цикла и в достаточном количестве. Литоглиф широко расселился по прибрежной зоне водоёма. Недавние исследования показали, что моллюск также освоил устьевые участки основных рек-притоков (Сок, Самара, Чапаевка, Безенчук) [Курина, 2014; Михайлов, 2014], что даёт возможность ожидать регистрацию трематоды в этих водотоках.

Гаммариды, выступающие в роли вторых промежуточных хозяев трематоды, также значительно увеличили свою численность и биомассу в прибрежной зоне водохранилища. Связано это с проникновением и последующей натурализацией чужеродных рачков родов *Dikerogammarus*, *Pontogammarus*, *Chaetogammarus*, представителей понто-каспийского солоноватоводного фаунистического комплекса. Биомасса этих видов может достигать 40% от общей биомассы бентоса открытых мелководий водохранилища [Зинченко, Курина, 2011].

В настоящее время отмечается значительное расширение круга окончательных хозяев *N. skrjabini* в водоёме. Помимо бычков (кругляка

и головача) и ерша, трематода-вселенец зарегистрирована также у сома, судака, окуня и налима [Минеева, 2016а, б]. В условиях Саратовского вдхр. именно рыбы рода *Neogobius*, активно потребляющие бентос, являются основными дефинитивными хозяевами чужеродного паразита [Минеева, 2016а], что согласуется с данными других авторов в отношении разных частей инвазионного ареала бычков [Ondračková et al., 2005, 2006; Molnar, 2006; Тютин и др., 2012]. Сравнительный анализ встречаемости и распределения численности *N. skrjabini* в популяциях кругляка и головача в разные годы указывает на устойчивый характер сложившихся паразито-хозяйственных отношений [Минеева, 2016а].

Интересно, что в условиях естественных ареалов (Чёрное, Каспийское моря) исследуемые виды бычков не заражены *N. skrjabini*, хотя паразит в этих водоёмах отмечается [Kvach, 2005; Семёнова и др., 2007; Гаевская, 2012].

Кишечная трематода *B. luciopercae* регистрируется только у головача (таблица); низкие показатели инвазии свидетельствуют о случайном заражении. Обнаруженный экземпляр мариты был незрелым (ювенильным), со слабо развитой маткой, без яиц. Заражение *N. iljini* бунодерой могло произойти в результате питания инвазированной молодью, поскольку трематоды данного вида способны к «пассажированию» и легко приживаются у нового хозяина. Согласно литературным данным, доля молоди рыб, в том числе своего вида, в пищевом рационе головача достаточно высока (порядка 25%) [Шорыгин, 1952; Семёнов, 2009]. Половое созревание *B. luciopercae* происходит в крупных ихтиофагах (щука, налим, окунёвые), которые заражаются бунодерой, заглатывая инвазированных мирных рыб и ихтиофагов более низкого трофического уровня.

Трематоду *Ph. folium* рыбы приобретают путём заглатывания свободно плавающих церкарий. В Саратовском вдхр. этот широко специфичный паразит, помимо бычков, зарегистрирован у 15 видов рыб, преимущественно карповых [Бурякина, 1995].

В составе трематодофауны бычковых рыб Саратовского вдхр. значительно доминируют

метацеркарии (9 видов, 75% от общего числа зарегистрированных видов) (таблица). Столь значительное видовое разнообразие личиночных форм трематод обусловлено приуроченностью бычков к мелководьям и зарослевой литорали, что определяет пространственную близость с местами обитания моллюсков, промежуточных хозяев сосальщиков.

Большинство обнаруженных видов метацеркарий демонстрируют крайне низкую заражённость своих хозяев; высокие показатели инвазии отмечены только для *Diplostomum spp.* (таблица). Это сборная группа, включающая несколько видов. Работа по видовой диагностике личинок рода *Diplostomum* осложняется тем, что собранный материал вмещает достаточно большое количество особей, непригодных для определения (не достигших инвазионной стадии, имеющих ювенильное состояние). Всего в бассейне Волги для кругляка, головача и щуки известно 6 видов метацеркарий рода *Diplostomum*, в том числе и специфичный *D. gobiurum* [Судариков и др., 2006; Семёнова и др., 2007; Жохов и др., 2016]. У аборигенных видов рыб Саратовского вдхр. в 1990-х гг. было зарегистрировано четыре вида диплостомумов, наиболее распространённым являлся *D. spathaceum* [Бурякина, 1995].

Метацеркарии рода *Diplostomum*, локализуясь в тканях глаз, вызывают у рыб помутнение хрусталика (паразитическая катаракта), некроз, изъязвление тканей роговицы, слепоту. Больные особи из-за потери зрения хуже питаются, отстают в росте и при сильном заражении погибают [Бауер и др., 1977]. Согласно литературным данным, в водохранилищах от острой формы диплостомоза гибнет от 50 до 100% личинок карповых рыб (леща, плотвы, синца и густеры) [Комарова, 1982].

Единственным видом метацеркарий, достигающим половой зрелости в организме рыб, является *Rh. campanula*. Промежуточный хозяин данного паразита неизвестен [Судариков и др., 2006]; дополнительными выступают преимущественно карповые рыбы. В Саратовском вдхр. мариты паразита зарегистрированы у берша, судака, окуня и щуки [Бурякина, 1995].

Метацеркария *H. cobitidis*, в реализации жизненного цикла которой принимает участие моллюск *Bithynia tentaculata* (Linnaeus, 1758), является специфичным паразитом бычков и щиповки [Судариков и др., 2006]. А.В. Бурякина, в начале 1990-х гг. проводившая исследования на среднем участке Саратовского вдхр., личинок сосальщика из мускулатуры щиповки идентифицировала только до семейства (Суахоцотилidae); заражены были 2 особи из 9 вскрытых, индекс обилия паразита составлял 1.60 экз. [Бурякина, 1995]. В настоящее время уровень инвазии щиповки значительно вырос (до 97.87% при средней численности паразита 51.06 экз.) [Минеева, 2016в], что может быть следствием полноценной натурализации в водоёме бычковых рыб, также являющихся дополнительными хозяевами в цикле развития паразита. Помимо бычков и щиповки вид зарегистрирован у вьюна [наши неопубликованные данные]. Можно говорить о значительном расширении ареала паразита в бассейне Волги; ранее метацеркария указывалась для верхнего течения и дельты [Судариков и др., 2006; Молодожникова, Жохов, 2007].

Ещё один представитель рода *Holostephanus* в составе трематодофауны бычков – *H. dubinini* – является редким паразитом головача (таблица). Этот вид ранее не отмечался в Саратовском вдхр.; в бассейне Волги известен в дельте, где характеризуется широкой гостальной специфичностью [Молодожникова, Жохов, 2007]. Мариты трематоды – паразиты пищеварительной системы большого баклана [Судариков и др., 2006].

Метацеркария *H. triloba* также ранее не отмечалась у рыб Саратовского вдхр. [Бурякина, 1995], хотя вид известен в среднем и нижнем течении Волги, а также дельте [Молодожникова, Жохов, 2007]. В реализации жизненного цикла паразита принимают участие моллюск *Gyraulus albus* (Müller, 1774) и бакланы рода *Phalacrocorax* (промежуточный и definitivo-хозяин, соответственно) [Судариков и др., 2006], в качестве дополнительных хозяев гельминта, помимо головача, в водохранилище отмечена плотва [наши неопубликованные данные]. Метацеркарии *H. triloba* особенно патогенны для мальков.

Широкоспецифичная метацеркария *T. clavata*, паразит стекловидного тела глаз, является редким паразитом рыб Саратовского вдхр., несмотря на широкое распространение и высокую численность в водоёме промежуточных хозяев сосальщика – моллюсков рода *Lymnaea* [Михайлов, 2014]. В 1990-е гг. вид регистрировался только у жереха [Бурякина, 1995], в настоящее время, помимо бычков, отмечается у леща и ерша [Минеева, 2016г]. Состав дефинитивных хозяев трематоды весьма разнообразен, включает рыбоядных и околотоводных птиц разных семейств и отрядов [Судариков и др., 2006].

Личинка трематоды *P. ovatus* является широко распространённым паразитом рыб Саратовского вдхр. – не менее 21 вида рыб разных семейств, включая бычковых, участвуют в реализации жизненного цикла гельминта в качестве дополнительных хозяев [Бурякина, 1995; Минеева, 2016г]. Половозрелые черви паразитируют в кишечнике многих рыбоядных и околотоводных птиц, а также хищных млекопитающих (в качестве дефинитивных хозяев зарегистрированы енотовидная собака, кабан, американская норка, кошки, волк, лисица, каспийская нерпа) [Судариков и др., 2006; Гаевская, 2015]. Не исключено заражение человека в результате употребления в пищу сырой или полусырой рыбы, содержащей инвазионных личинок [Гаевская, 2015].

Узкоспецифичная бычковым метацеркария *A. gracilis* регистрируется у всех трёх видов исследованных бычков, наибольшие показатели заражённости отмечены для головача (таблица). Промежуточным хозяином в цикле развития паразита выступает моллюск *Physa fontinalis* (Linnaeus, 1758). Трематода обладает широким кругом окончательных хозяев, но облигатными среди них являются гусиные птицы, способные питаться рыбой [Судариков и др., 2006]. *A. gracilis* ранее не отмечалась у рыб Саратовского вдхр. [Бурякина, 1995]; в бассейне Волги вид известен в верхнем и среднем течении и дельте [Молодожникова, Жохов, 2007]. Является патогенным паразитом, особенно для молоди.

Также высокой патогенностью для мальков обладают метацеркарии *A. cornu*, которые при

значительной численности вызывают кастрацию, поражение почек и гибель рыб [Бауер и др., 1977; Судариков и др., 2006]. Трематода имеет широкое распространение (от Верхней Волги до дельты) [Молодожникова, Жохов, 2007], однако в Саратовском вдхр. ранее не регистрировалась [Бурякина, 1995]. Моллюск *Anisus contortus* (Linnaeus, 1758) играет роль промежуточного хозяина в цикле развития сосальщика. Мариты *A. cornu* – кишечные паразиты цаплевых птиц [Судариков и др., 2006]. Метацеркария обнаружена у всех трёх видов бычков, но с разной численностью и встречаемостью. Сосальщик паразитирует у трети исследованных особей цуцика, в то время как экстенсивность инвазии кругляка и головача не достигает и одного процента (таблица).

Видовой состав трематод у исследованных бычков различен: *N. iljini* заражён всеми 12 видами червей, у *N. melanostomus* зарегистрировано 8 видов, *P. marmoratus* инвазирован 5 видами дигенетических сосальщиков (таблица).

Разнообразие трематод цуцика, которое зависит, в том числе, и от размера рыб, можно считать недооценённым. Согласно литературным данным, в приобретённом ареале наибольшее разнообразие паразитов (16 видов разных таксонов) характерно для крупных особей *P. marmoratus* (с длиной тела более 8 см) [Mierzejewska et al., 2014]. В нашем исследовании средняя длина тела бычков-цуциков составляла  $3.9 \pm 0.2$  см, самый крупный из экземпляров достигал длины 5.5 см.

Низкое видовое разнообразие трематод также может быть объяснено ярко выраженной стенотопностью цуцика по сравнению с другими бычками. Кругляк и головач отловлены на обширной акватории в прибрежной части водохранилища на глубине до 2 м. Эти виды не образуют в водохранилище пространственно разобщённых стай, а обитают в одних биотопах, входя в состав смешанных многовидовых скоплений литоральных рыб-бентофагов. Отлов цуцика осуществлялся в подтопленной пойменной р. Студёнке, для которой характерно крайне замедленное течение, высокая степень зрелости высшей водной раститель-

ностью, сильно заиленное дно, небольшая глубина (до 2.5 м).

Вместе с тем трематодофауна исследованных бычков характеризуется значительным сходством видового состава. Наивысшие значения коэффициента сходства фаун зарегистрированы в парах «кругляк – головач» ( $q=0.67$ ) и «кругляк – цуцик» ( $q=0.63$ ). Видовой состав трематод у головача и цуцика характеризуется меньшим сходством ( $q=0.42$ ). 5 видов червей, 2 из которых узкоспецифичны гобиидам, являются общими видами в составе трематодофаун разных видов бычков (таблица).

Следует отметить, что нематодофауна рыб характеризуется меньшим видовым сходством [Минеева, 2018]. Зарегистрированные у бычков нематоды (6 видов) заражают хозяев трофическим путём; богатство видового состава гельминтов находится в прямой зависимости от разнообразия пищевого рациона рыб. Бентосные и зоопланктонные организмы присутствуют в пище у всех видов бычков, однако их соотношение и общее число компонентов в пищевом комке различно. Головач, у которого зарегистрированы все 6 видов нематод, питается наиболее разнообразно; рацион крупных особей включает и молодь рыб, в том числе своего вида [Семёнов, 2009]. Спектр питания цуцика, инвазированного лишь одним видом круглых червей, представлен наименьшим числом компонентов [Семёнов, 2011].

В условиях естественных ареалов разнообразие трематод бычков оценивается следующим образом. У кругляка и цуцика Азово-Черноморского бассейна известно 39 и 17 видов дигенетических сосальщиков, соответственно [Найдёнова, 1974; Kvach, 2005; Гаевская, 2012; Жохов и др., 2016], у рыб Саратовского вдхр. они не сохраняются. Каспийский головач заражён 28 видами трематод [Судариков и др., 2006; Семёнова и др., 2007], из которых не менее 7 видов регистрируются у хозяина в приобретённом ареале (Саратовское вдхр.); коэффициент сходства фаун по Жаккару 0.21.

Характерной особенностью трематодофауны бычковых рыб в нативных водоёмах, которая сохраняется и в инвазивных ареалах, яв-

ляется преобладание личиночных форм червей [Ondračková et al., 2005, 2006; Molnar, 2006; Rolbiecki, 2006; Семёнова и др., 2007; Гаевская, 2012; Жохов и др., 2016].

Рассматривая паразитологические последствия инвазии рыб сем. Gobiidae в Саратовском вдхр., можно выделить следующие аспекты.

Большинство видов в составе трематодофауны бычков – это местные паразиты с широкой гостальной специфичностью, для которых произошло расширение круга хозяев. Бычковые рыбы, успешно натурализовавшиеся в водоёме, активно включились в аборигенные паразитарные системы в качестве дополнительных и дефинитивных хозяев.

Вселение чужеродных видов рыб понто-каспийского фаунистического комплекса обусловило регистрацию ранее не отмечавшихся в водохранилище паразитов. В первую очередь это касается специфичных видов трематод (*H. cobitidis* и *A. gracilis*), сохранение заражённости которыми позволяет считать, что вселение бычков осуществлялось взрослыми особями. Для метацеркарии *H. cobitidis*, специфичной также щиповке, отмечается значительный рост показателей инвазии *Cobitis taenia* (Linnaeus, 1758) по сравнению с 1990–1993 гг. (экстенсивности заражения более чем в 4 раза, индекса обилия более чем в 31 раз) [Бурякина, 1995; Минеева, 2016в]. Мы считаем, что подобное увеличение встречаемости и численности паразита в популяции аборигенного вида рыб можно связать с полноценной натурализацией всех трёх видов исследуемых бычков.

Список специфичных трематод, возможно, может быть расширен, поскольку не установлена гостальность обнаруженных у бычков личинок рода *Diplostomum*. Пока не ясно, относятся ли данные метацеркарии к аборигенной фауне Саратовского вдхр. или принесены рыбами из водоёмов-доноров.

Для широкоспецифичных метацеркарий, имеющих обширное распространение в бассейне Волги, но ранее не отмечавшихся в Саратовском вдхр. (*H. triloba*, *A. cornu*), именно бычковые рыбы являются дополнительными хозяевами в водоёме.

Бычки сем. Gobiidae, активно потребляющие бентос, являются основными дефинитивными хозяевами чужеродной трематоды *N. skrjabini*, естественный ареал которой ограничен реками Азово-Черноморского и Балтийского бассейнов.

Полученные данные о заражённости чужеродных видов бычковых рыб, являющихся наиболее успешными вселенцами в экосистему Саратовского вдхр., свидетельствуют о крайней необходимости дальнейших подобных исследований в разных участках водоёма и его основных притоках.

### Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Программ фундаментальных исследований Президиума РАН «Особенности экологии и динамики чужеродных видов гидробионтов (зоопланктон, зообентос, рыбы, паразиты рыб) в водоёмах Средней и Нижней Волги» и «Влияние чужеродных видов на динамику и функционирование биоразнообразия».

### Литература

- Атлас пресноводных рыб России: В 2 т. Т. 2 / Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука, 2003. 253 с.
- Бауер О.Н., Мусселиус В.А., Николаева В.М., Стрелков Ю.А. Ихтиопатология. М.: Пищевая промышленность, 1977. 432 с.
- Биологические инвазии в водные и наземные экосистемы / Под ред. А.Ф. Алимова, Н.Г. Богдацкой. М.: СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.
- Бисерова Л.И. Паразитологические аспекты инвазий чужеродных видов // Труды ВНИРО. 2010. Т. 148. С. 137–141.
- Бурякина А.В. Паразитофауна рыб Саратовского водохранилища (фауна, экология): Дис. ... канд. биол. наук. СПб.: ГОСНИОРХ, 1995. 384 с.
- Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб: Руководство по изучению. Л.: Наука, 1985. 121 с.
- Гавлена Ф.К. Ихтиофауна реки Сок и её притоков // Волга-1. Проблемы изучения и рационального использования биологических ресурсов водоёмов: Материалы первой конф. по изучению водоёмов бассейна Волги. Куйбышев: Книжн. изд-во, 1971. С. 224–261.
- 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. Мир паразитов человека. I. Трематоды и трематодозы пищевого происхождения. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2015. 410 с.
- Догель В.А. Влияние акклиматизации рыб на распространение рыбных эпизоотий // Известия ВНИОРХ. 1939. Т. 21. С. 51–64.
- 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: Бузони, 1998. 224 с.
- Евсеева Н.В., Иешко Е.П., Шульман Б.С. Роль акклиматизации в формировании паразитофауны европейской корюшки *Osmerus eperlanus* (L.) в условиях Сямозера (Карелия) // Паразитология. 1999. Т. 33. Вып. 5. С. 404–409.
- Жохов А.Е., Пугачёва М.Н. Паразиты-вселенцы бассейна Волги: история проникновения, перспективы распространения, возможности эпизоотий // Паразитология. 2001. Т. 35. Вып. 3. С. 201–212.
- Жохов А.Е., Пугачёва М.Н., Молодожникова Н.М. Паразиты вселенца *Proterorhinus semilunaris* (Pisces, Gobiidae) в Рыбинском водохранилище и список паразитов бычков рода *Proterorhinus* в Евразии // Российский журнал биологических инвазий. 2016. № 4. С. 24–40.
- Заиченко Н.В. Паразитофауна ротана *Percottus glenii* Dybowski, 1877 (Osteichthyes: Odontobutidae) в некоторых водоёмах Киевской области // Российский журнал биологических инвазий. 2015. № 2. С. 46–52.
- Зинченко Т.Д., Курина Е.М. Распределение видов вселенцев в открытых мелководьях Саратовского водохранилища // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 2. С. 74–85.
- Карпевич А.Ф., Бокова Е.Н. Интродукции рыб и водных беспозвоночных в СССР на протяжении 1960–1961 гг. // Вопр. ихтиологии. 1963. Т. 3. № 2. С. 366–395.
- Клевакин А.А. Динамика расселения чужеродных видов рыб в Чебоксарском водохранилище // Чужеродные виды в Голарктике: Тез. докл. второго межд. симпозиума по изучению инвазийных видов. Рыбинск; Борок, 2005. С. 152–154.
- Козловская С.И. Бычки в Саратовском водохранилище // Вопр. ихтиологии. 1997. Т. 37. № 3. С. 420.
- Комарова Т.И. Паразиты молоди рыб Кременчугского водохранилища и их влияние на организм хозяев. Киев: Наукова думка, 1982. 224 с.
- Курина Е.М. Распространение чужеродных видов макрозообентоса в притоках Куйбышевского и Саратовского водохранилищ // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2014. Т. 16. № 1. С. 236–242.

- Лужняк В.А., Корнеев А.А. Современная ихтиофауна бассейна Нижнего Дона и антропогенные воздействия на бассейн // Вопросы ихтиологии. 2006. Т. 46. № 4. С. 503–511.
- Лутта А.С. Воспаление жабр у *Acipenser nudiventris*, вызванное моногенетическим сосальщиком *Nitzschia sturionis* Abildg. // Зоол. журн. 1941. Т. 20. № 4–5. С. 520–527.
- Минеева О.В. Заражённость рыб Саратовского водохранилища чужеродным паразитом *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928) (Trematoda, Oprescoelidae) // Российский журнал биологических инвазий. 2016а. № 2. С. 92–101.
- Минеева О.В. Паразиты налима *Lota lota* Linnaeus, 1758 (Gadiformes, Lotidae) в Саратовском водохранилище // Труды ВНИРО. 2016б. Т. 162. С. 46–53.
- Минеева О.В. Паразиты обыкновенной щиповки *Cobitis taenia* Linnaeus, 1758 (Pisces: Cobitidae) в Саратовском водохранилище // Российский паразитологический журнал. 2016в. Т. 38, вып. 4. С. 502–508.
- Минеева О.В. Материалы к фауне многоклеточных паразитов обыкновенного ерша *Gymnocephalus cernuus* Linnaeus, 1758 (Pisces: Percidae) в Саратовском водохранилище // Российский паразитологический журнал. 2016г. Т. 35, вып. 1. С. 16–23.
- Минеева О.В. Нематоды бычковых рыб (Perciformes, Gobiidae) в Саратовском водохранилище // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2018. Т. 20. № 2. С. 67–72.
- Михайлов Р.А. Видовой состав пресноводных моллюсков водоёмов Среднего и Нижнего Поволжья // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2014. Т. 16. № 5(5). С. 1765–1772.
- Молодужникова Н.М., Жохов А.Е. Таксономическое разнообразие паразитов рыбообразных и рыб бассейна Волги. III. Аспидогастры (*Aspidogastrea*) и трематоды (Trematoda) // Паразитология. 2007. Т. 41, вып. 1. С. 28–54.
- Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 181 с.
- Найдёнова Н.Н. Паразитофауна рыб семейства бычковых Чёрного и Азовского морей. Киев: Наукова Думка, 1974. 183 с.
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1985. 425 с.
- Попченко В.И. Биологическое разнообразие донных беспозвоночных зарослей Саратовского водохранилища // В сб.: Проблемы биологического разнообразия водных организмов Поволжья: Мат. конф., посвящ. 85-летию со дня рождения Н.А. Дзюбана / Под ред. В.И. Попченко, Е.А. Бычека. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1997. С. 98–107.
- Рубанова М.В. Экологическая характеристика многовидовой ассоциации гельминтов окуня (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758) Саратовского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2011. 18 с.
- Семёнов Д.Ю. Роль чужеродных видов в питании хищных рыб Куйбышевского водохранилища // Поволжский экологический журнал. 2009. № 2. С. 148–157.
- Семёнов Д.Ю. Данные по морфометрии и биологии бычка-цуцика *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814) Куйбышевского водохранилища // Поволжский экологический журнал. 2011. № 2. С. 237–242.
- Семёнова Н.Н., Иванов В.П., Иванов В.М. Паразитофауна и болезни рыб Каспийского моря. Астрахань: Изд-во АГТУ, 2007. 558 с.
- Скрябин К.И. Метод полных гельминтологических вскрытий позвоночных, включая человека. М.: Изд-во МГУ, 1928. 45 с.
- Слынько Ю.В. Натурализация бычка-цуцика *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814) (Pisces: Perciformes: Gobiidae) в Рыбинском водохранилище // Российский журнал биологических инвазий. 2008. № 1. С. 45–50.
- Слынько Ю.В., Дгебуадзе Ю.Ю., Новицкий Р.А., Христов О.А. Инвазии чужеродных рыб в бассейнах крупнейших рек понто-каспийского бассейна: состав, векторы, инвазионные пути и темпы // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 4. С. 74–89.
- 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. Т. 2. М.: Наука, 2006. 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.
- Цыплаков Э.П. Расширение ареалов некоторых видов рыб в связи с гидростроительством на Волге и акклиматизационными работами // Вопр. ихтиологии. 1974. Т. 14. №. 3. С. 396–405.
- Шакирова Ф.М. Современное состояние чужеродных видов рыб Куйбышевского водохранилища // Сб. науч. трудов ГосНИОРХ. Вып. 337 (к 80-летию профессора Л.А. Кудерского). СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. С. 157–170.
- Шаронов И.В. Расширение ареалов некоторых видов рыб в связи с регулированием Волги // Волга-1. Проблемы изучения и рационального использования биологических ресурсов водоёмов: Материалы первой конф. по изучению водоёмов бассейна Волги. Куйбышев: Книжн. изд-во, 1971. С. 226–233.
- Шигин А.А. Трематоды фауны СССР. Род *Diplostomum*. Метацеркарии. М.: Наука, 1986. 253 с.
- Шорьгин А.А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М.: Пищепромиздат, 1952. 268 с.
- Kvach Y. A comparative analysis of helminth faunas and infection parameters of ten species of gobiid fishes (Actinopterygii: Gobiidae) from the north-western Black sea // Acta Ichthyologica et Piscatoria. 2005. 35(2). P. 103–110.

- Mierzejewska K., Kvach Y., Stacczak K., Grabowska J., Woźniak M., Dziekocska-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.
- Molnar K. Some remarks on parasitic infections of the invasive *Neogobius spp.* (Pisces) in the Hungarian reaches of the Danube River, with a description of *Goussia szekelyi* sp. n. (Apicomplexa: Eimeriidae) // J. Appl. Ichthyol. 2006. P. 1–6.
- Molnar K., Szekely Cs., Perenyi M. Dynamics of *Anguillicola crassus* (Nematoda: Dracunculoida) infection in eels of Lake Balaton, Hungary // Folia Parasitol. 1994. Vol. 41. P. 193–202.
- Moyle P.B., Light T.L. Biological invasions of freshwater: empirical rules and assembly theory // Biol. Cons. 1996. Vol. 78. P. 149–161.
- Ondračková M., Dávidová M., Peňková M., Blažek R., Gelnar M., Valová Z., Černý J., Jurajda P. Metazoan parasites of *Neogobius* fishes in the Slovak section of the River Danube // J. Appl. Ichthyol. 2005. No. 21. P. 345–349
- Ondračková M., Trichkova T., Jurajda P. Present and historical occurrence of metazoan parasites in *Neogobius kessleri* (Pisces: Gobiidae) in the Bulgarian section of the Danube River // Acta zool. bulg. 2006. 58(3). P. 401–408.
- Rolbiecki L. Parasites of the round goby, *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814), an invasive species in the Polish fauna of the Vistula Lagoon ecosystem // Oceanologia. 2006. 48(4). P. 545–561.

## THE TREMATODE FAUNA OF PONTO-CASPIAN GOBIES (PISCES, GOBIIDAE) IN THE SARATOV RESERVOIR

© 2018 Mineeva O.V.

Institute of Ecology of the Volga River Basin of the RAS, Togliatti, 445003;  
e-mail: [ksukala@mail.ru](mailto:ksukala@mail.ru)

The trematode fauna of three species of gobies – round goby, bighead goby and tubenose goby (Pisces, Gobiidae) - was studied in the middle part of the Saratov reservoir. Twelve species of flukes were recorded, two of which (metacercariae *Holostephanus cobitidis* and *Apatemon gracilis*) are specific to the gobies family of Gobiidae. Most of the registered parasites are widespread species. The larval forms of the worms prevailed in all examined samples of fish. The trematode fauna of the gobies under study is characterized by a significant similarity of the species composition.

**Key words:** trematode fauna, Gobiidae, contamination, Saratov reservoir.

УДК 574.625:547.589(28)

# ПОЯВЛЕНИЕ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВСЕЛЕНЦЕВ В МАКРОЗООБЕНТОСЕ ВОДОХРАНИЛИЩ ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ

© 2018 Перова С.Н.\*, Пряничникова Е.Г.\*\*, Жгарева Н.Н.\*\*\*

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,  
Россия, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, 152742;  
e-mail: \* [perova@ibiw.yaroslavl.ru](mailto:perova@ibiw.yaroslavl.ru), \*\* [pryanichnikova\\_e@mail.ru](mailto:pryanichnikova_e@mail.ru), \*\*\* [zgareva@ibiw.yaroslavl.ru](mailto:zgareva@ibiw.yaroslavl.ru)

Поступила в редакцию 26.03.2018

Представлены результаты исследований макрозообентоса водохранилищ Верхней Волги в 2009–2015 гг. Выявлены новые местообитания видов-вселенцев *Lithoglyphus naticoides*, *Quistadrilus multisetosus* и *Archaeobdella esmonti*. Прослежена динамика распространения и количественное обилие этих вселенцев в волжских водохранилищах. В Горьковском водохранилище, впервые для волжского бассейна, обнаружен моллюск рода *Corbicula*.

**Ключевые слова:** водохранилища, вселенцы, новые местообитания, натурализация, численность, биомасса.

## Введение

В последнее время большой интерес у исследователей вызывает расселение видов водной фауны, интенсивность которого резко возросла во второй половине XX в. В бассейне Волги этому способствовали гидростроительство, судоходство, а также преднамеренная интродукция чужеродных видов [Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1976]. Новые виды гидробионтов постоянно регистрируются в водохранилищах волжского каскада, несмотря на различные сроки их существования. Пополнение фауны происходит в основном за счёт видов понто-каспийского комплекса, обладающих значительным инвазионным потенциалом [Мордухай-Болтовской, 1960]. Немалую роль в расселении чужеродных видов играют глобальные изменения климата, начавшиеся в XX в. и продолжающиеся по сей день. Такие последствия изменений климата, как повышение температуры воды и увеличение вегетационного периода представляют угрозу для биоразнообразия пресноводных гидробионтов бореальных областей. Инвазионные виды комплексно воздействуют на экосистемы в целом, изменяя среду обитания и трофические связи

[Impact of Biological..., 2017]. Чужеродные виды часто обладают высокой способностью к адаптации, так как переносят более высокие значения температуры, минерализации, органического загрязнения, чем аборигенные виды, которые могут вытесняться видами-вселенцами, а те в свою очередь, могут быть вытеснены более поздними массовыми вселенцами [Leuven et al., 2009].

Цель работы: изучить пространственно-временную динамику чужеродных видов, выявленных в составе макрозообентоса водохранилищ Верхней Волги в 2009–2015 гг.

## Материал и методика

Материал собирали в летний и осенний период 2009–2015 гг. в составе комплексных экспедиций, проведённых ИБВВ РАН на водохранилищах волжского каскада. К водохранилищам Верхней Волги относили водоёмы по классификации, представленной в [Литвинов и др., 2001; Основные гидрологические..., 2015]. Пробы грунта отбирали модифицированным дночерпателем Экмана-Берджа (ДАК-250) с площадью захвата 1/40 м<sup>2</sup> и ДАК-100 с площадью захвата 1/100 м<sup>2</sup>, по 1–2 подъёма на каж-

дой станции. Сбор, разборку, камеральную и статистическую обработку собранного материала проводили по стандартной методике [Методика..., 1975]. Для оценки состояния сообществ макрозообентоса и роли в них видов-вселенцев использовали: численность ( $N$ ), биомассу ( $B$ ), частоту встречаемости ( $P$ ), индекс сапробности по Пантле-Букку ( $I_s$ ) [Pantle, BUCK, 1955] и индекс Гуднайта-Уитли ( $I_G$ ) [Goodnight,

Whitley, 1961]. Величины сапробности видов взяты из работы Г.Х. Щербины [2010].

### Результаты исследования

За период изучения 2009–2015 гг. в составе макрозообентоса исследованных водохранилищ Верхней Волги были выявлены не отмечавшиеся в них ранее чужеродные виды (табл. 1).

**Таблица 1.** Координаты станций и характеристика биотопов в местах нахождения видов-вселенцев.

Станция	Координаты, с. ш., в. д.	Глубина, м	Тип донных отложений	Виды- вселенцы
Угличское водохранилище, 2013, 2015 гг.				
г. Калязин, левый берег	57°16.117', 37°52.333'	2	песок, растительные остатки	1
Устье р. Нерль, правый берег	57°8.467', 37°38.883'	3	песок	1
Ниже устья р. Дубна*	57°48.017', 40°41.167'	9	песок, растительные остатки	1
Рыбинское водохранилище, 2009–2015 гг.				
Коприно	58°4.383', 38°17.933'	10–13	серый ил	2, 3
Молога	58°12.783', 38°27.567'	12–15	серый ил	2, 3
Наволоки	58°22.617', 38°23.367'	6–8	торфянистый ил, заиленный песок и ракушечник, растительные остатки	2, 3
Измайлово	58°27.733', 38°28.783'	5–6	песок, заиленный песок, серый ил	2
Средний Двор	58°30.517', 38°17.101'	15	серый ил	3
Брейтово	58°19.333', 37°56.967'	10–13	серый ил	2, 3
Мякса*	58°52.033', 38°7.633'	13	серый ил	3
Ягорба*	58°43.633', 38°16.033'	14	торфянистый ил	3
Всехсвятское*	58°22', 38°38'	14	торфянистый ил	2, 3
Милюшино*	58°17.837', 38°44.751'	16	серый ил	2, 3

Станция	Координаты, с. ш., в. д.	Глубина, м	Тип донных отложений	Виды- вселенцы
Треугольник*	58°11.450', 38°27.256'	14	серый ил	3
Первомайка*	58°24.317', 37°44.117'	12	серый ил	3
Волково*	58°6.367', 37°49.25'	19	серый ил	3
Городок*	58°25.883', 37°29.433'	10	серый ил	3
Водозабор*	58°5.767', 38°41.750'	16	заиленный ракушечник	2
Горьковское водохранилище, 2015 г.				
Костромское расширение*	57°48.017', 40°41.167'	9	песок	1
г. Волгореченск*	57°28.618', 41°12.704'	15	песок	2, 4
г. Плёс*	57°27.200', 41°33.870'	11	заиленный ракушечник	3

**Примечание.** Виды-вселенцы: 1 – *Lithoglyphus naticoides*, 2 – *Archaeobdella esmonti*, 3 – *Quistadrilus multisetosus*, 4 – *Corbicula cf. fluminea*. Звездочкой (\*) отмечены местообитания, впервые обнаруженные в 2015 г.

В августе 2013 г. в Угличском вдхр., впервые для этого водоёма, был найден моллюск *Lithoglyphus naticoides* (С. Pfeiffer, 1828). Моллюски были зарегистрированы на двух участках: у г. Калязин и в устье р. Нерль (табл. 2). Новое поселение *L. naticoides*, расположенное

ниже устья р. Дубна было обнаружено в августе 2015 г. в Угличском вдхр. на границе с Ивановским.

Кроме того, в 2015 г. моллюск *L. naticoides* в небольшом количестве был найден в Костромском расширении Горьковского вдхр. (табл. 3).

**Таблица 2.** Обилие вида-вселенца *Lithoglyphus naticoides* в составе макрозообентоса Угличского водохранилища

Год	Станция	$N$ , экз./м <sup>2</sup>	$B$ , г/м <sup>2</sup>
2013	г. Калязин, левый берег	50	0.42
2013	Устье р. Нерль, правый берег	200	7.95
2015	Ниже устья р. Дубна	520	41.10

**Таблица 3.** Обилие видов-вселенцев в составе макрозообентоса Горьковского водохранилища

Год	Станция	Вид	$N$ , экз./м <sup>2</sup>	$B$ , г/м <sup>2</sup>
2015	Костромское расширение	<i>Lithoglyphus naticoides</i>	80	7.08
2015	г. Волгореченск	<i>Corbicula cf. fluminea</i>	20	1.62
2015	г. Плёс	<i>Quistadrilus multisetosus</i>	20	0.02
2015	г. Волгореченск	<i>Archaeobdella esmonti</i>	40	0.18

Там поселения моллюска были обнаружены на песке, на глубине 9 м, тогда как в Угличском вдхр. они встречались на песчаных грунтах, как в глубоководной зоне, так и в прибрежье (табл. 1).

В 2015 г. в бассейне Верхней Волги были выявлены новые местообитания пиявки *Archaeobdella esmonti* Grimm, 1876 (табл. 1, 3), впервые зарегистрированной в Рыбинском вдхр. в 2009 г. [Perova, 2011]. Частота встречаемости и показатели обилия пиявки изменялись в широких пределах (табл. 4). Максимум численности и биомассы – 220 экз./м<sup>2</sup> и 10.65 г/м<sup>2</sup> – был зарегистрирован в июне 2009 г. в биоценозе дрейссены, на наиболее богатой макрозообентосом станции в бывшем устье р. Молога [Perova, 2011].

В 2013 г. в Рыбинском вдхр., впервые для волжского бассейна, была отмечена олигохета *Quistadrilus multisetosus* (Smith, 1900), известная из водоёмов Северной Америки [Pryanichnikova et al., 2017]. В большинстве распространённых в России определителей [Определитель..., 1977, 1994, 2016] *Quistadrilus multisetosus* не упоминается. Номенклатура, экология и диагностические особенности этой олигохеты даны в работах [Timm, 2009; Van

Naaren, Soors, 2011]. Из-за схожести морфометрических характеристик его и представителей рода *Spirosperma* существует вероятность ошибочного определения этого вида как *S. ferox* (Eisen, 1879). В связи со сложностью идентификации в ранее опубликованных списках видов макрозообентоса Верхневолжских водохранилищ [Рыбинское водохранилище..., 1972; Экологические проблемы..., 2001; Архипова, 2005, 2007; Perova, 2012] этот вид отсутствовал. При просмотре препаратов олигохет, собранных в начале 1990-х гг., нами был выявлен *Q. multisetosus*, тогда как в более ранних пробах этот вид не встречался. Исходя из этих данных, предполагаемое время его появления в Рыбинском вдхр. – конец XX в. При анализе проб макрозообентоса, собранных в 2010–2012 гг., но обработанных позднее, этот вид также был нами обнаружен, кроме того, было отмечено, что частота его встречаемости значительно увеличилась в период с 2010 по 2013 г. (табл. 4). По результатам многолетних наблюдений, количественные характеристики *Q. multisetosus* изменялись в широких пределах, при этом его наибольшее обилие было зарегистрировано в 2013 г. (табл. 4).

**Таблица 4.** Многолетние изменения частоты встречаемости и обилия видов-вселенцев Рыбинского водохранилища.

Год	P, %	N, тыс. экз./м <sup>2</sup>		B, г/м <sup>2</sup>	
		Средняя	Min-max	Средняя	Min-max
<i>Archaeobdella esmonti</i>					
2009	20	0.04±0.02	0.01–0.22	1.23±0.99	0.01–10.65
2010	0	0±0	0	0±0	0
2011	8	0.02±0.00	0.02	0.13±0	0.13
2012	25	0.02±0.00	0.02	0.04±0.02	0.01–0.07
2013	21	0.03±0.01	0.02–0.04	0.09±0.08	<0.01–0.10
2014	8	0.02±0.00	0.02	0.40	0.40±0
2015	50	0.04±0.01	0.02–0.08	0.48±0.24	0.07–2.00
<i>Quistadrilus multisetosus</i>					
2010	13	0.02±0.00	0.02	0.01±0.00	0.01
2011	25	0.03±0.02	0.02–0.06	0.03±0.02	0.02–0.06
2012	58	0.61±0.40	0.02–2.62	0.24±0.16	0.02–1.09
2013	68	1.38±0.84	0.04–8.10	0.71±0.43	0.04–3.57
2014	25	0.80±0.55	0.02–1.14	0.14±0.14	0.02–0.37
2015	56	0.44±0.27	0.02–2.40	0.19±0.09	0.02–0.72

Кроме того, в сентябре 2015 г. *Q. multisetosus* был впервые обнаружен нами в Горьковском вдхр., у г. Плёс, на глубине 11 м в биоценозе, формируемом моллюсками-вселенцами *Dreissena polymorpha* (Pallas) и *Dreissena bugensis* (Andrusov) (табл. 3). В других водохранилищах волжского каскада этот вид до сих пор не зарегистрирован.

В сентябре 2015 г. в Горьковском вдхр. у г. Волгореченск, вероятно, впервые для водоемов бассейна Волги, в биоценозе моллюсков рода *Dreissena* был обнаружен инвазионный моллюск *Corbicula* cf. *fluminea* (табл. 1, 3). Несмотря на то, что на данной станции сбор макробентоса и моллюсков, в том числе дрейссенид, регулярно проводили с 2005 г. [Pryanichnikova, 2016], до 2015 г. данный моллюск в пробах макробентоса не отмечался.

### Обсуждение результатов

Находка в бассейне Верхней Волги причерноморского моллюска *Lithoglyphus naticoides* имеет большое значение, так как вместе с этим видом часто распространяются и ассоциированные с ним паразитические трематоды *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928), *Apophallus muehlingi* (Jagerskiold, 1898), *Apophallus* (= *Rossicotrema*) *donicus* (Skrjabin et Lindtrop, 1919) [Tyutin et al., 2013]. При этом, из-за видовой специфичности партенит, у многих видов трематод их ареалы почти полностью совпадают с ареалами моллюсков-хозяев [Tyutin, Slynko, 2008].

При исследовании паразитофауны моллюсков *L. naticoides*, собранных нами в 2015 г. ниже устья р. Дубна, на глубоководном участке Углицкого вдхр., граничащего с Иваньковским, у одной из 13 взрослых особей были обнаружены партениты *Apophallus muehlingi* [Perova et al., 2018]. Ранее, в 2004–2007 гг. популяции *L. naticoides* с высоким уровнем зараженности паразитическими трематодами были найдены в Чебоксарском и Рыбинском водохранилищах, метацеркарии рода *Apophallus*, ассоциированного с *L. naticoides*, отмечены у рыб из Горьковского и Иваньковского водохранилищ [Tyutin, Slynko, 2008]. Таким образом, расширение ареалов и увеличе-

ние обилия брюхоногих моллюсков *Lithoglyphus naticoides* – промежуточных хозяев паразитических трематод, способствует возникновению новых очагов зараженности рыб и, возможно, распространению опасных паразитарных заболеваний человека и животных.

Моллюск *L. naticoides* – вид, активно расширяющий свой ареал в Европе [Bij de Vaate et al., 2002; Butkus et al., 2014]. В низовьях р. - Волги популяции *L. naticoides* появились в 1971 г., после ввода в эксплуатацию Волго-Донского судоходного канала [Пирогов, 1972]. Сообщения о постепенном расселении моллюска *L. naticoides* вверх по р. Волге и его натурализации в Саратовском и Куйбышевском водохранилищах появились после установления многолетней устойчивой тенденции потепления, характерной для регионов Европейской части России в последней четверти XX в. [Зинченко, Антонов, 2005; Tyutin et al., 2013]. По данным В.А. Яковлева с соавторами, *L. naticoides*, интенсивно продвигаясь вверх по Волге, становится в настоящее время обычным видом в большинстве её водохранилищ [Yakovlev et al., 2010]. В Куйбышевском вдхр. он заселил многие участки от уреза воды до значительных глубин, освоил почти все основные типы грунтов, что позволило авторам сделать вывод об относительно высокой степени эвритопности этого моллюска [Yakovlev et al., 2010]. Следует отметить, что, несмотря на регулярные сборы макрозообентоса, *L. naticoides* до сих пор не был выявлен в глубоководной зоне Рыбинского вдхр. [Perova, 2012]. При этом, у рыб, пойманных в водохранилище, метацеркарии трематод рода *Apophallus*, ассоциированного с *L. naticoides*, впервые были отмечены в 2004 г., а в 2006 г. в прибрежье были зарегистрированы и сами моллюски в результате ручного сбора у уреза воды [Tyutin et al., 2013]. По-видимому, условия среды на русловых участках глубоководной зоны Рыбинского вдхр., где наблюдается сильное заиление и слабая проточность (также, как и на участках Центрального плёса, покрытых мозаичными грунтами, в составе которых встречается песок, гравий, ракушечник, почва и торфянис-

тый ил (ст. Наволок, Измайлово (табл. 1)), не подходят для *L. naticoides*, и его местообитания в этом водоёме ограничены прибрежной зоной. В исследованных водохранилищах все выявленные нами местообитания моллюска были приурочены к биотопу песчаного грунта (табл. 1). Важно отметить, что если в 2013 г. находки *L. naticoides* были представлены небольшим количеством особей (табл. 2), то в 2015 г. в новом местообитании были отмечены высокие показатели обилия: 520 экз./м<sup>2</sup> и 41.1 г/м<sup>2</sup>, что свидетельствует об успешной натурализации вида в бассейне Верхней Волги.

Пиявка *Archaeobdella esmonti* – вселенец каспийского происхождения. Эта пиявка, приспособленная к жизни в илистом грунте, – обитатель солоноватоводных водоёмов, элемент автохтонной фауны Каспийского моря, встречающаяся в Азовском море, устьях Волги, Дона и Днепра, а также в лиманах около Одессы, по своему ареалу считалась палеарктическим эндемиком с ограниченным распространением [Лукин, 1976]. В конце XX в. началось продвижение пиявки на север, и *A. esmonti* была обнаружена сначала в Волгоградском, Саратовском, а затем в Чебоксарском [Баканов, 1993, 2005] и Куйбышевском водохранилищах [Зинченко и др., 2008]. Кроме того, по неопубликованным данным А.И. Баканова, в 2001 г. *A. esmonti* была найдена им в Горьковском вдхр. ниже г. Костромы [Скальская, 2010].

В 2009 г. пиявка *A. esmonti* впервые была обнаружена в Рыбинском вдхр., при этом, её частота встречаемости составляла 20%, а индивидуальные размерно-массовые характеристики особей превышали указанные для солоноватоводных водоёмов [Perova, 2011]. Несмотря на то, что сбор проб макрозообентоса на стандартных станциях водохранилища проводился регулярно, в течение вегетационного сезона 2010 г. пиявка не отмечалась. Этот факт можно объяснить тем, что по многим показателям 2010 г. характеризовался как один из аномальных за весь (более чем столетний) период наблюдений [Доклад..., 2011]. Аномально высокая температура воды, отмечавшаяся в течение двух летних месяцев, вызвала значительное ухудшение кислородного режима

[Лазарева и др., 2013; Пряничникова, 2013]. В связи с этим условия среды в глубоководной зоне Рыбинского вдхр. были неблагоприятны для макрозообентоса в целом, что проявилось в значительном снижении его видового богатства и разнообразия. Перестали встречаться виды, чувствительные к дефициту растворённого в воде кислорода, в том числе, и ранее обычные моллюски *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) и *D. bugensis* (Andrusov, 1847) [Перова, 2015]. В волжских водохранилищах эти виды моллюсков представляют собой мощный фактор формирования сообществ макрозообентоса. Как уже отмечалось, в условиях Рыбинского вдхр. пиявка *A. esmonti* часто ассоциирована с биоценозом, формируемым моллюсками рода *Dreissena*, и именно в нём зарегистрированы её наиболее высокие количественные характеристики [Perova, 2011]. В течение следующего, 2011 г., *A. esmonti* встречалась в водохранилище редко и единично, в дальнейшем её количественные показатели постепенно увеличивались, и в 2015 г. частота встречаемости составляла 50%, а наибольшая биомасса 2 г/м<sup>2</sup> (табл. 4). Аналогичная тенденция была отмечена в эти годы и для моллюсков рода *Dreissena* [Перова, 2015; Pryanichnikova, 2016].

Следует отметить, что количественные показатели пиявок *A. esmonti* в Рыбинском вдхр. были наибольшими по сравнению с отмеченными в августе – сентябре 2015 г. в нижерасположенных водохранилищах волжского каскада [Perova et al., 2017]. По-видимому, условия обитания в Рыбинском вдхр.: илистые грунты и слабая проточность, оказались наиболее благоприятными для пиявки-вселенца, что способствовало её успешной натурализации. В водохранилищах Верхней Волги, расположенных по каскаду выше Рыбинского, пиявка *A. esmonti* пока не обнаружена, что не исключает возможности её находки в них в дальнейшем.

Олигохета *Quistadrilus multisetosus* известна из многих водоёмов Северной Америки [Holmquist, 1979], в том числе из Великих Озёр [Schloesser et al., 1995; Spencer, Hudson, 2003]. Несмотря на то, что вид был впервые иден-

тифицирован нами в 2013 г. [Pryanichnikova et al., 2017], предполагаемое время его появления в Рыбинском вдхр. – конец XX в. Такой вывод был сделан нами после просмотра препаратов олигохет из проб макрозообентоса, собранных в данном водохранилище в 1990-е гг., в которых были обнаружены несколько экземпляров *Q. multisetosus*, тогда как в ранее собранном материале представители этого вида не встречались. Пути проникновения вида в Рыбинское вдхр. *Q. multisetosus* до сих пор не выяснены: предположительно, он мог проникнуть через Балтийское море. Следует отметить, что в р. Рейн, считающейся одним из основных водных путей Европы, по которым распространяются чужеродные виды, *Q. multisetosus* был впервые зарегистрирован в 1988 г. [Leuven et al., 2009]. В последние годы вид стал обычным в Бельгии, Голландии и Северной Германии [Van Haaren, Soors, 2011]. На данный момент он уже обнаружен в Чехии [Vetřiček, Sporka, 2016].

В Рыбинском вдхр. *Quistadrilus multisetosus* предпочитает заиленные русловые участки глубоководной зоны (табл. 1), где может достигать массового развития. Так, максимум его численности и биомассы (8100 экз./м<sup>2</sup> и 3.57 г/м<sup>2</sup>) был зарегистрирован в октябре 2013 г. на одной из самых богатых макрозообентосом станций, расположенной в бывшем русле р. Молога [Pegova, 2012]. Анализ многолетней динамики частоты встречаемости, численности и биомассы, их высокие значения, отмеченные в августе – сентябре 2015 г., позволяют сделать вывод о том, что *Q. multisetosus* натурализовался в Рыбинском вдхр. (табл. 4).

По результатам многолетних наблюдений, в оз. Эри *Q. multisetosus* входит в состав доми-

нирующих комплексов олигохет и наряду с *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparede и *Tubifex tubifex* (Mueller) считается индикатором эвтрофных вод [Schloesser et al., 1995]. Появление и распространение *Q. multisetosus*, рост его обилия в последние годы, так же как и другие изменения в структуре сообществ макрозообентоса, свидетельствуют об увеличении эвтрофирования Рыбинского вдхр. Рост трофического статуса водоёма подтверждают и данные по содержанию осадочных пигментов в грунтах. Так в 2011 г. по концентрации хлорофилла с дериватами в донных отложениях Рыбинское вдхр. оценивалось как высокоэвтрофное [Сигарёва и др., 2012]. На стандартных станциях, расположенных на участках накопления илов, среднегодовые концентрации пигментов в 2011–2014 гг. были выше, чем в прежние годы [Сигарёва и др., 2016].

Одновременно на этих участках наблюдался интенсивный рост обилия макрозообентоса, так в 2015 г. по сравнению с 2009 г. средние значения биомассы увеличились в ~2.5–8 раз, а численности в ~14–22 раза. При этом рост численности и биомассы произошёл за счёт полисапробных видов олигохет и личинок мотыля, среди которых доминирует *Chironomus plumosus* (Linnaeus).

Косвенным признаком роста эвтрофирования Рыбинского вдхр. могут служить и другие изменения в структуре сообществ макрозообентоса, произошедшие в 2010–2015 гг., а именно: рост индексов Гуднайта-Уитли и сапробности Пантле-Букка.

Следует отметить, что значения биотических индексов макрозообентоса на исследованных станциях изменялись в широких пределах (табл. 5). Сравнительный анализ значений

**Таблица 5.** Значения биотических индексов в местах обитания видов-вселенцев в Рыбинском водохранилище

Индекс	<i>Archaeobdella esmonti</i>		<i>Quistadrilus multisetosus</i>	
	Пределы колебаний	Средняя	Пределы колебаний	Средняя
$I_S$	2.11–3.41	2.70±0.08	2.18–3.42	3.12±0.04
$I_G, \%$	9–95	59±5	25–97	80±3

индекса сапробности по Пантле-Букку в местах обитания пиявки *Archaeobdella esmonti* и олигохеты *Quistadrilus multisetosus* показал, что оба вида могут обитать как в условиях умеренного загрязнения органическими веществами ( $\alpha$ -мезосапробная зона), так и при сильном загрязнении ( $\alpha$ -мезосапробная зона). Судя по средним значениям индекса сапробности, оба вида чаще встречаются в  $\alpha$ -мезосапробной зоне. При этом средние значения индекса сапробности, а также индекса Гуднайт-Уитли в местах обитания пиявки *Archaeobdella esmonti* были значительно ниже, чем соответствующие величины для олигохеты *Quistadrilus multisetosus* (табл. 5). По-видимому, пиявка *A. esmonti* предпочитает менее загрязнённые органическим веществом участки, чем индикатор эвтрофных вод – *Q. multisetosus*.

Места обитания *Archaeobdella esmonti* в Волгоградском вдхр. по составу макрозообентоса, также, как и в Рыбинском, характеризовались как б-мезосапробные [Баканов, 1993].

Азиатский моллюск *Corbicula fluminea* (О.Ф. Mueller, 1774) наравне с двумя видами рода *Dreissena* является одним из самых агрессивных пресноводных вселенцев во всём мире [Karatajev et al., 2005]. Этот вид родом из Юго-Восточной Азии [Жадин, 1952], в 1924 г. был обнаружен в Северной Америке [Counts, 1981]. В Европе *C. fluminea* обитает с 1980 г. Этот моллюск был отмечен во Франции и Португалии [Mouthon, 1981], Нидерландах [Vaate, Greijdanus-Klaas 1990], Великобритании и Северной Ирландии [Howlett, Baker, 1999; Elliott, Ermgassen, 2008], Сербии [Paunovic et al., 2007]. Европейское распространение вида происходило с запада на восток, и в Дунай он проник после открытия канала Рейн – Майн – Дунай. В 1995 г. молодые особи *Corbicula* spp. были найдены в украинском секторе дельты Дуная, но первоначально были идентифицированы как другой вид – *Amesoda solida* (Normand, 1844) [Сон, 2007]. В 1997 г. в румынском секторе дельты Дуная впервые были обнаружены ювенильные живые особи *Corbicula fluminea* [Scolka, Gomoiu, 2001]. В дальнейшем на территории Румынии моллюск

был выявлен вдоль р. Дунай [Vaate, Hulea, 2000; Pora, 2005].

Так как нами была обнаружена ювенильная особь, точное определение до вида по морфологическим характеристикам крайне затруднительно. Уточнение видовой принадлежности этого вселенца требует дальнейших исследований. Моллюск был обнаружен в зоне воздействия подогретых вод Костромской ГРЭС, что свойственно для данного вида, так как в районах с зимними температурами в водоёме ниже 2 °С места обитания *C. fluminea* обычно ограничиваются участками, подогреваемыми водами электростанций [Graney et al., 1980; French, Schloesser, 1996; Karatajev et al., 2005]. Это ограничивает северное распределение моллюсков рода *Corbicula*. Верхний предел температуры для *C. fluminea*, однако, значительно выше (37 °С), чем для другого моллюска-вселенца, *Dreissena polymorpha* (33 °С) [Karatajev et al., 2005]. Следует отметить необходимость мониторинга распространения *C. fluminea* в южные водохранилища. Наличие плавающей личинки позволяет обнаруживать корбикул в пробах зоопланктона. В российском секторе Каспийского моря, в устьях некоторых рек уже обнаружен близкий вид – *Corbicula fluminalis* (О.Ф. Müller, 1774) [Набоженко, Набоженко, 2016].

Усиление инвазионного процесса в водохранилищах Волги, наблюдающееся с конца XX в. и происходящее на фоне значительных колебаний обилия и видового разнообразия макрозообентоса, по-видимому, связано с потеплением климата. Устойчивый рост температуры воздуха – главного индикатора изменения климата на побережье Рыбинского вдхр. отмечается с 1976 г. [Литвинов, Законнова, 2014]. Потепление привело к усилению темпов эвтрофикации вод, что повлияло на все составляющие экосистемы водохранилища, в том числе и на сообщества донного населения. Рост трофического статуса Рыбинского вдхр. в последние десятилетия способствовал успешной натурализации пиявки *Archaeobdella esmonti* и олигохеты *Quistadrilus multisetosus*. Одним из факторов, способствующих распространению и натурализации новых вселенцев

в волжских водохранилищах, следует считать средообразующую роль моллюсков *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis*. После появления в водоёме, эти виды создают благоприятные условия для натурализации других видов, связанных с ними топическими и трофическими взаимоотношениями [Биологические инвазии..., 2004].

### Заключение

За относительно короткий промежуток времени (2009–2015 гг.) в волжских водохранилищах было выявлено нескольких чужеродных видов, относящихся к макрозообентосу. Анализ многолетней динамики их количественных показателей позволяет сделать вывод об успешной натурализации пиявки *Archaeobdella esmonti*, олигохеты *Quistadrilus multisetosus* и моллюска *Lithoglyphus naticoides* в бассейне Верхней Волги.

В Горьковском вдхр., в зоне воздействия подогретых вод Костромской ГРЭС, впервые для бассейна р. Волги, обнаружен моллюск рода *Corbicula*.

Под влиянием климатических и природных факторов, а также в результате антропогенного воздействия, в волжских водохранилищах постоянно происходят изменения, изучение которых требует комплексного мониторинга всех компонентов их экосистем. Особое внимание следует уделять мониторингу сообществ донного населения, состояние которых имеет большое значение для формирования качества воды волжских водохранилищ.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФАНО России (темы № АААА-А18-118012690106-7 и АААА-А18-118012690105-0).

### Литература

- Архипова Н.Р. Фауна малощетинковых червей (*Oligochaeta*, *Annelida*) водохранилищ Верхней и Средней Волги // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск: Дом печати, 2005. С. 82–97.
- Архипова Н.Р. Об экологии малощетинковых червей (*Oligochaeta*, *Annelida*), обитателей водных объектов Верхней и Средней Волги // Экология водных беспозвоночных. Нижний Новгород: Вектор ТиС, 2007. С. 37–75.
- Баканов А.И. О появлении пиявки *Archaeobdella esmonti* (*Arhynchobdella*, *Herpobdellidae*) в волжских водохранилищах // Зоол. журн. 1993. Т. 72, вып. 6. С. 135–137.
- Баканов А.И. Бентос Чебоксарского водохранилища: таксономический состав и обилие // Биология внутр. вод. 2005. № 1. С. 69–78.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.; СПб., КМК, 2004. 436 с.
- Доклад Росгидромета об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2010 год (Электронный ресурс) // Изменение климата. Инф. бюлл. 2011. № 23 // (<http://www.meteorf.ru/>). Проверено 20.03.2018.
- Жадин В.И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 376 с.
- Зинченко Т.Д., Антонов П.И. Биоинвазивные виды макрозообентоса в поверхностных водах бассейна Средней и Нижней Волги и возможные пути их проникновения // Чужеродные виды в Голарктике: Тез. докл. Второго междунар. симпоз. по изучению инвазийных видов. Рыбинск; Борок: ИБВВ РАН. 2005. С. 78–79.
- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Загорская Е.П., Антонов П.И. Распределение инвазионных видов в составе донных сообществ Куйбышевского водохранилища: анализ многолетних исследований // Изв. Самарского науч. центра РАН. 2008. Т. 10. № 2. С. 547–558.
- Лазарева В.И., Копылов А.И., Соколова Е.А., Пряничникова Е.Г. Велигеры дрейссенид в трофической сети планктона водохранилищ Волги // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология: Лекции и материалы докл. II Междунар. шк.-конф. Ярославль: Канцлер, 2013. С. 18–35.
- Литвинов А.С., Законнова А.В. Экологические условия в Рыбинском водохранилище при потеплении климата // Географический вестник. Физическая география и геоморфология. № 2 (29). 2014. С. 41–45.
- Литвинов А.С., Законнова А.В., Рощупко В.Ф. Гидрологический и гидрохимический режим водохранилищ Верхней Волги: Общие сведения о водохранилищах // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. С. 5–7.
- Лукин Е.И. Фауна СССР. Пиявки. 1976. Т. 1. Л.: Наука. 484 с.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоёмов. 1975. М.: Наука, 240 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 288 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Дзюбан Н.А. Изменения в составе и распределении фауны Волги в результате антропогенных воздействий // Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л.: Наука, 1976. С. 67–81.
- Набоженко М.В., Набоженко С.В. *Corbicula fluminalis* (Mueller, 1774) – новый для Российского сектора Каспийского бассейна вид двустворчатых моллюсков // Наука Юга России. 2016. Т. 12. № 1. С. 61–64.

- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. М.; СПб.: Товарищество науч. изданий КМК, 2016. Т. 2. 457 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР (планктон и бентос). Л.: Гидрометеиздат, 1977. 512 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 1: Низшие беспозвоночные. СПб.: Наука, 1994. 400 с.
- Основные гидрологические характеристики рек бассейна Верхней Волги: Научно-прикладной справочник (Электронный ресурс)/ М-во природных ресурсов и экологии Российской Федерации, Федеральная служба по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды, Федеральное гос. бюджетное учреждение «Гос. гидрологический ин-т». Под ред. В.Ю. Георгиевского. Ливны: ГГИ, 2015 // (<http://www.hydrology.ru/sites/default/files/Books/verhvolga.pdf>). Проверено 18.12.2017.
- Перова С.Н. Дрейссениды (*Bivalvia*, *Dreissenidae*) в устьевых областях малых притоков Рыбинского водохранилища // Поволжский Экологический журнал. 2015. № 1. С. 55–63.
- Пирогов В.В. О нахождении *Lithoglyphus naticoides* в дельте Волги // Зоологический журнал. 1972. Т. 51. № 6. С. 912–913.
- Пряничникова Е.Г. Многолетний анализ структуры поселений двух видов дрейссенид (*Mollusca*, *Dreissenidae*) // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология: Лекции и материалы докл. II Междунар. шк.-конф. Ярославль: Канцлер, 2013. С. 91–94.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972. 364 с.
- Сигарёва Л.Е., Пырина И.Л., Тимофеева Н.А. Межгодовая динамика хлорофилла в планктоне и донных отложениях Рыбинского водохранилища // Труды Института биологии внутренних вод РАН. 2016. № 76 (79). С. 119–130.
- Сигарёва Л.Е., Тимофеева Н.А., Законнов В.В. Трофическое состояние донной подсистемы в Волжских водохранилищах // Бассейн Волги в XXI веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ: Мат. докл. Всеросс. конф. ИБВВ РАН, Борок, Россия, 2012. Ижевск: Издатель Пермьяков С.А., 2012. С. 304–306.
- Скальская И.А. О базе данных «Freshwater Invasion» // Экология и морфология беспозвоночных континентальных вод. Махачкала: Наука ДНЦ, 2010. С. 467–473.
- Сон М.О. Моллюски-вселенцы в пресных и солоноватых водах Северного Причерноморья Одесса: Друк, 2007. 132 с.
- Щербина Г.Х. Таксономический состав и сапробиологическая значимость донных макробеспозвоночных различных пресноводных экосистем Северо-Запада России // Экология и морфология беспозвоночных континентальных вод: Сб. научн. работ, посв. 100-летию Ф.Д. Мордухай-Болтовского / ИБВВ РАН. Махачкала: Наука ДНЦ, 2010. С. 426–466.
- Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во Ярослав. гос.-техн. ун-та, 2001. 427 с.
- Bij de Vaate A., Jazdzewski K., Ketelaars H.A.M., Gollasch S., Van der Velde G. Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2002. Vol. 59. P. 1159–1174.
- Butkus R., Šidagytė E., Rakauskas V., Arbačiauskas K. Distribution and current status of non-indigenous mollusc species in Lithuanian inland waters // *Aquatic Invasions*. 2014. Vol. 9. No. 1. P. 95–103.
- Counts C.L. *Corbicula fluminea* (*Bivalvia*: *Corbiculidae*) in British Columbia // *Nautilus*. 1981. Vol. 95. P. 12–13.
- Elliott P., Ermgassen P.S. The Asian clam (*Corbicula fluminea*) in the River Thames, London, England // *Aquatic Invasions*. 2008. T. 3. No. 1. C. 54–60.
- French J.R.P., Schloesser D.W. Distribution and winter survival health of Asian clams, *Corbicula fluminea*, in the St Clair River, Michigan. // *J. Freshwat. Ecol.* 1996. Vol. 11. P. 183–192.
- Goodnight C.I. Whitley L.S. Oligochaetes as indicators of pollution // *Proc. 15th Ind. Waste Conf.*, Purdue Univ. Ext. Ser. 1961. Vol. 106. P. 139–142.
- Graney R.L., Cherry D.S., Rodgers J.H., Cairns J. The influence of thermal discharges and substrate composition on the population-structure and distribution of the Asiatic clam, *Corbicula fluminea* in the New River, Virginia // *Nautilus*. 1980. Vol. 94. P. 130–135.
- Holmquist C. Revision of the genus *Pelosclex* (*Oligochaeta*, *Tubificidae*): 2. Scrutiny of the species // *Zool. Scripta*. 1979. T. 8. No. 1–4. P. 37–60.
- Howlett D., Baker R. *Corbicula fluminea* (Muller): new to UK // *Journal of Conchology*. 1999. T. 36. No. 6. C. 83–84.
- Impact of Biological Invasions on Ecosystem Services / Editors Montserrat Vila, Philip E. Hulme // *Invading Nature – Springer Series in Invasion Ecology*, Vol. 12. Switzerland: Springer International Publishing, 2017. 354 p.
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K. Contrasting distribution and impacts of two freshwater exotic suspension feeders, *Dreissena polymorpha* and *Corbicula fluminea* // *The Comparative Roles of Suspension-feeders in Ecosystems*. Dordrecht: Springer, 2005. C. 239–262.
- Leuven R.S.E.W., Van der Velde G., Baijens I., Snijders J., Van der Zwart Ch., Lenders H.J.R., Bij de Vaate A. The river Rhine: a global highway for dispersal of aquatic invasive species // *Biol. Invasions*. 2009. No. 11. P. 1989–2008.
- Mouthon J. Sur la presence en France et au Portugal de *Corbicula* (*Bivalvia*, *Corbiculidae*) originaire d'Asie // *Basteria*. 1981. Vol. 45. P. 109–116.
- Pantle R., Buck H. Die biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse // *Gas- und Wasserfach*. 1955. Bd. 96. H. 18. P. 604.

- Paunovic M., Csányi B., Knežević S., Simić V., Nenadić D., Jakovčević-Todorović D., ... & Cakić P. Distribution of Asian clams *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) and *C. fluminalis* (Müller, 1774) in Serbia // Aquatic Invasions. 2007. T. 2. No. 2. №. 99–106.
- Perova S.N. Structural characteristics of the Caspian invader leech *Archaeobdella esmonti* Grimm in the Rybinsk Reservoir // Rus. J. Biol. Invasions. 2011. Vol. 2. No. 2–3. P. 223–226.
- Perova S.N. Taxonomic composition and abundance of macrozoobenthos in the Rybinsk Reservoir at the beginning of the 21st century // Inland Water Biology. 2012. Vol. 5. No. 2. P. 199–207.
- Perova S.N., Pryanichnikova E.G., Zhgareva N.N. Invasive species in the macrozoobenthos of the Volga reservoirs / / Invasive of alien species in Holarctic: book of abstracts. Yaroslavl: Publischer “Filigran”, 2017. P. 88.
- Perova S.N., Pryanichnikova E.G., Tyutin A.V. Expansion of the Range of the Black Sea Snail *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) (Mollusca: Gastropoda: Lithoglyphidae) and Associated Trematode Species in the Upper Volga Basin // Inland Water Biology. 2018. Vol. 11. No. 2. P. 242–243.
- Popa O.P. Contributions to the knowledge of the mollusks from the Romanian Sector of the Danube between Calafat and Olteniba // Travaux du Museum National d’Histoire Naturelle Grigore Antipa. 2005. Vol. 48. P. 7–19.
- Pryanichnikova E.G. Dreissenid species (Mollusca, Dreissenidae) in the Upper Volga reservoirs // Biology Bulletin. 2016. Vol. 43. No. 10. C. 1322–1326.
- Pryanichnikova E.G., Perova S.N., Semernoy V.P. First Finding of *Quistadrilus multisetosus* (Smith, 1900) (Oligochaeta: Tubificidae) in the Rybinsk Reservoir // Inland Water Biology. 2017. Vol. 10. No. 3. P. 328–330.
- Schloesser D.W., Reynoldson T.B., Manny B.A. Oligochaete Fauna of Western Lake Erie 1961 and 1982: Signs of Sediment Quality Recovery // J. Great Lakes Res. 1995. Vol. 21. No. 3. P. 294–306.
- Skolka M., Gomoiu M.T. Alien invertebrates species in Romanian waters // Ovidius University, Annals of Natural Sciences, Biology. Ecology Series. 2001. Vol. 5. P. 51–55.
- Spencer D.R., Hudson P.L. The Oligochaeta (Annelida, Clitellata) of the St. Lawrence Great Lakesregion: an update // J. Great Lakes Res. 2003. Vol. 29. No. 1. P. 89–104.
- Timm T. A guide to the freshwater Oligochaeta and Polychaeta of Northern and Central Europe // Lauterbornia. 2009. Vol. 66. 235 p.
- Tyutin A.V., Slynko Yu.V. The first finding of the Black Sea snail *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda) and its associated species-specific trematoda in the Upper Volga Basin // Russian Journal of Biological Invasions. 2008. Vol. 1. No. 1. P. 51–57.
- Tyutin A.V., Verbitsky V.B., Verbitskaya T.I., Medyantseva E.N. Parasites of alien aquatic animals in the Upper Volga basin // Russian Journal of Biological Invasions. 2013. Vol. 4. No. 1. P. 54–59.
- Vaate A.D., Greijdenus-Klaas M. The asiatic clam, *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) (Pelecypoda, Corbiculidae), a new immigrant in the Netherlands // Bulletin Zoologisch Museum. 1990. Vol. 12. No. 12. P. 173–178.
- Vaate B.D., Hulea A.O. Range extension of the Asiatic clam *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in the River Danube: first record from Romania // Lauterbornia. 2000. Vol. 38. P. 23–26.
- Van Haaren T., Soors J. Aquatic Oligochaeta of the Netherlands and Belgium. Zeist: KNNV Publ., 2011. 302 p.
- Vetříček S., Sporka F. First record of *Quistadrilus multisetosus* (Tubificidae, Oligochaeta) (Smith, 1900) from the Czech Republic // Lauterbornia. 2016. Vol. 81. P. 21–26.
- Yakovlev V.A., Akhmetzyanova, N.S., Yakovleva, A.V. Distributional patterns and size-weight parameters of *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda: Hydrobiidae) in the upper reach of the Kuibyshev Reservoir // Russian Journal of Biological Invasions. 2010. Vol. 1. No. 4. P. 313–322.

# APPEARANCE AND DISTRIBUTION OF NEW ALIEN SPECIES IN MACROZOOBENTHOS IN THE UPPER VOLGA RESERVOIRS

© 2018 Perova S.N.\*, Pryanichnikova E.G.\*\*, Zhgareva N.N.\*\*\*

Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,  
Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, 152742;

e-mail: \* [perova@ibiw.yaroslavl.ru](mailto:perova@ibiw.yaroslavl.ru), \*\* [pryanichnikova\\_e@mail.ru](mailto:pryanichnikova_e@mail.ru), \*\*\* [zhgareva@ibiw.yaroslavl.ru](mailto:zhgareva@ibiw.yaroslavl.ru)

The results of the studies of macrozoobenthos in the Upper Volga reservoirs in 2009–2015 are presented. New habitats of alien species *Lithoglyphus naticoides*, *Quistadrilus multisetosus*, and *Archaeobdella esmonti* have been found. The dynamics of distribution and quantitative abundance of these invaders in the Volga reservoirs has been monitored. The mollusk of the genus *Corbicula* has been detected in the Gorky Reservoir for the first time.

**Key words:** reservoirs, alien species, new habitats, naturalization, abundance, biomass.

УДК 594.3:591.3(262.5)

# ЭМБРИОНАЛЬНОЕ И ЛИЧИНОЧНОЕ ИНТРАКАПСУЛЯРНОЕ РАЗВИТИЕ РАПАНЫ *RAPANA VENOSA* (VALENCIENNES, 1846) (GASTROPODA, MURICIDAE)

© 2018 Пиркова А.В.\*, Ладыгина Л.В.\*\*

Институт морских биологических исследований РАН им. А.О. Ковалевского, Севастополь 299011;  
e-mail: \*[apirkova@ukr.net](mailto:apirkova@ukr.net); \*\*[lvladygina@yandex.ru](mailto:lvladygina@yandex.ru)

Поступила в редакцию 11.04.2018

В экспериментальных условиях изучали продолжительность эмбрионального и личиночного интракапсулярного развития рапаны *Rapana venosa*, вселенца в Чёрное море, при температуре воды 23 °С и солёности 18‰. Представлено посуточное развитие эмбрионов и личинок в овотеках. Выход личинок из овотек был отмечен на 19–20-е сутки с момента отложения самками кладок. Описана морфология стенок овотеки и «окошка» и представлены их микрофотографии. Выявленные элементы репродуктивной стратегии рапаны *R. venosa* объясняют высокую адаптивную способность и широкое распространение вида.

**Ключевые слова:** рапана *Rapana venosa*, овотеки, эмбрионы, личинки, Чёрное море.

## Введение

Хищный брюхоногий моллюск *Rapana venosa* – вселенец в Чёрное море. Впервые был обнаружен в Новороссийской бухте в 1947 г. [Драпкин, 1953]. В течение двух десятилетий он распространился по всему Чёрному морю, что явилось одной из причин уменьшения запасов коммерческих двустворчатых моллюсков – мидий и устриц и изменения донных биоценозов [Чухчин, 1961б; 1984]. Интенсивное распространение рапаны может быть объяснено нестабильностью экосистемы Чёрного моря с низким уровнем конкурентных взаимодействий видов [Zolotarev, 1996].

Устойчивый к изменениям солёности, температуры воды и концентрации кислорода [Mann, Harding, 2003] моллюск колонизировал многие моря: Адриатическое [Ghisotti, 1974], Эгейское [Koutsoubas, Voultziadou-Koukoura, 1991], Мраморное [Zibrowius, 1991], а также Атлантическое побережье США (Чесапикский залив) [Harding, Mann, 1999]. Единичные экземпляры взрослых моллюсков были обнаружены у северного атлантического побережья Франции [Gouletquer, 2000] и у берегов Ар-

гентины, в эстуариях и лагунах, местах промышленного выращивания двустворчатых моллюсков [Pastorino et al., 2000]. Источником биологической инвазии вида могли быть балластные воды с личинками рапаны [Zolotarev, 1996; Mann, Harding, 2000; ICES, 2004]. Возможен перенос в новые регионы молоди рапаны со спатом устриц или с другими промысловыми моллюсками [ICES, 2004]. Наиболее вероятный вектор инвазии – случайный перенос кладок рапаны, прикрепленных к днищам кораблей [Zolotarev, 1996].

Потенциальное воздействие рапаны на коммерчески ценные запасы моллюсков и на изменение биоразнообразия бентосных сообществ вызывает серьёзную озабоченность [Mann, Harding, 2000]. Поэтому Международное научное общество относит рапану *R. venosa* к опасным чужеродным видам, изучению биологии которых следует уделять первоочередное внимание [ICES, 2004; Savini, Occhipinti-Ambrogi, 2006].

Рапана – раздельнополый моллюск, достигает половозрелости в возрасте двух лет, средние размеры 58 мм; соотношение полов рав-

ное во всех возрастных группах [Чухчин, 1984]. В пробах, отобранных на волнорезах и песчаном дне северной Адриатики, соотношение полов также примерно равное [Savini et al., 2004]. По данным других авторов, в юго-восточной части Чёрного моря [Saglam et al., 2009, 2015] и у берегов Крыма [Бондарев, 2016] преобладают самцы; соотношение полов соответственно 1:1.60 и 1:1.85, что может быть связано с размерно-возрастной структурой выборки. Преобладание самцов во многих популяциях рапаны объясняется и тем, что самки несут большие энергетические затраты по воспроизводству потомства, чем самцы [Бондарев, 2016].

*R. venosa* размножается в мае – августе при температуре воды 19–25 °С, но оплодотворение происходит перед нерестом в течение зимы и весны [Чухчин, 1984; Chung et al., 1993]. Начало периода размножения определяется суммарным значением температуры воды [Cesari, Mizzan, 1993], а окончание связано с изменением сезонных циклов светового дня [Harding et al., 2008]. Пик нереста отмечен в июле [Bi Jinhong et al., 2016]. Самка откладывает оплодотворённые яйца в овоотеки, заполненные белком, которым питаются развивающиеся личинки [Чухчин, 1961a; 1984; Cesari, Mizzan, 1993; Harding et al., 2008]. Овоотеки продуцируются раковинной железой, расположенной внизу от семяприёмника. За сезон одна самка может отложить кладки 3–4 раза с интервалом 1–3 дня без промежуточного спаривания [Чухчин, 1984]. В каждой кладке около 100 овоотек, а в каждой овоотеке – от 984 до 1221 яйца. Следовательно, индивидуальная плодовитость самок рапаны может составлять от 320 тыс. до 450 тыс. яиц [Чухчин, 1984; Chung et al., 1993].

Описаны четыре стадии личиночного развития в овоотеках [Чухчин, 1970; Joly, 2002; Saglam, Duzgunes, 2007]. Экспериментально показано, что продолжительность развития рапаны до выхода личинок в планктон зависит от температуры и солёности воды [Van Shaojun et al., 2014].

Цель работы: изучение продолжительности эмбрионального личиночного интракапсулярного развития и микроструктуры стенок овоотеки рапаны; описание морфологии личинок

и выявление элементов репродуктивной стратегии рапаны *R. venosa*, объясняющих высокую адаптивную способность вида.

### Материал и методы

Материалом для работы послужили 40 половозрелых особей рапаны *R. venosa* с высотой раковины от 31.7 до 79.0 мм, отобранных 21 июня 2013 г. в бухте Ласпи (южный берег Крыма: 44°24'56"N; 33°42'19"E) на глубине 5 м при температуре воды 19 °С. Дальнейшее их содержание проходило в ёмкости, разделённой на ячейки перфорированными перегородками, в морской воде (солёность 18‰) с постоянной аэрацией при температуре 23 °С и естественном освещении. Регуляцию температуры в помещении осуществляли кондиционированием воздуха. Обмен воды и подачу корма проводили ежедневно. В качестве корма использовали живых мидий, выращенных на мидийной ферме.

Контроль эмбрионального развития начали сразу после отложения кладки первой самкой и продолжали в течение дня с интервалом 30–45 мин, а личиночного развития – ежедневно, вскрывая по 2 овоотеки, с помощью микроскопов МБС-9 и МИКМЕД-6 и фотокамеры Sony Lens/Optical 3x (7.2 mega pixels). Фотографии стадий эмбрионального и личиночного развития были обработаны в Adobe Photoshop (версия 4), используя контраст, оптимизацию цвета и фильтр. Обозначения на рис. 1 и рис. 3 указаны согласно терминологии [Чухчин, 1970].

Яйца и эмбрионы, отобранные пипеткой из овоотек, промывали профильтрованной морской водой и фиксировали в этанол-уксусном фиксаторе. Смену фиксатора проводили дважды: через 1 ч и 1 сутки (сут). Препараты окрашивали 2%-м ацетоорсеином при температуре 37 °С в течение 3 ч. Готовили временные давленные цитологические препараты с каплей молочной кислоты (C<sub>3</sub>H<sub>6</sub>O<sub>3</sub>). Количество blastomeres определяли по количеству окрашенных ядер.

Высоту и ширину раковин самок рапаны измеряли при помощи штангенциркуля с точностью до 0.1 мм согласно схеме [Голиков, Старобогатов, 1972]; определение общей мас-

сы проводили перед началом эксперимента на ВЛК-500 М (до 0.01 г). Размеры яйцеклеток, эмбрионов и личинок измеряли при помощи окуляр-микрометра и микроскопа МИКМЕД-6 (по 20 измерений). Овотеки с оплодотворёнными яйцеклетками отделяли скальпелем по одной из кладки; при помощи окуляр-микрометра и микроскопа МБС-9 определяли их длину; массу овотек (вместе с подложкой) определяли взвешиванием на весах WAGA TORSYJNA-WT (до 0.1 мг) (по 10 овотек из каждой кладки).

Фрагменты стенок овотеки промывали дистиллированной водой и после высушивания готовили препараты для изучения на электронном сканирующем микроскопе JEM-1230.

Для математической обработки данных использовали программы «Excel» и «Диаграмма» (Windows – 2003).

## Результаты

26 июня самка рапаны с высотой раковины 38.8 мм отложила первую кладку.

Интенсивный нерест продолжался в течение июля с пиком в середине месяца. Последняя кладка была отложена 26 августа самкой с высотой раковины 38.6 мм (табл. 1).

За период исследования отнерестились 15 самок. Высота их раковин колебалась от 31.7 до 79.0 мм; ширина раковины – от 26.5 до 68.8 мм; общая сырая масса – от 5.74 до 79.61 г.

Диаметр яиц, отложенных самками разных размеров, составил от  $198.0 \pm 4.9$  мкм до  $231.0 \pm 6.9$  мкм (см. табл. 1, рис. 1А). Установлено, что средние размеры яиц не зависели от высоты раковины или общей массы самок рапаны.

Через 30 мин после нереста, были отмечены яйцеклетки с одним направительным тельцем (рис. 1В).

**Таблица 1.** Линейно-весовые характеристики половозрелых самок и овотек рапаны *Rapana venosa*

Дата отложения кладок	Линейно-весовые характеристики						Средний диаметр яиц, мкм
	самки			овотеки			
	Высота раковины, $H$ , мм	Ширина раковины, $C$ , мм	Общая сырая масса, $W$ , г	Средняя длина овотеки, $l$ , мм	Средняя масса овотеки, $w$ , мг	Количество яиц в овотеке, $n$	
26.06	38.8	34.8	12.07	$9.3 \pm 0.2$	$22.8 \pm 1.3$	$298 \pm 34$	$229.0 \pm 5.2$
01.07	36.8	30.9	8.42	$7.5 \pm 0.4$	$13.4 \pm 0.7$	$248 \pm 24$	$204.0 \pm 4.1$
01.07	64.1	54.4	51.39	$11.2 \pm 1.4$	$35.8 \pm 2.2$	$371 \pm 41$	$231.0 \pm 6.9$
05.07	31.7	26.5	5.74	$11.3 \pm 0.2$	$36.2 \pm 0.3$	$331 \pm 26$	$212.0 \pm 5.3$
08.07	55.0	47.9	38.53	$11.4 \pm 0.1$	$38.8 \pm 1.2$	$386 \pm 44$	$208.2 \pm 3.5$
08.07	56.2	48.9	30.76	$14.3 \pm 0.1$	$37.7 \pm 3.6$	$310 \pm 15$	$220.5 \pm 3.8$
11.07	47.9	41.9	22.80	$8.4 \pm 0.2$	$20.3 \pm 1.0$	$274 \pm 47$	$199.0 \pm 2.9$
11.07	67.0	57.8	70.74	$15.7 \pm 0.6$	$57.8 \pm 2.3$	$667 \pm 73$	$224.4 \pm 4.6$
11.07	71.6	58.7	51.29	$16.0 \pm 0.1$	$52.8 \pm 3.1$	$638 \pm 30$	$227.6 \pm 5.2$
11.07	79.0	68.8	79.61	$16.6 \pm 0.3$	$48.8 \pm 2.1$	$697 \pm 43$	$221.1 \pm 4.9$
12.07	52.2	46.8	29.95	$14.0 \pm 0.2$	$36.4 \pm 0.8$	$427 \pm 15$	$213.0 \pm 3.1$
12.07	38.4	35.2	11.65	$9.8 \pm 0.5$	$22.0 \pm 0.5$	$350 \pm 33$	$212.0 \pm 4.1$
15.07	62.4	55.4	60.52	$15.3 \pm 0.5$	$55.2 \pm 2.1$	$601 \pm 53$	$221.9 \pm 5.3$
26.07	47.2	40.0	19.27	$11.0 \pm 0.1$	$21.3 \pm 0.6$	$311 \pm 25$	$214.0 \pm 3.9$
26.08	38.6	33.8	11.52	$8.8 \pm 0.6$	$15.5 \pm 0.9$	$229 \pm 16$	$198.0 \pm 4.9$

**Примечание:** ( $x \pm i$ ) – среднее значение,  $\pm$  доверительный интервал.

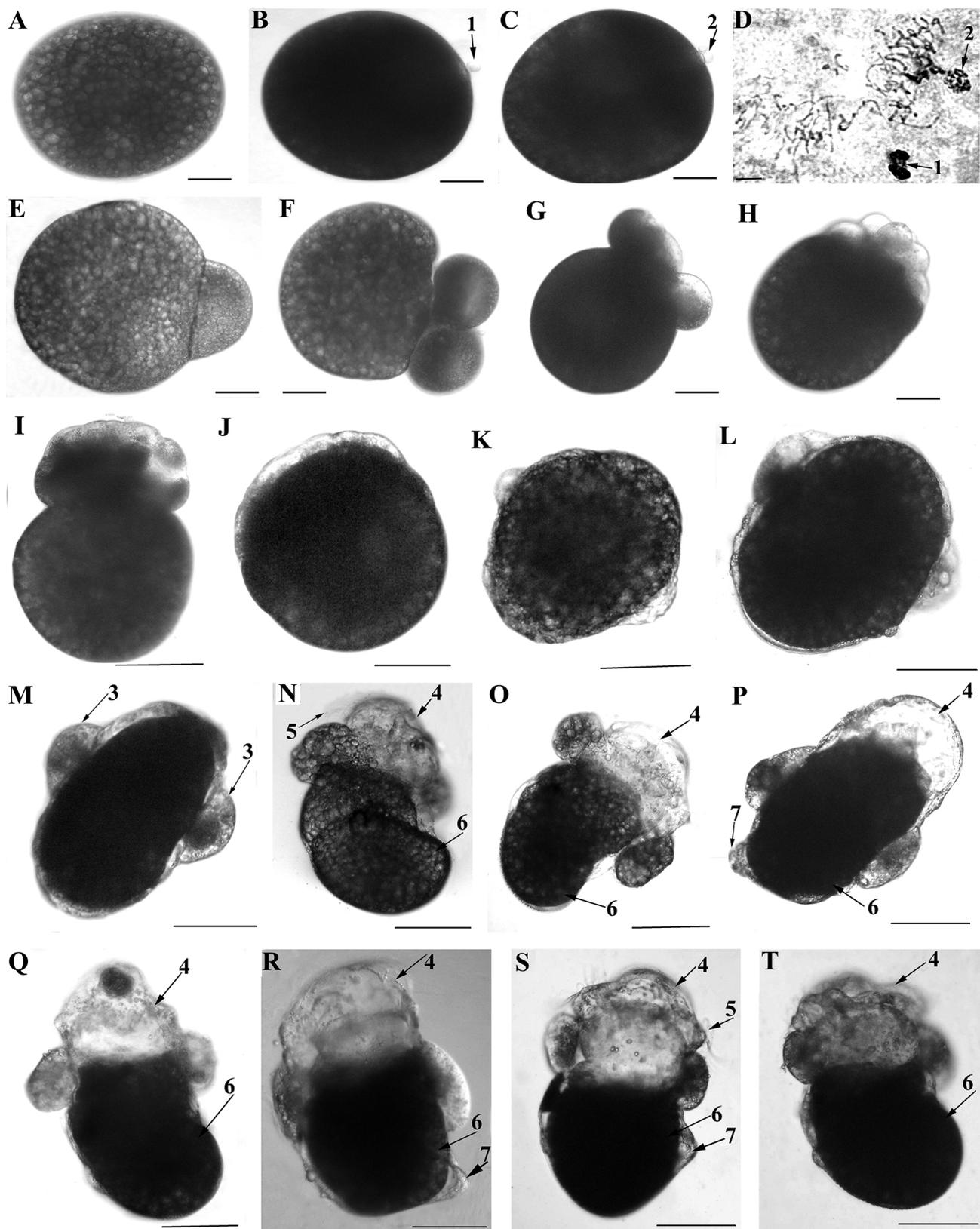


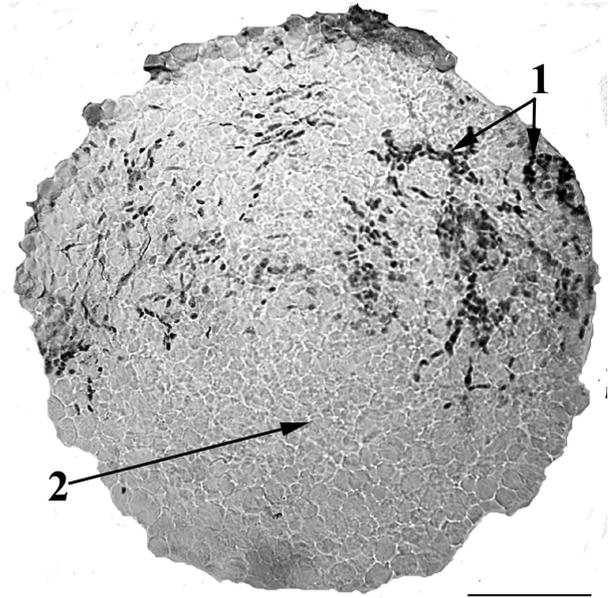
Рис. 1.

На 60-й мин произошло выделение второго направительного тельца рядом с первым (рис. 1С), а не над ним, как показано у двустворчатых моллюсков [Пиркова, 2000]. Следовательно, ось веретена второго мейотического деления в оплодотворённой яйцеклетке рапаны не совпадает с осью первого. Деление первого направительного тельца неполное: образуется так называемый «кариологический мостик» (рис. 1D).

Затем от макромера, выпячиванием части цитоплазмы, отделился второй микромер. Через 4 ч 30 мин были отмечены эмбрионы с двумя blastomерами (рис. 1Е). Через 7 ч 15 мин произошло второе митотическое деление и образование четырёх blastомеров. Ранее было показано, что при первом и втором дроблении наблюдается временное образование полярных лопастей, которые затем исчезают. Дробление яиц у рапаны, как и у всех моллюсков, спиральное, неравномерное: на стадии четырёх blastомеров один blastомер намного крупнее остальных [Чухчин, 1970].

В дальнейшем делились только микромеры, образуя так называемую «корону» blastомеров. Через 10 ч количество blastомеров увеличилось до 6 (рис. 1Н). Через сутки наблюдали эмбрионы с 28 blastомерами, на вторые и третьи сутки – соответственно blastулу (42 blastомера) (рис. 1J) и гастралу (54 blastомера). На пятые сутки развития наблюдали стадию трохофоры размерами около 260.9 мкм (266 blastомеров) с ресничками на переднем крае и ресничным поясом по экваториальной линии (рис. 1К).

Увеличение количества blastомеров в эмбрионах рапаны *R. venosa* возрастом от 4.5 ч (0.19 сут) до 5 сут представлено уравнением степенной функции:



**Рис. 2. Трохофора, возраст 6 сут.**

Обозначения: 1 – окрашенные ядра делящихся клеток; 2 – желток. Масштаб: 200 мкм.

$$n = 18.626 \cdot T^{1.2843}; R^2 = 0.9483,$$

где  $n$  – количество blastомеров;  $T$  – возраст, сут;  $R^2$  – коэффициент детерминации.

На цитологических препаратах делящиеся клетки видны только в верхней части трохофоры (окрашенные ядра), внизу – так называемый «желточный мешок», питательные вещества которого используются личинками в процессе развития (рис. 2).

На этой стадии происходит закладка первичного кишечника; нижней стенкой кишечника остаётся желточная масса [Чухчин, 1970].

В возрасте 9 сут у личинок формируется велум с ресничками, зачаток раковины и ноги (рис. 1P–Q) и личинка переходит в стадию парусника до скручивания [Догель, 1981] или

**Рис. 1.** Эмбриональное развитие рапаны *Rapana venosa*: А – оплодотворённая яйцеклетка; В – выделение 1-го направительного тельца; С – выделение 2-го направительного тельца; Д – деление первого направительного тельца; Е – два blastомера; F – три blastомера; G – четыре blastомера; H – шесть blastомеров; I – эмбрион, 1 сут; J – blastула (возраст 2 сут); K – трохофора (5 сут); L – трохофора (6 сут); M–T – парусник до скручивания; M–O – возраст 7 сут; M – вид с дорзальной стороны; N – вид сбоку; O – вид с вентральной стороны, P – 9 сут; Q – вид с вентральной стороны (10 сут); R – вид с дорзальной стороны (10 сут); S – вид с дорзальной стороны (11 сут); T – вид с вентральной стороны (11 сут).

**Обозначения:** 1 – первое направительное тельце; 2 – второе направительное тельце; 3 – боковые желточные выросты; 4 – зачаток велума; 5 – реснички велума; 6 – зачаток раковины; 7 – зачаток ноги. Масштаб: А–С и Е–Н – 48 мкм; D – 10 мкм; I–T – 100 мкм.

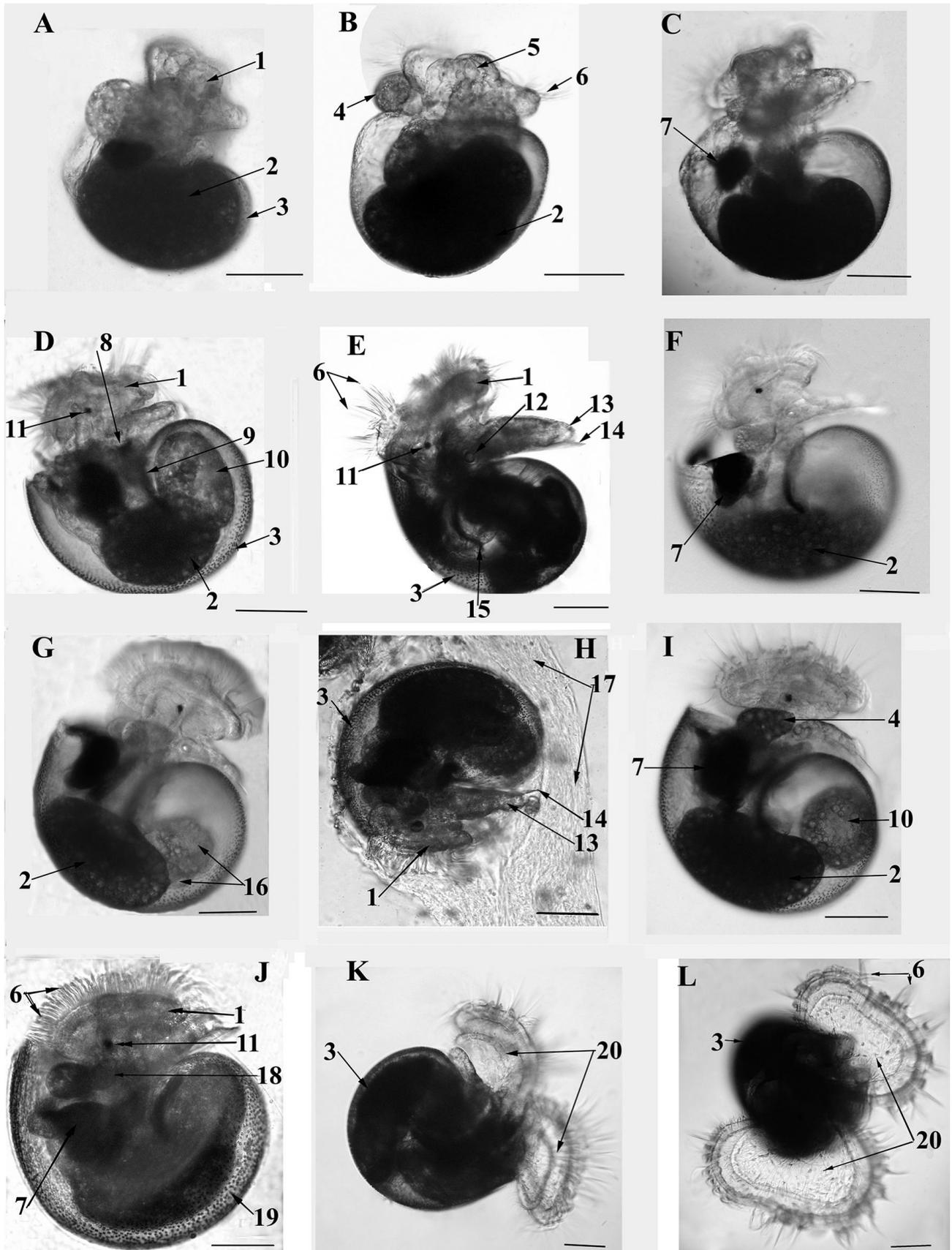


Рис. 3.

в так называемую стадию предвелигера [Saglam, Duzgunes, 2007]. На этой стадии личинки активно передвигались в овотках при помощи ресничек. Продолжительность стадии до 6 сут (рис. 1М–Т). Следовательно, в течение 11 сут питание развивающихся эмбрионов и личинок лецитотрофное, то есть осуществляется за счёт питательных веществ яйцеклетки, накопленных в период вителлогенеза.

Затем раковина предвелигера начинает округляться (рис. 3А) и на 12-е сут развития раковина велигера становится округлой в один оборот размерами до 250 мкм – это промежуточная стадия интракапсулярного велигера, описана ранее (рис. 3В) [Saglam, Duzgunes, 2007]. У личинки сформирован велум, по бокам велума видны боковые желточные выросты, сквозь раковину просматривается желточный мешок. На 14-е сут у велигера размером около 344 мкм раковина в 1.1 оборота, двухлопастный велум с ресничками и двумя глазками диаметром 12 мкм; сформирована нога и оперкулум; желточный мешок тесно примыкает к пищеварительной железе (рис. 3Д)

У велигера возрастом 15 сут сквозь раковину просматриваются пищеварительная железа, желточный мешок, ротовое отверстие, кишка и анальная почка; у основания ноги – отолит (рис. 3Е–F). На 16-е сут развития высота раковины велигера около 368.0 мкм; на раковине появляется рисунок в виде коричневых точек; форма глазка овальная, парус и реснички хорошо развиты (рис. 3G–I). Развивающиеся велигеры питаются интракапсулярным белком, направляя его ресничками паруса в ротовое отверстие (рис. 3Н). У велигеров возрастом 17 сут в нижней части раковины ещё наблюдается желточ-

ный мешок и боковые желточные выросты по бокам паруса (рис. 3I). Сердце у личинок велигера двухкамерное (рис. 3J). На 19-е сут перед выходом велигеров из овотек высота раковины личинок составила около 425.0 мкм; ширина – 325.0 мкм, раковина велигеров в 1.25 оборота (рис. 3K). У основания велума хорошо различимы два глазка диаметром 16 мкм.

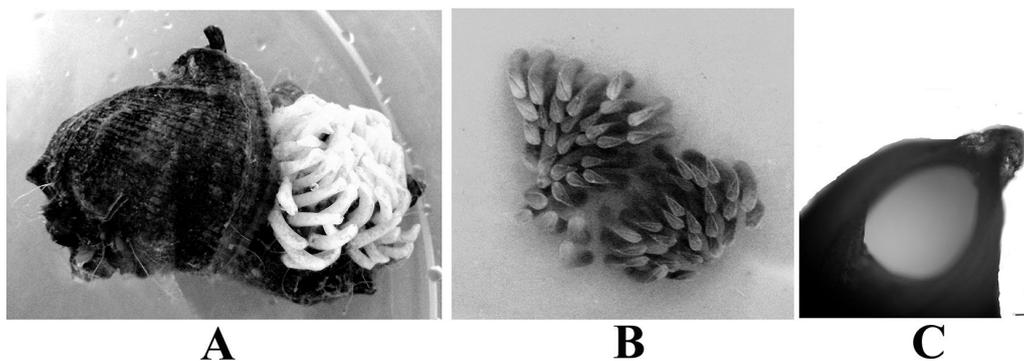
По мере развития личинок цвет кладки изменялся от светло-жёлтого (рис. 4А) до тёмно-серого (рис. 4В). Личинки рапаны в течение 2 сут выходили через овальные «окошки» размерами 600x700 мкм, расположенные в верхних концах овотек (рис. 4С).

У раннего велигера, вышедшего из овотки, высота раковины около 430 мкм. Поверхность раковины покрыта бугорками коричневого цвета. Велум двулопастный не окрашенный, с двумя рядами ресничек: коротких и длинных. Правая лопасть длиннее (410 мкм), чем левая (367 мкм) (рис. 3L). Движение ресничек велума направлено в одну сторону, и велигеры, плаывая в толще воды, образуют так называемые «воронки», поднимаясь к поверхности воды, и удерживаются поверхностным натяжением. Возможно, что поверхностные течения в море способствуют их расселению.

Таким образом, в экспериментальных условиях при температуре 23 °С и солёности 18‰ продолжительность эмбрионального и личиночного развития в овотках составила 19–20 суток.

Электронно-микроскопические исследования морфологии стенок овотки показали наличие пор, неравномерно распределённых в

**Рис. 3.** Интракапсулярное развитие личинок рапаны *R. venosa*: А–L – личинки разного возраста на стадии велигера; А – 11.5 сут; В – 12 сут (раковина 1 оборот); С – 13 сут; D – 14 сут (раковина 1.1 оборота); Е–F – 15 сут; G – 16 сут; Н – 16 сут, велигер, питающийся интракапсулярным белком; I–J – 17 сут; K – 19 сут (раковина 1.25 оборота), велигер перед выходом из овотки; L – 20 сут, ранний велигер, вышедший из овотки. Обозначения: 1 – велум; 2 – желточный мешок; 3 – раковина; 4 – боковые желточные выросты; 5 – головная лопасть велума; 6 – реснички велума; 7 – анальная почка; 8 – ротовое отверстие; 9 – пищевод; 10 – пищеварительная железа; 11 – глазок; 12 – отолит; 13 – нога; 14 – оперкулум; 15 – кишка, переходящая в желудок; 16 – доли пищеварительной железы; 17 – интракапсулярный белок; 18 – личиночное сердце; 19 – пигментация раковины; 20 – лопасти велума. Масштаб: А–L – 100 мкм.

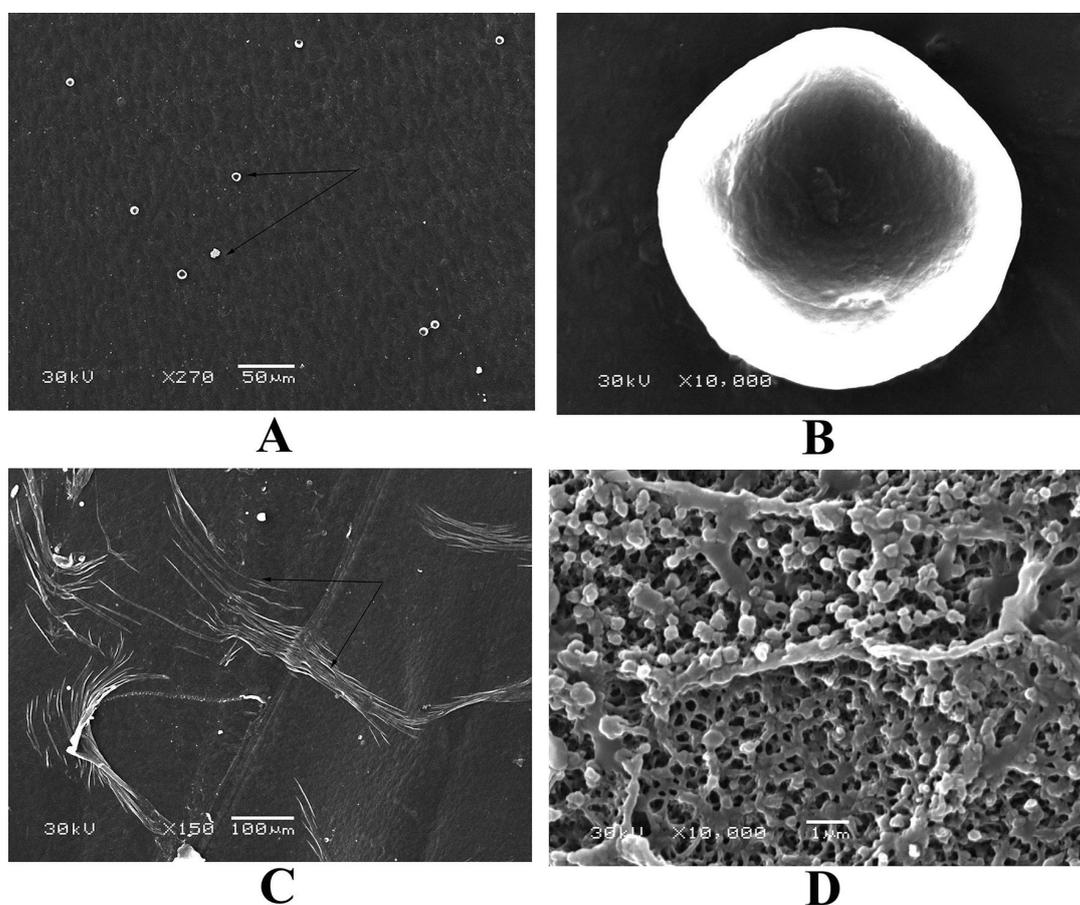


**Рис. 4.** А – Нерест самки рапаны *Rapanana venosa*; В – кладка рапаны перед выходом личинок; С – «окошко» в верхнем конце оводтеки. Масштаб: 100 мкм.

её стенках (рис. 5А). Поры диаметром 6 мкм имеют крышечку размерами около 4 мкм (рис. 5В). Зазор между краями поры и крышечкой составляет около 1 мкм.

Тяжи разного размера, поперечно прикрепленные к внутренним стенкам оводтеки по всей

её длине, вероятно, служат каркасом, препятствующим расширению оводтеки (рис. 5С). «Окошки» оводтек имеют перфорированную структуру и состоят из волокон, перекрывающихся, соединенных или разветвленных, образующих множество сквозных пор размера-



**Рис. 5.** Морфология стенок оводтеки: А – поры в стенке оводтеки (обозначены стрелками); В – пора с крышечкой; С – белковые тяжи, соединяющие внутренние стенки оводтеки (обозначены стрелками); D – перфорированная структура «окошка».

ми до 0.5 мкм, через которые происходит контакт с внешней средой (рис. 5D).

### Обсуждение результатов

За период исследования из 40 экз. рапаны отнерестились 15 самок. 25 экз. оказались самцами, что было подтверждено анатомически. Соотношение самок и самцов в выборке составило 1 самок : 1.7 самцов. Известно, что в популяциях рапаны юго-восточной части Чёрного моря [Saglam et al., 2009, 2015] и у берегов Крыма [Бондарев, 2016] также преобладали самцы. Данные, полученные в результате эксперимента, не могут точно отобразить половую структуру популяции рапаны в бухте Ласпи, так как в выборку не были включены моллюски высотой раковины менее 30 мм.

Ранее было показано, что продолжительность развития рапаны до выхода личинок в планктон зависит от температуры и солёности воды. Наиболее короткий период инкубации (12 дней) – при температуре воды 34 °С и солёности 30‰ [Ban Shaojun et al., 2014]. Самый длительный период развития указан для рапаны из Чёрного моря – один месяц [Чухчин, 1970]. При солёности воды 18–28‰ и температуре 18.3–20.4 °С продолжительность развития рапаны в оводках составила от 17 [Chung et al., 1993] до 21 сут [Mann, Harding, 2000]. А при температуре воды от 20 до 27 °С и солёности от 15 до 18‰ интракапсулярное развитие личинок рапаны продолжалось от 15 до 27 сут [Saglam, Duzgunes, 2007]. В условиях эксперимента при стабильной температуре воды 23 °С и солёности 18‰ личинки рапаны начали выходить из оводок на 19-е сут. Вероятно, кроме абиотических факторов (температуры и солёности воды) продолжительность эмбрионального и личиночного интракапсулярного развития рапаны зависит от биотических факторов: размера яиц, количества их в оводках и длины оводок, что непосредственно связано с количеством питательных веществ, необходимых для развития эмбрионов и личинок. За последние десятилетия средние значения размеров яиц, отложенных самками рапаны, обитающей в Чёрном море, уменьшились примерно в два раза, что связано с изме-

нившимся спектром питания рапаны во всех локальных популяциях моря. Так, в кладках рапаны из Севастопольской бухты максимальный диаметр яиц составил 500 мкм [Чухчин, 1970, 1984]; из юго-восточной части Чёрного моря (Турция) – 276 мкм [Saglam, Duzgunes, 2007]; из бухты Ласпи (южный берег Крыма) 231 мкм. Установлено, что минимальные ( $198.0 \pm 4.9$  мкм) и максимальные ( $231.0 \pm 6.9$  мкм) значения диаметра яиц у рапаны из бухты Ласпи достоверно отличались (см. табл. 1). Вероятно, размер яиц является индивидуальной особенностью самок.

Установленные линейные зависимости – среднего количества яиц в оводке ( $n$ ) и среднего значения длины оводки ( $l$ , мм) от общей сырой массы самки до нереста ( $5.74 < W, g \leq 79.61$ ) – косвенно указывают на связь этих показателей с трофической обеспеченностью самок рапаны в период половой зрелости:  $n = 0.0027 \cdot W + 208.08; R^2 = 0.8038;$   
 $l = 0.1043 \cdot W + 8.5339; R^2 = 0.6793;$   
 где  $R^2$  – коэффициент детерминации.

Продолжительность эмбрионального развития рапаны составила 4 сут. В последующие 2 сут сформировались трохофоры округлой формы с ресничками на переднем конце и по экваториальной линии, с характерными образованиями – боковыми желточными выростами. Личинки медленно двигались внутри оводки при помощи ресничек. На 7-е сут личинки перешли в стадию подвижного предвелигера: форма тела приобрела вытянутую форму с выпяченным передним концом. На этой стадии, продолжительностью 6 сут, происходит закладка всех внутренних органов, раковины, паруса и ноги; питание лецитотрофное.

У личинок рапаны на стадии велигера (возраст 12–19 сут) уже сформирована пищеварительная и выделительная системы. В течение продолжительного интракапсулярного развития они употребляют белок, в который погружены, и желток из желточного мешка и боковых желточных выростов [Чухчин, 1984]. Питаясь, личинки выделяют метаболиты, которые должны постоянно выводиться из оводок. Связь с внешней средой осуществляется через поры, расположенные в стенках оводки.

Судя по строению, поры «работают» по принципу клапана, через который выводятся метаболиты при увеличении интракапсулярного давления. Вероятно, диаметр пор может изменяться: увеличиваться, когда давление внутри овотеки возрастает, и уменьшаться, когда интракапсулярное давление выравнивается с наружным. Постоянное движение велигеров внутри овотеки в направлении к «окошку», а затем вниз, к основанию овотеки, исключает застойные явления, что обеспечивает равномерное распределение белка и направление метаболитов к выходу через поры стенок и «окошек».

### Заключение

В результате проведённых экспериментов было установлено:

1. При температуре воды 23 °С и солёности 18‰ продолжительность интракапсулярного развития рапаны *R. venosa* от момента отложения самкой кладки с оплодотворёнными яйцеклетками до выхода велигеров в планктон составила 19–20 сут:

- 4 сут – продолжительность эмбрионального развития, деление бластомеров, образование бластулы и гастролы;
- 2 сут – продолжительность развития трохофоры, закладка внутренних органов, паруса и ноги;
- 6 сут – развитие парусника до скручивания раковины, закладка и развитие внутренних органов, велума, раковины и ноги; питание лецитотрофное;
- 6 сут – рост и развитие велигера с округлой раковиной и развитым велумом; питание интракапсулярным белком и желтком из желточного мешка и боковых желточных выростов;
- 2 сут – продолжительность выхода ранних велигеров в планктон; питание микроводорослями.

2. Размер яиц, вероятно, является индивидуальной особенностью самок, и зависит от трофических условий в период вителлогенеза.

3. Репродуктивная стратегия рапаны *R. venosa* направлена на сочетание высокой плодовитости и защиты потомства.

4. Выявлены элементы репродуктивной стратегии рапаны, объясняющие высокую адаптивную способность и широкое распространение вида:

- наличие микропор в стенках и «окошках» овотеки, через которые осуществляется связь с внешней средой;
- поведенческие реакции – движение интракапсулярных личинок к «окошку» и направление движения ранних велигеров, вышедших из овотек, к поверхности воды.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН ИМБИ по теме «Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса» (гос. рег. № АААА-А18-118021350003-6).

### Литература

- Бондарев И.П. Структура популяций *Rapana venosa* (Gastropoda, Muricidae) Севастопольских бухт (Чёрное море) // Морской биологический журнал. 2016. Т. 1. № 3. С. 14–21.
- Голиков А.Н., Старобогатов Я.И. Класс брюхоногие моллюски – Gastropoda // В сб.: Определитель фауны Чёрного и Азовского морей / Отв. ред. В.А. Водяницкий. Киев: Наукова думка, 1972. С. 65–167.
- Догель В.А. Зоология беспозвоночных. М.: Высшая школа, 1981. 606 с.
- Драпкин Е.И. Новый моллюск в Чёрном море // Природа. 1953. № 9. С. 92–95.
- Пиркова А.В. Продолжительность стадий мейоза у мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. при разной температуре // Цитология и генетика. 2000. Т. 34. № 1. С. 30–33.
- Чухчин В.Д. Размножение рапаны (*Rapana bezoar* L.) в Чёрном море // В сб.: Труды Севастопольской биологической станции / Отв. ред. В.А. Водяницкий. Севастополь. 1961а. Т. 14. С. 163–168.
- Чухчин В.Д. Рапана (*Rapana bezoar* L.) на Гудаутской устричной банке // В сб.: Труды Севастопольской биологической станции / Отв. ред. В.А. Водяницкий. Севастополь. 1961б. Т. 19. С. 178–187.
- Чухчин В.Д. Функциональная морфология рапаны. Киев: Наукова думка, 1970. 138 с.
- Чухчин В.Д. Экология брюхоногих моллюсков Чёрного моря. Киев: Наукова думка, 1984. 176 с.
- Van Shaojun, Zhang Tao, Pan Hengqian. Effects of temperature and salinity on the development of embryos and larvae of the veined rapa whelk *Rapana venosa*

- (Valenciennes, 1846) // Chinese Journal of Oceanology and Limnology. 2014. Vol. 32. No. 4. P. 773–782.
- Bi Jinhong, Li Qi, Yu Honget. Seasonal variations in biochemical composition during the reproductive cycle of the veined rapa whelk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) from the northern coast of China // Marine Biology Research. 2016. Vol. 12. No. 2. P. 177–185.
- Cesari P., Mizzan. L. Osservazioni su *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in cattività (Gastropoda: Muricidae, Thaidinae // Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Venezia. 1993. No. 42. P. 9–21.
- Chung E.Y., Kim S.Y., Kim Y.G. Reproductive ecology of the purple shell *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae), with special reference to the reproductive cycle, depositions of egg capsules and hatchings of larvae // Korean J. Malacology. 1993. No. 9. P. 1–15.
- Ghisotti F. *Rapana venosa* (Valenciennes), nuova ospite Adriatica? // Conchiglie. Milano. 1974. Vol. 10. No. 5–6. P. 125–126.
- Gouilletquer P. Rapport d'activité 1999 du Laboratoire Conchylicole de Poitou-Charentes de La Tremblade. 2000 (Электронный документ) // (<http://archimer.ifremer.fr/doc/00071/18263/>). Проверено 30.08.2018 г.
- Harding J.M., Mann R. Observations on the biology of the veined Rapa Whelk, *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in the Chesapeake Bay // Journal of Shellfish Research. 1999. No. 18(1). P. 9–17.
- Harding J.M., Mann R., Kilduff C.W. Influence of environmental factors and female size on reproductive output in an invasive temperate marine gastropod *Rapana venosa* (Muricidae) // Marine Biology. 2008. Vol. 155. No. 6. P. 571–581.
- ICES. Alien species alert: *Rapana venosa* (veined whelk). In: Mann R., Occhipinti A., Harding J.M. editors. (editors). ICES Cooperative Research Report № 264. 2004. 14 p.
- Joly J.-P. Bouget J.-F., Hirata T. Le gastropode prédateur *Rapana venosa*. DRV/RST/RA. 2002. Vol. 14. 42 p.
- Koutsoubas D., Voultziadou-Koukoura E. The occurrence of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda, Thaididae) in the Aegean Sea // Bollettino Malacologico. 1991. Vol. 26. No. 10–12. P. 201–204.
- Mann R., Harding J.M. Invasion of the North American Atlantic coast by a large predatory Asian mollusks // Biological Invasions. 2000. Vol. 2. P. 7–22.
- Mann R., Harding J.M. Salinity tolerance of larval *Rapana venosa*: implications for dispersal and establishment of an invading predatory gastropod on the North American Atlantic coast // Biol. Bull. 2003. Vol. 204. P. 96–103.
- Pastorino G., Penchaszadeh P.E., Schejter L., Bremec C. *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Mollusca: Muricidae): a new gastropod in south Atlantic waters // J. Shellfish Res. 2000. Vol. 19. P. 897–899.
- Saglam H., Duzgunes E. Deposition of egg capsule and larval development of *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae) from the south-eastern Black Sea // Journal of the Marine Biological Association of the U.K. 2007. No. 87. P. 953–957.
- Saglam H., Duzgunes E., Ogut H. Reproductive ecology of the invasive whelk *Rapana venosa* Valenciennes, 1846, in the southeastern Black Sea (Gastropoda: Muricidae) // ICES Journal of Marine Science. 2009. Vol. 66. No. 9. P. 1865–1867.
- Saglam H., Kutlu S., Dagtekin M. Population biology of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda: Neogastropoda) in the south-eastern Black Sea of Turkey // Cahiers De Biologie Marine. 2015. Vol. 56. No. 4. P. 363–368.
- Savini D.M., Castellazzi M.F., Ambrogi A.O. The alien mollusk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846; Gastropoda, Muricidae) in the northern Adriatic Sea: population structure and shell morphology // Chem. Ecol. 2004. Vol. 20. P. 411–424.
- Savini D., Occhipinti-Ambrogi A. Consumption rates and prey preference of the invasive gastropod *Rapana venosa* in the Northern Adriatic Sea // Helgol. Mar. Res. 2006. Vol. 60. P. 153–159.
- Zibrowius H. Ongoing modification of the Mediterranean marine fauna and flora by the establishment of exotic species // Mésogée. 1991. Vol. 51. P. 83–107. Zolotarev V. The Black Sea ecosystem changes related to the introduction of new mollusk species. P.S.Z.N. I // Marine Ecology. 1996. Vol. 17. No. 1–3. P. 227–236.

**EMBRYONIC AND LARVAL INTRACAPSULAR  
DEVELOPMENT OF RAPA WHELK  
*RAPANA VENOSA* (VALENCIENNES, 1846)  
(GASTROPODA, MURICIDAE)**

© Pirkova A.V.\*, Ladygina L.V.\*\*

A.V. Kovalevsky Institute of Marine Biological Research, Russian Academy of Sciences  
2, Nakhimov Prosp., 299011 Sevastopol  
e-mail: \*[apirkova@ukr.net](mailto:apirkova@ukr.net); \*\*[lvladygina@yandex.ru](mailto:lvladygina@yandex.ru)

The duration of embryonic and larval intracapsular development of *Rapana venosa*, an invader into the Black Sea, was studied in experimental conditions under the water temperature equal to 23 °C and salinity equal to 18‰. The day by day development of embryos and larvae in egg capsules is presented. Release of larvae from egg capsules was noted on the 19th–20th day from the moment of the egg laying. The morphology of egg capsule walls and micropores is described, and microphotographs of them are presented. The revealed elements of *R. venosa* reproductive strategy explain high adaptive capacity and wide distribution of the species.

**Key words:** rapa whelk *Rapana venosa*, egg capsules, embryos, larvae, the Black Sea.

УДК 595.763.79+595.773.1+595.773.4+595.792.17+595.792.23

## ПАРАЗИТОИДЫ АЗИАТСКОЙ БОЖЬЕЙ КОРОВКИ *HARMONIA AXYRIDIS* (PALLAS, 1773) (COLEOPTERA: COCCINELLIDAE)

© 2018 Романов Д.А.

Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва 119333;  
e-mail: [dromanov\\_16@mail.ru](mailto:dromanov_16@mail.ru)

Поступила в редакцию 22.07.2018

Азиатская божья коровка *Harmonia axyridis* – быстро распространяющийся инвазивный вид божьих коровок. Паразитоиды могут рассматриваться в связи с перспективами их использования для регулирования численности популяций *H. axyridis*. В первые годы глобальной инвазии, начавшейся в 1996 г., вид не испытывал значительного давления паразитоидов на захваченных территориях, однако через несколько лет после инвазии наблюдается увеличение доли заражённых паразитоидами жуков в инвазивных популяциях на всех континентах. В работе приведён обзор данных о биологии всех известных к настоящему времени паразитоидов божьей коровки *H. axyridis* и описана их роль как регуляторов численности инвазивных популяций этого жука.

**Ключевые слова:** *Harmonia axyridis*, *Dinocampus coccinellae*, *Phalacrotophora*, *Homalotylus*, *Tetrastichinae*, *Tachinidae*, инвазивные виды, биологический контроль.

Божьи коровки – важный компонент фауны; многие виды семейства кокциnellид уничтожают различных вредителей сельскохозяйственных культур и лесных насаждений: тлей, кокцид, червецов, личинок листоедов, паутиных клещей. Для борьбы с вредителями использовались как нативные виды хищных кокциnellид: например, *Hippodamia convergens* (Guérin-Méneville 1842) в Калифорнии, США [Carnes, 1912], так и преднамеренно интродуцированные виды: например, в США – *Rodolia cardinalis* (Mulsant, 1850) из Австралии, *Coccinella septempunctata* (Linnaeus, 1758), *Adalia bipunctata* (Linnaeus, 1758), *Chilocorus bipustulatus* (Linnaeus, 1758) из Европы [Smith, Compere, 1928; Smith, Armitage, 1931; Sweetman, 1936; Clausen, 1940; De Bach, 1951], в Северной и Южной Америке, Европе, Северной Африке – *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (синоним: *Leis axyridis* Pallas) из Восточной Азии [Gordon, 1985; Ferran et al., 2000; Coutanceau, 2006; Poutsma et al., 2008; Grez et al., 2010], в Абхазии – *R. cardinalis* [Баздырева, 1932] и *Cryptolaemus montrouzieri* (Mulsant,

1850) из Австралии [Рубцов, 1947; Самойлова, 1950], *Chilocorus inornatus* (Weise, 1887) из Уссурийского края [Теленга, Богунова, 1936; Богунова, Теленга, 1938].

Интродукция хищных кокциnellид иногда сопровождается их дальнейшим широким саморасселением [Schaefer et al., 1987; Elliott et al., 1996; Roy et al., 2016]. Глобальная инвазия *H. axyridis*, которая заселила Северную и Южную Америку, Европу, Северную и Южную Африку [Roy et al., 2016] и Новую Зеландию [Ministry..., 2016], началась в 1996 г. Инвазия сопровождается снижением биоразнообразия аборигенных видов кокциnellид и ущербом для сельского хозяйства на территориях, захваченных инвазивным видом. *H. axyridis* повреждает плодово-ягодные насаждения: виноградники, косточковые плодовые деревья, яблоневые сады, ягодные культуры [Koch et al., 2004]. Также появление в домах большого числа жуков *H. axyridis*, готовящихся к зимовке, приводит к порче мебели, ковров и появлению аллергических реакций у людей [Goetz, 2008; Koch, Galvan, 2008]. Совокупность возникших

проблем актуализировала необходимость изучения паразитоидов *H. axyridis* как вероятных регуляторов её численности.

Божья коровка *H. axyridis* подвергается нападению паразитоидов, относящихся к двум отрядам насекомых: Двукрылым (Diptera) и Перепончатокрылым (Hymenoptera). Среди представителей отряда Diptera паразитируют на *H. axyridis* горбатки *Phalacrotophora* (Phoridae) и тахины *Medina* и *Strongygaster* (Tachinidae). Из отряда Hymenoptera на *H. axyridis* паразитируют: *Dinocampus coccinellae* (Schrank, 1802) (Braconidae), осы из рода *Homalotylus* (Encyrtidae) и осы из подсемейства Tetrastichinae (Eulophidae). *H. axyridis* подвергается нападению паразитоидов на всех стадиях развития за исключением стадии яйца. Чаще всего поражаются стадии личинок 3-го и 4-го возрастов, предкуколлки и имаго.

#### ***Phalacrotophora* spp. (Enderlein, 1912) (Diptera: Phoridae)**

Полифилетический род *Phalacrotophora* включает в себя свыше 50 описанных видов [Disney, 2012], которые распространены по всему миру. Из них известно 9 видов, заражающих куколлки божьих коровок из подсемейств Coccinellinae (26 видов) и Chilocorinae (5 видов). На *H. axyridis* паразитируют 5 видов горбаток: *P. fasciata* (Fallén, 1823), *P. philaxyridis* (Disney, 1997), *P. berolinensis* (Schmitz, 1920), *P. delageae* (Disney, 1979) и *P. beuki* (Disney, 1997). Среди этих видов *P. fasciata* занимает наиболее протяжённый ареал, включающий Европу, Переднюю Азию (Израиль), Западную и Восточную Сибирь, российский Дальний Восток, Китай, Корею, Японию. *P. philaxyridis* обитает в Японии и, возможно, на некоторой части континентальной Восточной Азии, *P. berolinensis* и *P. delageae* – в Европе, *P. beuki* – в Европе и Израиле [Ceryngier et al., 2012, Mostovski, 2016].

В нативных популяциях *H. axyridis* паразитирование горбаток *P. fasciata* отмечено в Западной Сибири [Филатова, 1974] и на Дальнем Востоке России [Воронин, 1966; Кузнецов, 1975а, 1975б, 1987; Kuznetsov, 1997] и *P. philaxyridis* в Японии [Disney, 1997]. Посколь-

ку идентификация видов рода *Phalacrotophora* затруднена, в некоторых случаях в Японии и Корею авторы диагностировали паразитирующих на *H. axyridis* горбаток только до рода [Maeta, 1969а; Osawa, 1992; Park et al., 1996]. В Европе куколлки *H. axyridis* подвергаются нападению не только *P. fasciata* [Ware et al., 2010; Rondoni et al., 2013; Comont et al., 2014; Durska, Ceryngier, 2014; Francati, 2015; Романов, 2017], но и *P. berolinensis* [Ware et al., 2010; Rondoni et al., 2013; Comont et al., 2014; Durska, Ceryngier, 2014], *P. delageae* [Ceryngier et al., 2012; Durska, Ceryngier, 2014] и *P. beuki* [Durska, Ceryngier, 2014].

Горбатки *Phalacrotophora* не характеризуются специфичностью при выборе жертвы: *P. fasciata* паразитирует на 19 видах божьих коровок из подсемейства Coccinellinae и 5 видах из подсемейства Chilocorinae, *P. berolinensis* – на 11 видах подсемейства Coccinellinae и 2 видах подсемейства Chilocorinae, 6 видов хозяев (Coccinellinae) известно для *P. delageae* и 2 вида – для *P. beuki* [Ceryngier, Hodek, 1996; Ceryngier et al., 2012]. Лишь для *P. philaxyridis* божья коровка *H. axyridis* является единственным известным к настоящему времени хозяином. Однако этот вид горбаток представлен всего несколькими образцами, пойманными в Японии, поэтому трудно определить как его ареал, так и специфичность выбора хозяина [Ceryngier et al., 2018].

Заражённость куколок кокцинеллид паразитоидами *Phalacrotophora* сильно варьирует в зависимости от географических регионов, климатических условий и вида хозяина. Количество поражённых куколок нативной популяции *H. axyridis* составляет: в Корею (Чхунчхон) – 0.4–6.7% [Park et al., 1996], в Японии (Киото) – 10.3–17.7% [Osawa, 1992], в России (Дальний Восток) – 9.5–30.0% [Воронин, 1966; Кузнецов, 1975а, 1975б, 1987] и (Западная Сибирь) – 24.4–25.8% [Филатова, 1974]. В тропических областях горбатки чаще нападают на куколлки кокцинеллид, чем в субтропических и умеренных: например, в Новой Каледонии средняя частота поражённых куколок *Olla v-nigrum* (Mulsant, 1866) составила 39%, а максимальная – 79% [Disney, Chazeau, 1990]. Хотя

горбатки рода *Phalacrotophora* успешно паразитируют на многих кокцинеллидах, некоторые виды, как правило, более крупные, поражаются ими чаще, чем более мелкие. В Западной Сибири *P. fasciata* чаще всего нападает на *Anatis ocellata* (Linnaeus, 1758) (44.1–45.1%), реже – на *Exochomus quadripustulatus* (Linnaeus, 1758) (29.3%), *H. axyridis* (24.4–25.8%), *A. bipunctata* (6.4–25.0%), *Harmonia quadripunctata* (Pontoppidan, 1763) (9.6–14.6%), *Hippodamia variegata* (Goeze, 1777) (8.5%) и *C. septempunctata* (5.9%). Примечательно значительное различие в числе заражённых куколок *A. bipunctata* в разные годы – 25.0% в 1961 г. и всего 6.4% в 1968 г. [Филатова, 1974]. Похожий случай отмечался и в окрестностях г. Выборга: в 1963 г. наиболее часто поражаемым видом оказался *Myzia oblongoguttata* (Linnaeus, 1758), у которого было поражено 25% куколок, а у *C. septempunctata* – около 5% [Липа, Семьянов, 1967], а в 1975 г. в Ленинграде у *C. septempunctata* было заражено почти 11% куколок (79 из 720) горбаткой *P. fasciata* [Семьянов, 1978]. На Дальнем Востоке *P. fasciata* чаще нападает на *H. axyridis* (9.5–30.0%) и *C. septempunctata* (5.8–17.6%), реже – на *C. inornatus* (8.0%) [Воронин, 1966; Кузнецов, 1975а, 1975б, 1987]. В Великобритании *P. fasciata* чаще всего поражает куколки *C. septempunctata* – 8.4–18.0% [Disney et al., 1994; Ware et al., 2010; Comont et al., 2014]. В Дании горбатками *Phalacrotophora* поражаются часто куколки *C. septempunctata* (55.4%), реже – *A. bipunctata* (11.4%) [Steenberg, Harding, 2010]. В Польше 36–41% куколок *A. ocellata* поражается *P. beuki* [Durska et al., 2003]. Инвазивная популяция *H. axyridis* в Европе поражается значительно реже нативных видов: в Великобритании – 0.4–1.7% [Ware et al., 2010; Comont et al., 2014], в Дании – 2.7% [Steenberg, Harding, 2010], в Польше – 5.3% [Durska, Ceryngier, 2014], в Италии – 0.8–5.1% [Francati, 2015]. Однако из 6 куколок *H. axyridis*, собранных нами в Ялте (Крым), 3 оказались заражены *P. fasciata* [Романов, 2017].

Спаривание горбаток *Phalacrotophora* происходит на предкуколке божьей коровки или рядом с ней. Выбрав подходящую предкукол-

ку, половозрелая самка начинает привлекать самцов, возможно, с помощью феромонов. Это предположение основано на том, что самки *Phalacrotophora* имеют сложно устроенные железы на брюшке, которые, вероятно, служат для выработки феромонов [Disney et al., 1994]. К готовой к спариванию самке прилетает один или несколько самцов, с одним из которых самка спаривается. Копуляция длится обычно несколько минут, после чего самец покидает самку [Disney, 1994]. Самка приступает к откладке яиц, когда предкуколка начинает окукливаться. При этом отмечено, что самки предпочитают откладывать яйца в более зрелые предкуколки кокцинеллид, что имеет, вероятно, приспособительное значение, поскольку самка тратит меньше времени на ожидание начала окукливания [Hurst et al., 1998]. Паразитирование на личинках кокцинеллид до наступления последней линьки случается редко [Филатова, 1974; Disney et al., 1994]. Как правило, яйца откладываются на вентральной стороне (иногда – на дорсальной) торакса куколки жука [Disney et al., 1994].

Эмбриональное развитие горбаток *Phalacrotophora* начинается ещё до откладки яиц, поэтому личинки мух через несколько часов (менее суток) выходят из яиц и немедленно проникают внутрь хозяина [Ceryngier, Hodek, 1996]. В лабораторных условиях развитие личинки продолжалось 9 дней при 17.8 °C и 7 дней при 22 °C [Филатова, 1974]. В природных условиях на Дальнем Востоке развитие длится 8–12 дней [Кузнецов, 1987]. Через отверстие на вентральной стороне куколки хозяина личинки покидают её и окукливаются в почве [Disney, Chazeau, 1990]. Имаго выходит из куколки через 15–25 дней [Ceryngier, Hodek, 1996]. Соотношение числа вышедших из куколок имаго к количеству самих куколок может составлять 78–81% [Disney, Chazeau, 1990]. Зимуют пупарии, в которых находятся полностью сформированные имаго горбаток рода *Phalacrotophora* [Филатова, 1974; Dean, 1983; Кузнецов, 1987; Disney, Chazeau, 1990; Disney, 1994; Durska et al., 2003]. Общее время развития *P. fasciata* от яйца до имаго зависит от сезона года и вида

хозяина: на юго-востоке Франции в куколках *C. septempunctata* длительность развития *P. fasciata* составляет 30 дней в мае и около 25 дней в июне, а в куколках *H. variegata* время развития на 5–6 дней короче [Ipert, 1964].

Горбатки *Phalacrotophora* – это гregarные эндопаразиты, откладывающие несколько яиц в куколку хозяина. Количество личинок, которое может развиваться в одной куколке божьей коровки, зависит от размера последней. В куколках *A. ocellata* обычно развивается 7–10 личинок [Филатова, 1974], в куколках *C. septempunctata* – в среднем 7 личинок [Semyanov, 1986; Disney et al., 1994; Steenberg, Harding, 2010], а в куколках *A. bipunctata* – всего 2 личинки [Филатова, 1974; Disney, 1979; Disney et al., 1994; Steenberg, Harding, 2010]. Максимальное количество пупариев *P. fasciata*, полученное из одной куколки *C. septempunctata*, составляло 18 [Кузнецов, 1975а], 21 [Semyanov, 1986], 22 [Disney et al., 1994] и 30 [Филатова, 1974].

Иногда для горбатов *Phalacrotophora* отмечается паразитирование нескольких видов в одной и той же куколке божьей коровки. Такое явление называется множественным паразитизмом [Smith, 1916]. Так, отмечалось появление 3 имаго *P. fasciata* и 2 имаго *P. berolinensis* из одной куколки *A. bipunctata* [Disney, 1979], позже было найдено 3 куколки *A. bipunctata*, поражённые несколькими видами горбатов рода *Phalacrotophora* [Disney et al., 1994]. В 1991 г. подобный множественный паразитизм был обнаружен среди куколок *M. oblongoguttata* и *Coccinella magnifica* (Redtenbacher, 1843), собранных в окрестностях г. Варшавы [Ceryngier, Hodek, 1996].

В природе имаго *Phalacrotophora* могут питаться, высасывая гемолимфу из куколок и, менее часто, из личинок кокцинеллид. Такое поведение наблюдалось многими авторами [Colyer, 1952; Disney et al., 1994]. Муха-горбатка прокалывает поверхность куколки божьей коровки с вентральной [Colyer, 1952] или дорсальной [Disney et al., 1994] стороны и начинает всасывать гемолимфу через образовавшееся отверстие. Прокалывание покровов куколки с последующим высасыванием гемо-

лимфы может обеспечивать горбатку необходимыми белками и/или способствовать проникновению внутрь куколки кокцинеллиды вышедшей из яйца личинки *Phalacrotophora* [Disney et al., 1994]. Высасывание горбаткой некоторого количества гемолимфы из куколки божьей коровки не оказывает влияния как на развитие не заражённой паразитоидом куколки жука, так и на развитие личинок *Phalacrotophora* в заражённой куколке хозяина [Disney et al., 1994]. Помимо питания гемолимфой кокцинеллид имаго *Phalacrotophora* могут также питаться соком повреждённых деревьев. Многие виды *Phalacrotophora* (наиболее часто – *P. beuki*) собирали сок вяза, реже – тополя и клёна [Lengyel, 2009].

#### ***Medina* spp. (Robineau-Desvoidy, 1830) (Diptera: Tachinidae)**

Тахины из рода *Medina* (синоним – *Degeeria* Meigen, 1838) паразитируют на ряде видов кокцинеллид-энтомофагов, относящихся к подсемействам Coccinellinae (13 видов), Chilocorinae (1 вид) и Epilachninae (2 вида) [Ceryngier, Hodek, 1996; Ceryngier et al., 2012]. Поражение *H. axyridis* этими тахинами описано как в нативных популяциях Приморского края России [Воронин, 1966; Кузнецов, 1975а, 1975б, 1987] и в Корею [Park et al., 1996], так и в инвазивных популяциях Европы [Roy et al., 2016; Ceryngier et al., 2018].

Идентификация видов тахин затруднена, поэтому существует множество ошибочных определений; наиболее часто *M. separata* (Meigen, 1824) описывают как *M. luctuosa* (Meigen, 1824) [Cerretti, Tschorsnig, 2010]. Основным хозяином тахин рода *Medina* считались жуки листоеды (Chrysomelidae), паразитирование на божьих коровках предполагалось факультативным [Domenichini, 1957; Klausnitzer, 1969; Belshaw, 1993]. Позднее было отмечено, что в Европе многие кокцинеллиды поражаются *M. separata*, в то время как *M. luctuosa* нападает на хризомелид из рода *Haltica* (Müller, 1764) [Kenis et al., 2008].

В юго-восточной Франции заражённость *Propylea quatuordecimpunctata* (Linnaeus, 1758) летом варьировала от 0.75 до 3.5% [Ipert,

1964]. Из 567 божьих коровок, относящихся к 15 видам, собранных в 1967 г. в конце зимней спячки в окрестностях германских городов Дрездена и Тарандта, было обнаружено только 3 пупария, принадлежащих тахинам из рода *Medina*, из них два – у *E. quadripustulatus* и один – у *Myrrha octodecimguttata* (Linnaeus, 1758) [Klausnitzer, 1969]. На Дальнем Востоке России заражённость *Aiolocaria hexaspilota* (Hope, 1831) составила 0.3% [Кузнецов, 1975а]. Перезимовавшие имаго *Oenopia conglobata* (Linnaeus, 1758), собранные в районе г. Баутцен в 1966 г., оказались в большей степени заражёнными тахинами, чем вышеописанные виды: из 209 рассечённых имаго оказались заражены личинками тахин 8 самцов и 21 самка (13.9%), но среди 226 имаго, оставленных для дальнейшего наблюдения нетронутыми, было найдено только 14 пупариев (6.2%) [Klausnitzer, 1967; Клаузницер, 1969]. 4–10% *Aphidecta oblitterata* (Linnaeus, 1758) были поражены тахинами в Австрии [Herting, 1971]. У представителей нативной популяции *H. axyridis* в Приморском крае (Россия) заражённость имаго составляла 4.4% в 1970 и 3.7% в 1972 гг. [Кузнецов, 1975а], в Корее – от 0.7% до 21.1% [Park et al., 1996]. Также отмечено паразитирование *M. separata* на *H. axyridis* в Великобритании [Roy et al., 2016] и личинок тахин, по-видимому, из рода *Medina*, обнаруженных в перезимовавших жуках *H. axyridis* (частота заражения – 0.5%) в Польше [Ceryngier et al., 2018].

В отличие от горбатов, откладывающих яйца в предкуколки, тахины паразитируют на имаго жуков. Самки мух откладывают яйца с помощью специализированного яйцеклада под элитры хозяина [Belshaw, 1993]. После вылупления личинки проникают внутрь хозяина, прогрызая отверстие на дорсальной стороне брюшка. Тахины рода *Medina* зимуют на стадии личинки в теле хозяина. Паразитоид заканчивает своё развитие уже после разлёта жуков из мест зимовок в типичные для них станции. Личинки 3-го (и последнего) возраста выедают все основные внутренние органы хозяина, выходят наружу с дорсальной стороны брюшка и окукливаются в почве. Имаго вылупляются через 7–15 дней

после окукливания [Кузнецов, 1975а; Ceryngier, Hodek, 1996].

### ***Strongygaster* spp. (Macquart, 1834) (Diptera: Tachinidae)**

Тахины из рода *Strongygaster*, обитающие в Западном полушарии, паразитируют на ряде видов кокцинеллид, как фитофагов, так и энтомофагов, в том числе и на *H. axyridis* [Ceryngier et al., 2012; Togni et al., 2015].

*S. triangulifera* (Loew, 1863) распространён в Северной Америке и паразитирует не только на божьих коровках (*Epilachna varivestis* (Mulsant, 1850), *Coccinella trifasciata* (Linnaeus, 1758), *Coleomegilla maculata* (De Geer, 1775) и *H. axyridis*) и ряде других жесткокрылых (Coleoptera), но и на многих представителях двух других отрядов насекомых – бабочек (Lepidoptera) и полужесткокрылых (Hemiptera), в частности клопов (Heteroptera) [Arnaud, 1978; Ceryngier et al., 2012; Golec et al., 2013]. Эти мухи часто паразитируют на чужеродных видах: в Северной Америке из 20 известных хозяев *S. triangulifera* 9 оказалось чужеродными [Smith, Kok, 1983].

*S. triangulifera* паразитирует на фитофагах рода *Epilachna* (Dejean, 1835), а также на некоторых энтомофагах подсемейства Coccinellinae, включая инвазивную популяцию *H. axyridis* в США (заражённые жуки были найдены в Северной Каролине, Виргинии и Орегоне) [Katsoyannos, Aliniaze, 1998; Nalepa, Kidd, 2002]. Заражённость инвазивной популяции *H. axyridis* в 1993 г. составляла от 3.0 до 31.1% (в среднем – 14.2%), однако в последующие 6 лет варьировала в среднем от 1.4% до 4.3% [Nalepa, Kidd, 2002].

Недавно было обнаружено паразитирование на *H. axyridis* в Бразилии ещё одного вида тахин – *S. brasiliensis* (Townsend, 1929) [Togni et al., 2015].

### ***Dinocampus coccinellae* (Schrank, 1802) (Hymenoptera: Braconidae: Euphorinae)**

*D. coccinellae* (синонимы: *D. terminatus* Nees, *Perilitus coccinellae* Schrank, *P. terminatus* Nees, *P. americanus* Riley) – широко распространённый вид ос, населяющий все континенты, за

исключением Антарктиды, а также многие острова. С 1926 г. до настоящего времени остаётся не выясненным статус североамериканских популяций *D. coccinellae*: являются ли они нативными, или же были некогда завезены из Европы [Balduf, 1926]. Предполагают, что *D. coccinellae* мог распространяться вместе с партиями божьих коровок, использовавшихся для биологической борьбы с вредителями: вероятно, он был завезён на Гавайские острова вместе с *O. v-nigrum* [Timberlake, 1918], и в Новую Зеландию вместе с *Coccinella undecimpunctata* (Linnaeus, 1758) [Gourlay, 1930].

К настоящему времени известен 61 вид божьих коровок, на которых паразитирует *D. coccinellae*; из них 56 видов относятся к подсемейству Coccinellinae и 5 – к подсемейству Chilocorinae [Ceryngier, Hodek, 1996; Ceryngier et al., 2012; Minnaar et al., 2014]. Ранние лабораторные исследования показали, что имаго *D. coccinellae* реагируют только на представителей подсемейства Coccinellinae [Cushman, 1913; Klausnitzer, 1969; Richerson, DeLoach, 1972]. Однако позже были обнаружены случаи паразитирования *D. coccinellae* не только на божьих коровках подсемейства Chilocorinae, но и на долгоносике *Sitona discoideus* (Gyllenhal, 1834) (Coleoptera: Curculionidae), обитающем в Новой Зеландии [Wightman, 1986]. Паразитирование *D. coccinellae* на жуках нативной популяции *H. axyridis* отмечено многими авторами [Liu, 1950; Maeta, 1969b; Филатова, 1974; Park et al., 1996; Kuznetsov, 1997; Koyama, Majerus, 2008]. Также известно паразитирование на инвазивных популяциях *H. axyridis*: североамериканской [Katsouranos, Aliniaze, 1998; Hoogendoorn, Heimpel, 2002; Firlej et al., 2005], южноамериканской [Togni et al., 2015; de Castro-Guedes, de Almeida, 2016; Roy et al., 2016], европейской [Koyama, Majerus, 2008; Berkvens et al., 2010; Steenberg, Harding, 2010; Ware et al., 2010; Herz, Kleespies, 2012; Raak-van der Berg et al., 2014; Francati, 2015; Dindo et al., 2016] и африканской [Roy et al., 2011; Minnaar et al., 2014].

Доля заражённых *D. coccinellae* божьих коровок варьирует в широких пределах. В Япо-

нии доля заражённых особей *H. axyridis* варьирует от 1.2% до 7.5% [Maeta, 1969b]. В Северной Америке – от 4.6% в Канаде (Квебек) [Firlej et al., 2005] до 8.9–23.8% в США (Миннесота) [Hoogendoorn, Heimpel, 2002]. В Южной Америке – 10.8% (в Чили, Сантьяго) [Ceryngier et al., 2018]. В Европе количество заражённых имаго *H. axyridis* не превышало 1.0% в Германии и Нидерландах [Herz, Kleespies, 2012; Raak-van der Berg et al., 2014]; на севере Италии было заражено от 2.3% до 6.2% особей [Dindo et al., 2016], в Англии – 7.6% [Koyama, Majerus, 2008], в Дании – 3.5–27.4% [Ceryngier et al., 2018].

Известно, что некоторые виды кокциnellид поражаются *D. coccinellae* несколько чаще, чем остальные. Как правило, это более крупные виды [Richerson, DeLoach, 1972]. В Северной Америке чаще поражаются *C. maculata* (14.5–32.1% особей) и *H. convergens* [Balduf, 1926; Obrycki, 1989; Hoogendoorn, Heimpel, 2002; Firlej et al., 2005], в Южной Америке – *H. variegata* (46.4%) и *Eriopis chilensis* (Hofmann, 1970) (29.2%) [Ceryngier et al., 2018], в Западной и Центральной Европе – *C. septempunctata* (4.4–28.6%) [Iperti, 1964; Klausnitzer, 1969; Ceryngier et al., 2018], в Восточной Европе (Украина) – *P. quatuordecimpunctata* (до 34.0%) и *C. septempunctata* (до 25.0%) [Гумовская, 1988], в Западной Сибири – *C. septempunctata* (до 30.1%) [Филатова, 1974], в Японии – *C. septempunctata brucki* (Mulsant, 1866) (10.0–15.8%) [Maeta, 1969b; Koyama, Majerus, 2008] и в Австралии – *Coccinella transversalis* (Fabricius, 1781) [Anderson et al., 1986]. Доля заражённых *D. coccinellae* жуков сходных размеров (например, *H. axyridis* и *C. septempunctata*) часто имеет близкие значения. Заражённость божьих коровок *D. coccinellae* варьирует в разные годы и в разных местообитаниях. Например, в Дании в окрестностях Копенгагена в 2010 г. было заражено 28.6% *C. septempunctata* и 27.4% *H. axyridis*, а в 2014 г. – лишь 4.4% *C. septempunctata* и 3.5% *H. axyridis* [Ceryngier et al., 2018]; на Дальнем Востоке России в 1970 г. было заражено 23.4% имаго *C. septempunctata*, в 1971 – уже 10.7%, в 1972 – лишь 5.5%. У *Coccinula quatuorde-*

*cimpustulata* (Linnaeus, 1758) в 1971 г. наблюдалось 13.3% заражённых имаго, в 1972 – лишь 2.1%, у *P. quatuordecimpunctata* в 1971 г. заражено 4.0% имаго, в 1972 – 0.4% [Кузнецов, 1975а]. В гористом районе на юго-западе Польши 15–25% имаго *C. septempunctata*, зимующих на вершинах гор, были заражены *D. coccinellae*, в то время как среди жуков, зимующих у подножья, количество заражённых особей было почти в 3 раза больше [Ceryngier, 2000]. Интересно обратить внимание, что в некоторые годы (как, например, в 1971 г. на Дальнем Востоке) более мелкий вид божьих коровок (*C. quatuordecimpustulata*) может быть заражён в большей степени, чем более крупный вид (*C. septempunctata*) [Кузнецов, 1975а].

Этот паразитоид чаще всего нападает на имаго, реже – на личинок и куколок кокцинеллид [Obrycki et al., 1985; Hoogendoorn, Heimpel, 2002]. *D. coccinellae* на самках паразитирует чаще, чем на самцах [Davis et al., 2006], и чаще на молодых особях, чем на перезимовавших имаго [Majerus et al., 2000]. Возможные причины, позволяющие объяснить предпочтительность выбора самок божьих коровок паразитоидом, следующие: 1) самки кокцинеллид имеют в среднем более крупные размеры и большую массу тела, чем самцы, что обеспечивает личинку паразитоида большим количеством питательных веществ [Barron, Wilson, 1998]; 2) на протяжении репродуктивного периода самки питаются активнее самцов [Hodek, 1996]. Самка *D. coccinellae* откладывает яйцо в имаго жука-хозяина; если имаго по каким-либо причинам недоступны, то откладка яйца осуществляется в личинку или куколку. В двух последних случаях, однако, развитие паразитоида может быть завершено только после вылупления имаго божьей коровки [Maeta, 1969b; Филатова, 1974; Семьянов, 1978; Kadono-Okuda et al., 1995].

Обнаружение и распознавание вида-хозяина осуществляется *D. coccinellae* как с помощью органов зрения, так и органов химического чувства (обоняния) [Richerson, DeLoach, 1972]. Движущиеся кокцинеллиды легко распознаются и подвергаются атакам *D. coccinellae* [Balduf, 1926; Richerson, DeLoach, 1972; Orr

et al., 1992], неподвижные жуки могут быть узнаны только на очень маленьком расстоянии [Sluss, 1968]. Ползущий жук-хозяин не только облегчает *D. coccinellae* его обнаружение, но также и предоставляет возможность занять удобную позицию для откладки яйца. Когда божья коровка ползает, ее элитры слегка приподнимаются, и голова вытягивается немного вперёд, что даёт самке паразитоида более удобный доступ к мягким мембранам тела жука. Если потенциальный хозяин неподвижен, осе приходится заставлять его двигаться, постукивая его своими антеннами, и периодически предпринимать попытки занять необходимую для откладки яйца позицию [Balduf, 1926; Richerson, DeLoach, 1972].

Самки *D. coccinellae* могут откладывать яйцо внутрь тела божьей коровки, вставляя яйцеклад между мембранами последних сегментов брюшка, либо в область сочленения головы с грудью, либо в тазики ног [Balduf, 1926; Iperti, 1964; Sluss, 1968; Richerson, DeLoach, 1972]. Инкубационный период яиц длится 5 [Sluss, 1968] или 6–7 дней [Balduf, 1926]. Вылупившаяся личинка в своём развитии проходит 3 возраста [Ogloblin, 1924; Kadono-Okuda et al., 1995]. Как и у многих других паразитирующих ос [Quicke, 1997], личинка *D. coccinellae* первого возраста обладает хватательными мандибулами, которые утрачиваются после первой линьки. Считается, что они необходимы для уничтожения других паразитоидов внутри хозяина [Ogloblin, 1924]. Несмотря на то, что *D. coccinellae* – солитарный эндопаразитоид, откладывающий всего одно яйцо в тело хозяина, в одном жуке может находиться более одного яйца и/или личинки первого возраста этого же паразитоида [Оглоблин, 1913; Balduf, 1926], максимальное известное число паразитоидов – 47 у *C. septempunctata brucki* [Maeta, 1969b]. Но до 2-го возраста доживает только одна личинка [Balduf, 1926; Sluss, 1968]. Заражение одного и того же хозяина несколькими паразитоидами одного вида носит название суперпаразитизма [Smith, 1916]. Суперпаразитизм среди хозяев *D. coccinellae* может встречаться довольно часто: в префектуре Фукуока (Япо-

ния) 33–49% имаго *C. septempunctata brucki* содержали более одного паразитоида [Maeta, 1969b], в Польше частота суперпаразитизма у *C. septempunctata* варьировала от 22% до 64% [Ceryngier, 2000]. Это позволяет предположить слабую способность самок *D. coccinellae* отличать уже заражённых хозяев от незаражённых, что и было подтверждено в лабораторных экспериментах [Okuda, Ceryngier, 2000].

На ранних стадиях развития *D. coccinellae* оказывает стимулирующий эффект на созревание яичников хозяина. Однако со временем наблюдается реабсорбирование вителлина, накапливаемого в ооцитах хозяина [Kadono-Okuda et al., 1995] и ингибирование дальнейшего развития яичников [Balduf, 1926; Maeta, 1969b; Wright, Laing, 1978]. У заражённых самцов происходит ингибирование сперматогенеза в семенниках [Ceryngier et al., 1992; Ceryngier et al., 2004].

На протяжении своего развития личинка *D. coccinellae* большую часть времени непосредственно тканями хозяина не питается. Только личинка первого возраста питается жировым телом жука [Sluss, 1968]. В дальнейшем питание личинки осуществляется исключительно при помощи тератоцитов – клеток, происходящих из серозной оболочки яйца паразитоида. После того как личинка вылупляется из яйца, его серозная оболочка диссоциирует на отдельные тератоциты, которые выходят в гемоцель хозяина. Хотя у некоторых паразитоидных ос тератоциты могут выполнять функции совсем иного характера (например, подавление иммунитета хозяина, регулирование роста и развития хозяина) [Dahlman, 1990], у *D. coccinellae* основная функция тератоцитов заключается в обеспечении питанием развивающейся личинки этого паразитоида [Ogloblin, 1924]. Был выделен специфический полипептид, синтезируемый тератоцитами из аминокислот, абсорбируемых из гемолимфы хозяина [Okuda, Kadono-Okuda, 1995]. Этот полипептид обнаруживается и в кишечнике личинки *D. coccinellae*, что указывает на использование его личинкой в пищу. Исходное количество тератоцитов в гемоцеле хозяина в среднем составляет более 500 клеток [Kadono-Okuda et al., 1995; Firlej et al.,

2007]. В ходе развития паразитоида количество тератоцитов сокращается до полного или почти полного исчезновения к тому времени, когда личинка *D. coccinellae* покидает тело хозяина [Sluss, 1968; Kadono-Okuda et al., 1995; Firlej et al., 2007]. Линейный размер тератоцитов, которые не были съедены личинкой, по мере их роста увеличивается более чем в 10 раз: от 46–47 мкм в диаметре во время диссоциации от серозной оболочки яйца и почти до 500 мкм в диаметре ко времени достижения личинкой 3-го возраста [Sluss, 1968; Kadono-Okuda et al., 1995], а в некоторых случаях их диаметр может превышать 900 мкм [Firlej et al., 2007]. Рост тератоцитов происходит посредством синтеза и накопления специфического полипептида [Okuda, Kadono-Okuda, 1995; Kadono-Okuda et al., 1998].

*H. axyridis* обладает эффективной иммунной системой: гематоциты способны разрушать оболочку яиц *D. coccinellae* [Firlej et al., 2012]. Развитие вышедшей из яйца личинки может быть затруднено или замедленно из-за сокращения или неправильного роста тератоцитов [Firlej et al., 2007]. Возможно, что микроспоридии, обнаруженные у *H. axyridis* [Vilcinskis et al., 2013], также препятствуют развитию личинок *D. coccinellae* в организме хозяина. Экспериментальных подтверждений этого предположения пока ещё не получено, однако известно, что наличие микроспоридий у *H. convergens* мешает нормальному развитию *D. coccinellae* [Sluss, 1968].

Вследствие непрямого питания, характерного для личинки *D. coccinellae*, многие органы хозяина остаются неповреждёнными на протяжении всего времени развития паразитоида. Единственными органами, подвергающимися значительному воздействию со стороны паразитоида, являются гонады, развитие которых ингибируется, а также жировое тело, которое дегенерирует и существенно уменьшается в размере [Sluss, 1968]. Из-за незначительности получаемых повреждений божьи коровки обычно остаются живыми после выхода личинки паразитоида наружу. Более того, заражённого *D. coccinellae* жука можно отличить от здорового по растянутому брюшку и повис-

шим крыльям только в период развития последней стадии личинки паразитоида; при выходе личинки из брюшка божья коровка принимает нормальный вид [Гумовская, 1988]. Личинка 3-го возраста *D. coccinellae* покидает тело жука через мембрану между пятым и шестым [Cushman, 1913; Balduf, 1926] или между шестым и седьмым тергитами брюшка [Sluss, 1968; Maeta, 1969b], сплетает небольшой продолговатый кокон между ногами хозяина и окукливается. Развитие в стадии куколки длится 8–14 дней [Кузнецов, 1975а]. Примерно за полчаса до появления снаружи личинки паразитоида божья коровка становится неподвижной, перестаёт питаться и остаётся в таком парализованном состоянии до самой смерти, которая наступает через несколько дней (от 3 до 7, а иногда и до 10–15) [Кузнецов, 1975а; Гумовская, 1988; Ceryngier, Hodek, 1996]. Утрата божьей коровкой двигательной активности связана с попаданием в её нервную систему вируса, переносчиком которого является личинка *D. coccinellae*. Вирус реплицируется в церебральных ганглиях жука, вызывая возникновение парализованного состояния. Такое состояние хозяина позволяет личинке *D. coccinellae* сплести кокон между его лапками с вентральной стороны. Это обеспечивает куколке *D. coccinellae* некоторую дополнительную защиту, поскольку божья коровка обладает апосематической окраской и остаётся способной к испусканию секреторной жидкости, что служит для отпугивания хищников [Dheilly et al., 2015]. Однако некоторые жуки оказываются способными восстанавливать нормальную жизнедеятельность [Timberlake, 1916; Bryden, Bishop, 1945; Anderson et al., 1986; Triltsch, 1996; Maure et al., 2014]. Отдельные самки *C. septempunctata*, содержащиеся в лабораторных условиях, не только выжили после того как личинка *D. coccinellae* выбралась наружу, но и спустя 12 дней после этого события стали откладывать яйца [Triltsch, 1996]. Отмечается, что *H. axyridis* также обладает способностью сравнительно быстро восстанавливать двигательную активность после выхода личинки *D. coccinellae* из полости тела, что значительно снижает защиту паразитои-

да, обеспечиваемую неподвижным хозяином. Даже известен случай, когда *H. axyridis* съела личинку *D. coccinellae*, собиравшуюся приступить к окукливанию [Ceryngier et al., 2018].

Стадия куколки *D. coccinellae* при умеренных температурах (22–26 °С) длится примерно 7–10 дней [Obrycki et al., 1985; Obrycki, 1989; Firlej et al., 2007]. После завершения стадии куколки взрослая оса покидает кокон, прогрызая отверстие на его головном конце [Ceryngier, Hodek, 1996]. Яичники самки *D. coccinellae*, покидающей кокон, являются вполне развитыми и содержат около 100 яиц [Balduf, 1926; Iperti, 1964; Grigorov, 1983]. В лабораторных условиях среднее количество откладываемых яиц одной самкой *D. coccinellae* варьирует от 20 [Grigorov, 1983] до 55 [Филатова, 1974] и даже более 60 штук [Wright, Laing, 1978].

Для *D. coccinellae* характерен телитокический партеногенез, при котором из яиц почти всегда вылупляются самки [Ceryngier, Hodek, 1996]. Иногда происходит появление самцов [Muesebeck, 1936; Hudon, 1959; Wright, 1978; Shaw et al., 1999]. Пять самцов *D. coccinellae*, выведенных из имаго божьих коровок (1 получен из *C. maculata* в Канаде (Онтарио), 4 – из *C. septempunctata* в Шотландии), при подсаживании к самкам демонстрировали ритуал ухаживания [Wright, 1978; Shaw et al., 1999]. Каждый из этих самцов предпринимал попытки взобраться на самок, но во всех случаях, кроме одного, эти попытки оказались отвергнуты. Этим единственным исключением оказался самец из Канады, который спарился с 4 самками. Процесс спаривания с каждой самкой длился примерно по 20 минут. Четырём оплодотворённым самкам было предложено 74 имаго *C. maculata*. Самки отложили яйца в 24 жука, из 11 божьих коровок были получены имаго *D. coccinellae*, которые все оказались самками [Wright, 1978].

В зависимости от соотношения количества заражённых *D. coccinellae* хозяев к числу вышедших из них имаго ос можно говорить об эффективности паразитизма. Эффективность паразитизма *D. coccinellae* часто варьирует в широких пределах даже среди особей одного и того же вида-хозяина: 18–96% у имаго *C.*

*maculata* [Richerson, DeLoach, 1972; Obrycki et al., 1985; Orr et al., 1992; Hoogendoorn, Heimpel, 2002; Firlej et al., 2005, 2007], 30–92% у имаго *H. convergens* [Richerson, DeLoach, 1972; Obrycki, 1989], 32–78% у имаго *C. septempunctata* [Obrycki, 1989; Orr et al., 1992; Koyama, Majerus, 2008], 49–55% у имаго *C. septempunctata brucki* [Koyama, Majerus, 2008], 0–26% у имаго *H. axyridis* [Hoogendoorn, Heimpel, 2002; Firlej et al., 2005, 2007; Koyama, Majerus, 2008; Berkvens et al., 2010], 0–17% у имаго *H. variegata* [Obrycki, 1989; Orr et al., 1992], 0–12% у имаго *A. bipunctata* [Richerson, DeLoach, 1972], 0–2% у имаго *P. quatuordecimpunctata* [Obrycki, 1989; Orr et al., 1992]. Из заражённых личинок и куколок хозяев до стадии имаго обычно развивается меньшее количество особей *D. coccinellae*, чем из имаго хозяев: из личинок *C. maculata* (1-го возраста – 0%, 2-го возраста – 8%, 3-го возраста – 19%, 4-го возраста – 26–58%) [Obrycki et al., 1985; Firlej et al., 2007], из куколок *C. maculata* – 28% [Obrycki et al., 1985], из личинок *H. convergens* (1-го возраста – 10%, 2-го возраста – 23%, 3-го возраста – 13%, 4-го возраста – 34%) [David, Wilde, 1973], из личинок *H. axyridis* (3-го возраста – 10%, 4-го возраста – 7–15%) [Berkvens et al., 2010].

Продолжительность развития *D. coccinellae* зависит от температуры следующим образом: при увеличении температуры от 15.6 °C до 26.7 °C происходит сокращение времени развития от 65.8 до 23.3 дня от стадии яйца до стадии имаго (от 47.9 до 16.3 дня на стадии яйца и личинки, от 20.8 до 7.1 дня на стадии куколки) [Obrycki, Tauber, 1978]. Также на продолжительность развития паразитоида оказывают влияние вид жука-хозяина и стадия его развития. Например, время развития *D. coccinellae* в *P. quatuordecimpunctata* значительно длиннее, чем в *C. maculata*, *H. convergens* или *C. septempunctata* [Obrycki, 1989]. А также, чем моложе стадия хозяина, тем дольше продолжительность развития паразитоида. Из яиц *D. coccinellae*, отложенных в личинку 2-го возраста *C. maculata*, имаго появились в среднем через 33.5 дня, в то время как из яиц, отложенных в жуков, находящихся на стадии

имаго, взрослые осы вышли через 27 дней [Obrycki et al., 1985]. Развитие яйца и личинки *D. coccinellae*, протекающее внутри хозяина, длится около 17 дней, если яйца паразитоида были отложены в имаго *C. septempunctata brucki*, и примерно на 5 дней дольше, если откладывание произошло в личинку 4-го возраста. Если *D. coccinellae* откладывает яйцо в личинку или куколку хозяина, то развитие вышедшей из яйца личинки останавливается на этапе 1-го возраста до тех пор, пока не разовьётся имаго хозяина. При этом тератоциты также останавливаются в своём развитии, их размеры не увеличиваются [Kadono-Okuda et al., 1995]. Точно также ведут себя тератоциты и в организме имаго хозяина, находящегося в состоянии диапаузы: их размеры составляют 45–50 мкм у *H. convergens* [Sluss, 1968] и 100–150 мкм у *C. septempunctata brucki* [Kadono-Okuda et al., 1995]. *D. coccinellae* зимуют в теле хозяина на стадии личинки 1-го возраста, реже – на стадии яйца [Balduf, 1926; Wright, Laing, 1982]. Паразитоид влияет на диапаузу хозяина, способствуя сокращению её продолжительности [Ceryngier et al., 2004].

Предполагается, что имаго *D. coccinellae* в естественных условиях живут около 2 недель или немногим больше [Balduf, 1926]. В лабораторных условиях при отсутствии питательной среды осы погибали через несколько дней после выхода из куколок [Iperti, 1964; Maeta, 1969b; Grigorov, 1983; Semyanov, 1986], но при подкармливании ос сахарным или медовым сиропом продолжительность их жизни возрастала до 20–25 дней [Semyanov, 1986] и даже до 87 дней [Филатова, 1974]. Также возможно увеличить продолжительность жизни имаго ос содержанием их при пониженных температурах [Iperti, 1964; Obrycki, Tauber, 1978; Wright, Laing, 1978]. Средняя продолжительность жизни имаго *D. coccinellae*, содержащихся на медовом растворе, составляла 17.1 дня при 19 °C и всего лишь 3.6 дня при 27 °C. Однако, если осы содержались вместе с взрослыми кокцинеллидами, то продолжительность жизни *D. coccinellae* изменялась следующим образом: 3.5 дня при 27 °C и 5 дней при 19 °C [Wright, Laing, 1978].

*D. coccinellae* – это поливольтинный вид. В центральной Европе насчитывается два поколения паразитоидов [Klausnitzer, 1969]; 3–4 поколения в юго-восточной Франции [Ipert, 1964] и Болгарии [Grigorov, 1983]; 4–5 поколений в Италии [Goidanich, 1943; Cavalloro, 1949]; в Узбекистане – 4 поколения [Адылов, 1965]; в Западной Сибири и на Дальнем Востоке России *D. coccinellae* даёт 2 поколения [Филатова, 1974; Кузнецов, 1987]; в Японии – 3 поколения [Maeta, 1969b]; в Северной Америке – от 4 до 6 поколений [Balduf, 1926].

Иногда из куколок *D. coccinellae* выводятся паразиты второго порядка (сверхпаразитизм) – осы из семейств Pteromalidae, Ichneumonidae и Chalcididae. В США (штат Иллинойс) было найдено 2 заражённых кокона *D. coccinellae*; из каждого кокона вышло по 5 птеромалидов *Dibrachys cavus* (Walker, 1835) [Balduf, 1926]. В июле 1943 г. в Египте оказалось заражено 8% куколок *D. coccinellae* птеромалидом из рода *Trichomalopsis* (Crawford, 1913) (синоним *Eupteromalus*) [Kamal, 1951]. В Канаде в окрестностях Онтарио в 1977 и 1978 гг. было обнаружено 11 коконов *D. coccinellae*, заражённых паразитоидом *Trichomalopsis* sp. и 6 коконов, заражённых ихневмонидом из рода *Gelis* (Thunberg, 1827) [Wright, Laing, 1982]. Ихневмониды *Gelis* sp. паразитируют на *D. coccinellae* и в Западной Сибири, но встречаются редко и их влияние на численность *D. coccinellae* ничтожно [Филатова, 1974]. Одна самка *Gelis agilis* (Fabricius, 1775) (синоним *Gelis instabilis* Forster, 1850) найдена в коконе *D. coccinellae* в Польше [Ceryngier, Hodek, 1996]. *D. coccinellae* также является хозяином для птеромалида *D. microgastri* (Bouché, 1834) (Иллинойс, США; Англия, Великобритания), *T. dubia* (Ashmead, 1896) (Северная Америка) и хальцидид *Conura porteri* (Brithes, 1923) (Чили), *C. paranensis* (Schrottky, 1902) (Аргентина), *C. petioliventrifera* (Cameron, 1884) (Калифорния, США) [Ceryngier et al., 2012].

***Homalotylus* spp. (Mayr, 1876)**  
**(Hymenoptera: Chalcidoidea: Encyrtidae)**

Осы рода *Homalotylus* паразитируют в личинках и куколках божьих коровок. Около 30

из 67 описанных видов паразитируют на кокцинеллидах, остальные, по-видимому, тоже являются паразитоидами божьих коровок [Мяцева, 1981; Ceryngier, Hodek, 1996; Семьянов, Тряпицын, 2004; Ceryngier et al., 2012]. При определении видов, паразитирующих на кокцинеллидах, на протяжении последнего столетия неоднократно допускались неточности. Паразитоидов божьих коровок из рода *Homalotylus* довольно часто обозначали как *H. flaminus* (Dalman, 1820) или, несколько реже, как *H. eytelweini* (Ratzeburg, 1844). Исследования последних лет показали, что и *H. flaminus*, и *H. eytelweini* по всей видимости являются *H. hemipterinus* (De Stefani, 1898) [Noyes, 2010; Trjapitzin, 2013]. Именно этот вид паразитирует на *H. axyridis* на Дальнем Востоке России [Кузнецов, 1987; Kuznetsov, 1997; Trjapitzin, 2011], в Хорватии [Glavendekić et al., 2010] и в Великобритании [Roy et al., 2016]. В Северной Каролине (США) *H. axyridis* подвергается нападению другого вида – *H. terminalis* (Say, 1829) [Riddick et al., 2009]. Можно предположить, что со временем будут получены данные о паразитировании на *H. axyridis* ос *H. sinensis* (Xu, He, 1997) и *H. mirabilis* (Brèthes, 1913), поскольку они паразитируют на коровках трибы Coccinellini и их ареалы перекрываются с нативным и инвазивным ареалами *H. axyridis*, соответственно.

Заражённость божьих коровок представителями рода *Homalotylus* зависит от географического региона, климатических условий и вида хозяина: в юго-восточной Франции заражённость *C. septempunctata* составила 80%, а *P. quatuordecimpunctata* – 50% [Ipert, 1964], заражённость *C. bipustulatus* на юге Греции оказалась более 50% [Stathas et al., 2008], на Черноморском побережье [Рубцов, 1954] и в Северной Африке [Smirnoff, 1957] она достигает 90–95%. Заражённость кокцинеллид в Индии может достигать 100% [Subramanyam, 1950], в то время как в окрестностях Дрездена и Санкт-Петербурга этот показатель не превышает 5%, увеличиваясь в отдельные годы почти до 20% [Klausnitzer, 1967; Липа, Семьянов, 1967], а на Дальнем Востоке – 0.9–1.0% (для *C. septempunctata*) [Кузнецов, 1975а, 1975б, 1987].

Осы *Homalotylus* откладывают яйца в личинок (чаще всего 3-го и 4-го возрастов) божьих коровок в период линьки, пока те прикреплены к субстрату [Iperti, 1964; Кузнецов, 1975а]. Обычно через несколько дней после заражения личинка божьей коровки снова прикрепляется к субстрату, как и во время линьки, но сбрасывания хитинового покрова не происходит, личинка умирает, кутикула темнеет и становится твердой. Иногда пораженная личинка успевает достигнуть стадии куколки, прежде чем погибнет [Липа, Семьянов, 1967; Yinon, 1969; Кузнецов, 1975а, 1975б, 1987]. Некоторые виды, такие как *H. eytelweinii* и *H. shuvakhinae* (Trjapitzin, Triapitsyn, 2003) завершают своё развитие в мумифицированной личинке 4-го возраста [Yinon, 1969; Semyanov, 1986; Trjapitzin, Triapitsyn, 2003]. Однако *H. platynaspidis* (Hoffer, 1963) обычно заканчивает своё развитие в куколке хозяина, *Platynaspis luteorubra* (Goeze, 1777), и лишь иногда – в предкуколке [Völkl, 1995; Семьянов, Тряпицын, 2004]. *H. nigricornis* (Mercet, 1921) также завершает своё развитие в куколке хозяина [Мярцева, 1981].

Осы *Homalotylus*, по-видимому, ведут себя как солитарные паразитоиды по отношению к хозяевам маленького размера (представители трибы Scymnini) [Klausnitzer, 1969; Lotfalizadeh, Ebrahimi, 2001; Fallahzadeh et al., 2006], а к более крупным хозяевам – как гregarные паразитоиды [Iperti, 1964; Klausnitzer, 1969; Kulman, 1971; Филатова, 1974; Кузнецов, 1975а; Семьянов, Тряпицын, 2004]. Количество имаго *Homalotylus*, развивающихся в одной личинке, зависит от вида и размера хозяина: в личинках рода *Chilocorus* (Leach, 1815) развивается от 1 до 3 паразитоидов, реже больше [Теленга, 1948; Domenichini, 1957], около 3 имаго – в личинках *P. quatuordecimpunctata* [Iperti, 1964], примерно столько же (3–4 имаго) – в личинках *P. luteorubra* [Семьянов, Тряпицын, 2004], в личинках *C. septempunctata* – от 4 до 6 [Iperti, 1964; Филатова, 1974] или до 8 имаго [Klausnitzer, 1969; Кузнецов, 1975а]. Однако наблюдалось вылупление даже 21 имаго *H. terminalis* из одной личинки *Anatis quindecimpunctata* (De Geer, 1775) [Kulman,

1971]. Личинки *Homalotylus* на всём протяжении своего развития не имеют непосредственного контакта между собой, поскольку их развитие происходит в отдельных камерах, стенки которых образованы высохшими остатками тканей хозяина. Каждое имаго паразитоидов покидает тело хозяина через собственное округлое отверстие [Iperti, 1964, Филатова, 1974]. Из куколок *Homalotylus* выходят уже половозрелые имаго [Филатова, 1974]. В природе имаго *Homalotylus* питаются выделениями тлей и кокцид [Рубцов, 1954; Филатова, 1974]. Осы *Homalotylus* зимуют на стадии предкуколки [Iperti, 1964; Филатова, 1974] или куколки [Smirnoff, 1957; Кузнецов, 1987] внутри затвердевшей оболочки тела хозяина.

Продолжительность развития не зимующих поколений *Homalotylus* зависит от географического региона, климатических условий и вида хозяина: от 25 до 45 дней – в личинках *C. septempunctata*, и более короткий срок – в личинках *P. quatuordecimpunctata* на юго-востоке Франции [Iperti, 1964], 17–19 дней – в Краснодарском крае России [Теленга, 1948]. Продолжительность жизни имаго *Homalotylus* в лабораторных условиях составляет 6–11 дней [Iperti, 1964].

Осы *Homalotylus* дают несколько поколений в год: 5–6 поколений в юго-восточной Франции [Iperti, 1964], столько же в Краснодарском крае [Теленга, 1948; Мурашевская, 1969], 3 поколения – на Черноморском побережье Кавказа [Рубцов, 1954] и 2 поколения – на Дальнем Востоке России [Кузнецов, 1987].

Для этих ос известен сверхпаразитизм, и их численность регулируется паразитоидами: множество перепончатокрылых из разных семейств (Megaspilidae, Encyrtidae, Pteromalidae) паразитируют на личинках *Homalotylus*. Во Франции наблюдался выход из куколок *C. septempunctata*, заражённых осами *Homalotylus*, имаго мегаспилид из рода *Dendrocercus* (Ratzeburg, 1852) (синоним *Lygocercus*) [Iperti, 1964]. Ещё два вида, паразитирующие на *Homalotylus*, энциртид *Prochiloneurus aegyptiacus* (Mercet, 1929) (синоним *Achryso-pophagus aegyptiacus*) и птеромалид *Pachyneuron chilocori* (Domenichini, 1957), обнару-

жили в личинках *C. bipustulatus* [Yinon, 1969]. Сверхпаразитирование *P. chilocori* на *C. bipustulatus* может достигать 86% [Domenichini, 1957]. Птеромалид *P. solitarium* (Hartig, 1838) (синоним *P. solitarius*) относится к паразитоидам второго порядка и развивается за счёт ос *H. flaminus* (или, учитывая более поздние замечания, *H. hemipterinus*). В личинках божьих коровок *C. septempunctata* [Ceryngier, Hodek, 1996] *A. ocellata*, *M. oblongoguttata* [Филатова, 1974], а также *H. axyridis*, *Calvia quatuordecimguttata* (Linnaeus, 1758) и *C. inornatus* [Кузнецов, 1987] развивается от 3 до 10 имаго *P. solitarium*. Продолжительность жизни *P. solitarium* в лабораторных условиях при подкармливании сахарным раствором составляет более 3 месяцев (94 дня) [Филатова, 1974]. В Северной Америке *H. terminalis* служит хозяином для другого птеромалида – *P. altiscuta* (Howard, 1884) (синоним *P. altiscutum*) [Riddick et al., 2009].

Случается, что осы *Homalotylus* могут выступать и в качестве паразитоидов второго порядка. До сих пор известен единственный случай появления имаго *Homalotylus* из пупария *Phalacrotophora*, который был получен из куколки *C. septempunctata* [Du Buysson, 1921].

### **Tetrastichinae (Hymenoptera: Chalcidoidea: Eulophidae)**

В подсемействе Tetrastichinae известно 12 видов ос, паразитирующих на божьих коровках, из них только 2 вида паразитируют на *H. axyridis*: *Oomyzus scaposus* (Thomson, 1878) и *Aprostocetus neglectus* (Domenichini, 1957) [Ceryngier, Hodek, 1996; Ceryngier et al., 2012].

Чаще всего встречающимся паразитоидом этой группы является *O. scaposus*. Этот широко распространённый вид, населяющий Евразию, Северную Америку, Багамские острова, Австралию и Новую Зеландию, паразитирует в основном на разных кокцинеллидах, относящихся, главным образом, к подсемействам Coccinellinae и Chilocorinae, но также известны отдельные случаи паразитирования *O. scaposus* на божьих коровках рода *Scymnus* (Scymninae) и златоглазках рода *Chrysopa* (Neuroptera: Chrysopidae) [Ceryngier et al.,

2012]. В России на Дальнем Востоке и Камчатке этот паразитоид заражает следующие виды божьих коровок: *C. septempunctata*, *H. axyridis*, *Hippodamia tredecimpunctata* (Linnaeus, 1758), *P. quatuordecimpunctata* [Кузнецов, 1975а, 1975б, 1981], а в Западной Сибири – *C. septempunctata*, *C. quinquepunctata*, *A. ocellata*, *H. axyridis*, *H. tredecimpunctata*, *A. bipunctata* [Филатова, 1974]. Описаны случаи паразитирования двух видов ос Tetrastichinae на *H. axyridis*: *O. scaposus*, заражающий личинок как в нативном ареале в Западной Сибири [Филатова, 1974] и на Дальнем Востоке России [Кузнецов, 1975а, 1975б, 1987; Kuznetsov, 1997], так и в инвазивном, в Северной Америке [Riddick et al., 2009] и Великобритании [Ware et al., 2010; Comont et al., 2014], и *A. neglectus*, найденный в куколках *H. axyridis* в Северной Америке [Riddick et al., 2009].

Заражённость кокцинеллид рода *Chilocorus* паразитоидами на Черноморском побережье варьирует в широком диапазоне: осы поражают от 1% до 10% 1-го поколения (весеннего) божьих коровок, 50–70% 2-го поколения (летнего) и нередко 90% и больше 3-го поколения [Рубцов, 1954]. Во Франции заражённость *C. septempunctata* осой *O. scaposus* составляла 0–1% в апреле-мае и почти 20% в июне-июле [Ipertí, 1964]. На Украине второе поколение *E. quadripustulatus* и *C. bipustulatus* было заражено этим паразитоидом на 50–55% [Дядечко, 1954]. В России в Ленинградской области *O. scaposus* поражает не более 5% кокцинеллид [Семьянов, 1965; Липа, Семьянов, 1967], на Дальнем Востоке заражённость божьих коровок этим паразитоидом в отдельные годы достигает 9.4% [Кузнецов, 1975б]. В 1971 г. заражённость личинок кокцинеллид составила: *C. septempunctata* – 4.4%, *H. axyridis* – 2.4% [Кузнецов, 1975а]. Нами было описано поражение осой *O. scaposus* 2.7% куколок *H. axyridis* в июне в Крыму (Феодосия) [Романов, 2017]. В Великобритании этим паразитоидом было поражено всего 0.1% куколок *H. axyridis* [Ware et al., 2010]; в Дании ни разу не было отмечено паразитирование *O. scaposus* на *H. axyridis*, в то время как случаи поражения им *C. sep-*

*tempunctata* (1.3%) и *A. bipunctata* (0.5%) были найдены [Ceryngier et al., 2018]. В Северной Каролине (США) 44% куколок *H. axyridis* было заражено *O. scaposus* [Riddick et al., 2009].

Самки *O. scaposus* обычно откладывают яйца в личинок божьих коровок 3-го и 4-го возрастов [Теленга, 1948], хотя они могут также отложить яйца в куколку [Iperti, 1964; Klausnitzer, 1969] или в более молодую личинку [Филатова, 1974]. Яйца откладываются внутрь между грудью (тораком) и брюшком хозяина, реже между плевритами и изредка внутрь головной капсулы [Semyanov, 1986]. Тетрастихины – гregarные паразитоиды, в личинке божьей коровки может развиваться от 6 до 21 личинки *O. scaposus*, в куколке – от 5 до 41 паразитоида [Филатова, 1974]. В отдельных куколках *C. septempunctata*, собранных в Санкт-Петербурге, наблюдалось вылупление от 6 до 47 имаго *O. scaposus*, а в куколках того же вида, собранных в г. Мурманске, – от 5 до 32 имаго [Semyanov, 1986]. На Дальнем Востоке отмечалось откладывание от 2 до 15 яиц в полость тела личинок кокцинеллид [Кузнецов, 1975а]. В Краснодарском крае в теле одной личинки *Chilocorus renipustulatus* (Scriba, 1790) насчитывалось обычно от 6 до 8, иногда же до 18 личинок *O. scaposus* [Теленга, 1948]. Процесс откладки яиц занимает от 1 до 2.5 минуты. Самка может откладывать яйца до 3 раз в одну и ту же личинку [Semyanov, 1986]. Заражённая паразитоидом личинка 4-го возраста окукливается, после чего вскоре умирает и темнеет. В большинстве случаев все имаго выходят наружу из одного маленького отверстия, прогрызенного в кутикуле на дорсальной стороне куколки; реже выход происходит из нескольких отверстий [Iwata, Tachikawa, 1966; Филатова, 1974]. В нескольких известных случаях паразитирования *O. scaposus* в молодой личинке (1-го и 2-го возрастов) выход имаго происходит до окукливания личинки-хозяина [Филатова, 1974; Кузнецов, 1981].

Количество самцов и самок *O. scaposus*, развивающихся в одной особи хозяина, бывает различно: вылетевшие из одного хозяина имаго паразитоида могут оказаться только самка-

ми, а могут быть только самцами, но чаще наблюдается сдвиг в соотношении полов потомства паразитоида в сторону самок [Iwata, Tachikawa, 1966; Филатова, 1974]. В одном случае из 41 имаго *O. scaposus* только 2 оказались самцами, остальные были самками [Филатова, 1974]. В зависимости от температуры и географического региона развитие занимает разное время: 20–32 дня на юго-востоке Франции [Iperti, 1964], 15–18 дней в Западной Сибири [Филатова, 1974], 15–26 дней на Дальнем Востоке [Кузнецов, 1975а, 1987] и 12–16 дней в Краснодарском крае [Теленга, 1948]. Самцы и самки *O. scaposus* выходят из куколок уже половозрелыми. Самцы *O. scaposus* полигамны. Спаривание происходит через несколько минут после вылупления имаго; самки вскоре после спаривания (обычно на второй день) могут начать заражать личинок кокцинеллид [Теленга, 1948; Iperti, 1964; Филатова, 1974]. У тетрастихин зимуют предкуколки [Iperti, 1964; Филатова, 1974] или куколки [Кузнецов, 1987] внутри мумифицированного хозяина.

В лабораторных условиях при 20–25 °С и 70% влажности время жизни имаго составляло от 5 до 20 дней, а при 14 °С – более 25 дней [Iperti, 1964]. При использовании искусственного питательного раствора из мёда и сахара длительность жизни ос возрастала до 38–59 дней [Филатова, 1974].

Представители подсемейства Tetrastichinae являются поливольгинными видами, дающими в сезон размножения несколько поколений: на юго-востоке Франции [Iperti, 1964] и юге России (Краснодарский край, Кубань) [Теленга, 1948; Мурашевская, 1969] наблюдалось 7 поколений (обычно на двух поколениях хозяина, например, *C. bipustulatus*), на Дальнем Востоке России – 2 поколения [Кузнецов, 1975а, 1987].

*O. scaposus* является хозяином для птеромалид *P. solitarium* [Филатова, 1974; Кузнецов, 1987] и *P. altiscuta* [Riddick et al., 2009].

### **Роль паразитоидов как регуляторов численности инвазивных популяций *H. axyridis***

Известна гипотеза, согласно которой чужеродный вид первое время не испытывает се-

рьёзного воздействия со стороны нативных паразитоидов [Roy, Lawson Handley, 2012; Ceryngier et al., 2018]. Данные в пользу этой гипотезы были получены в Великобритании. В Англии *H. axyridis* впервые появилась в 2003 г. [Roy et al., 2012]. С 2004 по 2011 г. внимательно изучалось соотношение заражённых горбатками *Phalacrotophora* куколок *H. axyridis* и *C. septempunctata* [Ware et al., 2010; Comont et al., 2014]. Первые заражённые куколки *H. axyridis* (0.4%) были найдены в 2007 г. [Ware et al., 2010], и вплоть до 2011 г. заражённость куколок *H. axyridis* составляла 0.4–1.7%, а *C. septempunctata* – 8.4–18.0% [Ware et al., 2010; Comont et al., 2014]. В Италии *H. axyridis* появилась в 2006 г. [Burgio et al., 2008]. Заражённые горбатками куколки были обнаружены впервые в 2013 г., доля заражённых куколок составила 5.1%; в 2014 г. эта величина снизилась до 0.8% [Francati, 2015]. На западе Польши *H. axyridis* впервые появилась в 2007 г. [Roy et al., 2016], заражённость куколок горбатками *Phalacrotophora* с 2008 по 2012 г. составляла 5.3% [Durska, Ceryngier, 2014]. В Крыму *H. axyridis* впервые обнаружили в 2013 г. [Орлова-Беньковская, Могилевич, 2016]. В 2017 г. из 6 собранных в Ялте куколок *H. axyridis* три оказались заражены *P. fasciata*, в остальных городах (Севастополе, Симферополе, Феодосии и Керчи) заражённых куколок не обнаружено [Романов, 2017]. К сожалению, из-за малого размера выборки нельзя оценить заражённость *H. axyridis* в Ялте, хотя представляется маловероятным, что она не превышала 5%. Но если заражённость и превышала 5%, то это может быть следствием более благоприятных для горбаток *Phalacrotophora* климатических условий; например, в Англии доля заражённых ими куколок *H. axyridis* почти в 3 раза ниже, чем в Польше и на севере Италии. Заражённость имаго *H. axyridis* тахинами *Medina* в Европе – около 0.5% [Roy et al., 2016; Ceryngier et al., 2018]. Тахиной *S. triangulifera* в США в 1992 г. было заражено от 3 до 31% жуков [Nalera, Kidd, 2002]. *O. scaposus* редко паразитирует на *H. axyridis* в Европе, доля заражённых им коровок незначительна: 0.1% в

Англии [Ware et al., 2010], 2.7% в Феодосии (Крым) [Романов, 2017], в то время как в Северной Каролине (США) заражённость этим паразитоидом может достигать 44% [Riddick et al., 2009]. Интересно отметить, что *D. coccinellae*, по-видимому, быстрее переходит к активному паразитированию на новых хозяевах, чем остальные паразитоиды, поскольку заражённость *D. coccinellae* европейской инвазивной популяции *H. axyridis* значительно выше: в Англии в 2007 г. было заражено 7.6% жуков [Кояма, Majerus, 2008], в Дании, где *H. axyridis* впервые обнаружили в 2006 г. [Brown et al., 2008; Pedersen et al., 2008], уже в 2010 г. заражённость *H. axyridis* достигала 27.4% [Ceryngier et al., 2018]. Но активность *D. coccinellae*, также как и других паразитоидов, носит волнообразный характер: в 2014 г. в Дании (в окрестностях Копенгагена) доля заражённых *D. coccinellae* божьих коровок *H. axyridis* составляла всего 3.5% [Ceryngier et al., 2018], в США (Миннесота) в 1999 г. было заражено 23.8% жуков, а в 2000 г. – 8.9% [Hoogendoorn, Heimpel, 2002].

Таким образом, наибольшее влияние на численность *H. axyridis* в Европе оказывает *D. coccinellae*. Горбатки, тахины и тетрастихины пока мало воздействуют на численность *H. axyridis* в инвазионной части ареала в Европе. Однако, учитывая их значение в регулировании численности *H. axyridis* в нативном ареале, можно предположить усиление влияния этих паразитоидов (особенно горбаток *Phalacrotophora*) спустя некоторое время. Отчасти это предположение уже подтверждается тем, что в Европе на *H. axyridis* паразитируют все 4 вида *Phalacrotophora*, в то время как нативные виды кокцинеллид поражаются максимум тремя видами горбаток. В Северной Америке *D. coccinellae*, *O. scaposus* и *S. triangulifera* активно паразитируют на *H. axyridis*. Осы *Homalotylus* в качестве паразитоидов *H. axyridis* встречаются редко, и доля заражённых ими особей *H. axyridis* мала. Возможно, что этот вид божьих коровок не является основным хозяином для ос *Homalotylus*.

## Благодарности

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 16-16-00079.

## Литература

- Адылов З.К. Естественные враги хищных кокциnellид // Сб. работ молодых учёных и аспирантов. 1965. Вып. 1. Ташкент. С. 339–342.
- Баздырева В.И. Австралийский желобчатый червец и меры борьбы с ним // Защита растений. 1932. № 3. С. 35–64.
- Богунова М.В., Теленга Н.А. Применение хилокорусов для борьбы с калифорнийской щитовкой на Кавказе // Итоги н.-и. работ ВИЗР за 1936 г. Ч. 3. 1938. С. 52–54.
- Воронин К.Е. Биология хищника тлей хармонии (*Leis axyridis* Pall. Coccinellidae, Coleoptera) // В кн.: Вредные насекомые лесов советского Дальнего Востока. Владивосток, 1966. С. 177–185.
- Гумовская Г.Н. Естественные враги кокциnellид // Защита растений. Вып. 8. М.: Колос, 1988. С. 36–37.
- Дядечко Н.П. Кокциnellиды Украинской ССР. Киев: Изд-во АН СССР, 1954. 157 с.
- Клаузицер Б. Тахина *Degeeria luctuosa* Mg. (Diptera, Tachinidae) как паразит *Synharmonia conglobata* L. (Coleoptera, Coccinellidae) // Энтномол. обозр. 1969. Т. 48. № 3. С. 500–501.
- Кузнецов В.Н. Влияние некоторых биотических факторов на численность кокциnellид (Coleoptera, Coccinellidae) в Приморском крае // В сб.: Энтомофаги советского Дальнего Востока / Под ред. Л.А. Ивлиева, Л.С. Куликовой, Т.П. Симаковой. Труды Биолого-почвенного ин-та. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975а. Т. 27. № 130. С. 143–152.
- Кузнецов В.Н. Фауна и экология кокциnellид (Coleoptera, Coccinellidae) Приморского края // В сб.: Энтомологические исследования на Дальнем Востоке. Вып. 3. Труды Биолого-почвенного ин-та. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975б. Т. 28. № 131. С. 3–24.
- Кузнецов В.Н. Фауна и экология кокциnellид Coleoptera, Coccinellidae Камчатки // В сб.: Фауна и экология насекомых Приморского края и Камчатки. Биолого-почвенный ин-т. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. С. 46–54.
- Кузнецов В.Н. Паразиты кокциnellид (Coleoptera, Coccinellidae) на Дальнем Востоке // В сб.: Новые данные по систематике насекомых Дальнего Востока / Под ред. П.А. Лера, Н.А. Сторожевой. Труды Биолого-почвенного ин-та. Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. Т. 133. № 236. С. 17–22.
- Липа Е.Ю., Семьянов В.П. Паразиты кокциnellид (Coleoptera, Coccinellidae) Ленинградской области // Энтномол. обозр. 1967. Т. 46. № 1. С. 75–79.
- Мурашевская З.С. Хилокорусы // Защита растений. Вып. 11. М.: Колос, 1969. С. 36–38.
- Мянцева С.Н. Виды рода *Homalotylus* Mayr (Hymenoptera, Encyrtidae) – паразиты кокциnellид (Coleoptera, Coccinellidae) в Туркмении // Известия АН ТуркССР. Серия биологических наук. 1981. № 6. С. 35–41.
- Оглоблин А.А. К биологии божьих коровок (Coleoptera, Coccinellidae) // Русск. энтномол. обозр. 1913. Т. 13. № 1. С. 27–43.
- Орлова-Беньковская М.Я., Могилевич Т.А. Первая находка *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) в Кабардино-Балкарской республике и история расселения этого чужеродного вида по Кавказу и югу Европейской России с 2002 по 2015 год // Кавказский энтномол. бюлл. 2016. Т. 12. № 1. С. 93–98.
- Романов Д.А. Обнаружение паразитоидов *Phalacrotophora fasciata* (Diptera: Phoridae) и *Oomyzus scaposus* (Hymenoptera: Eulophidae) в куколках *Harmonia axyridis* Крымского полуострова // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 4. С. 106–109.
- Рубцов И.А. Акклиматизация криптолемуса на Черноморском побережье // Природа. 1947. № 10. С. 74–75.
- Рубцов И.А. Цитрусовые вредители и их природные враги. М.; Л.: АН СССР, 1954. 260 с.
- Самойлова З.И. Экономическое обоснование использования хищного жука криптолемуса (*Cryptolaemus montrouzieri* Muls.) в борьбе с мучнистыми червецами и пульвинариями // Научн. труды Ин-та энтомологии и фитопатологии АН УССР. 1950. № 2. С. 12–48.
- Семьянов В.П. Фауна, биология и полезная роль кокциnellид (Coleoptera, Coccinellidae) в Белоруссии // Записки Ленингр. с.-х. ин-та. 1965. Т. 95. С. 106–120.
- Семьянов В.П. Необычный случай паразитизма у бракониды *Dinocampus coccinellae* Shrank (Hymenoptera, Braconidae) // Энтномол. обозр. 1978. Т. 57. № 3. С. 513–514.
- Семьянов В.П., Тряпицын В.А. Первый случай выведения паразита кокциnellид *Homalotylus platynaspidis* Hoffer (Hymenoptera, Encyrtidae) // В сб.: Биологическая защита растений – основа стабилизации агроэкосистем: Материалы докладов междунар. научно-практич. конференции, 29 сентября – 1 октября, Краснодар: Вып. 2, 2004. С. 81–83.
- Теленга Н.А. Биологический метод борьбы с вредными насекомыми (хищные кокциnellиды и использование их в СССР). Киев: АН УССР, 1948. 120 с.
- Теленга Н.А., Богунова М.В. Главнейшие хищники червцов и тлей Уссурийской части ДВК и пути их использования // Защита растений. 1936. № 10. С. 75–87.
- Филатова И.Т. Паразиты Coccinellidae (Coleoptera) Западной Сибири // В кн.: Фауна и экология насекомых Сибири / Под ред. Н.Г. Коломийца. Новосибирск: СО Наука, 1974. С. 173–185.
- Anderson J.M.E., Hales D.F., van Brunschot K.A. Parasitisation of coccinellids in Australia // In: Ecology of Aphidophaga / Ed. by Hodek I. Prague: Academia & Dordrecht: Dr. W. Junk, 1986. P. 519–524.

- Arnaud P.H. Jr. A host-parasite catalog of North American Tachinidae (Diptera) // USDA Misc. Pub. 1978. Vol. 1319. P. 1–860.
- Balduf W.V. The bionomics of *Dinocampus coccinellae* Shrank // Ann. Entomol. Soc. Am. 1926. Vol. 19. P. 465–498.
- Barron A., Wilson K. Overwintering survival in the seven spot ladybird, *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) // Eur. J. Entomol. 1998. Vol. 95. P. 639–642.
- Belshaw R. Tachinid flies, Diptera: Tachinidae // In: Handbooks for the identification of British insects. London: Royal Entomological Society, 1993. Vol. 10. Part 4a. 169 p.
- Berkvens N., Moens J., Berkvens D., Samih M.A., Tirry L., De Clercq P. *Dinocampus coccinellae* as a parasitoid of the invasive ladybird *Harmonia axyridis* in Europe // Biol. Contr. 2010. Vol. 53. P. 92–99.
- Brown P.M.J., Adriaens T., Bathon H., Cuppen J., Goldarazena A., Hägg T., Kenis M., Klausnitzer B.E.M., Kovář I., Loomans A.J.M., Majerus M.E.N., Nedvěd O., Pedersen J., Rabitsch W., Roy H.E., Ternois V., Zakharov I.A., Roy D.B. *Harmonia axyridis* in Europe: spread and distribution of a non-native coccinellid // BioControl. 2008. Vol. 53. P. 5–21.
- Bryden J.W., Bishop M.W. *Perilitus coccinellae* (Schrank) (Hym: Braconidae) in Cambridgeshire // Entomol. Mon. Mag. 1945. Vol. 81. P. 51–52.
- Burgio G., Santi F., Lanzoni A., Masetti A., De Luigi V., Melandri M., Reggiani A., Ricci C., Loomans A.J.M., Maini S. *Harmonia axyridis* recordings in northern Italy // Bull. Insectol. 2008. Vol. 61. P. 361–364.
- Carnes E.K. Collecting ladybirds (Coccinellidae) by the ton // Calif. State Comm. Hort. Mon. Bull. 1912. Vol. 1. P. 71–81.
- Cavalloro R. Contributo alla biologia dei “Coccinellidi predatori” nell’Umbria con particolare riguardo a “*Coccinella septempunctata* L.”. Perugia: Tipografia Perugina gia Santucci, 1949. 26 p.
- Cerretti P., Tschorsnig H-P. Annotated host catalogue for the Tachinidae (Diptera) of Italy // Stuttg. Beitr. Naturk. Ser. A Neue Ser. 2010. Vol. 3. P. 305–340.
- Ceryngier P. Overwintering of *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) at different altitudes in the Karkonosze Mts, SW Poland // Eur. J. Entomol. 2000. Vol. 97. P. 323–328.
- Ceryngier P., Havelka J., Hodek I. Mating and activity of gonads in pre-dormant and dormant ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae) // Invert. Reprod. Develop. 2004. Vol. 45. P. 127–135.
- Ceryngier P., Hodek I. Enemies of Coccinellidae // In: Ecology of Coccinellidae / Ed. by Hodek I., Honek A. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1996. P. 319–350.
- Ceryngier P., Kindlmann P., Havelka J., Dostalkova I., Brunnhofer V., Hodek I. Effect of food, parasitization, photoperiod and temperature on gonads and sexual activity of males of *Coccinella septempunctata* (Coleoptera, Coccinellidae) in autumn // Acta Entomol. Bohemoslov. 1992. Vol. 89. P. 97–106.
- Ceryngier P., Nedvěd O., Grez A.A., Riddick E.W., Roy H.E., Martin G.S., Steenberg T., Veselý P., Zaviezo T., Zúñiga-Reinoso Á. Haelewaters D. Predators and parasitoids of the harlequin ladybird, *Harmonia axyridis*, in its native range and invaded areas // Biol. Inv. 2018. Vol. 20. P. 1009–1031.
- Ceryngier P., Roy H.E., Poland R.L. Natural enemies of ladybird beetles // In: Ecology and behaviour of the ladybird beetles (Coccinellidae) / Ed. by Hodek I., van Emden H.F., Honek A. Chichester: Wiley-Blackwell, 2012. P. 375–443.
- Clausen C.P. Entomophagous insects. New York: McGraw – Hill Book Company, 1940. 688 p.
- Colyer C.N. Notes on the life-histories of the British species of *Phalacrotophora* Enderlein (Dipt., Phoridae) // Entomol. Mon. Mag. 1952. Vol. 88. P. 135–139.
- Comont R.F., Purse B.V., Philips W., Kunin W.E., Hanson M., Lewis O.T., Harrington R., Shortall C.R., Rondoni G., Roy H.E. Escape from parasitism by the invasive alien ladybird, *Harmonia axyridis* // Insect Conser. Diver. 2014. Vol. 7. P. 334–342.
- Coutanceau J. *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773): une coccinellae asiatique introduite, acclimatée et en extension en France // Bull. Soc. Entomol. France. 2006. Vol. 111. P. 395–401.
- Cushman R.A. Biological notes on a few rare or little known parasitic Hymenoptera // Proc. Entomol. Soc. Wash. 1913. Vol. 15. P. 153–161.
- Dahlman D.L. Evaluation of teratocyte functions: an overview // Arch. Insect Bioch. Physiol. 1990. Vol. 13. P. 159–166.
- David M.H., Wilde G. Susceptibility of the convergent lady beetle to parasitism by *Perilitus coccinellae* (Schrank) (Hymenoptera: Braconidae) // J. Kansas Entomol. Soc. 1973. Vol. 46. P. 359–362.
- Davis D.S., Stewart S.L., Manica A., Majerus M.E.N. Adaptive preferential selection of female coccinellid hosts by the parasitoid wasp *Dinocampus coccinellae* (Hymenoptera: Braconidae) // Eur. J. Entomol. 2006. Vol. 103. P. 41–45.
- Dean G.J. Survival of some aphid (Hemiptera: Aphididae) predators with special reference to their parasites in England // Bull. Entomol. Res. 1983. Vol. 73. P. 469–480.
- De Bach P. The necessity for an ecological approach to pest control on citrus in California // J. Econ. Entomol. 1951. Vol. 44. P. 443–447.
- de Castro-Guedes C.F., de Almeida L.M. Laboratory investigations reveal that *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) is a poor host for *Dinocampus coccinellae* (Hymenoptera: Braconidae) in Brazil // J. Insect Sci. 2016. Vol. 16. P. 55; 1–9.
- Dheilly N.M., Maure F., Ravallec M., Galinier R., Doyon J., Duval D., Leger L., Volkoff A.-N., Missé D., Nidelet S., Demolombe V., Brodeur J., Gourbal B., Thomas F.,

- Mitta G. Who is the puppet master? Replication of a parasitic wasp-associated virus correlates with host behaviour manipulation // Proc. R. Soc. B. 2015. Vol. 282. P. 20142773.
- Dindo M.L., Francati S., Lanzoni A., di Vitantonio C., Marchetti E., Burgio G., Maini S. Interactions between the multicolored Asian lady beetle *Harmonia axyridis* and the parasitoid *Dinocampus coccinellae* // Insects. 2016. Vol. 7. P. 67; 1–13.
- Disney R.H.L. Natural history notes on some British Phoridae (Diptera) with comments on a changing picture // Entomol. Gaz. 1979. Vol. 30. P. 141–150.
- Disney R.H.L. Scuttle flies: the Phoridae. London: Chapman & Hall, 1994. 467 p.
- Disney R.H.L. A new species of Phoridae (Diptera) that parasitizes a widespread Asian ladybird beetle (Coleoptera: Coccinellidae) // Entomologist. 1997. Vol. 116. P. 163–168.
- Disney R.H.L. Five new species of scuttle fly (Diptera: Phoridae) from southern Africa // Afr. Invertebr. 2012. Vol. 53. P. 113–124.
- Disney R.H.L., Chazeau J. The recognition and biology of *Phalacrotophora quadrimaculata* (Diptera: Phoridae) parasitising *Olla v-nigrum* (Coleoptera: Coccinellidae) used in attempts to control the *Leucaena psyllid* // Ann. Parasitol. Hum. Comp. 1990. Vol. 65. P. 98–100.
- Disney R.H.L., Majerus M.E.N., Walpole M.J. Phoridae (Diptera) parasitising Coccinellidae (Coleoptera) // Entomologist. 1994. Vol. 113. P. 28–42.
- Domenichini G. Contributo alla conoscenza dei parassiti e iperparassiti dei Coleoptera Coccinellidae // Boll. Zool. Agr. Bachic. Milano. 1957. Vol. 22. P. 215–246.
- Du Buysson H. *Phora fasciata* Fall. (Dipt.) parasite par *Homalotylus eitelweini* Ratz. (Hym.) // Misc. Entomol. 1921. Vol. 25. P. 66–67.
- Durska E., Ceryngier P., Disney R.H.L. *Phalacrotophora beuki* (Diptera: Phoridae), a parasitoid of ladybird pupae (Coleoptera: Coccinellidae) // Eur. J. Entomol. 2003. Vol. 100. P. 627–630.
- Durska E., Ceryngier P. Parasitization of the invasive ladybird, *Harmonia axyridis*, by native phorid parasitoids in Poland // In: 8th international congress of dipterology / Ed. by Dorchin N., Kotrba M., Mengual X., Menzel F. Potsdam, 2014. Abstract volume. P. 88.
- Elliott N.C., Kieckhefer R., Kauffman W. Effects of an invading coccinellid on native coccinellids in an agricultural landscape // Oecologia. 1996. Vol. 105. P. 537–544.
- Fallahzadeh M., Shojaei M., Ostovan H., Kamali K. The first report of two parasitoid wasps on the larvae of *Nephus bipunctatus* (Col.: Coccinellidae) from Iran // J. Entomol. Soc. Iran. 2006. Vol. 26. P. 95–96.
- Ferran A., El-Arnaouty S.A., Beysat-Arnaouty V., Galal H. Introduction and release of the coccinellid *Harmonia axyridis* Pallas for controlling *Aphis craccivora* Koch on faba beans in Egypt // Egypt J. Biol. Pest. Control. 2000. Vol. 10. P. 129–136.
- Firlej A., Boivin G., Lucas E., Goderre D. First report of *Harmonia axyridis* Pallas being attacked by *Dinocampus coccinellae* Schrank in Canada // Biol. Inv. 2005. Vol. 7. P. 553–556.
- Firlej A., Girard P.-A., Brehélin M., Coderre D., Boivin G. Immune response of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) supports the enemy release hypothesis in North America // Ann. Entomol. Soc. Am. 2012. Vol. 105. P. 328–338.
- Firlej A., Lucas E., Goderre D., Boivin G. Teratocytes growth pattern reflects host suitability in a host-parasitoid assemblage // Physiol. Entomol. 2007. Vol. 32. P. 181–187.
- Francati S. Native preimaginal parasitism of *Harmonia axyridis*: new record of association with *Phalacrotophora fasciata* in Italy // Bull. Insectol. 2015. Vol. 68. P. 3–6.
- Glavendekić M., Mihajlović L., Hrašovec B. Native species *Homalotylus flaminus* Dalman (Hymenoptera, Encyrtidae) parasitoid of *Harmonia axyridis* on Balkan Peninsula // In: Population dynamics, biological control, and integrated management of forest insects, 12–16 September. Eberswalde, 2010. P. 47.
- Goetz D.W. *Harmonia axyridis* ladybug invasion and allergy // Allergy Asthma Proc. 2008. Vol. 29. P. 123–129.
- Goidanich A. Due Coccinelle igrofile e pollinivore sul riso (*Hippodamia 13-punctata* L., *Anisosticta 19-punctata* L.) // Riscicoltura. 1943. Vol. 33. P. 145–156, 169–177.
- Golec J.R., Hu H.P., Ray C., Woodley N.E. *Strongygaster triangulifera* (Diptera: Tachinidae) as a parasitoid of adults of the invasive *Megacopta cribraria* (Heteroptera: Plataspidae) in Alabama // J. Entomol. Sci. 2013. Vol. 48. P. 352–354.
- Gordon R.D. The Coccinellidae (Coleoptera) of America North of Mexico // J. New York Entomol. Soc. 1985. Vol. 93. P. 1–912.
- Gourlay E.S. Some parasitic Hymenoptera of economic importance in New Zealand // N. Z. J. Sci. Tech. 1930. Vol. 11. P. 339–343.
- Grež A., Zaviezo T., Gonzales G., Rothmann S. *Harmonia axyridis* in Chile: a new threat // Cien. Inv. Agr. 2010. Vol. 37. P. 145–149.
- Grigorov S. Parasites, predatory insects and diseases of species from the Coccinellidae family // Rast. Nauki. 1983. Vol. 20. P. 113–121.
- Herting B. Beiträge zur Kenntnis der europäischen Raupenfliegen (Dipt. Tachinidae) // XII. Stuttg. Beitr. Naturk. 1971. Vol. 237. P. 1–18.
- Herz A., Kleespies R.G. Occurrence of natural enemies in different populations of the invasive ladybird *Harmonia axyridis* (Pallas, 1771) (Coleoptera, Coccinellidae) in Germany // Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Ent. 2012. Vol. 18. P. 201–206.
- Hodek I. Food relationships // In: Ecology of Coccinellidae / Ed. by Hodek I., Honek A. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1996. P. 319–350.
- Hoogendoorn M., Heimpel G.E. Indirect interactions between an introduced and a native ladybird beetle

- species mediated by a shared parasitoid // Biol. Contr. 2002. Vol. 25. P. 224–230.
- Hudon M. First record of *Perilitus coccinellae* (Shrank) (Hymenoptera: Braconidae) as a parasite of *Coccinella novemnotata* Hbst. and *Coleomegilla maculata lengi* Timb. (Coleoptera: Coccinellidae) in Canada // Can. Entomol. 1959. Vol. 91. P. 63–64.
- Hurst G.D.D., McMeechan F.K., Majerus M.E.N. Phoridae (Diptera) parasitizing *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) select older prepupal hosts // Eur. J. Entomol. 1998. Vol. 95. P. 179–181.
- Iperti G. Les parasites des Coccinelles aphidiphages dans les Alpes-Maritimes et les Basses-Alpes // Entomophaga. 1964. Vol. 9. P. 153–180.
- Iwata K., Tachikawa T. Biological observations on 53 species of the superfamilies, Chalcidoidae and Proctotrupoidae, from Japan (Hymenoptera: Apocrita) // Trans. Shikoku Entomol. 1966. Soc. Vol. 9. P. 1–29.
- Kadono-Okuda K., Sakurai H., Takeda S., Okuda T. Synchronous growth of a parasitoid, *Perilitus coccinellae*, and the teratocyte with the development of the host, *Coccinella septempunctata* // Entomol. Exp. Appl. 1995. Vol. 75. P. 145–149.
- Kadono-Okuda K., Weyda F., Okuda T. *Dinocampus* (= *Perilitus*) *coccinellae* teratocyte-specific polypeptide: its accumulative property, localization and characterization // J. Insect Physiol. 1998. Vol. 44. P. 1073–1080.
- Kamal M. The biological control of the cotton leaf-worm (*Prodenia litura* F.) in Egypt // Bull. Soc. Fouad 1er Entomol. 1951. Vol. 35. P. 221–270.
- Katsoyannos P., Aliniaze M.T. First record of *Strongygaster triangulifera* (Loew) (Diptera: Tachinidae) as a parasitoid of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) in western North America // Can. Entomol. 1998. Vol. 130. P. 905–906.
- Kenis M., Roy H.E., Zindel R., Majerus M.E.N. Current and potential management strategies against *Harmonia axyridis* // BioControl. 2008. Vol. 53. P. 235–252.
- Klausnitzer B. Beobachtungen an Coccinelliden-parasiten (Hymenoptera, Diptera) // Entomol. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden. 1967. Vol. 32. P. 305–309.
- Klausnitzer B. Zur Kenntnis der Entomoparasiten mitteleuropäischen Coccinellidae // Abh. Ber. NaturkMus. Görlitz. 1969. Vol. 44. I. 9. P. 1–15.
- Koch R.L., Burkness E.C., Burkness S.J., Hutchison W.D. Phytophagous preferences of the multicolored Asian lady beetle (Coleoptera: Coccinellidae) for autumn-ripening fruit // J. Econ. Entomol. 2004. Vol. 97. P. 539–544.
- Koch R.L., Galvan T.L. Bad side of a good beetle: the North American experience with *Harmonia axyridis* // BioControl. 2008. Vol. 53. P. 23–35.
- Koyama S., Majerus M.E.N. Interactions between the parasitoid wasp *Dinocampus coccinellae* and two species of coccinellid from Japan and Britain // BioControl. 2008. Vol. 53. P. 253–264.
- Kulman H.M. Parasitism of *Anatis quindecimpunctata* by *Homalotylus terminalis* // Ann. Entomol. Soc. Am. 1971. Vol. 64. P. 953–954.
- Kuznetsov V.N. Lady beetles of the Russian Far East. Gainesville: The Sandhill Crane Press Inc, 1997. Center for Systematic Entomology. Memoir No 1. 248 p.
- Lengyel G.D. *Phalacrotophora* species (Diptera: Phoridae) with four subequal scutellar setae and notes on the other European species // Zootaxa. 2009. Vol. 2172. P. 59–68.
- Liu C.L. Contribution to the knowledge of Chinese Coccinellidae. X. Occurrence of *Perilitus coccinellae* (Shrank), a parasite of adult Coccinellidae in North China (Hymenoptera, Braconidae) // Entomol. News. 1950. Vol. 61. P. 207–208.
- Lotfalizadeh H., Ebrahimi E. New report of *Homalotylus nigricornis* Mercet (Hym.: Encyrtidae) in Iran // J. Entomol. Soc. Iran. 2001. Vol. 21. P. 115–116.
- Maeta Y. Some biological studies on the natural enemies of some Coccinellid beetles. II. *Phalacrotophora* sp. // Tohoku Konchu Kenkyu. 1969a. Vol. 4. P. 1–6.
- Maeta Y. Biological studies on the natural enemies of some Coccinellid beetles. I. On *Perilitus coccinellae* (Shrank) // Kontyu. 1969b. Vol. 37. P. 147–166.
- Majerus M.E.N., Geoghegan I.E., Majerus T.M.O. Adaptive preferential selection of young coccinellid hosts by the parasitoid wasp *Dinocampus coccinellae* (Hymenoptera: Braconidae) // Eur. J. Entomol. 2000. Vol. 97. P. 161–164.
- Maure F., Doyon J., Thomas F., Brodeur J. Host behaviour manipulation as an evolutionary route towards attenuation of parasitoid virulence // J. Evolut. Biol. 2014. Vol. 27. P. 2871–2875.
- Ministry for Primary Industries, 2016 // Plant Pest Information Network. New Zealand. (Электронный ресурс) // (<http://archive.mpi.govt.nz/applications/ppin>). Проверено: 30.06.2016.
- Minnaar I.A., Shinner R., Van Noort S., Clusella-Trullas S. New records of the parasitic wasp *Dinocampus coccinellae* (Hymenoptera: Braconidae) and its hosts in South Africa // Afr. Entomol. 2014. Vol. 22. P. 226–229.
- Mostovski M.B. A review of scuttle fly genera of Israel (Diptera: Phoridae), with new records and an identification key // Zootaxa. 2016. Vol. 4137. I. 1. P. 61–72.
- Muesebeck C.F.W. The genera of parasitic wasps of the braconid subfamily Euphorinae, with a review of the Nearctic species // USDA Misc. Pub. 1936. Vol. 241. 37 pp.
- Nalepa C.A., Kidd K.A. Parasitism of the multicolored Asian lady beetle (Coleoptera: Coccinellidae) by *Strongygaster triangulifera* (Diptera: Tachinidae) in North Carolina // J. Entomol. Sci. 2002. Vol. 37. P. 124–127.
- Noyes J.C. Encyrtidae of Costa Rica, 3. Subfamily Encyrtinae: Encyrtini, Echthroplexiellini, Discodini, Oobiini and Ixodiphagini, parasitoids associated with bugs (Hemiptera), insect eggs (Hemiptera, Lepidoptera, Coleoptera, Neuroptera) and ticks (Acari) // Mem. Am. Entomol. Inst. 2010. Vol. 84. P. 1–848.
- Obrycki J.J. Parasitization of native and exotic coccinellids by *Dinocampus coccinellae* (Shrank) (Hymenoptera: Braconidae) // J. Kansas Entomol. Soc. 1989. Vol. 60. P. 584–588.

- Obrycki J.J., Tauber M.J. Thermal requirements for development *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae) and its parasite *Perilitus coccinellae* (Hymenoptera: Braconidae) // *Can. Entomol.* 1978. Vol. 110. P. 407–412.
- Obrycki J.J., Tauber M.J., Tauber C.A. *Perilitus coccinellae* (Hymenoptera: Braconidae): Parasitization and development in relation to host-stage attacked // *Ann. Entomol. Soc. Am.* 1985. Vol. 78. P. 852–854.
- Ogloblin A. Le role du blastoderme extraembryonnaire du *Dinocampus terminatus* Nees pendant l'état larvaire // *Věst. Král. Čes. Společ. Náuk.* 1924. Vol. 2. P. 1–27.
- Okuda T., Ceryngier P. Host discrimination in *Dinocampus coccinellae* (Hymenoptera: Braconidae), a solitary parasitoid of coccinellid beetles // *Appl. Entomol. Zool.* 2000. Vol. 35. P. 535–539.
- Okuda T., Kadono-Okuda K. *Perilitus coccinellae* teratocyte polypeptide: evidence for production of a teratocyte-specific 540 kDa protein // *J. Insect Physiol.* 1995. Vol. 41. P. 819–825.
- Orr C.J., Obrycki J.J., Flanders R.V. Host-acceptance behavior of *Dinocampus coccinellae* (Hymenoptera: Braconidae) // *Ann. Entomol. Soc. Am.* 1992. Vol. 85. P. 722–730.
- Osawa N. Effect of pupation site on pupal cannibalism and parasitism in the ladybird beetle *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae) // *Jpn. J. Entomol.* 1992. Vol. 60. P. 131–135.
- Park H.-C., Park Y.C., Hong O.K., Cho S.Y. Parasitoids of the aphidophagous ladybeetles, *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae) in Chuncheon areas, Korea // *Korean J. Entomol.* 1996. Vol. 26. P. 143–147.
- Pedersen J., Runge J.B., Jonsén B.P. Fund af biller i Danmark, 2006 og 2007 (Coleoptera) // *Ent. Meddr.* 2008. Vol. 76. P. 105–144.
- Poutsma J., Loomans A.J.M., Aukema B., Heijerman T. Predicting the potential geographical distribution of the harlequin ladybird, *Harmonia axyridis*, using the CLIMEX model // *BioControl.* 2008. Vol. 53. P. 103–125.
- Quicke D.L.J. *Parasitic Wasps.* London: Chapman & Hall, 1997. 470 p.
- Raak-van den Berg C.L., van Wielink P.S., de Jong P.W., Gort G., Haelewaters D., Helder J., van Lenteren J.C. Invasive alien species under attack: natural enemies of *Harmonia axyridis* in the Netherlands // *BioControl.* 2014. Vol. 59. P. 229–240.
- Richerson J.V., DeLoach C.L. Some aspects of host selection by *Perilitus coccinellae* // *Ann. Entomol. Soc. Am.* 1972. Vol. 65. P. 834–839.
- Riddick E.W., Cottrell T.E., Kidd K.A. Natural enemies of the Coccinellidae: parasites, pathogens, and parasitoids // *Biol. Contr.* 2009. Vol. 51. P. 306–312.
- Rondoni G., Comont R.F., Ricci C., Roy H.E. Parasitization of coccinellid species in Oxfordshire and London and first record of an *Harmonia axyridis* – phorid association in Italy // In: *Book of abstracts, international symposium ecology of Aphidophaga 12, September 9–12, Belgrade, 2013.* P. 81.
- Roy H.E., Bacon J., Beckmann B., Harrower C.A., Hill M.O., Isaac N.J.B., Preston C.D., Rathod B., Rorke S.L. Non-native species in Great Britain: establishment, detection and reporting to inform effective decision making. London: Defra, 2012. 110 p.
- Roy H.E., Brown P.M.J., Adriaens T., Berkvens N., Borges I., Clusella-Trullas S., Comont R.F., De Clerq P., Eschen R., Estoup A., Evans E.W., Facon B., Gardiner M.M., Gil A., Grez A.A., Guillemaud T., Haelewaters D., Herz A., Honek A., Howe A.G., Hui C., Hutchison W.D., Kenis M., Koch R.L., Kulfan J., Handley L.L., Lombaert E., Loomans A., Losey J., Lukashuk A.O., Maes D., Magro A., Murray K.M., Martin G.S., Martinkova Z., Minnaar I.A., Nedvěd O., Orlova-Bienkowskaja M.J., Osawa N., Rabitsch W., Ravn H.P., Rondoni G., Rorke S.L., Ryndevich S.K., Saethre M.-G., Sloggett J.J., Soares A.O., Stals R., Tinsley M.C., Vandereycken A., van Wielink P., Vigišová S., Zach P., Zakharov I.A., Zaviero T., Zhao Z. The harlequin ladybird, *Harmonia axyridis*: global perspectives on invasion history and ecology // *Biol. Inv.* 2016. Vol. 18. I. 4. P. 997–1044.
- Roy H.E., Lawson Handley L.-J. Networking: a community approach to invaders and their parasites // *Functional Ecology.* 2012. Vol. 26. P. 1238–1248.
- Roy H.E., Rhule E., Harding S., Lawson Handley L.-J., Poland R.L., Riddick E.W., Steenberg T. Living with the enemy: parasites and pathogens of the ladybird *Harmonia axyridis* // *BioControl.* 2011. Vol. 56. P. 663–679.
- Schaefer P.W., Dysart R.J., Specht H.B. North American distribution of *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) and its mass appearance in coastal Delaware // *Envir. Entomol.* 1987. Vol. 16. P. 368–373.
- Semyanov V.P. Parasites and predators of *Coccinella septempunctata* // In: *Ecology of Aphidophaga* / Ed. by Hodek I. Prague: Academia & Dordrecht: Dr. W. Junk, 1986. P. 525–530.
- Shaw M.R., Geoghegan I.E., Majerus M.E.N. Males of *Dinocampus coccinellae* (Shrank) (Hym.: Braconidae: Euphorinae) // *Entomol. Rec. J. Var.* 1999. Vol. 111. P. 195–196.
- Sluss R. Behavioral and anatomical responses of the convergent lady-beetle to parasitism by *Perilitus coccinellae* (Shrank) (Hymenoptera: Braconidae) // *J. Invert. Pathol.* 1968. Vol. 10. P. 9–27.
- Smirnoff W.A. La cochenille du palmier dattier (*Parlatoria blanchardi* Targ.) en Afrique du Nord // *Entomophaga.* 1957. Vol. 2. P. 1–99.
- Smith H.S. An attempt to redefine the host relationships exhibited by entomophagous insects // *J. Econ. Entomol.* 1916. Vol. 9. P. 477–486.
- Smith H.S., Armitage H.M. The biological control of mealybugs attacking citrus trees // *Cal. Exp. Stat. Bull.* 1931. Vol. 509. P. 1–74.
- Smith H.S., Compere H. The introduction of new insect enemies of the citrophilus mealybug from Australia // *J. Econ. Entomol.* 1928. Vol. 21. P. 664–669.
- Smith L.M., Kok L.T. *Hyalomyodes triangulifer* (Diptera: Tachinidae) parasitizes adults of *Rhinocyllus conicus*

- (Coleoptera: Curculionidae) // Can. Entomol. 1983. Vol. 115. P. 1533–1534.
- Stathas G.J., Eliopoulos P.A., Japoshvili G. A study on the biology of the diaspidid scale *Parlatoria ziziphi* (Lucas) (Hemiptera: Coccoidea: Diaspididae) in Greece // In: Proceedings of the XI International Symposium on Scale Insect Studies, Oeiras (Portugal), 24–27 September, 2007 / Ed. by Branco M., Franco J.C., Hodgson C. Lisbon: ISA Press, 2008. P. 95–101.
- Steenberg T., Harding S. The harlequin ladybird (*Harmonia axyridis*) in Denmark: spread, phenology, colour forms and natural enemies in the early phase of establishment // IOBC/WPRS Bull. 2010. Vol. 58. P. 143–147.
- Subramanyam V.K. *Homalotylus flaminus* (Dalman), a parasite of *Rodolia* grubs predatory on the fluted scale // Indian J. Entomol. 1950. Vol. 12. P. 103–106.
- Sweetman H.L. The biological control of insects. New York: Comstock Publishing Company, 1936. 461 p.
- Timberlake P.H. Note on an interesting case of two generations of a parasite reared from the same individual host // Can. Entomol. 1916. Vol. 48. P. 89–91.
- Timberlake P.H. Notes on some of the immigrant parasitic Hymenoptera of the Hawaiian Islands // Proc. Haw. Entomol. Soc. 1918. Vol. 3. P. 399–404.
- Togni P.H.B., Souza L.M., Siscu P.R., Costa V.A., Amaral D.S.S.L., Franco A.C., Sujii E.R., Venzon M. Coccinellidae parasitoids in Brazil: neglected species in a mega-diverse country // Neotrop. Entomol. 2015. Vol. 44. P. 528–532.
- Triltsch H. On the parasitization of the ladybird *Coccinellae septempunctata* L. (Col., Coccinellidae) // J. Appl. Entomol. 1996. Vol. 120. P. 375–378.
- Trjapitzin V.A. On species of the genus *Homalotylus* Mayr, 1876 (Hymenoptera: Encyrtidae) from the Russian Far East // Far East. Entomol. 2011. Vol. 231. P. 1–4.
- Trjapitzin V.A. *Homalotylus hemipterinus* (De Stefani, 1898) (Hymenoptera: Encyrtidae) in the Russian Far East // Far East. Entomol. 2013. Vol. 268. P. 9–12.
- Trjapitzin V.A., Triapitsyn S.V. A new species of *Homalotylus* (Hymenoptera: Encyrtidae) from Mexico, parasitoid of *Azya orbigera orbigera* (Coleoptera: Coccinellidae) // Entomol. News. 2003. Vol. 114. P. 192–196.
- Vilcinskas A., Stoecker K., Schmidtberg H., Röhrig C.R., Vogel H. Invasive harlequin ladybird carries biological weapons against native competitors // Science. 2013. Vol. 340. P. 862–863.
- Völkl W. Behavioral and morphological adaptations of the coccinellid, *Platynaspis luteorubra* (Coleoptera: Coccinellidae), for exploiting ant-attended resources // J. Insect Behav. 1995. Vol. 8. P. 653–670.
- Ware R., Michie L.-J., Otani T., Rhule E., Hall R. Adaptation of native parasitoids to a novel host: the invasive coccinellid *Harmonia axyridis* // IOBC/WPRS Bull. 2010. Vol. 58. P. 175–182.
- Wightman J.A. *Sitona discoideus* (Coleoptera: Curculionidae) in New Zealand, 1975–1983: distribution, population studies, and bionomic strategy // N. Z. J. Zool. 1986. Vol. 13. P. 221–240.
- Wright J.E. Observations on the copulatory behaviour of *Perilitus coccinellae* (Hymenoptera: Braconidae) // Proc. Entomol. Soc. Ontario. 1978. Vol. 109. P. 22.
- Wright E.J., Laing J.E. The effects of temperature on development, adult longevity and fecundity of *Coleomegilla maculata lengi* and its parasite, *Perilitus coccinellae* // Proc. Entomol. Soc. Ontario. 1978. Vol. 109. P. 33–47.
- Wright E.J., Laing J.E. Stage-specific mortality of *Coleomegilla maculata lengi* Timberlake on corn in southern Ontario // Environ. Entomol. 1982. Vol. 11. P. 32–37.
- Yinon U. The natural enemies of the armored scale ladybeetle *Chilocorus bipustulatus* (Col. Coccinellidae) // Entomophaga. 1969. Vol. 14. P. 321–328.

# PARASITOIDS OF THE ASIAN LADYBIRD *HARMONIA* *AXYRIDIS* (PALLAS, 1773) (COLEOPTERA: COCCINELLIDAE)

© 2018 Romanov D.A.

Vavilov Institute of General Genetics of the RAS, Moscow, 119333;

e-mail: [dromanov\\_16@mail.ru](mailto:dromanov_16@mail.ru)

The Asian ladybird *Harmonia axyridis* is a rapidly spreading invasive species of coccinellids. Parasitoids can be considered in connection with the prospects of their use for controlling the population of *H. axyridis*. In the first years of global invasion, which began in 1996, this species did not experience significant parasitoid pressure in the occupied territories, but several years after the invasion, an increase in the proportion of infected by parasitoids beetles in invasive populations on all continents was observed. In this paper an overview of current data of all known parasitoids of *H. axyridis* is given and their role as regulators of the number of invasive populations of this beetle is described.

**Key words:** *Harmonia axyridis*, *Dinocampus coccinellae*, *Phalacrotophora*, *Homalotylus*, Tetrastichinae, Tachinidae, invasive species, biological control.

# ЭФФЕКТИВНОСТЬ ПРИМЕНЕНИЯ УФ+ВУФ ОБЛУЧЕНИЯ ДЛЯ ПРЕДОТВРАЩЕНИЯ ОДНОКЛЕТОЧНЫХ ИНВАЗИЙ, ПЕРЕНОСИМЫХ БАЛЛАСТНЫМИ ВОДАМИ СУДОВ

© 2018 Фоканов В.П.<sup>а, \*</sup>, Гаврилова О.В.<sup>б, \*\*</sup>, Фоканов А.В.<sup>а</sup>

<sup>а</sup> ООО «НПО ЭНТ-ТЕХНОЛОГИЯ УФ», г. Санкт-Петербург, 199106;

<sup>б</sup> Биологический факультет СПбГУ, г. Санкт-Петербург, 199177;

e-mail: \* [fokanov@mail.ru](mailto:fokanov@mail.ru), \*\* [avanti1958@inbox.ru](mailto:avanti1958@inbox.ru)

Поступила в редакцию 27.09.2018

Приведены результаты эксперимента по моделированию обезвреживания балластной воды (БВ) судов, контаминированной одноклеточной галофильной водорослью *Dunaliella terricola*, излучением с длинами волн 254 нм и 185 нм ртутной дуговой лампы низкого давления.

Эксперимент моделирует заполнение танка БВ контаминированной *Dunaliella terricola* морской водой через установку обезвреживания балластной воды, хранение в течение пяти суток в танке БВ, имитирующее плавание судна, и сброс БВ через установку в порту прибытия.

Обезвреживание контаминированной БВ выполнено по технологии современных окислительных процессов (Advanced Oxidative Processes, AOP), с участием озона и перекиси водорода, нарабатываемых в воде излучением линии 185 нм.

Экспериментально установлено, что предлагаемый метод обработки модельной балластной воды прекращает размножение тест-объекта. Выполненное исследование показывает перспективность применения УФ+ВУФ излучения для предотвращения переноса БВ чужеродных одноклеточных организмов и их инвазии в местные биоценозы.

**Ключевые слова:** обезвреживание балластной воды, УФ облучение, ртутные дуговые лампы низкого давления, *Dunaliella terricola*, одноклеточные вселенцы.

## Введение

Слив балластных вод (БВ) судов, не обезвреженных от морских организмов, представляет экологическую угрозу внесения чужеродных видов, которые могут нарушить местные экосистемы. Основным документом, регламентирующим сброс водяного балласта, является Международная конвенция по контролю и управлению судовыми БВ и осадками, принятая Международной морской организацией в 2004 г. [Международная конвенция, 2005]. Россия присоединилась к конвенции, что предполагает обязательное применение на судах систем обезвреживания БВ.

Технология обезвреживания БВ предварительной фильтрацией и ультрафиолетовым (УФ) облучением получила широкое промышленное внедрение во всем мире. Обезвреживанию УФ излучением подлежат одноклеточ-

ные организмы, поскольку многоклеточные морские организмы задерживаются фильтрами с размером пор не более 50 мкм.

Наиболее распространёнными источниками УФ излучения для обезвреживания БВ являются ртутные дуговые лампы низкого давления (ЛНД). 98% спектра УФ излучения ЛНД сконцентрировано [Zoschke et al., 2014] в резонансных линиях 253.7 и 184.9 нм.

Как правило, для обезвреживания БВ применяется только излучение ЛНД на длине волны 253.9 нм, которое вызывает инактивацию одноклеточных организмов. При этом вакуумное ультрафиолетовое (ВУФ) излучение на длине волны 184.9 нм устраняется выбором материала колбы лампы.

В настоящей работе для обезвреживания БВ применяется ЛНД, излучающая на обеих длинах волн, далее «УФ+ВУФ» облучение, колба

которых выполняется из специальных сортов кварца (КУ-1, Suprasil).

Коэффициент поглощения излучения 185 нм дистиллированной водой составляет  $1.8 \text{ см}^{-1}$  [Weeks et al., 1963], поэтому воздействие 90% излучения 185 нм происходит вокруг ЛНД на расстоянии 5.5 мм от её поверхности. При этом излучение с длиной волны 185 нм производит вокруг ЛНД фотолиз воды – образует гидроксильные радикалы, которые эффективно индуцируют поверхностное окисление клеточной мембраны молекул [Wang et al., 2010]. Гидроксильные радикалы могут также диффундировать в клетку и активировать ферменты, повреждающие внутриклеточные компоненты и препятствующие синтезу белка [Matane et al., 2007].

В качестве тест-объекта для эксперимента обезвреживания БВ УФ+ВУФ облучением авторы выбрали одноклеточные микроводоросли как микроорганизм, наиболее устойчивый к УФ облучению.

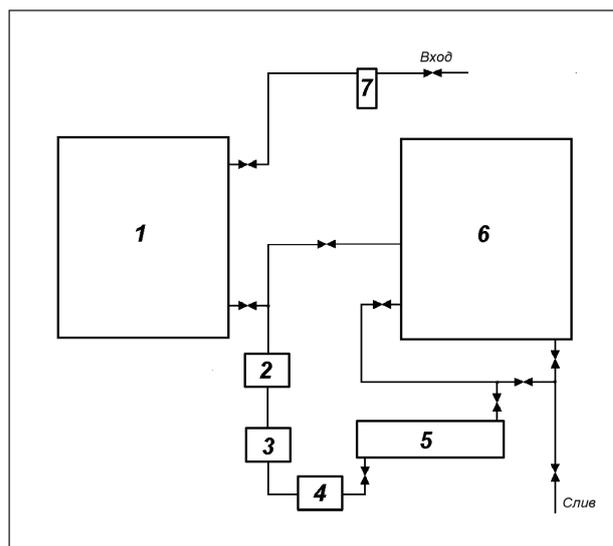
Ранее с этим же тест-объектом авторами был проведён сравнительный эксперимент эффективности обезвреживания БВ излучениями ртутной лампой среднего давления и ртутной ЛНД, излучающей на длине волны 254 нм [Fokanov et al., 2017].

Цель настоящей работы – определить экспериментально эффективность обезвреживания БВ от морских одноклеточных организмов ртутной ЛНД, излучающей на длинах волн 254 нм и 185 нм.

### Материалы и методы

Эксперимент моделирует заполнение танка БВ контаминированной тест-объектом морской водой через установку обезвреживания балластной воды (УОБВ), хранение в течение пяти суток в танке БВ, имитирующее плавание судна, и сброс БВ через УОБВ в порту прибытия. Применяемая технология обезвреживания основана на методе современных окислительных процессов (Advanced Oxidation Processes, AOP) [Zoschke et al., 2014].

УОБВ производительностью  $3 \text{ м}^3/\text{ч}$  представляет собой цилиндрический корпус диа-



**Рис. 1.** Гидравлическая схема эксперимента: 1, 6 – модель танка БВ; 2 – насос; 3 – расходомер; 4 – эжектор; 5 – УОБВ; 7 – фильтр.

метром 100 мм, высотой 900 мм, в котором внутри кварцевой трубки диаметром 50 мм, пропускающей излучение волн длиной 254 нм и 185 нм, работает лампа TUV-36HO. Вход воды осуществляется через нижний патрубок. Краны отбора проб имеются на входном и выходном патрубках УОБВ.

Гидравлическая схема эксперимента представлена на рисунке 1. Испытательный стенд обеспечивает перемещение воды из модели танка (1) насосом (2) через расходомер (3), эжектор (4), УОБВ (5) в модель танка БВ (6) и обратно.

Снизу кварцевой трубки УОБВ работает вентилятор, к которому по вентиляционному каналу подаётся холодный воздух для создания оптимального температурного режима работы лампы (контроль температуры колбы термомпарой). Вентилятор также удаляет озон, нарабатываемый излучением ЛНД с длиной волны 185 нм, внутри кварцевой трубки.

Эжектор 130 1583A PУOP (4) располагается горизонтально на расстоянии 0.3 м от нижнего пробортборного крана УОБВ. В обрабатываемую воду эжектор подаёт воздух комнатной температуры в виде мелких пузырьков. Линия 185 нм в спектре бактерицидной лампы поглощается в тонком слое

воды [Weeks et al., 1963]. Наличие мелких пузырьков в воде способствует увеличению толщины облучаемого 185 нм слоя и интенсивному перемешиванию. В воде эффективно нарабатывается перекись водорода  $H_2O_2$ , как вследствие прямого воздействия излучения линии 185 нм, так и вследствие разрушения под воздействием линии 254 нм наработанной линией 185 нм озона  $O_3$  [Басов Л.Л. Физический факультет СПбГУ, частное сообщение, 2018].

Перепад высоты водяного столба на входе эжектора составляет 2 м, что вместе с давлением насоса (2) создаёт необходимый перепад давлений на эжекторе.

Расход воды через УОБВ, равный 3 м<sup>3</sup>/ч, устанавливается поворотом рукоятки крана на выходе из модели танка БВ по показаниям вихревого расходомера ЭМИС–ВИХРЬ 200.

### Проведение эксперимента

Контаминированная тест-объектом морская вода готовится в ёмкости (1), в которой постоянно работают механические мешалки, следующим образом:

- заливается водопроводная вода, очищенная угольным фильтром (7);
- постепенно засыпается крупная морская соль (производства Израиля) в количестве, достаточном для достижения солёности воды, равной 30 PSU;
- после достижения равномерной по объёму солёности (контроль рефрактометром), постепенно заливается заранее приготовленная концентрированная суспензия тест-объекта в солёной воде.

Эксперимент «Заполнение танка БВ контаминированной морской водой через УОБВ» состоит в перемещении приготовленной морской воды из ёмкости (1) (рис. 1) в модель танка БВ (6).

Хранение БВ производится в модели танка БВ (6) при постоянно работающих механических мешалках в течение пяти суток.

Эксперимент «Сброс БВ в порту прибытия через УОБВ» имитирует дебалластировку БВ через УОБВ из балластного танка судна в ок-

ружающую среду. Он состоит в сливе воды из ёмкости (6) через УОБВ (рис. 1).

Отбор трёх проб воды «На входе УОБВ» и трёх проб «На выходе УОБВ» производится в начале, середине и конце каждого эксперимента.

### Описание тест-объекта

В качестве тест-объекта выбран штамм *Dunaliella terricola* CALU1006, предоставленный ресурсным центром «Культивирование микроорганизмов» научного парка СПбГУ, применённый ранее авторами [Fokanov et al., 2017]. Одноклеточная эукариотическая галофильная водоросль *Dunaliella terricola* (*Chlorophyceae*; *Chlamydomonadales*) [Масюк и др., 2007], широко используется в биоиндикации, так как соответствует всем требованиям, предъявляемым к тест-организмам [Reish, Lemay, 1988].

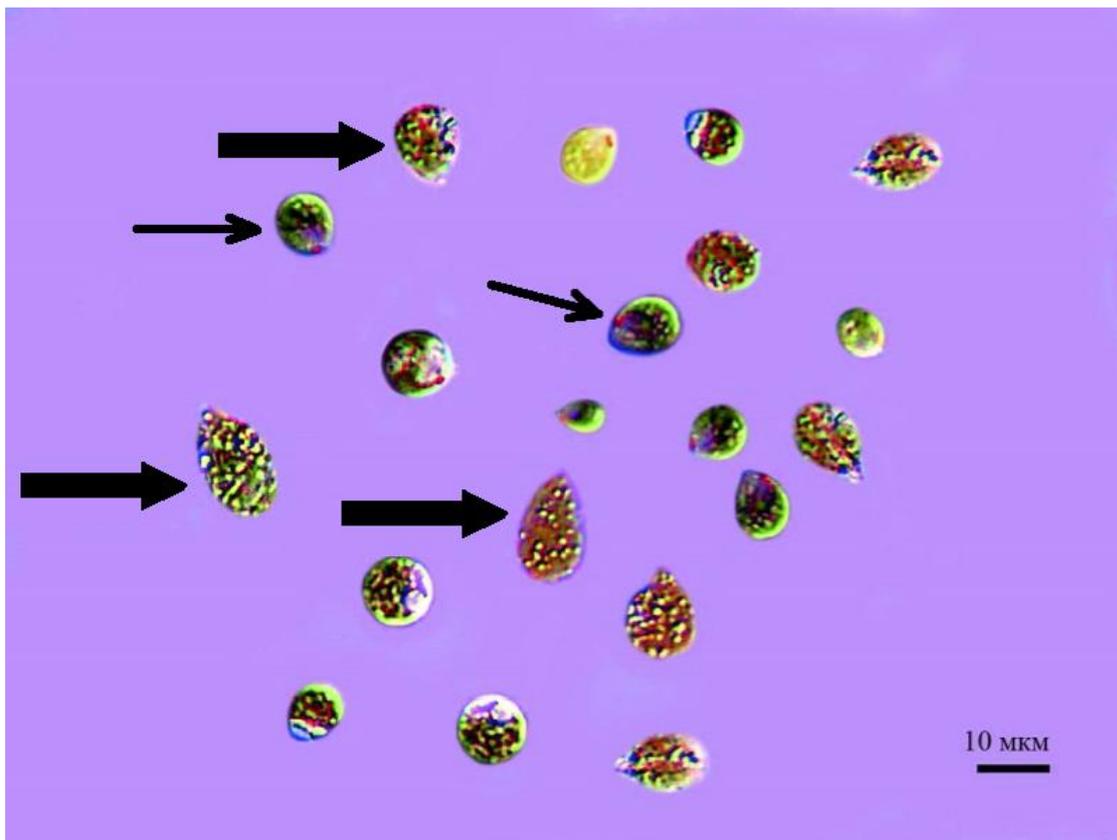
Накопление необходимой биомассы тест-объектов осуществлялось методом последовательного пересева стационарных культур в возрастающие объёмы среды D жидкой.

Клетки *Dunaliella terricola* CALU1006 (штамм D6), длиной 5–15 мкм, относятся к гипергалобным видам. На рисунке 2 представлена морфология тест-культуры до облучения в пробах воды «На входе УОБВ». Изображение получено на микроскопе Leica DM2500, оснащённом камерой Leica DFC500 и оптикой Номарского. У молодых клеток задний конец заужен и закруглён, зрелые вегетативные клетки (и в процессе деления) имеют каплевидную форму, обладают двумя равными по размерам жгутиками на переднем конце. Чашевидный хлоропласт с единственным пиреноидом занимает средне-заднее положение, единственное ядро в средне-переднем положении. Каплевидные клетки подвижны, у основания жгутиков отчётливо виден отмеченный стрелкой глазок, часть светорецепторного комплекса.

Количественную оценку жизнеспособности тест-объекта в пробах воды производили специалисты Лаборатории микробиологии СПбГУ прямым учётом концентрации неподвижных клеток водорослей в камере Горяева по формуле:



**Рис. 2.** *Dunaliella terricola* CALU1006 (штамм D6) в пробе «На входе УОБВ»



**Рис. 3.** *Dunaliella terricola* CALU1006 в пробе «На выходе УОБВ»

$N$  клеток (в 100 больших квадратах)  $\times$  2500 =  $N$  кл/мл.

По результатам наблюдений определялись:

- концентрация клеток всего в единицах кл/мл;
- концентрация подвижных клеток в единицах кл/мл;
- концентрация неподвижных клеток по отношению к общей концентрации клеток, в процентах.

### Результаты и обсуждение

На рисунке 3 представлена морфология тест-культуры в пробе «На выходе УОБВ». В поле зрения имеются подвижные и неподвижные клетки. Не жизнеспособные неподвижные клетки (отмечены толстой стрелкой) без жгутиков, с разрушенным хлоропластом, гранулированы. Наблюдаются неподвижные клетки без жгутиков, но с видимой границей хлоропласта, сохранившие глазок (отмечены тонкой стрелкой), которые в благоприятных условиях ещё способны перейти к росту.

Жизнеспособность тест-объекта оценивалась в пробах воды «На входе УОБВ» и «На выходе УОБВ» непосредственно после обработки УОБВ.

Проба воды «Отдалённые последствия» оценивалась после пяти дней хранения пробы «На выходе УОБВ» в благоприятных для тест-объекта условиях. Результат проб «Отдалённые последствия» демонстрирует отдалённые последствия влияния сброса БВ, обработанных УОБВ, на экологию окружающей среды, поскольку срок пять суток для применяемого тест-объекта сопоставим с 2–3 циклами их деления [Tafreshi, Shariati, 2009]. За это время повреждённые клет-

**Таблица 1.** Состояние тест-объекта в пробах «лабораторный контроль» перед экспериментом 08.02.2018 г.

Концентрация клеток	«На входе УОБВ», 08.02.2018 г.
Всего, $10^3$ , кл/мл	$178 \pm 19$
Неподвижных, %	1.8

ки погибнут, а жизнеспособные выйдут из состояния стресса и начнут активно делиться.

Периодически оценивалась также жизнеспособность тест-объекта в пробах воды «лабораторный контроль», которые хранились в благоприятных для микроорганизмов условиях в лаборатории и не подвергались никаким воздействиям. В таблице 1 приведена концентрация клеток тест-объекта «лабораторного контроля» перед проведением экспериментов.

В таблицах 2, 3 приведено среднее значение концентрации неподвижных клеток в пробах при проведении эксперимента. Каждое среднее значение в таблицах 2, 3 определялось по 24–26 измерениям трёх проб, отобранных в начале, середине и конце эксперимента.

Результаты эксперимента «Заполнение танка БВ контаминированной морской водой через УОБВ» (табл. 2) показывают эффективность однократной обработки УОБВ. Доля неподвижных клеток тест-объекта в пробах «На выходе УОБВ» непосредственно после эксперимента возрастает в 2.5 раза по сравнению с пробой «На входе УОБВ», и увеличивается до 2.9 раза в пробах «Отдалённые последствия».

Результаты эксперимента «Сброс БВ в порту прибытия через УОБВ» (табл. 3) моделиру-

**Таблица 2.** Результаты измерения проб воды эксперимента «Заполнение танка БВ контаминированной морской водой через УОБВ»

Концентрация клеток	«На входе УОБВ», 08.02.2018	«На выходе УОБВ», 08.02.2018	«Отдалённые последствия», 14.02.2018
Всего, $10^3$ , кл/мл	$119 \pm 4$	$90 \pm 3$	$87 \pm 3$
Подвижных, $10^3$ , кл/мл	$100 \pm 5$	$55 \pm 3$	$47 \pm 2$
Неподвижных, %	16	39	46

**Таблица 3.** Результаты эксперимента «Сброс БВ в порту прибытия через УОБВ»

Концентрация клеток	«На входе УОБВ», 13.02.2018	«На выходе УОБВ», 13.02.2018	«Отдалённые последствия», 19.02.2018
Всего, $10^3$ , кл/мл	$89 \pm 4$	$93 \pm 5$	$20 \pm 2$
Подвижных, $10^3$ , кл/мл	$45 \pm 6$	$20 \pm 2$	*
Неподвижных, %	49	78	100

\* – Из-за малочисленности достоверный учёт не представляется возможным.

ют влияние сбрасываемых обработанных БВ на экологию. Доля неподвижных клеток тест-объекта в пробах «На выходе УОБВ» непосредственно после эксперимента возрастает в 1.6 раза по сравнению с пробой «На входе УОБВ», и увеличивается до 100% в пробах «Отдалённые последствия». Общее количество клеток уменьшилось примерно в 5 раз, поскольку нежизнеспособные клетки погибают, теряют форму и разрушаются.

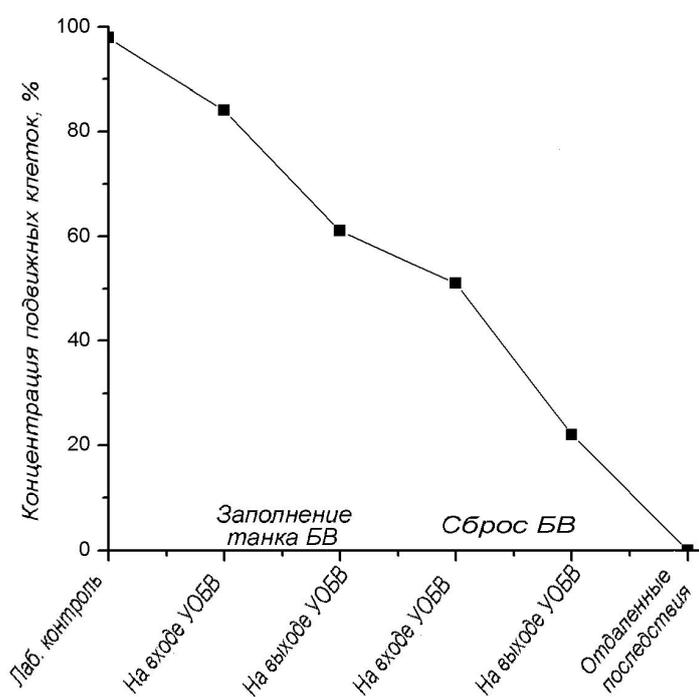
На рисунке 4 представлены результаты экспериментов (табл. 2, 3) графически.

Результаты эксперимента показывают, что через пять дней после сброса балластных вод, обработанных УОБВ с лампой ЛНД, излучаю-

щей на длинах волн 254 нм и 185 нм, жизнеспособных клеток тест-объекта *Dunaliella terricola* CALU1006 (штамм D6) не останется.

### Заключение

Использованный способ обработки балластных вод, а именно дважды проведённое облучение ЛНД, излучающей на длинах волн 254 нм и 185 нм (при заполнении и сбросе) наносит одноклеточным микроорганизмам тест-объекта повреждения, которые практически прекращают их размножение. В результате чужеродная для местных сообществ микроорганизмов популяция одноклеточных водорос-



**Рис. 4.** Результаты экспериментов представлены графически

лей погибнет, что решает задачу предотвращения её инвазии балластными водами в аборигенные биоценозы.

Экспериментально установлено, что предлагаемый метод обработки модельной балластной воды прекращает размножение тест-объекта. Выполненное исследование показывает перспективность применения УФ+ВУФ излучения для предотвращения переноса БВ чужеродных одноклеточных организмов и их инвазии в местные биоценозы.

### Литература

- Масюк Н.П., Посудин Ю.И., Лилицкая Г.Г. Фотодвижение клеток *Dunaliella* Teod. (Dunaliellales, Chlorophyceae, Viridiplantae). Киев; Пушино: Электронное изд-во «Аналитическая микроскопия», 2007. 264 с.
- Международная конвенция о контроле судовых балластных вод и осадков и управлении ими 2004 года. СПб.: ЦНИИМФ, 2005. 120 с.
- Fokanov V.P., Gavrilova O.V., Shallar A.V. Study of effectiveness of UV irradiation of single-cellular organisms transported with ballast waters of ships // Russian Journal of Biological Invasions. 2017. Vol. 8 (4). P. 386–392.
- Mamane H., Shemer, H., Linden K.G. Inactivation of *E. coli*, *B. subtilis* spores, and MS2, T4, and T7 phage using UV/H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> advanced oxidation // J. Hazard. Mater. 2007. Vol. 146. P. 479–486.
- Reish D.J., Lemay J.A. Bioassay Manual for Dredged Materials. Technical Report. DACW-09-83R-005. US Army Corps of Engineers. Los Angeles District, 1988.
- Tafreshi H.A., Shariati M. *Dunaliella* biotechnology: methods and applications // J. Appl. Microb. 2009. Vol. 107. P. 14–35.
- Wang D., Oppenlander T., El-Din M.G. et al. Comparison of the disinfection effects of vacuum-UV (VUV) and UV light on *Bacillus subtilis* spores in aqueous suspensions at 172, 222 and 254 nm // Photochem. Photobiol. 2010. Vol. 86. P. 176–181.
- Weeks J.L., Meaburn G.M.A.C., Gordon S. Absorption Coefficients of Liquid Water and Aqueous Solutions in the Far Ultraviolet // Radiation Research. 1963. Vol. 19, No. 3. P. 559–567.
- Zoschke K., Börnick Í., Worch E. Vacuum-UV radiation at 185 nm in water treatment // Water research. 2014. Vol. 52. P. 131–145.

## EFFICIENCY OF THE APPLICATION OF UV + VUV IRRADIATION FOR PREVENTION OF SINGLE-CELL INVASIONS CARRIED BY BALLAST WATERS OF SHIPS

© 2018 Fokanov V.P.<sup>a,\*</sup>, Gavrilova O.V.<sup>b,\*\*</sup>, Fokanov A.V.<sup>a</sup>

<sup>a</sup> “NPO ENT-TECHNOLOGY UV”, Saint-Petersburg, 199106;

<sup>b</sup> Biological Faculty of St. Petersburg State University, Saint-Petersburg;

e-mail: \* [fokanov@mail.ru](mailto:fokanov@mail.ru), \*\* [avanti1958@inbox.ru](mailto:avanti1958@inbox.ru)

Results of an experiment on modeling of decontamination of the ballast water (BW) of vessels contaminated with a unicellular galofilny alga of *Dunaliella terricola* by irradiation with wave lengths of 254 nanometers and 185 nanometers of the mercury arc lamp of low pressure (LLP) are presented.

The experiment models the filling of BW tank by the sea water contaminated with *Dunaliella terricola* through the unit of decontamination, storage within five days in the BW tank imitating navigation of the vessel, and dumping of the BW through the unit in the port of arrival.

Decontamination of contaminated BW is executed according to technology of modern oxidizing processes (Advanced Oxidative Processes, AOP) with participation of ozone and peroxide of hydrogen, acquired in water with a radiation of line of 185 nanometers.

It is experimentally established that the suggested method of processing of model ballast water stops reproduction of a test object. The executed research shows prospects of application of UF+VUF irradiation for prevention of transfer by BW of alien single-cell organisms and their invasions into local biocenoses.

**Keywords:** decontamination of ballast water, UV radiation, mercury arc lamps of low pressure, phytoplankton, *Dunaliella terricola*, single-cell invaders.

УДК 574.5.(478)

# МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЯИЧНИКОВ ОКУНЯ СОЛНЕЧНОГО *LEPOMIS GIBBOSUS* (LINNAEUS, 1758) В УСЛОВИЯХ КУЧУРГАНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (ВОДОЁМА- ОХЛАДИТЕЛЯ МОЛДАВСКОЙ ГРЭС)

© 2018 Фулга Н.И.\*, Тодераш И.К.\*\*, Булат Дм.Е.\*\*\*,  
Булат Ден.Е.\*\*\*\*, Райлян Н.К.\*\*\*\*\*

Институт зоологии, Молдова, Кишинев 2028;

e-mail: \* [fulganina@yahoo.com](mailto:fulganina@yahoo.com), \*\* [iontoderas@yahoo.com](mailto:iontoderas@yahoo.com), \*\*\* [bulatdm@yahoo.com](mailto:bulatdm@yahoo.com), \*\*\*\* [bulatdenis@gmail.com](mailto:bulatdenis@gmail.com),  
\*\*\*\*\* [nadejdarailean@yahoo.com](mailto:nadejdarailean@yahoo.com)

Поступила в редакцию 01.03.2018

Представлены результаты исследований репродуктивной системы половозрелых самок окуня солнечного *Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758) (Centrarchidae) в период нереста в Кучурганском водохранилище (лимане), являющемся водоёмом-охладителем Молдавской ГРЭС. Этот инвазийный вид характеризуется асинхронным развитием половых клеток в яичнике. При трёхразовом нересте, в течение мая – июля, у самок происходит уменьшение относительной массы гонад последующих поколений, что последовательно приводит к снижению величины гонадосоматического индекса перед вторым и третьим икротетанием. Это подтверждается уменьшением массы икры и относительной массы гонад в период формирования второй и третьей порций яйцеклеток текущего сезона размножения. Выявлены самки с глубокими нарушениями в развитии гонад.

**Ключевые слова:** окунь солнечный *Lepomis gibbosus*, генерация ооцитов, порционный нерест, вителлогенез, резорбция, гонадосоматический индекс, ГСИ, стадия зрелости яичников, стерильные самки.

## Введение

Окунь солнечный *Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758) относится к семейству Центрахтовые Centrarchidae, к роду солнечные рыбы – *Lepomis*, а его регионом-донором является верхнее течение р. Миссисипи в Северной Америке. Впервые в Европу окунь солнечный попал в начале 1980-х гг., в основном, как аквариумная рыбка. Первой страной-реципиентом этого вида была Германия [Freyhof, 2003]. В 1903 г. вид был отмечен в Верхнем Рейне и его притоке р. Майн [Vnngrescu, 1964]. Впоследствии из Рейна, Одера и Дуная окунь солнечный попал в Восточную Европу и распространился по её водоёмам. В Испанию, Италию, Бельгию, Нидерланды данный вид был преднамеренно интродуцирован непосред-

ственно из США «для обогащения природных запасов и в качестве пищи для других хищников» [Iacob, Petrescu-Mag, 2008, с.47]. В 2002 г. он был зафиксирован в Дании, а в 2005 г. уже достиг внутренних водоёмов Норвегии [Przybylski, Zikba, 2011].

Из дельты Дуная через прибрежные менее солёные участки этот вид распространился по всему северо-западному региону Чёрного моря, в том числе, и в р. Днестр [Мовчан, 2009]. На территорию Республики Молдова из Дуная он проник в р. Прут, его притоки, озёра (Братеш, Белеу, Манта, Кагул и др.) и русловые пруды [Cozarietal., 2003]. В некоторых антропогенных экосистемах, таких как Кучурганский лиман (водохранилище), окунь солнечный стал абсолютным доминантом. Достигнув высокой численности, данный вид на-

нёт огромный урон аборигенным видам рыб, таким как краснопёрка *Scardinius erythrophthalmus*, плотва *Rutilus rutilus*, лещ *Abramis brama*, линь *Tincatinca*, ёрш обыкновенный *Gymnocephalus cernuus*, речной окунь *Percas fluviatilis* и др. Его высокая конкурентная способность, питание икрой и молодьё этих видов значительно снизили выживаемость их потомства, скорость роста и, вследствие этого, величину рыбной продукции водоёма [Креписи др., 2013].

Сведения о характере развития половых желёз у окуня солнечного до недавнего времени были немногочисленны. Морфология половых клеток на протяжении сезона размножения описаны [Magalhães, Ratton, 2005; Rangelet al., 2012] для особей из водоёмов, расположенных на территории Бразилии. В литературе приводятся сведения, касающиеся количества порций откладываемой икры данным видом в р. Миссисипи (исторический ареал) [Scott, Crossman, 1973] и в водоёмах инвазивного ареала Южной Америки и Европы [Andre et al., 2005; Copp, Fox, 2007].

Целью наших исследований было изучение биологии размножения окуня солнечного, обитающего в Кучурганском водохранилище, используемом как водоём-охладитель Молдавской ГРЭС, а также установление характера развития яйцеклеток и количества порций выметываемой икры в течение нерестового периода.

### Материал и методы

Ихтиологический материал был собран в 2010–2014 гг. в Кучурганском водохранилище-охладителе Молдавской ГРЭС. Для обловов использовали набор из четырёх одностенных ставных сетей со следующими характеристиками: 1) размер ячеи 15×15 мм, высота сети 1.5 м, длина сети 50 м; 2) размер ячеи 20×20 мм, высота сети 1.5 м, длина сети 50 м; 3) размер ячеи 30×30 мм, высота сети 3 м, длина сети 75 м; 4) размер ячеи 30×30 мм, высота сети 3 м, длина сети 75 м, а также, волокушу длиной 6 м с размером ячеи 5×5 мм.

Для гистологических исследований были использованы гонады четырёх- и пятигодовалых самок окуня солнечного в период размно-

жения в количестве 74 экземпляров. Размер проб яичников, по ширине и высоте, составляет 0.5 см. Исследуемые образцы фиксировали в жидкости Буэна с дальнейшим обезживанием в спиртах возрастающей концентрации (от 70° до 100°). Затем пробы переносили в смесь 100°-й спирт + эфир с последующим их просветлением в целлоидиновом масле в течение 5 сут. Перед заливкой в парафин пробы гонад последовательно перекладывали из масла в хлороформ I, хлороформ II, хлороформ + парафин, парафин. Зрелость гонад определяли по Мейену [1939] с уточнениями Сакун и Буцкой [1963], а степень развития ооцитов – по классификации Казанского [1949]. Срезы толщиной 7 мкм окрашивали по методу Маллори [Роскин, Левинсон, 1957]. Все пойманные самки были подвергнуты общему биологическому анализу с определением линейно-массовых показателей, возраста и гонадосоматического индекса (ГСИ) [Правдин, 1966]. Гонадосоматический индекс вычисляли по отношению массы гонад к массе тела без внутренностей в процентах. Измерение ооцитов в фазе завершённого вителлогенеза, а также изготовление микрофотографий проводили с помощью микроскопа AxioImager A2. Полученные данные обработаны статистически с использованием пакетов прикладных программ Microsoft Excel-2007 и STATISTICA 6.0 for Windows.

### Результаты

Нерестовый сезон у окуня солнечного в Кучурганском водохранилище-охладителе начинается с третьей декады мая при температуре воды 20 °С и заканчивается в июле. Данный водоём питается, в основном, водой из р. Днестр через рукав Турунчук. Как охладитель Молдавской ГРЭС водохранилище функционирует с 1964 г. В контрольные уловы в третьей декаде мая попадались самки в преднерестовом состоянии с гонадами на IV завершённой стадии зрелости, у которых старшая генерация ооцитов, завершившая накопление гранул желтка, достигла среднего диаметра  $621.0 \pm 1.24$  мкм. Гонадосоматический индекс у них в этот период максимален (таблица).

**Таблица.** Функциональная характеристика самок *Lepomis gibbosus* внеерстовый период

Декада, месяц	Стадия зрелости гонад	ГСИ, %	t	P	Число рыб
III декада мая	IV	$23.29 \pm 0.92$ 27.11 – 19.36	–	–	16
III декада мая	VI–IV <sub>2</sub>	$11.03 \pm 0.45$ 13.48–9.51	–	–	9
I декада июня	IV <sub>2</sub>	$16.74 \pm 0.56$ 18.26–14.48	6.06	0.999	13
II декада июня	VI–IV <sub>3</sub>	$6.61 \pm 0.54$ 8.48 – 4.21	–	–	10
I декада июля	IV <sub>3</sub>	$12.78 \pm 0.57$ 15.72 – 10.12	4.92	0.999	14
II декада октября	II–III	$1.90 \pm 0.22$ 3.07 – 0.92	–	–	12

После завершения процесса накопления питательных веществ в яйцеклетках происходят изменения, связанные с их подготовкой к выведению из яичника. Перед овуляцией половые клетки содержат единую жировую каплю, желток в виде гомогенной массы заполняет всю цитоплазму яйцеклетки, фолликулярный эпителий становится тонким и несколько отходит от студенистой оболочки ооцита.

В этот период исследований в уловах также присутствовали отнерестившиеся самки с гонадами на VI–IV<sub>2</sub> стадии зрелости, о чём свидетельствует наличие в них опустевших фолликулярных оболочек и ооцитов в фазах интенсивного вителлогенеза, начала накопления желтка и вакуолизации. Из данных, приведённых в таблице видно, что более высокое значение ГСИ у самок наблюдается перед первым нерестом, тогда как у особей перед вторым и третьим икрометанием данный показатель достоверно снижается (таблица).

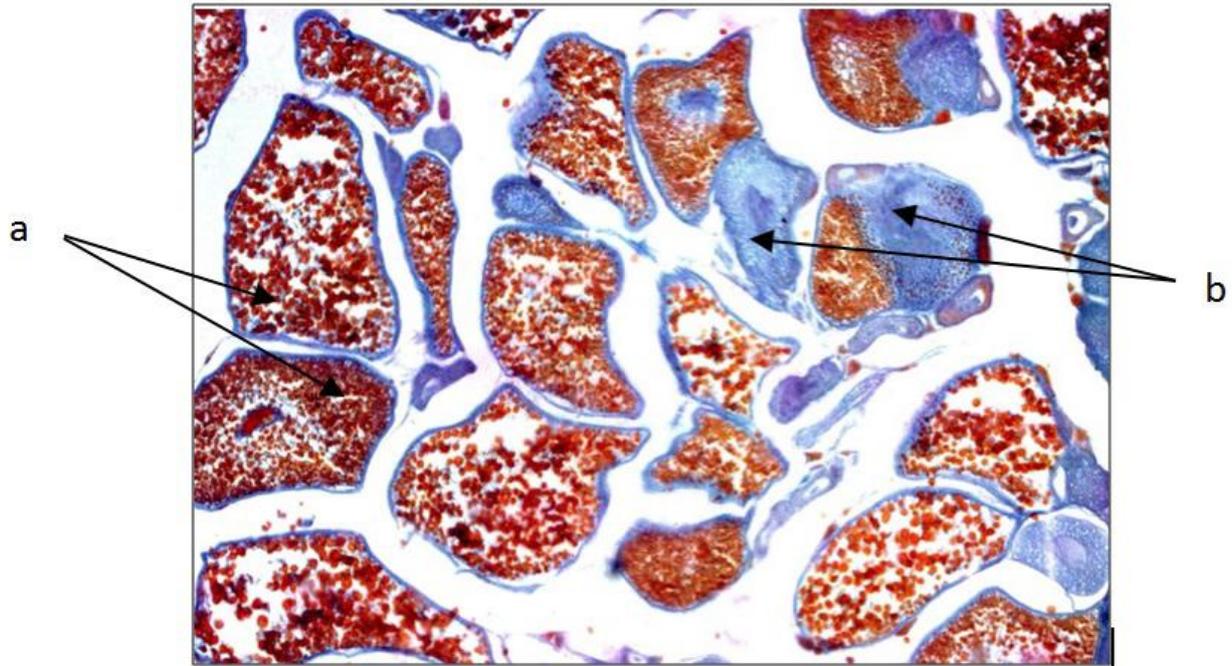
После вымета первой порции икры в яичниках присутствуют, наряду с опустевшими фолликулярными оболочками, ооциты на разных фазах периода трофоплазматического роста, что указывает на асинхронный характер развития. В первых числах июня, перед вторым в сезоне икрометанием, старшая генерация ооцитов завершает накопление желтка и

переходит в фазу созревания. Начало овуляции зрелых половых клеток у самок осуществляется во второй декаде июня.

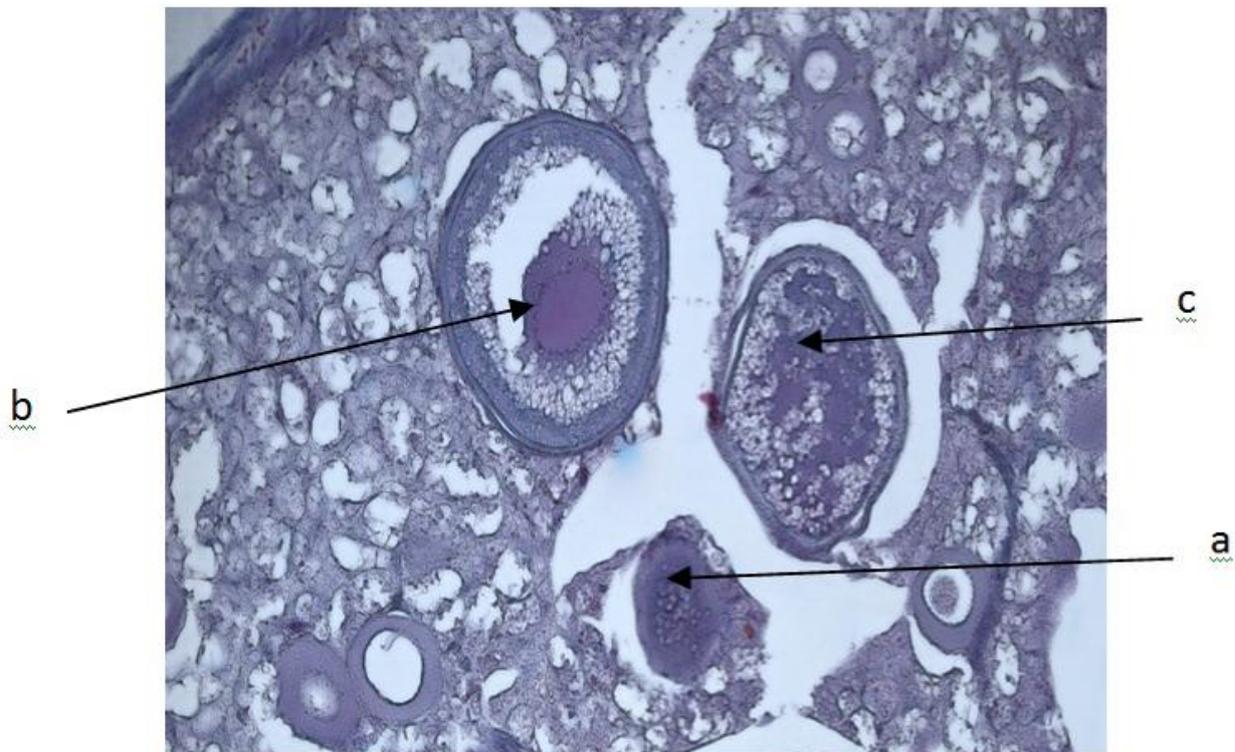
Самки, выловленные в конце первой декады июля, имеют IV<sub>3</sub> стадию зрелости гонад. В течение короткого времени ооциты третьей генерации завершают интенсивное накопление питательных веществ и приступают к процессу слияния жира в более крупные капли. Вымет третьей генерации яйцеклеток у самок в данном водоёме происходит во второй декаде июля.

Перед третьим в нерестовом сезоне икрометанием были выявлены самки с дегенерирующими половыми железами. На гистологических препаратах деструктивные изменения в вителлогенных ооцитах выражены в отсутствии тургора клеток, исчезновении ядер и частичной гомогенизации желтка. Резорбции также подвергнуты и яйцеклетки резервного фонда в фазах вакуолизации цитоплазмы, которая сопровождается разрушением вакуолей и слиянием их содержимого в гомогенную массу (рис. 1).

Среди пойманных самок обнаружена одна особь длиной 11 см и массой 45 г со стерильным яичником, что является следствием глубоких нарушений в развитии её репродуктивной системы. Генеративная ткань замещена



**Рис. 1.** Фрагмент яичника окуня солнечного с резорбирующимися ооцитами третьей генерации: а – деформация желтковых яйцеклеток, b – невыметанные ооциты в состоянии резорбции.



**Рис. 2.** Фрагмент гонады стерильной самки окуня солнечного: а – ооцит протоплазматического роста, b – ооцит в фазе вакуолизации, с – ооцит в фазе вителлогенеза.

рыхлой соединительной тканью, среди которой размещаются единичные дегенерирующие ооциты периодов протоплазматического роста, вакуолизации и вителлогенеза (рис. 2).

Согласно проведённым исследованиям, установлено, что в течение мая – июля формируются и подготавливаются к вымету три генерации яйцеклеток (таблица). После завершения нерес-

тового сезона в гонадах самок остаётся небольшое количество невыметанных желтковых ооцитов в процессе резорбции и комплекс ооцитов протоплазматического роста, что соответствует II стадии зрелости гонад, которая длится до начала октября текущего года.

У отнерестившихся рыб после окончания резорбционных процессов начинается новая волна оогенеза. С понижением температуры воды (вторая декада октября) ооциты переходят к трофоплазматическому росту (в фазу вакуолизации цитоплазмы), а гонады во II–III стадию зрелости. Зимуют самки с яичниками на III стадии зрелости, с ооцитами на разных фазах вакуолизации.

### Обсуждение

В Кучурганском лимане (водохранилище-охладителе Молдавской ГРЭС) обитают самки окунясолнечного с порционным типом икротетания (три порции), который характеризуется асинхронным развитием половых клеток в течение всего репродуктивного цикла. Подобный характер развития яйцеклеток у самок этого вида наблюдается в бразильском оз. Гамба [Rangeletal., 2012]. Порционный нерест *Lepomis gibbosus* характерен как в нативном ареале, в р. Миссисипи [Scott, Crossman, 1973], так и в инвазионном ареале, в водоёмах Южной Америки [Magalhães, Ratton, 2005] и Европы [Copp, Fox, 2007]. Срок нереста самок определяется температурным режимом водоёма. В Кучурганском вдхр. нерестовый сезон у *L. gibbosus* начинается с третьей декады мая при температуре воды 20 °С и продолжается до июля включительно. В 20 км от оз. Гамба (Южная Америка) этот вид воспроизводится круглогодично с февраля текущего года по март следующего [Magalhães, Ratton, 2005]. В пределах нативного ареала, р. Висконсин (приток Миссисипи), самки вымётывают икру с мая по август текущего года [Becker, 1983]. В Греции и Испании этот вид воспроизводится в течение четырёх весенне-летних месяцев [Neophytou, Giaptsis, 1994].

В Кучурганском вдхр. в период нереста у половозрелых самок наибольшие значения

гонадосоматического индекса отмечаются перед первым икротетанием по сравнению с последующими нерестами, подготавливающимися к вымету в текущем сезоне размножения. Об этом свидетельствуют уменьшение количества икры и относительной массы гонад (ГСИ) в период формирования второй и третьей генераций яйцеклеток данного сезона размножения. Более низкие величины гонадосоматического индекса после каждого очередного икротетания связаны с тем, что после вымета очередной порции икры в яичниках остаются, в основном, ооциты в фазах вакуолизации цитоплазмы и небольшое количество яйцеклеток в фазе вителлогенеза.

Стерильность гонад является следствием глубоких нарушений половой системы, возникающих, по-видимому, вследствие загрязнения водоёма сбросными водами Молдавской ГРЭС. При этом отмечается мощное развитие стромы в яичнике и большое количество соединительной ткани, среди которой размещаются единичные резорбирующиеся ооциты. Стерильные гонады были отмечены у самок других инвазивных видов рыб, как например, у *Neogobius melanostomus* Pallas, 1814 Саратовского вдхр. [Минеев, 2009].

### Выводы

1. В Кучурганском вдхр., используемом как водоём-охладитель Молдавской ГРЭС, чужеродный вид рыб – окунь солнечный, является порционно нерестующим видом с асинхронным развитием половых клеток в течение всего периода размножения. Его нерестовый сезон в водоёме вселения начинается с третьей декады мая и заканчивается в июле.

2. При трёхпорционном икротетании у самок отмечается уменьшение относительной массы гонад последующих генераций, что приводит к последовательному снижению величины гонадосоматического индекса перед вторым и третьим нерестами. Более низкие величины этого показателя после очередного икротетания связаны с уменьшением количества желтковых ооцитов текущей генерации.

3. Стерильность гонад у самок окуня солнечного из Кучурганского водохранилища является следствием глубоких нарушений в развитии репродуктивной системы.

### Литература

- Казанский Б.Н. Особенности функции яичников у рыб с порционным икрометанием // Тр. лаб. основ рыбководства. Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Т. 2. С. 64–121.
- Крепис О., Усатый М., Стругуля О., Усатый А., Шаптефраць Н. Изменение биоразнообразия ихтиофауны Кучурганского водохранилища в процессе его экологической сукцессии // В сб.: Управление бассейном трансграничного Днестра в условиях нового бассейнового договора: Мат. Межд. конференции / Под ред. д.б.н. И. Тромбицкого. Кишинёв, 2013. С. 178–182.
- Мейен В.А. К вопросу о годовом цикле размножения костистых рыб // Изв. АН СССР. Серия биология. 1939. №3. С. 389–420.
- Минеев А.К. Некоторые гистологические нарушения гонад у головешки ротана (*Percottus glenii* Dibowski, 1877) и бычка-кругляка (*Neogobius melanostomus* Pallas, 1814) Саратовского водохранилища // Изв. Самарского науч. центра Российской академии наук. 2009. Т.11. №1. С.185–190.
- Мовчан Ю.В. Рыбы України (таксономія, номенклатура, зауваження) // Збірник праць Зоологічного музею. 2009. № 40. С. 47–86.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая промышленность. 1966. 376 с.
- Роскин Г.И., Левинсон Л.Б. Микроскопическая техника. М.: Советская наука, 1957. 487 с.
- Сакун О.Ф., Буцкая Н.Ф. Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1968. 48 с.
- André L.B., Magalhães A.L., Ratton T.F. Reproduction of a South American population of pumpkinseed sun fish *Lepomis gibbosus* (Linnaeus) (Osteichthyes, Centrarchidae) : a comparison with the European and North American population // Revist a Brasileira de Zoologia. 2005. Vol. 22. No. 2. P. 477–483.
- Bécnescu P. Fauna Republicii Populare Române Pisces – Osteichthyes. Ed. Academiei Republicii Populare Române. 1964. 959 p.
- Becker G.C. Fishes of Wisconsin. The University of Wisconsin Press, 1983. P. 828–833.
- Copp G.H., Fox M.G. Growth and life history traits of introduced pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) in Europe, and the relevance to its potential invasiveness // Biological invaders in inland waters. British Crown. 2007. P. 289–306.
- Cozari T., Usatoiu M., Vladimirov M. Seria: Lumea animală Moldovei. Peeti. Amfibieni. Reptile. 2003. Vol. 2. Chişinău: Ştiinţa. 150 p.
- Freyhof J. Immigration and potential of invasive freshwater fishes in Germany // Berichte des IGB. 2003. No.17. P.51–58.
- Iacob M., Petrescu-Mag I. Inventarul speciilor non-native depertid in apele dulcicole României. Ed. Bioflux. Cluj-Napoca. 2008. 89 p.
- Magalhães A.L., Ratton T.F. Reproduction of a South American population of pumpkinseed sunfish *Lepomis gibbosus* (Linnaeus) (Osteichthyes, Centrarchidae): a comparison with the European and North American populations // Rev. Bras. Zool. 2005. 22. P. 477–483.
- Neophytou C., Giapis A.J. A study of the biology of pumpkinseed *Lepomis gibbosus* (L.) Lake Kerkini (Greece) // J. Appl. Ichthyol. 1994. No.10. P. 123–133.
- Przybylski M., Ziźba G. Invasive Alien Species Fact Sheet – *Lepomis gibbosus* // Online Database of the European Network on Invasive Alien Species – NOBANIS. 2011 // ([www.nobanis.org](http://www.nobanis.org)). Проверено: 09.05.2007 / 07.02.2011.
- Rangel E., Santos R.E., Tayara P., Silva T.R. et al. Reproduction of the non-native fish *Lepomis gibbosus* (Perciformes: Centrarchidae) in Brazil // Revista de Biologia Tropical. 2012. Vol. 60(3). P. 1327–1334.
- Scott W.B., Crossman E.J. Freshwater Fishes of Canada // Fish. Res. Bd. Canada Bull. 1973. 184. P. 1–966.

# MORPHOFUNCTIONAL CHARACTERISTIC OF SOLAR PERCH *LEPOMIS GIBBOSUS* (LINNAEUS, 1758) OVARY IN CONDITIONS OF KUCHURGAN RESERVOIR (COOLING WATER RESERVOIR OF MOLDAVIAN HYDROPOWER STATION)

Fulga N.I.\*, Toderash I.K.\*\*, Bulat Dm.E.\*\*\*,  
Bulat Den.E.\*\*\*\*, Railyan N.K.\*\*\*\*\*

Institute of Zoology, Moldova, Kishinev 2028;

e-mail: \* [fulganina@yahoo.com](mailto:fulganina@yahoo.com), \*\* [iontoderas@yahoo.com](mailto:iontoderas@yahoo.com), \*\*\* [bulatdm@yahoo.com](mailto:bulatdm@yahoo.com), \*\*\*\* [bulatdenis@gmail.com](mailto:bulatdenis@gmail.com),  
\*\*\*\*\* [nadejdarailean@yahoo.com](mailto:nadejdarailean@yahoo.com)

The results of studies of the reproductive system in mature females of solar perch *Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758) (Centrarchidae) during spawning in the Kuchurgan Reservoir (Liman), a cooling water reservoir of the Moldavian Hydropower Station, are presented. This invasive species is characterized by the asynchronous development of germ cells in the ovary. In the case of three-time spawning occurring during May-July, a decrease in the relative mass of the gonads of subsequent generations was observed in females, which led consistently to a decrease in the gonad and somatic index value before the second and the third spawning. This is confirmed by a decrease in the mass of eggs and relative mass of gonads during the formation of the second and third portions of the eggs in the occurring breeding season. Females with serious deterioration of gonad development were revealed.

**Key words:** solar perch *Lepomis gibbosus*, oocyte generation, fractional spawning, vitellogenesis, resorption, gonad and somatic index, GSI, stage of ovarian maturity, sterile females.

# ПЕРВОЕ ОБНАРУЖЕНИЕ ЖИВЫХ МОЛЛЮСКОВ *CORBICULA FLUMINALIS* (BIVALVIA: CORBICULIDAE) В БАССЕЙНЕ ДАГЕСТАНСКОГО СЕКТОРА КАСПИЯ

© 2018 Хлопкова М.В.<sup>a,\*</sup>, Гусейнов К.М.<sup>a,\*\*</sup>, Гасанова А.Ш.<sup>a</sup>,  
Бархалов Р.М.<sup>a,b</sup>, Зурхаева У.Д.<sup>a</sup>, Гусейнов М.К.<sup>c</sup>

<sup>a</sup> Прикаспийский институт биологических ресурсов ДНЦ РАН,  
Махачкала, Россия; 367025;

<sup>b</sup> Государственный природный заповедник «Дагестанский», Махачкала 367010;

<sup>c</sup> Дагестанский государственный университет, Махачкала 367025;

e-mail: \* [hlopkovam@mail.ru](mailto:hlopkovam@mail.ru), \*\* [kais61@mail.ru](mailto:kais61@mail.ru)

Поступила в редакцию 06.09.2018

Впервые в бассейне дагестанского сектора Каспийского моря обнаружены живые особи *Corbicula fluminalis* (O.F. Müller, 1774) (Mollusca: Bivalvia: Veneroidea: Corbiculidae). В бентосных пробах северной части Аграханского залива, имеющего естественную связь с морем, 19.04.2018 г. и 21.06.2018 г. зарегистрировано три экземпляра этого вида.

**Ключевые слова:** Bivalvia, *Corbicula fluminalis* (O.F. Müller, 1774), биологические инвазии, Каспийское море, Аграханский залив.

Впервые в бассейне российского сектора Каспия, в акватории северной части Аграханского залива, обнаружены живые особи двустворчатого моллюска *Corbicula fluminalis* (O.F. Müller, 1774). Появление в бассейне Каспийского моря чужеродного вида *C. fluminalis* из семейства *Corbiculidae*, включённого в 100 наиболее опасных инвазивных видов, определяет актуальность работы и повышенный интерес к этой теме.

Материалом послужили гидробиологические пробы, отобранные весной и летом 2018 г. в акватории северной части Аграханского залива, а также на побережье дагестанского района Каспия. Сбор и обработка материала проводились по традиционным методикам. Изменялись морфологические параметры раковин моллюсков и подсчитывались аллометрические коэффициенты [Жадин, 1952; Скарлато, 1981; Kinzelbach, 1991; Korniushev, 2004; Сон, 2007; Paunović et al., 2007].

Аграханский залив расположен на западном берегу Каспийского моря, открыт к северу, вдаётся в материк на 40 км, имеет глубины до 4 м

[Каспийское море..., 1986]. Русло р. Терек в настоящее время разделяет его на две изолированные части – распреснённую северную, имеющую естественную связь с морем и пресную южную, полностью изолированную, фактически превратившуюся в озеро. Воды каналов и коллекторов Кардонка, Росламбейчик, Анашкина канава также сбрасываются в северную часть залива.

На заиленных грунтах северной части Аграханского залива, на глубине 0.5–2 м нами найдены живые разновозрастные особи *C. fluminalis*: 19.04.2018 г. – один живой экземпляр и одна пустая створка, 21.06.2018 г. – два живых моллюска и 25 пустых раковин, с остатками лигамента (рис. 1).

Длина раковины самого крупного живого моллюска – 10.0 мм, высота – 9.8 мм, выпуклость 4.0 мм. Максимальные размеры найденных пустых створок имеют длину до 27 мм, высоту 25 мм, выпуклость 10 мм, максимальный возраст моллюсков 7 лет.

При мониторинге донных сообществ дагестанского побережья Каспия в 25 км севернее



**Рис. 1.** Живые моллюски *Corbicula fluminalis* (O.F. Müller, 1774) из Аграханского залива: А – весенняя съёмка 19.04.2018 г.; В – летняя съёмка 21.06.2018 г.

г. Махачкала нами также зарегистрировано: в июне 2017 г. в выбросах после шторма 109 раковин [Хлопкова и др., 2018], а в мае 2018 г. 13 пустых створок этого моллюска, часть из которых была с остатками лигамента.

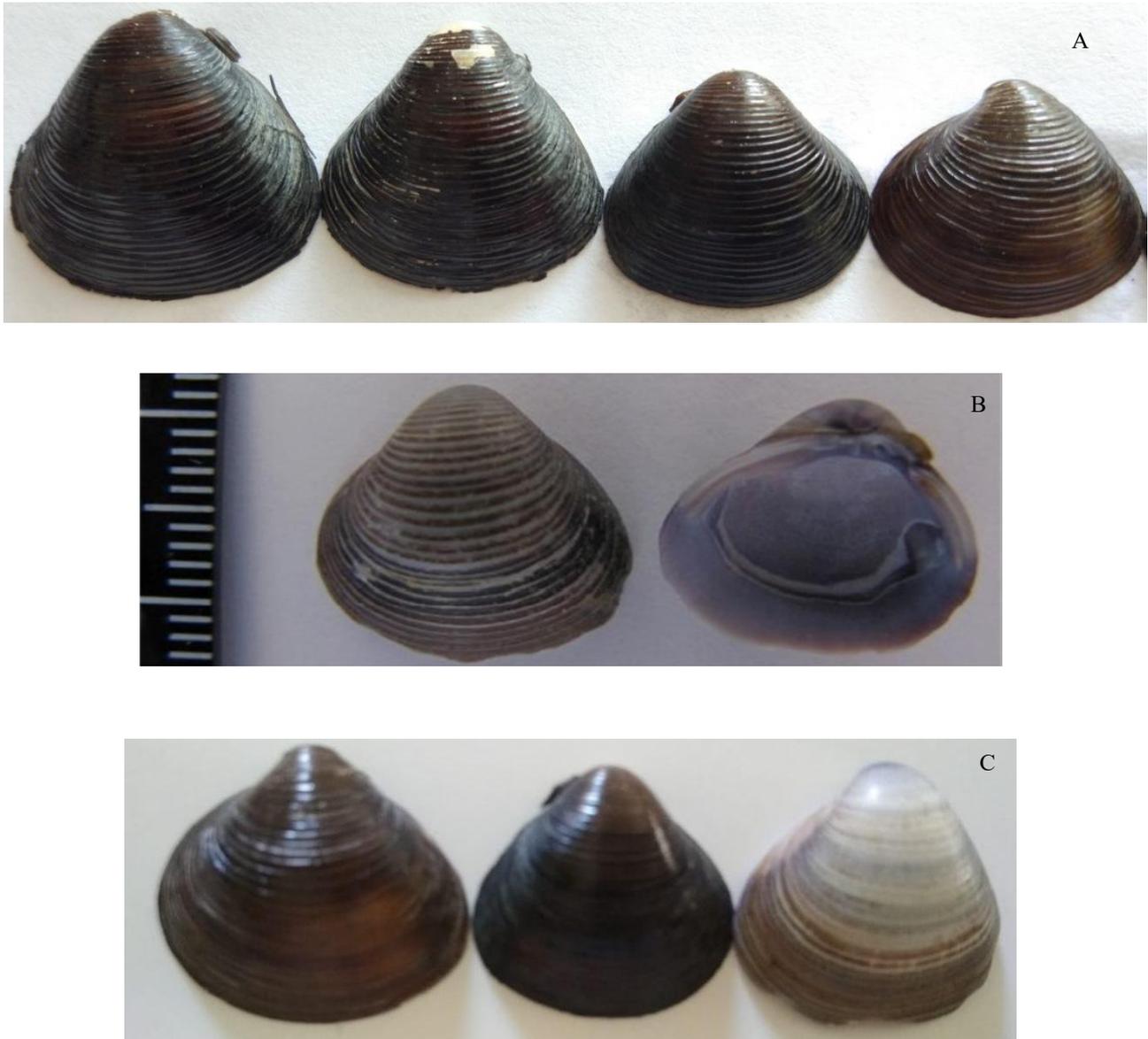
Раковины *C. fluminalis*, найденные нами на морском побережье в 25 км севернее г. Махачкала (солёность воды – 10.0‰) и в акватории Аграханского залива (солёность воды – 3.5–4.5‰), отличаются по общему габитусу (рис. 2).

Обнаруженные нами створки моллюсков с побережья Каспия имеют все признаки эстуарных восточных корбикул, или морфотипа из Азербайджана [Жадин, 1952; Korniushev, 2004; Сон, 2007; Раповић et al., 2007; Набоженко, Набоженко, 2016]: раковины высокие, треугольной или треугольно-округлой формы, с широкими кардинальными пластинами, массивные, с ярко-фиолетовым гипостракумом. Латеральные зубы утолщённые, пильчатые. Раковина на просвет сине-фиолетовая. Перистракум тёмно-коричневый, быстро отходит, даже у раковин со свежим лигаментом. Соотношение длины к высоте  $D/V$ , или  $K_{уд}$  (коэф-

фициент удлинения), составляет 1.05, раковина выпуклая, коэффициент выпуклости  $K_{вып}$  ( $вып/V$ ) составляет 0.37–0.39. Концентрические рёбра тонкие, слабо выступающие, близкорасположенные, их количество на 10 мм – 17–22.

Раковины из Аграханского залива крупные (до 27 мм), менее массивные по сравнению с экземплярами с побережья Каспия. Раковина выпуклая –  $K_{вып}$  ( $вып/V$ ) составляет 0.37–0.5,  $K_{уд}$  имеет значения 1–1.13. Количество концентрических рёбер на 10 мм – 18–23. Перистракум чёрный блестящий, внутренняя поверхность фарфоровидная, с голубоватым или серовато-голубоватым оттенком. Слабо выраженный гипостракум, а также его активное разрушение связаны, вероятно, с закисленностью среды обитания вследствие высокой степени заиленности и присутствия сероводорода в этом биотопе.

Среди створок *C. fluminalis*, зарегистрированных 21.06.2018 г. в Аграханском заливе, обнаружено два экземпляра, сходных с морфотипом из Узбекистана [Жадин, 1952; Korniushev, 2004]:



**Рис. 2.** Раковины моллюска *Corbicula fluminalis* (O.F. Müller, 1774): А – Аграханский залив, 21.06.2018 г.; В – дагестанское побережье Каспия, 25 км от г. Махачкала; С – слева направо: Аграханский залив, узбекистанский морфотип\*, 21.06.2018 г.; Аграханский залив, азербайджанский морфотип\*, 21.06.2018 г.; дагестанское побережье Каспия, азербайджанский морфотип, 27.05.2018 г. (\*по: [Korniushin, 2004]).

форма раковины треугольно-овальная, с заострённой центральной макушкой и тонкими кардинальными зубами, более плоская –  $K_{\text{вып}}$  (вып/В) составляет 0.32–0.36. После удаления коричневого периостракума створки на просвете светло-коричневые. Раковина удлинённая – соотношение длины к высоте Д/В составляет 1.19–1.25. Количество колец меньше: на 10 мм – 14–17.

Известно о 14 современных видах рода *Corbiculidae*. На Дальнем Востоке широко

распространён промысловый моллюск *Corbicula japonica* (Prime, 1846). Для европейской части России *Corbicula fluminalis* (O.F. Müller, 1774) – это новый вид *Bivalvia*. В январе 2017 г. в бассейне Нижнего Дона обнаружен близкородственный вид *Corbicula fluminea* (O.F. Müller, 1774) [Zhivoglyadova, Revkov, 2018].

Особи агамного вида *Corbicula fluminalis*, нетипичного для исследуемой акватории, формируют несколько кладок в год, способны в короткие сроки формировать популяции, изменяя

структуру сообществ и вытесняя аборигенные виды с привычных мест обитания. Высокий инвазивный потенциал представителя рода *Corbiculidae* определяет необходимость дальнейшего мониторинга акваторий российского сектора Каспия.

### Литература

- Жадин В.И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 376 с.
- Каспийское море: гидрология и гидрохимия. М.: Наука, 1986. 261 с.
- Набоженко М.В., Набоженко С.В. *Corbicula fluminalis* (О.Ф. Мюллер, 1774) – новый для российского сектора каспийского бассейна вид двустворчатых моллюсков // Наука юга России (Вестник Южного научного центра). 2016. Т. 12. № 1. С. 61–64.
- Скарлато О.А. Двустворчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана. Л.: Наука, 1981. 480 с.
- Сон М.О. Моллюски-вселенцы в пресных и солоноватых водах Северного Причерноморья. Одесса: Друк, 2007. 132 с.
- Хлопкова М.В., Гусейнов М.К., Гусейнов К.М., Гасанова А.Ш. К фауне двустворчатых моллюсков дагестанского побережья Каспийского моря // Юг России: экология, развитие. 2018. Т. 13. № 2. С. 9–21. <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2018-2-9-21>
- Kinzelbach R. Die Körbchenmuscheln *Corbicula fluminalis*, *Corbicula fluminea* und *Corbicula fluviatilis* in Europa (Bivalvia: Corbiculidae) // Meinzer Naturwissenschaftliches Archiv. Mainz: Naturhistorisches Museum, 1991. No. 29. P. 215–228.
- Korniushin A.V. A revision of some Asian and African clams assigned to *Corbicula fluminalis* (Müller, 1774) (Mollusca: Bivalvia: Corbiculidae), with review of anatomical characters and reproductive features based on museum collections // Hydrobiologia. 2004. No. 529 (1–3). P. 251–270.
- Paunović M., Csányi B., Knežević S., Simić V., Nenadić D., Jakovčev-Todorović D., Stojanović B., Cakić P. Distribution of Asian clams *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) and *C. fluminalis* (Müller, 1774) in Serbia // Aquatic Invasions. 2007. No. 2. P. 99–106.
- Zhivoglyadova L.A., Revkov N.K. First records of *Corbicula fluminea* (O.F. Müller, 1774) (Mollusca: Bivalvia) from the Lower Don // Ecologica Montenegrina. 2018. Vol. 17. P. 46–52.

## THE FIRST FINDING OF LIVE MOLLUSCS OF *CORBICULA FLUMINALIS* (BIVALVIA: CORBICULIDAE) IN DAGESTAN SECTOR OF THE CASPIAN SEA BASIN

© 2018 Khlopkova M.V.<sup>a, \*</sup>, Guseynov K.M.<sup>a, \*\*</sup>, Gasanova A.Sh.<sup>a</sup>, Barkhalov R.M.<sup>a, b</sup>, Zurkhaeva U.D.<sup>a</sup>, Guseynov M.K.<sup>c</sup>

<sup>a</sup>Precaspian Institute of Biological Resources of Dagestan Scientific Center of the RAS, Makhachkala, 367025;

<sup>b</sup>Dagestan State Nature Reserve, Makhachkala 367010;

<sup>c</sup>Dagestan State University, Makhachkala, 367025;

e-mail: \* [hlopkovam@mail.ru](mailto:hlopkovam@mail.ru), \*\* [kais61@mail.ru](mailto:kais61@mail.ru)

For the first time living individuals of *Corbicula fluminalis* (O.F. Müller, 1774) (Mollusca: Bivalvia: Veneroidea: Corbiculidae) were found in the basin of the Dagestan sector of the Caspian Sea. On the 19<sup>th</sup> of April, 2018 and the 21<sup>st</sup> of June, 2018, three specimens of this species were registered in benthic samples of the northern part of the Agrakhan Bay having a natural connection with the sea.

**Key words:** Bivalvia, *Corbicula fluminalis* (O.F. Müller, 1774), biological invasions, the Caspian Sea, the Agrakhan Bay.

УДК 58.036.5

# ОЦЕНКА МОРОЗОСТОЙКОСТИ БОРЩЕВИКА СОСНОВСКОГО (*HERACLEUM SOSNOWSKYI* MANDEN.) ПОСЛЕ УДАЛЕНИЯ СНЕЖНОГО ПОКРОВА В РАННЕВЕСЕННИЙ ПЕРИОД

© Чадин И.Ф.\*, Далькэ И.В., Малышев Р.В.

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, Сыктывкар, 167982;  
e-mail: \* [chadin@ib.komisc.ru](mailto:chadin@ib.komisc.ru)

Поступила в редакцию 13.07.2018

Для европейской части России высокую актуальность сохраняет необходимость разработки экологически безопасных и экономически эффективных методов борьбы с нежелательными зарослями инвазионного вида борщевик Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.). В настоящей работе представлены результаты эксперимента по влиянию уборки снежного покрова на участках, занятых зарослями *H. sosnowskyi* в ранневесенний период (начало марта 2018 г.) в окрестностях г. Сыктывкара (Республика Коми). В период после снятия снежного покрова, достигавшего высоты 100 см, сумма отрицательных температур воздуха, измеренная в 6.00 ч составила  $-448^{\circ}\text{C}$ , при минимуме  $-29.0^{\circ}\text{C}$ . В результате эксперимента было показано статистически значимое снижение численности растений *H. sosnowskyi* всех возрастных групп на экспериментальных учётных площадках. При этом на опытных участках практически полностью отсутствовали всходы изучаемого вида. Большая часть выживших растений старших возрастных групп находилась вдоль сторон и в углах учётных площадок, что может быть объяснено более высокой температурой почвы на их границе с нетронутым снежным покровом. Результаты данного эксперимента могут служить основой для разработки технологии контроля численности растений *H. sosnowskyi* с помощью удаления снежного покрова. В подходящих по климатическим условиям регионах такой метод ликвидации зарослей этого инвазионного вида может быть востребован на территориях детских садов, школ, медицинских учреждений, водоохраных зон, где использование химических способов борьбы с растениями ограничено или запрещено. Полученный в результате наблюдений за растениями *H. sosnowskyi* набор данных доступен в репозитории Zenodo.

**Ключевые слова:** *Heracleum sosnowskyi*, инвазия, морозоустойчивость, снежный покров, ликвидация зарослей.

## Введение

В настоящее время для борьбы с вторжениями чужеродных видов растений применяют механические, термические, химические методы [Invasive alien species..., 2001; Invasive species management..., 2009; Saunders et al., 2010]. В последнее десятилетие в России значительное внимание уделяется распространению и ликвидации нежелательных зарослей инвазионного вида борщевика Сосновского – *Heracleum sosnowskyi* Manden. В середине XX в. *H. sosnowskyi* вместе с другими видами рода борщевиков широко культивировали на территории СССР, ряда стран Восточной Европы в

качестве кормовой культуры [Сацыперова, 1984; Nielsen et al., 2005; Pyšek et al., 2012; Pergl et al., 2016; Озерова и др., 2017]. Одичание *H. sosnowskyi* на территории европейской части России началось в 1980-х гг., в Сибири первые находки вида вне агроценозов отмечены в 2005 г. [Эбель и др., 2018]. В настоящее время растения вида обнаружены в 54 субъектах и городах РФ [Панасенко, 2017; Chadin et al., 2017; Озерова, Кривошеина, 2018; Vinogradova et al., 2018].

Гигантские борщевики характеризуются высоким уровнем социально-экономического влияния и воздействия на окружающую среду

[Nielsen et al., 2005; Dergunova et al., 2012; Pergl et al., 2016; Rajmis et al., 2016]. У человека эти растения могут вызвать дерматиты и ожоги [Karimian-Teherani et al., 2007, Jakubowicz et al., 2012]. В субъектах Российской Федерации приняты Программы по борьбе с нежелательными зарослями вида [О государственной поддержке..., 2016; О государственной поддержке..., 2017; Об областном бюджете Ленинградской области..., 2017]. Начиная с 2011 г. затраты на картографирование и ликвидацию *H. sosnowskyi* в России составили около 314 млн руб. [Далькэ и др., 2018].

Актуальными остаются вопросы о методах борьбы и эффективности мероприятий по уничтожению *H. sosnowskyi* на территориях населённых пунктов [Далькэ и др., 2018]. Согласно данным литературы, предложено не менее восьми групп методов борьбы с зарослями гигантских борщевиков: вспашка (дискование) почвы, ручная прополка (выкопка растений), кошение, срезание (изоляция) соцветий, мульчирование (использование укрывных материалов), применение гербицидов, воздействие СВЧ-излучения, поправа скотом [Nielsen et al., 2005; Ecology and Management..., 2007; Малышев, 2014]. Наиболее действенными являются многократное дискование и посев замещающих культур, химическая обработка и применение укрывных материалов [Далькэ, Чадин, 2008, 2010]. В России для борьбы с борщевиком в границах населённых пунктов чаще всего используют кошение зарослей, вспашку почвы и обработку растений гербицидами [Далькэ и др., 2018]. Однако ликвидировать его исключительно скашиванием практически невозможно [Dalke et al., 2015]. Механические методы борьбы требуют значительных ресурсов, высокой организации труда и тщательного контроля [Ecology and Management..., 2007], биологические способы контроля пока не разработаны [Резник и др., 2008]. Наиболее эффективные методы ликвидации растений *H. sosnowskyi* на больших площадях предусматривают применение гербицидов [Sampson, 1994; Caffrey, 2001; Nielsen et al., 2005; Ecology and Management..., 2007; Якимович и др., 2013]. Химическое воздей-

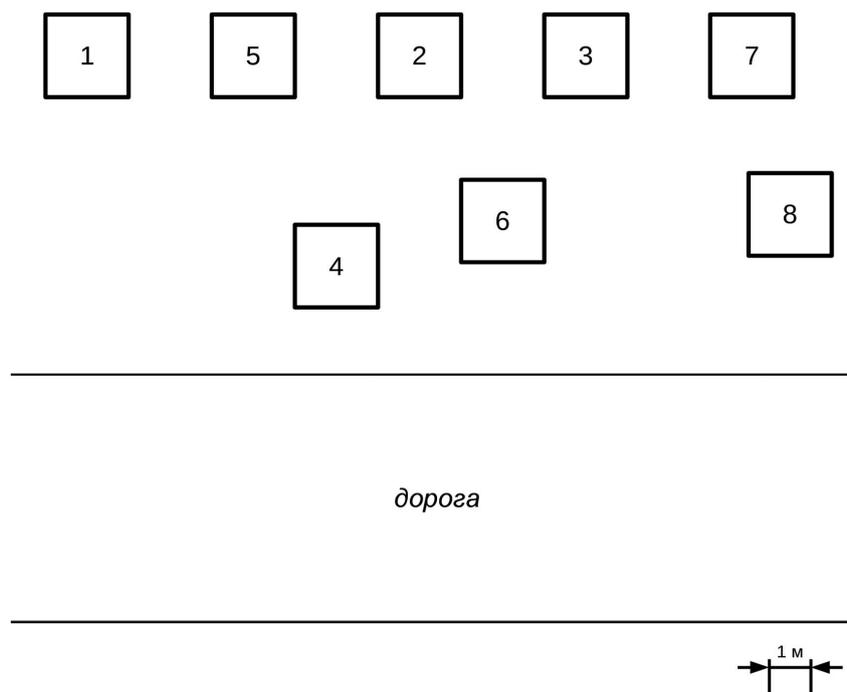
ствие рассматривают как первый шаг в реализации стратегии ликвидации растений с высоким потенциалом восстановления ценопопуляции, в том числе и *H. sosnowskyi* [Ecology and Management..., 2007]. Учитывая ограничения использования пестицидов и агрохимикатов в черте населённых пунктов, в водоохраных зонах, на особо охраняемых природных территориях [Гигиенические требования..., 2016] остаётся актуальной потребность в разработке и внедрении безопасных и эффективных методов управления нежелательной растительностью.

В условиях сезонного климата одним из значимых факторов, влияющих на выживание растений в зимний период, является тепловой режим почвы. Изменяя высоту снежного покрова, возможно оказывать влияние на этот режим. Несмотря на высокую эффективность использования ресурсов среды и устойчивость растений *H. sosnowskyi* к неблагоприятным условиям в период вегетации [Dalke et al., 2015; Веселкин и др., 2017], задокументирована их гибель после выхода из состояния покоя в бесснежный период [Александрова, 1971] или после жестких условий предзимья [Хантимер, 1974]. В связи с этим нами была выдвинута гипотеза о возможности уничтожения зарослей растения путём изменения теплового режима почвы в холодный период года.

Целью нашей работы было изучить влияние уборки снежного покрова на состояние и численность растений *H. sosnowskyi*. В случае, если снижение температуры почвы в результате уборки снега вызовет гибель растений, то это позволит разработать безопасный и доступный приём регуляции численности вида на территориях, где применение химических методов борьбы запрещено.

### Методика

Исследования проводили с 5 марта по 10 июня 2018 г. в подзоне средней тайги в окрестностях г. Сыктывкара. В типичных местообитаниях *H. sosnowskyi* вдоль автодороги заложили экспериментальные учётные площадки (рис. 1). При выборе места закладки опыта



**Рис. 1.** Схема расположения опытных (№№ 1–4 – снег был убран) и контрольных (№№ 5–8 – снег не убрали) учётных площадок в зарослях растений *Heracleum sosnowskyi* (координаты зарослей 61.646944° с. ш, 50.757277° в. д.).

ориентировались на медианную плотность генеративных побегов, характерную для моновидовых зарослей этого вида – 1 шт. / м<sup>2</sup> [Dalke et al., 2015]. Количество генеративных растений *H. sosnowskyi* прошлого года определяли по сохранившимся сухим генеративным побегам и их следам в почве.

В первую группу вошли учётные площадки, на которых снежный покров убирали вручную с помощью лопат до поверхности земли (опыт, n=4), на учётных площадках второй группы снежный покров не убирали (контроль, n=4). Учётные площадки очищали от выпавшего снега в течение одного-двух дней с момента выпадения осадков.

Размеры учётных площадок при закладке опыта были определены примерно 2 × 2 м. Для точного определения их площади после таяния снега проводили измерения длин всех сторон и диагоналей четырёхугольника с точностью до 1 см. Расчёт площади учётных площадок (S) проводили по формуле:

$$16S^2 = 4d_1^2 d_2^2 - (b^2 + d^2 - a^2 - c^2)^2 ;$$

где: a, b, c, d – стороны, d<sub>1</sub>, d<sub>2</sub> – диагонали учётной площадки.

Проростки и растения *H. sosnowskyi* быстро отрастают после схода снежного покрова и хорошо отличаются от других видов по форме и размерам листьев. Подсчёт количества исследуемых растений разного возрастного состояния проводили трижды в процессе их роста (12 мая, 25 мая и 10 июня). Возрастное состояние особей оценивали по степени расчленённости листовой пластинки [Сацыперова, 1984]. Учитывали количество растений первого года жизни (всходы и проростки) и старше одного года. Количество всходов и проростков определяли в серии из 10–11 выборочных измерений равномерно вдоль диагоналей учётной площадки с помощью рамки площадью 0.028 м<sup>2</sup>. Данные о плотности растений борщевика пересчитывали в шт. / м<sup>2</sup>.

Проективное покрытие растений *H. sosnowskyi* определяли по фотоснимкам при помощи программного комплекса для обработки изображений ImageJ [Конюхов, 2012; Schneider et al., 2012]. Фотоснимки делали с помощью фотоаппарата Canon PowerShot A480, поднятого на высоту около 4 м при помощи телескопического рыболовного удилища, при этом оп-

тическая ось объектива фотоаппарата была ориентирована в нади́р при помощи подвеса типа «Picavet suspension» [Verhoeven et al., 2009].

Функциональное состояние почек, расположенных на подземной части побегов взрослых вегетативных растений, в конце вегетационного периода оценивали по интенсивности дыхания и содержанию в них воды. Особи борщевика Сосновского выкапывали и переносили в лабораторию. На подземной части побега находили и отрезали апикальные почки возобновления. Для измерений использовали совокупные пробы из нескольких почек. Масса одного образца свежих почек составляла около 1.5 г. Образцы почек помещали в термостатируемую камеру. Измерение дыхания проводили в диапазоне температуры от 4 до 47 °С по выделению CO<sub>2</sub> с помощью инфракрасного газоанализатора LI-7000 (США), подключённого по дифференциальной схеме [Сивков, Назаров, 1990]. Для определения содержания сухого вещества образцы высушивали до постоянной массы в термостате при температуре 105 °С и взвешивали на аналитических весах.

Метеорологические данные (температура воздуха, высота снежного покрова, сумма осадков) были получены на сайте «Расписание погоды» [2018] и на сайте «Автоматизированная информационная система обработки режимной информации (АИСОРИ)» [2018] для метеостанции г. Сыктывкара (синоптический индекс 23804).

Для анализа данных использовали описательную статистику. Значения показателя «количество растений» отличались от нормального распределения (критерий Шапиро-Уилки). Поэтому для описания выборки вместе со средними значениями использовали медиану, размах, минимальное и максимальное значение. Контроль и опыт сравнивали с помощью непараметрического теста – критерия Краскела-Уоллиса. Статистические расчёты выполняли в среде R [R Core Team, 2017]. После знака «±» указана стандартная ошибка среднего. Набор данных, полученный в результате проведения наблюдений за *H. sosnowskyi*, и про-

граммный код с вычислениями на языке R доступен в репозитории Zenodo [Chadin et al., 2018].

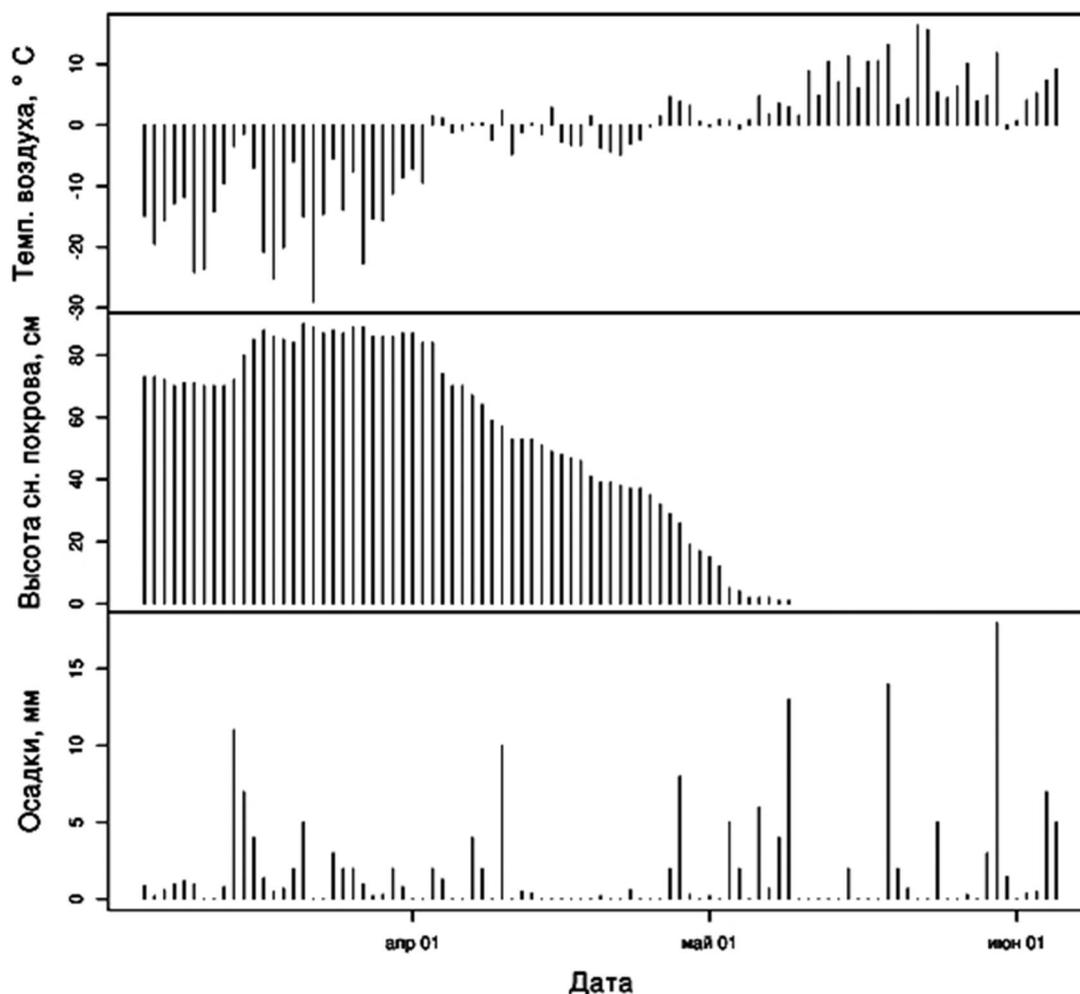
## Результаты

Высота снежного покрова в начале марта 2018 г. варьировала от 60 до 100 см и в среднем составляла 80 см. Во время закладки опыта (5 марта 2018 г.) снежный покров с опытных учётных площадок был убран полностью. После выпадений новых осадков опытные учётные площадки очищали от снега.

Динамика температуры воздуха, количества осадков и высоты снежного покрова представлены на рис. 2. В течение марта выпало около 50 мм осадков и высота снежного покрова составляла не менее 70 см. Во второй декаде марта (10, 11, 18 и 22 марта) наблюдали суточные перепады утренних температур от –5 до –30 °С. В апреле, с повышением температуры воздуха до положительных значений, высота снежного покрова не превышала 10–15 см. В мае средняя температура воздуха составляла около 6 °С, снег полностью стаял и около 80 мм осадков выпали преимущественно в виде дождя. Утренние заморозки с понижением температуры воздуха до –0.7 °С наблюдали в начале и в конце мая.

Медианное значение генеративных растений прошлого года в зарослях *H. sosnowskyi* составляло около 0.9 шт. / м<sup>2</sup> и было одинаковым на контрольных и опытных учётных площадках. Согласно критерию Краскела-Уоллиса, плотность растений старше одного года на опытных учётных площадках было значимо меньше (p-value = 0.02), чем на контрольных учётных площадках в разные сроки наблюдения (рис. 3, таблица).

На опытных учётных площадках (рис. 4, таблица) наблюдали малое количество растений первого года жизни – проростков (медиана 0, среднее значение 36). На контрольных учётных площадках число проростков было существенно выше (медиана = 321, среднее = 331). Значимость различий между контролем и опытом подтверждается критерием Краскела-Уоллиса (p-value << 0.001).

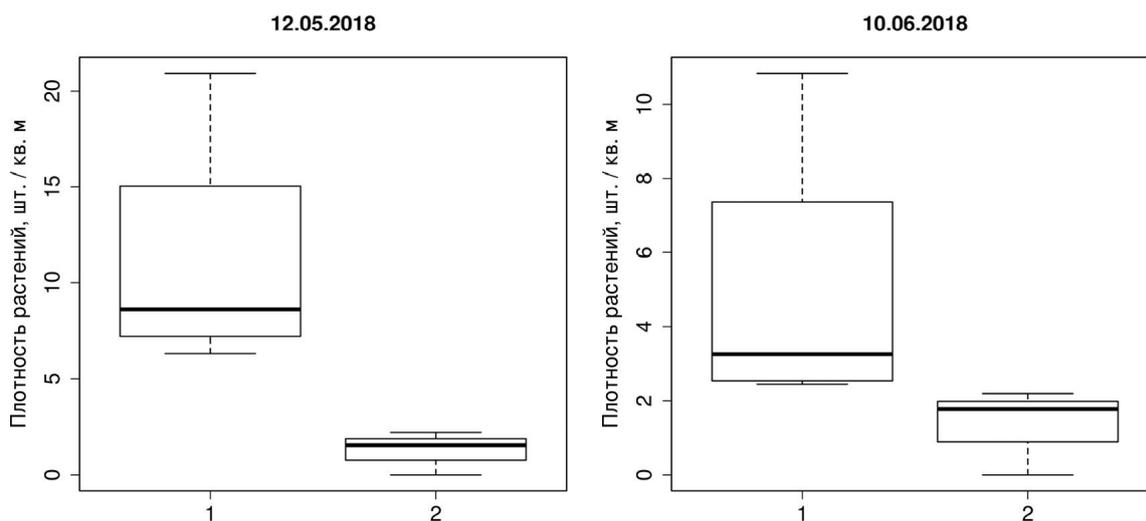


**Рис. 2.** Температура воздуха в 6 ч утра (верхняя панель), высота снежного покрова (средняя панель), суточная сумма садков (нижняя панель) в период наблюдений за растениями *Heracleum sosnowskyi* (05.03.2018 – 05.06.2018).

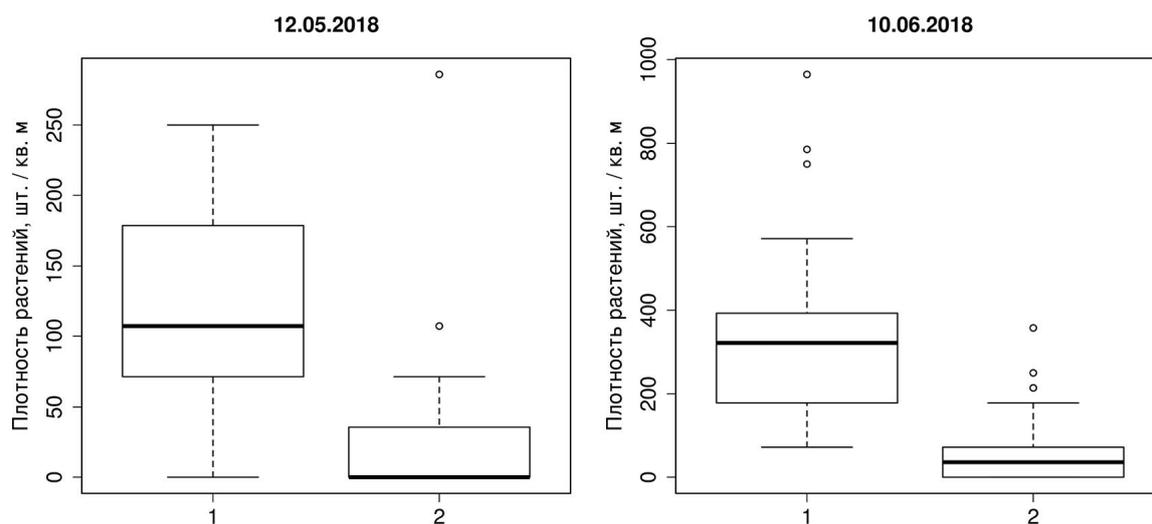
**Таблица.** Результаты воздействия низких температур в период покоя растений на популяционные показатели растений *Heracleum sosnowskyi* (10.06.2018)

Показатель	Контроль	Опыт	p*
Плотность растений старше одного года (медиана), шт. / м <sup>2</sup>	3.3	1.8	0.02
Плотность растений первого года жизни (медиана), шт. / м <sup>2</sup>	321.0	0.0	4.79 · 10 <sup>-12</sup>
Высота растений старше одного года (медиана), см	50	22	1.68 · 10 <sup>-5</sup>
Проективное покрытие, %	64	15	0.02

Примечание: \* – значение p-value по результатам теста Краскела-Уоллиса.



**Рис. 3.** Плотность растений *Heracleum sosnowskyi* (шт. / м<sup>2</sup>) старше одного года на контрольных (1) и опытных (2) учётных площадках в разные сроки наблюдений. Для построения графика типа «ящик с усами» использована функция `boxplot` программной среды R. Границами ящика служат первый и третий квартили, линия в середине ящика – медиана. Концы усов – максимум и минимум выборки.



**Рис. 4.** Плотность растений *Heracleum sosnowskyi* (шт. / м<sup>2</sup>) первого года жизни на контрольных (1) и опытных (2) учётных площадках. Для построения графика типа «ящик с усами» использована функция `boxplot` программной среды R. Границами ящика служат первый и третий квартили, линия в середине ящика – медиана. Концы усов – максимум и минимум выборки, без учёта выбросов. Значения выбросов указаны кружками.

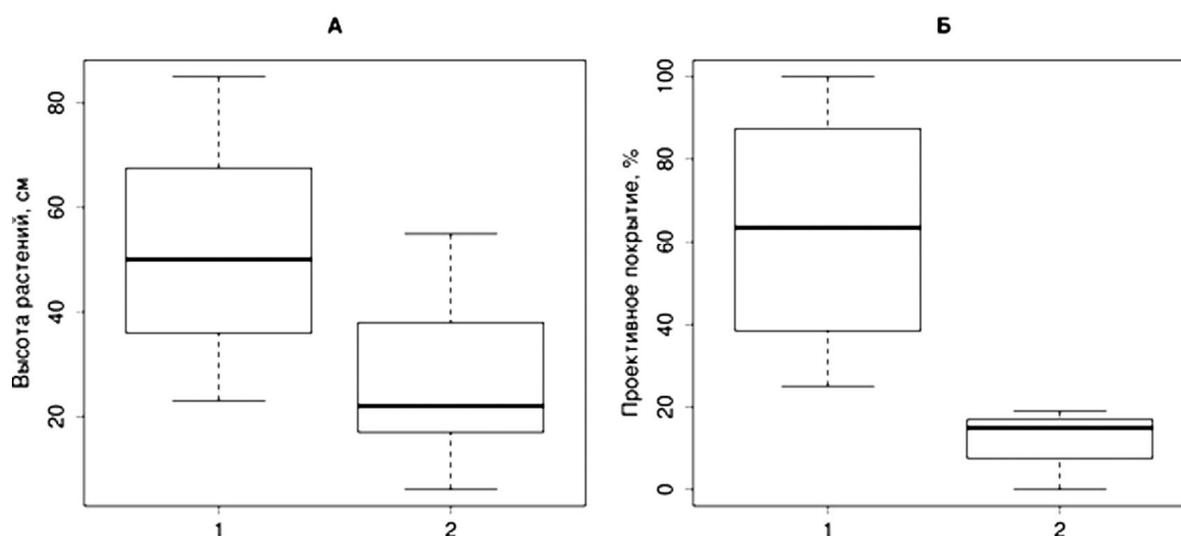


Рис 5. Высота растений *Heracleum sosnowskyi* старше одного года (А) и проективное покрытие (Б) на контрольных (1) и опытных (2) учётных площадках (10.06.2018). Для построения графика типа «ящик с усами» использована функция `boxplot` программной среды R. Границами ящика служат первый и третий квартили, линия в середине ящика – медиана. Концы усов – максимум и минимум выборки.

В начале июня наблюдали значимое снижение проективного покрытия (медианы 64% и 15% для контроля и опыта, соответственно,  $p$ -value = 0.02) и высоты растений старше одного года жизни (медианы 50 см и 22 см,  $p$ -value  $\ll$  0.001) на опытных учётных площадках по сравнению с контролем (рис. 5, таблица).

После гибели растений *H. sosnowskyi* на опытных учётных площадках наблюдали отращивание пырея (*Elytrigia repens* (L.) Nevski.), иван-чая (*Chamerion angustifolium* ssp. *angustifolium* (L.) Holub), крапивы (*Urtica dioica* L.), которые занимали свободную от борщевика территорию.

Для оценки механизмов, обеспечивающих морозостойкость зимующих частей растений *H. sosnowskyi* измеряли содержание воды и интенсивность дыхания в апикальных почках, расположенных на подземной части побега. В октябре апикальные почки взрослых вегетативных растений содержали  $85.1 \pm 0.5\%$  воды или в пересчёте  $5.8 \pm 0.3$  мг  $H_2O$  / мг сухой массы тканей. Интенсивность дыхания почек при температуре около  $5^\circ C$  составляла  $1.5$  мг  $CO_2$  / г сухой массы в час.

## Обсуждение результатов

Согласно полученным данным о количестве генеративных растений, особей старше одного года и проростков на контрольных участках, ценопопуляция, где были заложены экспериментальные учётные площадки, была близка к типичным моновидовым зарослям *H. sosnowskyi* в подзоне средней тайги [Dalke et al., 2015].

Известно, что высота снежного покрова существенно влияет на температуру почвы, особенно в верхних слоях, где расположены почки возобновления многолетних растений. При снижении температуры воздуха до  $-20^\circ C$  и высоте снежного покрова до 10 см зимующие растения часто вымерзают. Разность между температурой почвы на уровне узла кущения злаковых и минимальной температурой воздуха в этом случае составляет около  $9^\circ C$ . Снежный покров толщиной 40 см хорошо изолирует холод, а при его высоте более 75 см колебания температуры почвы почти полностью затухают. Благодаря хорошему снежному укрытию средний минимум температуры почвы на глубине 3–5 см в течение зимы находится в

пределах от  $-4$  до  $-8$  °C [Агроклиматические..., 1973].

Биологической особенностью *H. sosnowskyi* является устойчивость растений в течение вегетации к низким температурам и хорошая зимостойкость. Тем не менее, необходимым условием перезимовки и сохранения ценопопуляции является наличие снежного покрова. Снег предотвращает вымерзание растений и обеспечивает условия для стратификации семян [Скупченко, 1989]. В таёжной зоне под снегом уже в апреле можно обнаружить проростки [Семена борщевика..., 2013]. Массовые всходы появляются сразу после схода снега. Терминальные и пазушные почки возобновления расположены на стеблекорне, погружены в почву на глубину 10–15 см и хорошо защищены от механических повреждений [Сацыперова, 1984; Dalke et al., 2015]. В благоприятных климатических условиях растения *H. sosnowskyi* продолжают вегетировать до глубокой осени. В течение вегетации меристемы почек характеризуются эффективным запасанием энергии на рост и хорошо адаптированы к изменению температуры в широком диапазоне [Маслова и др., 2018].

Измерение дыхательной активности почек возобновления борщевика показало, что поздней осенью и зимой они переходят в состояние вынужденного покоя и трогаются в рост сразу при наступлении благоприятных условий. В конце вегетации (октябрь) после переноса взрослых растений в оптимальные для роста условия наблюдали генерацию новых побегов, цветение и плодоношение [Dalke et al., 2018]. В литературе описаны случаи роста борщевиков зимой. Исключительные условия потепления до  $+2.5$  °C в декабре 1965 г. спровоцировали ростовые процессы этих растений. Последовавшее затем резкое понижение температуры при отсутствии стаявшего снежного покрова привело к гибели 89% растений борщевика Сосновского, 56% борщевика Лемана и борщевика понтийского [Александрова, 1971]. Жёсткие условия предзимья и недостаточное количество тепла, когда сумма активных температур выше  $10$  °C в течение вегетации не превышала  $800$ – $1000$  °C, также

препятствовали выращиванию *H. sosnowskyi* на лугах тундровой зоны [Хантимер, 1974].

По данным портала «Расписание погоды», после уборки снежного покрова на опытных учётных площадках в период наблюдений сумма отрицательных температур воздуха, измеренная в 6.00 ч, составила  $-448$  °C, при минимуме  $-29.0$  °C. В этот период температура воздуха опускалась ниже  $-20$  °C не менее семи раз. Таким образом, температура почвы на глубине залегания почек возобновления *H. sosnowskyi* (до 15 см) могла стать ниже  $-10$  °C.

В нашем опыте удаление снежного покрова значительно повлияло на снижение плотности растений борщевика Сосновского разного возраста, их ростовые характеристики и проективное покрытие. При этом на опытных участках практически полностью отсутствовали его всходы. Это может быть объяснено тем, что проростки погибли после промораживания ниже критической температуры, либо семена не преодолели покой из-за отсутствия возможности пройти стратификацию.

Выживание части растений старше одного года на опытных учётных площадках мы объясняем более высокой температурой почвы на границе с нетронутым снежным покровом (краевой эффект). Большая часть выживших растений находилась вдоль сторон и в углах учётных площадок.

Основной причиной гибели растительной клетки при отрицательных температурах является льдообразование, обезвоживание и механическое повреждение клеточных структур кристаллами льда [Туманов, 1963; Самыгин, 1969; Трунова, 2007]. Одним из механизмов адаптации многолетних растений к периоду отрицательных температур является накопление в почках ингибиторов роста и защитных веществ, изменение содержания и состояния воды [Трунова, 2007; Климов, 2001]. Последствия воздействия низких температур в значительной степени зависят от оводнённости тканей: содержания свободной и связанной воды. Покоящиеся почки характеризуются отсутствием внешних признаков роста, высокой устойчивостью к обезвоживанию и неблагоп-

риятным воздействиям среды [Туманов, 1979]. В период глубокого покоя (декабрь-январь) содержание воды в почках древесных *Betula pendula*, *Populus nigra*, *Syringa vulgaris* составляло 0.5–0.7 мг H<sub>2</sub>O / мг сухой массы, у кустарничков *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea* около 1.0 мг H<sub>2</sub>O / мг сухой массы [Маслова и др., 2013; Малышев, Атоян, 2018]. Зимой снижение содержания воды в почках до 0.5 мг H<sub>2</sub>O / мг сухой массы достаточно, чтобы обеспечить устойчивость *Picea obovata* и *Pinus sylvestris* к температурам до –35... –40 °С [Алаудинова, 2007].

Выявленная высокая интенсивность дыхания почек возобновления *H. sosnowskyi* при температуре 5 °С свидетельствует об отсутствии глубокого покоя, что может обуславливать низкую морозостойкость их тканей.

В отличие от меристематически активных тканей фанерофитов и хамефитов, меристемы криптофитов существенно более оводнены, в апексах корневищ *Achillea millefolium* количество воды достигает 9.0 мг H<sub>2</sub>O / мг сухой массы [Маслова и др., 2013]. По нашим данным, в конце вегетации (октябрь) апикальные почки *H. sosnowskyi* содержали 5.8 мг H<sub>2</sub>O / мг сухой массы, это существенно больше, чем в почках древесных и кустарничков, но сопоставимо с количеством воды в подземных меристематических тканях других криптофитов. Прямые определения температуры замерзания водных растворов в тканях апексов почек возобновления данного вида показали, что более половины имеющейся в них воды претерпевает фазовый переход (вода – лёд) при температуре –12 °С [Malyshev, 2018].

Устойчивость молодых проростков *H. sosnowskyi* к промерзанию несколько меньше, чем у почек возобновления. Корешки его проростков, собранных в марте под снежным покровом, содержали 7.3 мг H<sub>2</sub>O / мг сухой массы ткани. Проростки полностью замерзли и погибали при температуре –8.0 °С [Маслова и др., 2018]. По сравнению с проростками семени данного вида более устойчивы к повреждающему действию отрицательных температур. В сентябре температура замерзания кле-

точного раствора семян составляла, как и у апикальных почек –12 °С. Криорезистентность семян обусловлена низким (0.5 мг H<sub>2</sub>O / мг сухой массы) содержанием воды в них [Malyshev, 2018].

В подзоне средней тайги меристематический потенциал растений *H. sosnowskyi* включает до 20 000 шт. семян и около 20 шт. почек возобновления растений старше одного года на 1 м<sup>2</sup> ценопопуляции [Dalke et al., 2015]. Все эти очаги возобновления чувствительны к промораживанию почвы и в отсутствие снежного покрова могут полностью погибнуть.

Выявленный в работе эффект может служить основой для разработки технологии контроля численности растений *H. sosnowskyi* с помощью удаления снежного покрова. В подходящих по климатическим условиям регионах такой метод ликвидации нежелательных зарослей данного инвазионного вида может быть востребован на территориях детских садов, школ, медицинских учреждений, водоохранных зон, где использование химических способов борьбы с растениями ограничено или запрещено.

### Благодарности

Исследование выполнено в рамках проекта № 16-44-110694 р\_а «Эколого-физиологическое моделирование географических пределов распространения инвазивных видов растений на примере *H. sosnowskyi* в таёжной зоне европейской части России», выполняемого на основе Соглашения между Правительством Республики Коми и Российским фондом фундаментальных исследований на 2013–2017 гг. и в рамках темы «Физиология и стресс-устойчивость фотосинтеза растений и пойкилогидрических фотоавтотрофов в условиях Севера» 2017–2019 гг. (ГР 0414-2016-0001).

Авторы выражают благодарность старшему научному сотруднику ИБ Коми НЦ УрО РАН Борису Юрьевичу Тетерюку за идею о возможности борьбы с борщевиком путём уборки снежного покрова в морозный период, высказанную в частной беседе с одним из авторов статьи в 2008 г.

## Литература

- Автоматизированная информационная система обработки режимной информации (АИСОРИ) (Электронный документ) // (<http://aisori-m.meteo.ru/waisori>). Проверено 13.07.2018
- Агроклиматические ресурсы Коми АССР. Спб.: Гидрометеониздат, 1973. 136 с.
- Алаудинова Е.В., Симкина С.Ю., Миронов П.В. Сезонные изменения содержания воды в меристематических тканях почек *Picea obovata* L. и *Pinus sylvestris* L. и её распределение в клетках // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. 24. № 4–5. С. 487–491.
- Александрова М.И. Некоторые виды борщевика в среднетаёжной зоне Коми АССР: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Киров, 1971. 26 с.
- Веселкин Д.В., Иванова Л.А., Иванов Л.А., Микрюкова М.А., Большаков В.Н., Бетехтина А.А. Способность к быстрому использованию ресурсов как основа инвазивного синдрома *Heracleum sosnowskyi* // Доклады Академии наук. 2017. Т. 473. № 1. С. 114–117.
- Гигиенические требования к безопасности процессов испытаний, хранения, перевозки, реализации, применения, обезвреживания и утилизации пестицидов и агрохимикатов: СанПиН 1.2.2584-10. Постановление от 02.03.2010 г. № 17 (с изменениями на 10.06.2016 г.). (Электронный документ) // (<http://docs.cntd.ru/document/902204851>). Проверено 03.09.2018.
- Далькэ И.В., Захожий И.Г., Чадин И.Ф. Распространение борщевика Сосновского и мероприятия по его ликвидации на территории МО ГО «Сыктывкар» (Республика Коми) // Вестник Института биологии. 2018. № 3(205). С. 2–13. doi.org/10.31140/j.vestnikib.2018.3(205).1
- Далькэ И.В., Чадин И.Ф. Влияние глифосатсодержащего гербицида на рост, развитие и функциональные показатели борщевика Сосновского // Известия Коми научного центра Уральского отделения РАН. 2010. № 4. С. 36–42.
- Далькэ И.В., Чадин И.Ф. Методические рекомендации по борьбе с неконтролируемым распространением растений борщевика Сосновского Сыктывкар. 2008. 28 с. (Электронный документ) // (<http://ib.komisc.ru/add/files/heracleum.pdf>). Проверено 03.09.2018.
- Климов С.В. Пути адаптации растений к низким температурам // Успехи современной биологии. 2001. Т. 121. С. 3–22.
- Конюхов А.Л. Руководство к использованию программного комплекса ImageJ для обработки изображений: Учебное методическое пособие. Томск: кафедра ТУ, ТУСУР, 2012. 105 с.
- Малышев Р.В. Перспективы использования СВЧ электромагнитного излучения для уничтожения сорных растений на примере *Heracleum sosnowskyi* // Всероссийская научная конференция «Закономерности функционирования природных и антропогенно трансформированных экосистем»: Материалы Всероссийской научной конференции (г. Киров, 22–23 апреля 2014 г.). Киров: Изд-во ООО «ВЕСИ», 2014 г. С. 246–248.
- Малышев Р., Атоян М. Оводнённость и температура фазового перехода вода – лёд в почках древесных растений // Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. 2018. № 2 (204). С. 2–7. doi.org/10.31140/j.vestnikib.2018.2(204).1.
- Маслова С.П., Табаленкова Г.Н., Малышев Р.В., Головки Т.К. Сезонные изменения роста и метаболической активности подземных побегов тысячелистника обыкновенного // Физиология растений. 2013. Т. 60. № 6. С. 865–873.
- Маслова С.П., Малышев Р.В., Далькэ И.В. Влияние температуры на рост и энергетический баланс молодых тканей борщевика Сосновского в условиях Севера // Экология и география растений и растительных сообществ: Материалы IV Международной научной конференции (Екатеринбург, 16–19 апреля 2018 г.). Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та; Гуманитарный ун-т, 2018. С. 555–559.
- О государственной поддержке социально-экономического развития Вологодской области: Постановление Совета Федерации Федерального Собрания Российской Федерации от 29.06.2016 № 443-СФ (Электронный документ) // (<http://pravo.gov.ru/proxy/ips/?docbody=&prevDoc=102349661&backlink=1&nd=102402319&rdk=>). Проверено 02.05.2018.
- О государственной поддержке социально-экономического развития Кировской области: Постановление Совета Федерации Федерального Собрания Российской Федерации от 12.04.2017 № 102-СФ (Электронный документ) // (<http://pravo.gov.ru/proxy/ips/?docbody=&prevDoc=102349850&backlink=1&nd=102430150&rdk=>). Проверено 02.05.2018.
- Об областном бюджете Ленинградской области на 2017 год и на плановый период 2018 и 2019 годов: Областной закон Ленинградской области от 09.12.2016 N 90-оз (ред. от 31.10.2017) (Электронный документ) // (<http://docs.cntd.ru/document/441805937>). Проверено 02.05.2018.
- Озерова Н.А., Кривошеина М.Г. Особенности формирования вторичных ареалов борщевиков Сосновского и мантегацци (*Heracleum sosnowskyi*, *H. mantegazzianum*) на территории России // Российский журнал биологических инвазий. 2018. № 1. С. 78–87.
- Озерова Н.А., Широкова В.А., Кривошеина М.Г. и др. Пространственное распределение борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi*) в долинах больших и средних рек Восточно-Европейской равнины (по материалам экспедиционных исследований 2008–2016 гг.) // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 3. С. 38–63.
- Панасенко Н.Н. Некоторые вопросы биологии и экологии борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) // Российский журнал биологических инвазий 2017. № 2. С. 95–106.

- Расписание погоды (Электронный документ) // (<https://rp5.ru>). Проверено 02.05.2018.
- Резник С.Я., Долговская М.Ю., Зайцев В.Ф., Давидьян Г.Э., Нентвиг В. О возможности использования слоника *Nastus fausti* Reitter (Coleoptera, Curculionidae: Entiminae, Nastini) для биологического контроля инвазивных видов борщевиков (*Heracleum* spp) // Энтомологическое обозрение. 2008. Т. 87. №3. С. 489–502.
- Самыгин Г.А. О причинах гибели растительных клеток от мороза // Физиология приспособления и устойчивость растений при интродукции. Новосибирск: Наука, 1969. С. 71–85.
- Сацыперова И.Ф. Борщевики флоры СССР – новые кормовые растения. Л.: Наука, 1984. 223 с.
- Семена борщевика под снегом, март 2013 г. (Электронный ресурс) // (<http://proborshevnik.ru/archives/370>). Проверено 31.08.2018.
- Сивков М.Д., Назаров С.К. Одноканальная газометрическая установка для измерения фотосинтеза и транспирации растений в полевых условиях // В сб.: Инфракрасные газоанализаторы в изучении газообмена растений. М.: Наука, 1990. С. 55–64.
- Скупченко Л.А. Семеноведение борщевика на Севере. Л.: Наука, 1989. 119 с.
- Трунова Т.И. Растение и низкотемпературный стресс. М.: Наука, 2007. 54 с.
- Туманов И.И. Физиология закаливания и морозостойкости растений. М.: Наука, 1979. 350 с.
- Туманов И.И. Морозоустойчивость плодовых растений // Известия АН СССР. 1963. № 3. С. 459–464.
- Хантимер И.С. Сельскохозяйственное освоение тундры. Л.: Наука, 1974. 221 с.
- Эбель А.Л., Зыкова Е.Ю., Михайлова С.И., Черногривов П.Н., Эбель Т.В. Расселение и натурализация инвазивного вида *Heracleum sosnowskyi* Manden. (Apiaceae) в Сибири // Экология и география растений и растительных сообществ: Материалы IV Международной научной конференции (Екатеринбург, 16–19 апреля 2018 г.). Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та; Гуманитарный ун-т, 2018. С. 1065–1070.
- Якимович Е.А., Ясюченя О.А., Ивашкевич А.А. Методические рекомендации по применению гербицидов для борьбы с борщевиком Сосновского. 3-е изд., доп. Минск: РУП «Институт защиты растений», 2013. 92 с.
- Caffrey J.M. The management of giant hogweed in an Irish river catchment // Journal of Aquatic Plant Management. 2001. Vol. 39. P. 28–33.
- Chadin I., Dalke I., Malyshev R. Evaluation of *Heracleum sosnowskyi* Manden. survival after snow cover removing in early spring (Электронный документ) // Zenodo. 2018. // (<https://doi.org/10.5281/zenodo.1404218>). Проверено 29.08.2018.
- Chadin I., Dalke I., Zakhochiy I. et al. Distribution of the invasive plant species *Heracleum sosnowskyi* Manden. in the Komi Republic (Russia) // PhytoKeys. 2017. Vol. 77. P. 71–80. doi:10.3897/phytokeys.77.1186.
- Dalke I.V., Chadin I.F., Zakhochiy I.G. et al. Traits of *Heracleum sosnowskyi* Plants in Monostand on Invaded Area // PLoS ONE. 2015. Vol. 10. No. 11. P. e0142833. doi.org/10.1371/journal.pone.0142833
- Dalke I., Malyshev R., Maslova S. Growth of *Heracleum sosnowskyi* Manden. plant in indoor conditions after end of vegetation period (Электронный документ) // Zenodo. 2018. // (<https://doi.org/10.5281/zenodo.1244757>). Проверено 29.08.2018.
- Dergunova N.N., Petrosyan V.G., Dgebuadze Yu.Yu. Priority targets for alien species control in Russia // Journal Ecology and safety. 2012. No. 6. P. 372–389.
- Ecology and Management of Giant Hogweed (*Heracleum mantegazzianum*) / Eds. P. Pysek, M.J.W. Cock, W. Nentwig, H.P. Ravn. Wallingford, United Kingdom: CABI Publishing, 2007. 352 p.
- Invasive alien species: a toolkit of best prevention and management practices / Eds. R. Wittenberg, M.J.W. Cock. Wallingford, UK: CABI, 2001. 228 p.
- Invasive species management. A handbook of principles and techniques / Eds. M.N. Clout, P.A. Williams. Oxford: Oxford University Press, 2009. 308 p.
- Jakubowicz O., Zaba C., Nowak G. et al. *Heracleum sosnowskyi* Manden. // Annals of Agricultural and Environmental Medicine. 2012. Vol. 19. No. 2. P. 327–328.
- Karimian-Teherani D., Kinaciyan T., Tanew A. Photoallergic contact dermatitis to *Heracleum giganteum* // Photodermatology, Photoimmunology & Photomedicine. 2007. Vol. 24. P. 99–101.
- Malyshev R.V. Freezing point of water, water content and proportion of freezing water in *Heracleum sosnowskyi* plants. [Data set]. (Электронный документ) // Zenodo. 2018 // (<http://doi.org/10.5281/zenodo.1475913>). Проверено 29.08.2018.
- Nielsen C., Ravn H.P., Nentwig W. et al. The Giant Hogweed Best Practice Manual. Guidelines for the management and control of an invasive weed in Europe. Forest & Landscape Denmark, Hoersholm. 2005. 44 p.
- Pergl J., Sádlo J., Petrussek A. et al. Black, Grey and Watch Lists of alien species in the Czech Republic based on environmental impacts and management strategy // NeoBiota. 2016. Vol. 28. P. 1–37. doi: 10.3897/neobiota.28.4824
- Pyšek P., Chytrý M., Pergl J. et al. Plant invasions in the Czech Republic: current state, introduction dynamics, invasive species and invaded habitats // Preslia. 2012. Vol. 84. P. 575–630.
- R Core Team R: A Language and Environment for Statistical Computing / R Core Team. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2017 // (<https://www.R-project.org>). Проверено 29.08.2018.
- Rajmis S., Thiele J., Marggraf R. A cost-benefit analysis of controlling giant hogweed (*Heracleum mantegazzianum*) in Germany using a choice experiment approach // NeoBiota. 2016. Vol. 31. P. 19–41. doi:10.3897/neobiota.31.8103

- Sampson C. Cost and impact of current control methods used against *Heracleum mantegazzianum* (Giant hogweed) and the case for investigating a biological control programme / In: de Waal L.C., Wade M., Child L.E., Brock, J.H. (eds). Ecology and management of invasive riverside plants. Wiley, Chichester, UK, 1994. P. 55–65.
- Saunders G., Cooke B., McColl K., Shine R., Peacock T. Modern approaches for the biological control of vertebrate pests: An Australia perspective // Biological Control. 2010. Vol. 52. P. 288–295.
- Schneider C.A., Rasband W.S., Eliceiri K.W. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis // Nature Methods. 2012. Vol. 9. P. 671–675.
- Verhoeven G.J.J., Loenders J., Vermeulen F., Docter R. Helikite aerial photography – a versatile means of unmanned, radio controlled, low-altitude aerial archaeology // Archaeological Prospection. 2009. Vol. 16. No. 2. P. 125–138 // (<https://doi.org/10.1002/arp.353>). Проверено 03.09.2018.
- Vinogradova Y., Pergl J., Essl F., Hejda M., van Kleunen M., Pyšek P. Invasive alien plants of Russia: insights from regional inventories // Biological Invasions. 2018. Vol. 20. No. 8. P. 1931–1943 // (<https://doi.org/10.1007/s10530-018-1686-3>). Проверено 03.09.2018.

## EVALUATION OF *HERACLEUM SOSNOWSKYI* FROST RESISTANCE AFTER SNOW COVER REMOVAL IN EARLY SPRING

© Chadin I.F.\*, Dalke I.V., Malyshev R.V.

Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences  
Syktyvkar, 167982; e-mail: \* [chadin@ib.komisc.ru](mailto:chadin@ib.komisc.ru)

The development of environmentally safe and cost-effective methods of invasive species Sosnowski's Hogweed (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) control is a very actual task for the European part of Russia. The results of an experiment on the effect of snow cover removal on the areas occupied by *H. sosnowskyi* in the early spring period (the beginning of March 2018) in the vicinity of the city of Syktyvkar (Komi Republic, Russia) are presented. The snow cover reached a height of 100 cm on the intact plots, the sum of negative air temperatures measured at 6.00 a.m. constituted –448 °C, with a minimum of –29.0 °C during the experiment. The number of *H. sosnowskyi* plants of all age groups at the experimental plots (with removed snow cover) was shown to be significantly decreased. The median seedlings density (pcs. per square meter) was equal to zero. Most of survived plants were located along the sides and in the corners of experimental plots. This can be explained by the higher temperature of soil on plots borders with an intact snow cover.

The results of the experiment may be used for development of invasive plant eradication technology by removing of the snow cover. This technology will be demanded on the territories of kindergartens, schools, hospitals, water protection zones, where the use of chemical methods of plant control is limited or prohibited. The obtained data set of *H. Sosnowskyi* monitoring is available in repository of Zenodo.

**Key words:** *Heracleum sosnowskyi*, biological invasion, frost resistance, snow cover, invasion management.

УДК 582.091:069.029]:581.522.4

# ИНВАЗИОННАЯ АКТИВНОСТЬ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В ГЛАВНОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ ИМ. Н.В. ЦИЦИНА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

© 2018 Яценко И.О.\*, Виноградова Ю.К.\*\*

Главный ботанический сад имени Н.В. Цицина Российской академии наук, Москва, Россия;  
email: \* [i\\_o\\_yatzenko@mail.ru](mailto:i_o_yatzenko@mail.ru); \*\* [gbsad@mail.ru](mailto:gbsad@mail.ru)

Поступила в редакцию 15.05.2018

Объект исследования – территория дендрария Главного ботанического сада имени Н.В. Цицина Российской академии наук (ГБС РАН), заложенного в 1945 г. Инвазионная активность оказалась крайне низка: в дендрологической коллекции выявлено 66 таксонов из 35 родов, относящихся к 22 семействам (5% от коллекционного фонда) древесных растений, которые размножаются самосевом или вегетативно и способны к дальнейшей натурализации на территории ГБС РАН. Наибольшие темпы натурализации отмечены у видов семейств Juglandaceae и Rosaceae, плоды которых к тому же распространяются посредством зоохории. Наибольшую способность к натурализации демонстрируют растения, которые естественно произрастают в Европе (5.3%). Растения, произрастающие в Азии (3.4%) и в Северной Америке (3.0%) натурализуются менее активно. За пределами дендрария в естественных ценозах, сохранившихся на территории ГБС РАН, отмечено всего 15 видов (1.1% коллекционного фонда). Некоторые сеянцы имеют признаки, промежуточные между коллекционными видовыми образцами и, по-видимому, являются гибридами.

Сделан вывод, что, вопреки литературным данным, ботанические сады не являются прямым вектором инвазии чужеродных видов. Хотя многие инвазионные виды появились в регионах вне естественного ареала благодаря намеренной интродукции, инвазию их в природные сообщества надо связывать не с первичной интродукцией, а с их дальнейшим массовым введением в культуру.

**Ключевые слова:** натурализация, ботанический сад, древесные растения, инвазия.

## Введение

С незапамятных времён люди занимались намеренной интродукцией многих видов растений в качестве сельскохозяйственных, садовых, лесных, лекарственных и декоративных культур. В течение последних 500 лет значительную роль в этом процессе играли ботанические сады. По предварительным оценкам, в ботанических садах Европы, например, культивируется 80 000 видов [Heywood, Sharrock, 2013].

Непредвиденным последствием интродукции многих тысяч растений стало «бегство» значительного их числа из частных питомников и ботанических садов в нарушенные местообитания и последующая натурализация и внедрение в естественные растительные со-

общества. Этот процесс активно начался в XX в., а в настоящее время инвазионные чужеродные растения считаются главной причиной снижения биологического разнообразия, имеющего серьёзные социальные и экономические последствия [Heywood, Sharrock, 2013]. В XXI в. влияние инвазионных растений на природные экосистемы и аборигенные виды – один из наиболее значимых факторов снижения естественного биоразнообразия и устойчивого развития [Fernández-Galiano, 2009; Sharrock et al., 2011].

Интродукция чужеродных растений нередко бывает и непреднамеренной (например, с грунтом или засорёнными семенами), но большинство инвазионных чужеродных растений были интродуцированы намеренно, особенно

для выращивания в качестве декоративных растений в общественных и частных садах [Hulme et al., 2008; Pyšek, Jarošik, Pergl, 2011; Hulme et al., 2018]. В Европе, например, 80% инвазивных чужеродных видов интродуцированы как декоративные растения или сельскохозяйственные культуры [Reichard, White, 2001; Dehnen-Schmutz et al., 2007; Drew et al., 2010; Hulme, 2011], и для 58% чужеродных видов вектором инвазии стала преднамеренная интродукция [Pergl et al., 2017].

Растения отбираются для культивирования не случайно, и отдельные их признаки (быстрый рост, активное размножение), которые рассматриваются в садоводстве как положительные, способствуют инвазии и для аборигенной флоры являются крайне негативными [van Kleunen et al., 2018].

Анализ недавно созданной базы данных Global Naturalized Alien Flora (GloNAF) показал, что более 13 000 видов сосудистых растений натурализовались в каком-либо регионе мира [van Kleunen et al., 2015; Pyšek et al., 2017]. Кроме того, для 450 инвазивных чужеродных видов растений показано [Hulme, 2011], что число регионов, в которых каждый из этих видов является инвазивным, положительно коррелирует с их наличием в коллекциях ботанических садов по всему миру.

Культивируемые чужеродные виды встречаются в естественных ценозах чаще, чем некультивируемые. В настоящее время, по меньшей мере, 75% натурализовавшихся где-либо растений выращиваются в частных садах и 93% – в ботанических садах [van Kleunen et al., 2018]. Таким образом, есть веские доказательства того, что декоративное садоводство остаётся основным вектором, способствующим инвазии растений [Mack, Erneberg, 2002; Dehnen-Schmutz et al., 2007; Hanspach et al., 2008; Lambdon et al., 2008; Hulme, 2011; Pyšek et al., 2011; Pergl et al., 2016; Saul et al., 2017; Hulme et al., 2018].

С другой стороны, доля инвазивных видов среди общего числа культивируемых растений невелика. В Германии, например, в 80–90 ботанических садах культивировалось 50 000 таксонов, а инвазивными стали лишь 40 из

них [Heywood, Sharrock, 2013]. В ГБС РАН за 60 лет вышел за пределы сада только один вид (но травянистый!) – *Adenocaulon adhaerescens* Maxim [Виноградова, 2015].

Вероятность «побега» из культуры интродуцированных в ботанических садах растений может быть в той или иной форме определена с помощью методологии анализа оценки рисков [Reichard, 2000; Weber, Gut, 2004; Dawson et al., 2008]. Если вид демонстрирует высокий риск реализации инвазивного потенциала, наиболее разумно не допускать его интродукции. Использование схем оценки риска не только помогает снизить риск инвазии, но и позволяет садам сосредоточить свои усилия на контроле векторов внедрения тех видов, которые имеют высокий инвазивный потенциал [Essl et al., 2011; Roberts et al., 2011]. Анализ рисков включает в себя три составные части [NNSS, 2011]: 1) определение вероятности рисков, вызванных видами, и тяжести этих опасностей; 2) практическое снижение риска и 3) информирование общественности и интерпретация результатов анализа.

Уже присутствующие в коллекциях растения, являющиеся инвазивными или демонстрирующие признаки инвазивности, должны строго контролироваться и предпочтительно удаляться из сада. Если на территории ботанического сада сохранились участки естественной растительности, все инвазивные виды, обнаруженные в нём, должны контролироваться или искореняться [Виноградова, 2015].

Чтобы интерпретировать текущие тенденции и предсказать вероятность будущих инвазий, необходимо оценить количество и разнообразие чужеродных растений, выращиваемых в садах и проследить историю их интродукции. Кроме того, необходимо выявить характеристики видов, которые способствуют потенциальному успеху инвазии. Эта работа ведётся в ГБС РАН уже несколько десятков лет.

С 29 февраля 2016 г. территория Главного ботанического сада имени Н.В. Цицина Российской академии наук имеет статус Особо охраняемой природной территории (ООПТ) федерального значения. Более половины тер-

ритории сада занимает хорошо сохранившийся лесной массив, в центре которого расположена заповедная дубрава с вековыми деревьями, средний возраст которых составляет 150–170 лет, хотя встречаются экземпляры и старше – до 200–300 лет [Виноградова и др., 2008]. Сопутствующими видами древесного яруса являются берёзы, липа, ель, осина, клён. Кустарниковый ярус представлен орешником *Corylus avellana* L., рябиной *Sorbus aucuparia* L., жимолостью *Lonicera xylosteum* L., крушиной *Frangula alnus* Mill., бересклетом *Euonymus verrucosus* Scop. В травянистом ярусе произрастают медуница *Pulmonaria obscura* Dumort., зеленчук *Lamium galeobdolon* (L.) L., ландыш *Convallaria majalis* L., звездчатка *Stellaria holostea* L., осока волосистая *Carex pilosa* Scop. Все эти растения – типичные элементы природного дубового леса. И даже сейчас, несмотря на сильнейшую антропогенную нагрузку крупнейшего мегаполиса, заповедную дубраву ГБС РАН по праву можно считать эталоном типичного среднерусского широколиственного леса.

С 1945 г. сотрудники сада вели интенсивное введение в культуру растений природной флоры СССР, декоративных травянистых растений лесных зон Голарктики и древесных растений умеренного пояса планеты. Первичное интродукционное испытание прошло более 8 тыс. таксонов [Главный..., 2005]. Кроме того, находившийся ранее на окраине Москвы участок оказался в центре городской застройки и транспортных путей. Оба этих фактора – интенсивная интродукционная работа и изменение микроклимата – привели к серьёзной трансформации состава флоры Главного ботанического сада. Естественная растительность в значительной степени пополнилась «сбежавшими» с коллекционных участков натурализующимися растениями и сорными чужеродными видами, случайно занесёнными на эту территорию извне. К 2015 г. спонтанная флора территории ГБС РАН насчитывала 856 видов, 60% которых относились к аборигенной фракции флоры. Чужеродная фракция флоры включала 40% произрастающих в саду таксонов, из которых 33% «беженцы» из куль-

туры, а 7% – чужеродные сорные растения [Vinogradova et al., 2015; 2016].

Однако при составлении списка спонтанной флоры не были учтены виды, самовозобновляющиеся семенным или вегетативным способом в дендрарии ГБС РАН. Между тем, в этой дендрологической коллекции прошли первичное интродукционное испытание более 2400 таксонов [Древесные растения..., 2005], и произрастающие в настоящее время экземпляры уже достаточно успешно приспособлены к условиям московского климата. На данный момент дендрарий ГБС РАН является крупнейшей в России коллекцией древесных растений умеренного климата. Она содержит 137 родов и 972 вида (1317 таксонов, включая сорта и разновидности). Процессы, приводящие к появлению самосева древесных интродуцированных видов на территории ботанического сада, интенсифицировались в последние 15–20 лет. Это связано как с тем, что большинство растений, составляющих коллекцию дендрария, уже вступило в генеративную фазу, так и с тем, что при ослаблении ухода коллекционные участки зарастают и становятся более инвазибельными.

Огромное число интродуцированных видов, длительный период их культивирования, мозаика местообитаний – от классического парка и зон с высокой антропогенной нагрузкой до практически нетронутых природных сообществ, изоляция территории от лесных массивов Подмосковья делают ботанический сад идеальным объектом для изучения инвазионного потенциала растений. В задачу настоящей работы входила оценка инвазионной активности древесных видов растений из дендрологической коллекции ГБС РАН.

### Методика

Отрывочные наблюдения за наличием самосева в дендрарии ГБС РАН проводились с 2010 г. для оценки степени адаптации коллекционных деревьев и кустарников. В 2017 г. проведено детальное обследование территории дендрария со сбором гербария самосевных экземпляров. Собранные и определённые авторами образцы хранятся в Гербарии ГБС РАН [МНА].

Способность растений к спонтанному расселению оценивали по четырёхбалльной шкале: 1) не дичает, 2) расселяется вегетативным способом или самосевом единично, 3) спорадически, 4) массово (к последней группе относятся виды, уже внедрившиеся в естественный лес на территории Сада).

Для хорологического анализа древесных растений, культивируемых в дендрарии ГБС РАН, мы разделили все виды на 3 основные группы: растения нативно встречающиеся во флоре 1) Европы, Малой Азии и Кавказа, 2) Азии (Сибири, Средней Азии, Дальнего Востока и Восточной Азии) и 3) Северной Америки. Если вид естественно произрастает и в Европе, и в Азии, его включали в обе группы, а широкоареальные виды, произрастающие на всей территории Голарктики, включали во все три группы. Учитывая относительно небольшое число натурализующихся таксонов, и ограниченное число регионов, где произрастают древесные растения, пригодные для интродукции в условия московского региона, использование более дробной классификации показалось нам нецелесообразным.

Названия семейств и видов приведены в соответствии с базой данных «The Plant List» [2018].

### Результаты

При обследовании территории дендрария авторы выявили 66 таксонов, способных к дальнейшей натурализации и внедрению в естественную растительность ООПТ. Часть этих видов уже была включена в список [Vinogradova et al., 2015, 2016], поскольку иные географические образцы этих же таксонов «сбежали» с экспозиционных участков других отделов ГБС РАН. Например, *Juglans mandshurica* Maxim. активно «сбегает» с экспозиции флоры Дальнего Востока, многочисленные молодые деревья и всходы *Acer pseudoplatanus* L. отмечены вблизи экспозиции флоры Кавказа. *Rubus caucasicus* Focke в массе «расползается» с той же экспозиции флоры Кавказа, а однолетние сеянцы *Robinia pseudoacacia* L. ежегодно наблюдаются на про-

изводственной территории ГБС РАН. Кроме этих видов в спонтанной флоре ГБС РАН уже числились *Amelanchier spicata* (Lam.) K. Koch, *Acer campestre* L., *Acer negundo* L., *Acer pseudoplatanus* L., *Cornus alba* L., *Euonymus europaeus* L. *Euonymus maackii* Rupr., *Prunus avium* (L.) L., *Quercus rubra* L., *Symphoricarpos albus* (L.) S.F. Blake, *Syringa josikaea* Jacq. f. ex Rehb.

Ниже мы приводим перечень всех видов древесных растений, дичающих на территории дендрария ГБС РАН. Названия видов, впервые отмеченные для чужеродной фракции флоры ботанического сада, выделены жирным шрифтом и звёздочкой.

1. *Acer campestre* L. В ГБС с 1938 г., сейчас (2017 г.) в коллекции 29 экземпляров.

В дендрарии отмечается наличие многочисленного самосева полевого клёна в непосредственной близости от коллекционных растений, часть этих экземпляров уже достигли генеративной фазы.

2. *Acer negundo* L. В ГБС с 1937 г., в 2017 г. в коллекции 12 экземпляров.

Экземпляры клёна ясенелистного, в том числе цветущие и плодоносящие, встречаются на всей территории ГБС. Наличие на участке дендрария, окружающем коллекцию рода Клён, большего числа молодых растений данного вида, чем в среднем на территории ботанического сада, является основанием полагать, что часть из них имеют происхождение именно с коллекционных деревьев, а не с деревьев, растущих на прилегающих к саду территориях.

3. – 4. *Acer pseudoplatanus* L. В ГБС с 1941 г., сейчас в коллекции 60 экземпляров.

Обильный самосев явора отмечается на территории коллекции клёнов, многие растения имеют существенный размер (до 7 м в высоту), однако генеративные самосевные особи пока не были отмечены. Часть самосевных экземпляров относится к форме \*f. *purpureum* (Loudon) Rehder.

5. \**Acer rubrum* L. В ГБС с 1939 г., сейчас в коллекции дендрария 25 экземпляров (включая сорта).

Ежегодно появляются всходы на прикорневых возвышениях коллекционных экземпля-

ров, они редко достигают размера большего, чем несколько сантиметров, так как этот участок дендрария регулярно окашивается.

6. \**Acer spicatum* Lam. В ГБС с 1939 г., сейчас в коллекции дендрария 36 экземпляров.

Единичные молодые (4–5-летние) самосевные экземпляры отмечались на небольшом расстоянии от коллекционных.

7. \**Acer tegmentosum* Maxim. В ГБС с 1937 г., сейчас в коллекции дендрария 29 экземпляров.

В непосредственной близости от коллекционных экземпляров появляется большое количество самосева, который, как правило, погибает на 2–3-й год в результате скашивания.

8. *Aesculus hippocastanum* L. В ГБС с 1941 г., сейчас в коллекции 22 экземпляра.

Молодые самосевные растения встречаются как в непосредственной близости от коллекции рода Конский каштан, так и на существенном удалении от неё.

9. – 11. \**Amelanchier alnifolia* (Nutt.) Nutt. ex M. Roem. В ГБС с 1938 г., сейчас в коллекции дендрария 18 экземпляров. \**Amelanchier arborea* (F. Michx.) Fernald. В ГБС с 1938 г., сейчас в коллекции дендрария 14 экземпляров. *Amelanchier spicata* (Lam.) K. Koch. В ГБС с 1937 г., сейчас в коллекции 39 экземпляров.

Перечисленные виды ирги спорадически дают разновозрастный самосев по всей территории ботанического сада, многие из экземпляров вступают в генеративную фазу.

12. \**Carpinus betulus* L. В ГБС с 1937 г., сейчас в коллекции 62 экземпляра (включая сорта).

Имеются 2 крупных (15–20-летних) самосевных дерева, располагающихся на некотором удалении от коллекционного участка, они цветут и плодоносят.

13. \**Carpinus cordata* Blume. В ГБС с 1946 г., сейчас в коллекции 6 экземпляров.

Размножается многочисленными отводками поникающих ветвей.

14. *Cornus alba* L. В ГБС с 1938 г., сейчас в коллекции 43 экземпляра.

Единичные экземпляры отмечены в нескольких местонахождениях на территории дендрария ГБС, часть из них достигают существенных размеров, вступают в генеративную фазу

и активно размножаются отводками, образуя целые колонии и заросли.

15. \**Corylus sieboldiana* var. *mandshurica* (Maxim.) C.K. Schneid. В ГБС с 1939 г., сейчас в коллекции 27 экземпляров.

Несколько молодых самосевных экземпляров обнаружено на территории коллекции рода Лещина.

16. *Cotoneaster* aff. *lucidus* Schltldl. В ГБС с 1939 г., сейчас в коллекции 19 экземпляров.

На территории дендрария ГБС спорадически встречаются сеянцы кизильников, они цветут и плодоносят. Достоверно установить их видовую принадлежность не удаётся в силу таксономической сложности рода и того факта, что кизильники, развивающиеся в сильно притенённых условиях дендрария, не проявляют типичных для вида признаков.

17. *Crataegus submollis* Sarg. В ГБС с 1939 г., сейчас в коллекции 19 экземпляров.

Разновозрастные экземпляры встречаются спорадически на территории, часть из них цветёт и плодоносит.

18. \**Crataegus* spp. В дендрарии ГБС культивируется 82 вида и разновидности боярышника.

На всей территории дендрария ГБС встречаются разновозрастные боярышники, обладающие самыми разнообразными морфологическими признаками. Определение видовой принадлежности затруднено не только сложностью рода Боярышник как таксономической группы, но и тем, что определение боярышников по вегетативным признакам оказывается невозможным: в тенистых условиях дендрария многие экземпляры не проявляют типичных черт строения. Кроме того, мы предполагаем гибридное происхождение многих сеянцев, поскольку коллекция боярышников не является единственным источником семян на территории ГБС: птицы заносят семена также с боярышников, используемых в дворовом озеленении близлежащих районов.

19. \**Eleutherococcus sessiliflorus* (Rupr. et Maxim.) S.Y. Hu. В ГБС с 1947 г., сейчас в коллекции 34 экземпляра.

Обнаружен единственный молодой самосевный экземпляр на небольшом расстоянии от

коллекции рода. Имея достаточно малый размер, он уже вступил в генеративную фазу.

20. *Euonymus europaeus* L. В ГБС с 1940 г., сейчас в коллекции 48 экземпляров.

Спорадически экземпляры бересклета европейского встречаются по всей территории дендрария, зачастую они достигают свойственных виду размеров, цветут и плодоносят. Обильный самосев молодых растений отмечается на коллекции рода Бересклет.

21. *Euonymus maackii* Rupr. В ГБС с 1938 г., сейчас в коллекции 21 экземпляр.

Многочисленные сеянцы и молодые растения встречаются под коллекционными растениями, изредка самосев можно встретить на небольшом удалении от коллекционных экземпляров. Лишь отдельные молодые растения успели вступить в генеративную фазу.

22. *\*Euonymus macropterus* Rupr. В ГБС с 1937 г., сейчас в коллекции 7 экземпляров.

Многочисленные молодые растения и сеянцы обнаруживаются под коллекционными экземплярами.

23. *\*Fraxinus excelsior* 'Diversifolia' (= *Fraxinus monophylla* Dum. Cours.) В ГБС с 1952 г., сейчас в коллекции отсутствует ввиду гибели от изумрудной златки.

На месте пострадавшей от златки коллекции рода Ясень, обнаруживаются молодые разновозрастные экземпляры, обладающие признаками этого сорта.

24. *\*Fraxinus sogdiana* Bunge В ГБС с 1938 г., сейчас (в 2017 г.) в коллекции отсутствует ввиду гибели от изумрудной златки.

Несколько самосевных растений обнаружено на месте, где располагалась коллекция рода Ясень. Однако изученные экземпляры не проявляли характерные для вида признаки достаточно ярко, что связано либо с адаптацией к тенистым условиям дендрария, либо объясняется гибридным происхождением сеянцев.

25. *\*Hypericum androsaemum* L. В ГБС с 1962 г.

Демонстрирует вегетативное размножение при помощи подземных столонов, постепенно расплзаясь с коллекционных куртин.

26. – 30. *\*Juglans ailantifolia* Carrière и его вариация var. *cordiformis* (Makino) Rehder в

ГБС с 1950 г., сейчас в коллекции 22 экземпляра. *\*Juglans cinerea* L. В ГБС с 1937 г., сейчас в коллекции 6 экземпляров. *Juglans mandshurica* Maxim. В ГБС с 1937 г., сейчас в коллекции 30 экземпляров.

Различные виды орехов самостоятельно рассеиваются на территории ГБС РАН. Плоды распространяются белками, сойками и воронами, поэтому сеянцы зачастую оказываются на значительном расстоянии от материнских растений. Определение видов на основании вегетативных признаков, как правило, затруднительно, но можно утверждать, что массовое распространение свойственно ореху маньчжурскому, тогда как орех серый и орех айлантолистный образуют самосев реже. Часть сеянцев орехов может иметь гибридное происхождение, так, несколько обнаруженных растений имели черты строения листьев, характерные для грецкого ореха (*Juglans regia* L.)

31. *\*Kerria japonica* (L.) DC. В ГБС с 1949 г.

Как видовая Керрия, так и сорт *\*'Pleniflora'*, расплзаются с коллекционных куртин при помощи подземных столонов и укореняющихся плетей.

32. *Ligustrum vulgare* L. В ГБС с 1941 г.

Несколько самосевных экземпляров было отмечено на разводочном питомнике, на производственной территории. Растения демонстрируют хорошие темпы роста, но не переходят в генеративную фазу.

33. *Malus domestica* Borkh. В ГБС с 1939 г., сейчас в коллекции 4 экземпляра.

Имеющиеся на территории дендрария экземпляры домашней яблони, по всей видимости, имеют разное происхождение: были принесены посетителями (часто самосевные экземпляры обнаруживаются в непосредственной близости от дорог и тропинок) или птицами (экземпляры под кронами крупных деревьев). Источниками для последних могли послужить как посадки яблонь вдоль Ботанической улицы, так и коллекции сортов отдела культурных растений. В пользу последнего говорит то, что некоторые экземпляры демонстрируют необычные особенности, например, колоновидную форму роста.

34. \**Menispermum canadense* L. В ГБС с 1948 г., сейчас отсутствует в коллекции.

На территории дендрария ГБС имеется две вегетативно размножающихся колонии луносемянника канадского, сами колонии, вероятнее всего, имеют самосевное происхождение.

35. \**Mespilus germanica* L. В ГБС с 1949 г., сейчас в коллекции 19 экземпляров.

Известен один самосевный экземпляр мушмулы на небольшом удалении от коллекционных растений, он имеет крупные размеры, цветёт и плодоносит.

36. *Prunus avium* (L.) L. В ГБС с 1938 г., сейчас в коллекции 7 экземпляров.

Самосевные растения черешни встречаются по всей территории дендрария и ботанического сада, большая часть из них имеет происхождение от коллекционных растений дендрария, однако некоторые происходят от сортовых растений, выращиваемых в отделе природной флоры и отделе культурных растений. Многие самосевные черешни обильно цветут, однако регулярное и обильное плодоношение отмечается только на двух самых крупных самосевных экземплярах, имеющих высоту более 18 м.

37. *Prunus cerasifera* Ehrh. В ГБС с 1938 г., сейчас в коллекции 11 экземпляров.

Самосевные экземпляры спорадически встречаются по всей территории дендрария ГБС, часть экземпляров вступает в генеративную фазу и при этом демонстрирует разнообразие по размерам и окраске плодов.

38. – 39. \**Prunus incisa* Thunb. В ГБС с 1966 г., сейчас в коллекции 6 экземпляров. \**Prunus sachalinensis* (F. Schmidt) Koidz. В ГБС с 1953 г., сейчас в коллекции 6 экземпляров.

Самосев нескольких видов сакуры спорадически встречается на территории дендрария ГБС, иногда в нескольких сотнях метров от коллекционных растений, часть экземпляров вступило в генеративную фазу.

40. \**Prunus maackii* Rupr. В ГБС с 1937 г., сейчас в коллекции 13 экземпляров.

В дендрарии есть несколько экземпляров самосевого происхождения, некоторые из них достигли крупных размеров, ежегодно цветут и плодоносят.

41. \**Prunus maximowiczii* Rupr. В ГБС с 1953 г., сейчас в коллекции 21 экземпляр.

Разновозрастные экземпляры этого вида черёмухи встречаются практически по всей территории дендрария, многие из них вступили в генеративную фазу.

42. \**Prunus ssiori* F. Schmidt. В ГБС с 1965 г., сейчас в коллекции 2 экземпляра.

Несколько самосевных экземпляров отмечено в непосредственной близости от коллекционных, самые крупные из них начинают цвести и плодоносить.

43. – 44. \**Pterocarya fraxinifolia* (Lam.) Spach. В ГБС с 1950 г., сейчас в коллекции 2 экземпляра. \**Pterocarya rhoifolia* Siebold & Zucc. В ГБС с 1947 г., сейчас в коллекции 4 экземпляра.

Массовый молодой самосев *Pterocarya fraxinifolia* отмечается на полянах, соседствующих с коллекцией рода Лапина. Отсутствие более старых экземпляров связано с тем, что ранее эти поляны не были расчищены от подрастающих лесных растений. Кроме самосева, оба имеющихся в коллекции вида Лапины возобновляются при помощи корневой поросли.

45. \**Quercus bicolor* Willd. В ГБС с 1978 г., сейчас в коллекции 1 экземпляр.

В дендрарии имеется единственный 4-летний сеянец непосредственно под коллекционным экземпляром.

46. *Quercus rubra* L. В ГБС с 1951 г., сейчас в коллекции 133 экземпляра и несколько десятков экземпляров, посаженных на территории дендрария в качестве декоративных групп.

Обильный самосев отмечается непосредственно под кронами коллекционных растений дендрария и декоративных групп. Экземпляры, находящиеся на значительном удалении от материнских растений, встречаются крайне редко и при этом существенно превосходят по размеру самосев под коллекциями.

47. \**Rhamnus cathartica* L. В ГБС с 1948 г., сейчас в коллекции 12 экземпляров.

Разновозрастные экземпляры жостера слабительного спорадически встречаются не только на территории всего ботанического сада, но и в соседствующем с ним парке Останкино.

48. *Robinia pseudoacacia* L. В ГБС с 1935 г., сейчас в коллекции 28 экземпляров.

Коллекционные экземпляры размножаются корневой порослью, часть дочерних экземпляров имеет высоту более 10 м и уже вступили в генеративную фазу.

49. *Rubus caucasicus* Focke. В ГБС с 1976 г.

Вегетативно размножающиеся экземпляры встречаются на территории, где ранее находилась коллекция рода Малина.

50. *Sambucus nigra* L. В ГБС с 1938 г., сейчас в коллекции 10 экземпляров.

Самосевные экземпляры встречаются на территории ГБС, нередко они достигают максимальных свойственных виду размеров, цветут и плодоносят.

51. \**Sorbus alnifolia* (Siebold & Zucc.) K. Koch. В ГБС с 1946 г., сейчас в коллекции 9 экземпляров.

Несколько разновозрастных, в некоторых случаях очень крупных, экземпляров отмечены на территории дендрария. Многие из них цветут и плодоносят.

52. – 53. \**Sorbus intermedia* (Ehrh.) Pers. В ГБС с 1938 г., сейчас в коллекции 12 экземпляров.

Встречается по всей территории дендрария, но чаще в непосредственной близости к коллекционному участку рода Рябина. Некоторые самосевные экземпляры имеют высоту 5–7 м, цветут и плодоносят. Также на территории ГБС периодически обнаруживаются самосевные экземпляры цельнолистных рябин (*Sorbus* sp.), видовую принадлежность которых не удаётся установить. Число видов *Sorbus* L. subg. *Aria* в коллекции дендрария достигает 23.

54. \**Spiraea japonica* L. f. В ГБС с 1938 г.

Самосевные экземпляры, часто демонстрирующие сортовые особенности, встречаются на разводном питомнике, на производственной территории. Они цветут и плодоносят.

55. \**Staphylea pinnata* L. В ГБС с 1949 г., сейчас в коллекции 2 экземпляра.

Отдельные экземпляры встречаются спорадически на небольшом удалении от коллекции рода Клекачка. Изредка некоторые экземпляры переходят в генеративную фазу, но цветение и плодоношение при этом крайне скудное.

56. *Symphoricarpos albus* (L.) S.F. Blake. В ГБС с 1939 г., сейчас в коллекции 4 экземпляра.

Несколько самосевных растений отмечены в дендрарии ГБС. Не ясно, происходят ли они от коллекционных экземпляров или от растений этого вида, используемых в городском озеленении.

57. *Syringa josikaea* Jacq. f. ex Rchb. В ГБС с 1937 г., сейчас в коллекции 13 экземпляров.

Единственный самосевный экземпляр обнаружен на территории дендрария ГБС. Несмотря на относительно небольшой размер, он цветёт и плодоносит.

58. \**Taxus baccata* L. В ГБС с 1938 г., сейчас в коллекции 10 экземпляров.

Несколько двухлетних сеянцев было обнаружено на участке коллекции рода Тис и в непосредственной близости от неё.

59. \**Tilia americana* L. В ГБС с 1940 г., сейчас в коллекции 7 экземпляров.

Несколько самосевных индивидов обнаружено недалеко от коллекционных экземпляров американских лип.

60. – 61. \**Tilia begoniifolia* Steven. В ГБС с 1940 г., сейчас в коллекции 4 экземпляра.

Под кронами данного вида лип обнаружены кустовидные растения; по всей видимости, они имеют корнеотпрысковое происхождение и многократно повреждались при скашивании травы. Кроме описанных видов, на участке коллекции рода Липа обнаружены многочисленные сеянцы \**Tilia* sp., точную видовую принадлежность которых установить не удаётся, что, скорее всего, связано с их гибридным происхождением. Общее число видов липы, культивируемых в дендрарии ГБС, достигает 12.

62. \**Toxicodendron radicans* (L.) Kuntze. В ГБС с 1953 г.

Единственный в коллекции экземпляр данного вида активно вегетативно распространяется на коллекционном участке, имеет кустарниковую форму роста. Побеги, нередко переходящие к лиановидной форме роста, повреждаются зимними морозами.

63. \**Ulmus davidiana* var. *japonica* (Rehder) Nakai. В ГБС с 1953 г., сейчас в коллекции 3 экземпляра.

Несколько самосевных экземпляров отмечено на коллекционном участке рода Вяз.

64. \**Ulmus laciniata* (Trautv.) Mayr. В ГБС с 1953 г., сейчас в коллекции 2 экземпляра.

Несколько самосевных экземпляров, обнаруженных в непосредственной близости от коллекционных растений, обладают признаками, характерными для вяза разрезного, выраженными, однако, недостаточно ярко. Это может быть связано с ювенильностью растений, специфическими условиями дендрария или гибридным происхождением семян (возможна гибридизация с нативным *Ulmus laevis* Pall.).

65. \**Viburnum burejaeticum* Regel & Herd. В ГБС с 1954 г., сейчас в коллекции 10 экземпляров.

Многочисленная молодая поросль образуется непосредственно под коллекционными экземплярами.

66. *Viburnum lantana* L. В ГБС с 1948 г., сейчас в коллекции 40 экземпляров.

Самосевные экземпляры изредка встречаются на территории дендрария, некоторые из них цветут и плодоносят.

### Обсуждение

Проведён таксономический анализ видов, дичающих на экспозициях дендрария ГБС РАН. Спонтанное расселение отмечено у представителей 66 видов и разновидностей из 35 родов, относящихся к 22 семействам (таблица). Число дичающих видов составляет всего лишь 5.0% от культивируемых в дендрарии видов и разновидностей, однако на них приходится более четверти (26%) от всех родов и почти половина (45%) всех семейств. У представителей 102 родов и более 1200 видов растений, выращиваемых в дендрарии ГБС РАН, признаков натурализации не отмечено. За границу ГБС РАН ни один культивируемый в дендрарии вид не вышел.

Максимальное число видов, переходящих к спонтанному размножению, отмечается в родах *Prunus* s.l. (7 таксонов), *Acer* (6 таксонов), *Juglans* (5 таксонов). В родах *Euonymus*, *Amelanchier*, *Sorbus* и *Tilia* отмечается по 3 таксона. Остальные роды имеют по 1 или 2

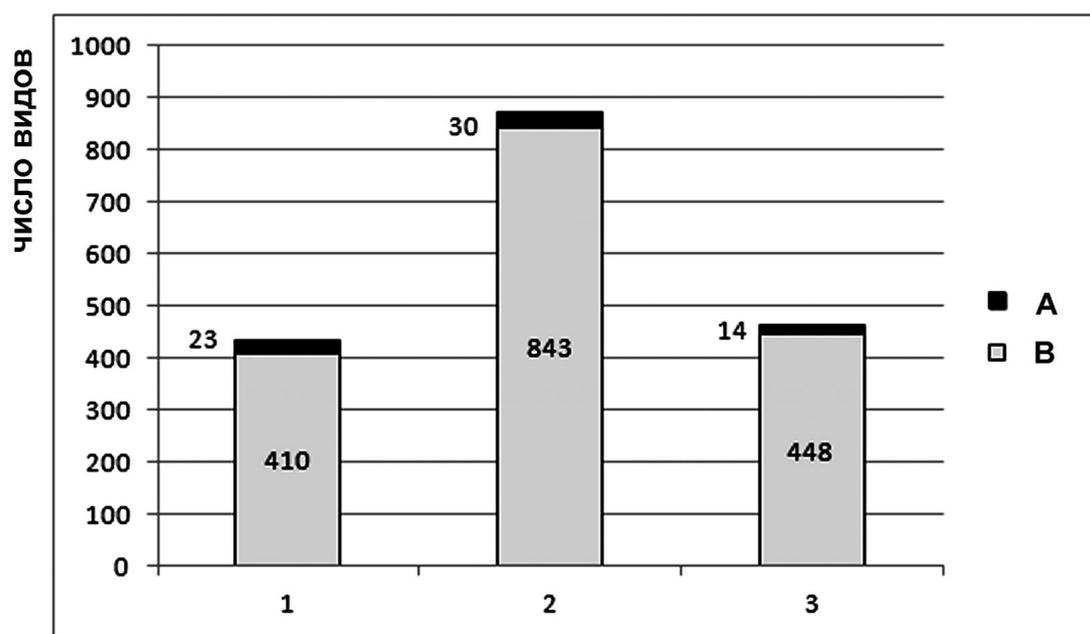
вида, переходящих к спонтанному размножению. Среди семейств по числу дичающих представителей сильно выделяется Rosaceae, к которому относится 22 натурализующихся таксона, что связано с высокой представленностью этого семейства в коллекции дендрария (436 таксонов). Таким образом, семейство розоцветных лидирует по абсолютному показателю, но процент дичающих таксонов Rosaceae такой же, как в целом по дендрарию (5.0%). Более интересным оказывается семейство Juglandaceae, среди представителей которого признаков натурализации не было отмечено всего лишь у одного вида, остальные 7 таксонов, имеющиеся в коллекции дендрария, в той или иной степени дичают на территории ГБС. Интересно, что хорошо натурализуются виды, плоды которых разносятся птицами или белками, то есть посредством зоохории. Темпы натурализации растений, плоды которых разносятся ветром, значительно ниже.

Практически полностью отсутствует самосев у растений, относящихся к таким крупным и хорошо представленным в дендрарии ГБС РАН семействам, как кипарисовые и сосновые. Это, по всей видимости, связано с отсутствием подходящих условий для прорастания семян, а в частности с тем, что под пологом дубов не формируются куртины мха, с которыми и связано прорастание многих хвойных в природных условиях.

Использование даже упрощённого подхода к хронологическому анализу также дало интересные результаты. Соотношение дичающих древесных растений по их распространению в разных частях света оказалось следующим: 34% – европейские, 45% – азиатские и 21% – североамериканские. При этом соотношение общего числа культивируемых таксонов в коллекции несколько иное – 24.5% (европейские), 49.4% (азиатские) и 26.1% (североамериканские). Наибольшую способность к натурализации (5.3%) демонстрируют растения, которые естественно произрастают в Европе; растения из Азии (3.4%) и Северной Америки (3.0%) натурализуются менее активно (рис. 1). Более того, число натурализующихся растений с европейским ареалом на самом деле выше, так

**Таблица.** Таксономический анализ коллекции дендрария ГБС РАН по способности растений к спонтанному расселению

Семейство	Род	Число таксонов, которые расселяются вегетативно или самосевом				Не дичают
		массово	спорадически	единично	всего	
Аceraceae	<i>Acer</i>	3	2	1	6	42
Araliaceae	<i>Eleutherococcus</i>			1	1	3
Anacardiaceae	<i>Toxicodendron</i>			1	1	0
Betulaceae	<i>Carpinus</i>			2	2	3
	<i>Corylus</i>			1	1	6
Caprifoliaceae	<i>Symphoricarpos</i>	1			1	5
Celastraceae	<i>Euonymus</i>	1	2		3	14
Clusiaceae	<i>Hypericum</i>			1	1	0
Cornaceae	<i>Cornus</i>	1			1	21
Fabaceae	<i>Robinia</i>		1		1	0
Fagaceae	<i>Quercus</i>	1		1	2	11
Hippocastanaceae	<i>Aesculus</i>		1		1	5
Juglandaceae	<i>Juglans</i>	1	3	1	5	1
	<i>Pterocarya</i>		2		2	0
Menispermaceae	<i>Menispermum</i>			1	1	0
Oleaceae	<i>Fraxinus</i>		1	1	2	23
	<i>Ligustrum</i>			1	1	11
	<i>Syringa</i>	1			1	13
Rosaceae	<i>Amelanchier</i>	1	2		3	8
	<i>Cotoneaster</i>		1		1	19
	<i>Crataegus</i>		2		2	70
	<i>Kerria</i>			2	2	0
	<i>Malus</i>	1			1	30
	<i>Rubus</i>	1			1	3
	<i>Mespilus</i>			1	1	0
	<i>Prunus</i>	1	6		7	28
	<i>Sorbus</i>		3		3	62
<i>Spiraea</i>		1		1	65	
Rhamnaceae	<i>Rhamnus</i>	1			1	12
Sambucaceae	<i>Sambucus</i>	1			1	3
Staphyleaceae	<i>Staphylea</i>		1		1	6
Taxaceae	<i>Taxus</i>			1	1	5
Tiliaceae	<i>Tilia</i>		1	2	3	20
Ulmaceae	<i>Ulmus</i>			2	2	7
Viburnaceae	<i>Viburnum</i>		1	1	2	17
<b>ИТОГО</b>		15	30	21	66	513



**Рис. 1.** Соотношение дичающих и не дичающих древесных видов различного географического происхождения в ГБС РАН.

А – натурализирующиеся виды; В – культивируемые виды. Виды, естественно произрастающие: 1 – в Европе; 2 – в Азии; 3 – в Северной Америке.

как ряд европейских видов, коллекционные экземпляры которых дают самосев на территории дендрария, не были учтены из-за того, что эти же виды встречаются на территории ГБС РАН нативно. Объяснение большого числа дичающих европейских видов может быть связано как с большей представленностью их в дендрарии, так и с более высокой их адаптацией к экологическим условиям культивируемого ареала.

В процессе проведения исследования мы столкнулись с проблемой определения видовой принадлежности многих из обнаруженных самосевных растений, чему послужило несколько причин. Во-первых, большая часть обнаруженных самосевных растений ещё не вступила в генеративную фазу, а использование одних лишь признаков вегетативных органов оказывается недостаточным для установления видовой принадлежности самосевных растений. Во-вторых, на данный момент большая часть территории дендрария является сильно притенённой, так как расположена под кронами либо коллекционных растений, либо сохранённых лесных пород. Молодые

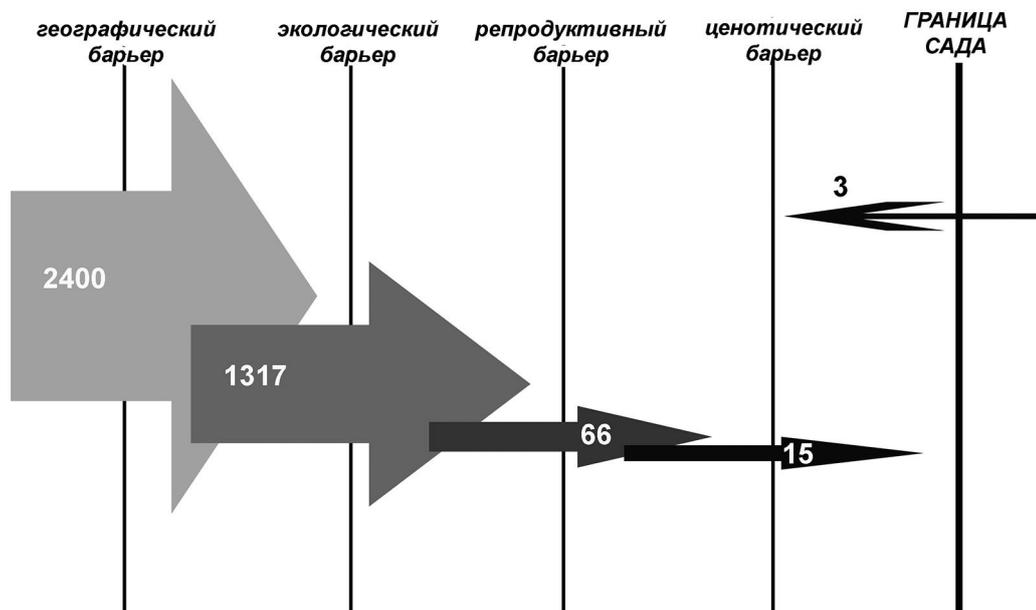
самосевные растения, развивающиеся в тени и полутени, зачастую сильно отличаются от «типичного облика», описанного в определителях и свойственного взрослым экземплярам, произрастающим при полном освещении. В-третьих, количество литературы, посвящённой строению ювенильных особей древесных растений, крайне недостаточно. Имеющиеся работы описывают строение молодых растений, выросших в условиях питомника при полном освещении, и всё равно не подходят для идентификации самосевных растений в дендрарии. В-четвёртых, – это гибридизация. Построение дендрария по систематическому принципу – когда виды, относящиеся к одному семейству, роду и даже более мелким таксономическим единицам, высаживались на территории дендрария совместно, привело к образованию существенного количества гибридных семян. Количество гибридных и неверно определённых семян, распространяемых по системе Index Seminum между ботаническими садами, оценивается в среднем в 20%, а для сложных таксономических групп достигает 50% [Скворцов; 1996]. Так как гибридизация явля-

ется одним из крайне важных факторов как при акклиматизации растений, так и при их натурализации и переходу к инвазивному поведению [Huxel, 1999; Zalapa et al., 2009; Tokhtar et al., 2011; Ainouche et al., 2016], логично предполагать, что многие самосевные растения в дендрарии имеют гибридное происхождение. Однако установление гибридного происхождения крайне затруднительно, как в силу описанных выше причин, так и из-за огромного количества видов, культивируемых в дендрарии.

По указанным выше причинам мы предполагаем, что в дальнейшем список видов, дичающих в дендрарии ГБС РАН, существенно увеличится. Привлечение специалистов позволит обнаружить новые виды, относящиеся к сложным таксономическим группам, таким как боярышники и цельнолистные рябины. Взросление и переход к генеративной фазе уже имеющихся в дендрарии самосевных экземпляров позволит определить видовую принадлежность тех растений, для которых это не удаётся сделать на ювенильной или имматурной стадии развития. Проводимые в дендрарии работы по расчистке и осветлению кол-

лекционных участков также могут помочь уточнению видового состава самосевных древесных интродуцированных видов. Установление роли гибридизации при появлении самосева древесных растений в дендрарии возможно с использованием лабораторных методов анализа: хромосомного, биохимического, молекулярного и др. Более точные данные анализа таксономического состава дичающих древесных растений можно будет получить после выяснения видового состава самосева, относящегося к сложным группам.

Наши данные не поддерживают гипотезу, известную как «правило 10», согласно которой только 10% таксонов, преодолевших один из барьеров на пути от чужеродного вида до инвазионного, преодолевают следующий барьер [Kühn et al., 2004]. Так, более чем за 70 лет существования ГБС РАН географический барьер посредством намеренной интродукции преодолели около 2400 таксонов (рис. 2); 1317 (55%!) из них преодолели экологический барьер (потому что сотрудники ботанических садов собирают коллекцию целенаправленно и много внимания уделяют подбору устойчивых видов); репродуктивный барьер преодо-



**Рис. 2.** Схема этапов натурализации чужеродных растений и распределение видов дендрологической коллекции ГБС РАН по степени инвазивности.

лело 66 таксонов (5%), что связано с долгим вступлением древесных видов в генеративную фазу развития. Только 12 видов (8%) реально «сбежали» из дендрологической коллекции и вторглись в естественные фитоценозы ботсада, тогда как 3 вида из этой группы – *Acer negundo*, *Cotoneaster lucidus* и *Malus domestica*, напротив, попали на территорию ботанического сада извне, в основном, из озеленительных посадок. По-видимому, «правило 10» касается только ненамеренно интродуцированных (= случайно занесённых) растений, и в интродукционных учреждениях оно не действует.

### Выводы

Инвазионная активность древесных растений в коллекционных фондах ботанических садов довольно низка: более чем за 70 лет в ГБС РАН только у 5% видов отмечено самовозобновление, а за пределы дендрария в естественные леса, сохранившиеся на территории ГБС РАН, вышло всего лишь 1.1% намеренно интродуцированных вида. За границу ГБС РАН ни один культивируемый в дендрарии вид не вышел. Мы считаем, что вероятность риска инвазии новых чужеродных видов древесных растений посредством вектора намеренной интродукции невелика.

Инвазионная активность выше у видов, культивируемых на нескольких экспозициях и представленных в ГБС РАН образцами различного географического происхождения. У этих таксонов генетическая изменчивость изначально выше, что способствует более быстрой адаптации к новым почвенно-климатическим условиям.

Инвазионная активность у растений с европейским ареалом, по меньшей мере, в 1.7 раза выше в сравнении с азиатскими и североамериканскими видами.

Наибольшая инвазионная активность отмечена у видов семейств Juglandaceae (7 из имеющих в коллекции 8 таксонов) и Rosaceae (22 из имеющих в коллекции 436 таксонов), плоды которых к тому же распространяются посредством зоохории.

В ботанических садах при совместном выращивании близкородственных древесных видов различного географического происхождения активно идут процессы гибридизации, и многочисленные сеянцы трудно идентифицировать из-за наличия у них промежуточных между родительскими видами признаков.

Ботанические сады, вопреки литературным данным, не являются прямым вектором инвазии чужеродных видов. Хотя многие инвазионные виды появились в новых регионах благодаря преднамеренной интродукции, инвазию их в природные сообщества надо связывать не с интродукционными учреждениями, а с их дальнейшим массовым культивированием, способствующим повышению генетической изменчивости инициальных интродукционных популяций.

В интродукционных учреждениях при намеренной интродукции «правило 10» не работает, по-видимому, его можно применять только в случае иных векторов инвазии.

### Благодарности

Авторы благодарят анонимного рецензента за сделанные им ценные замечания. Исследование выполнено в рамках Программы Президиума РАН № 0111-2018-0003 41 «Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России» при частичной финансовой поддержке гранта РФФИ 18-04-00411.

### Литература

- Виноградова Ю.К. Кодекс управления инвазионными чужеродными видами в ботанических садах стран СНГ. М.: ГБС РАН, 2015. 68 с.
- Виноградова Ю.К., Гутовская Н.И., Двораковская В.М., Карпионовна Р.А., Коновалова Т.Ю., Костылева Н.В., Куклина А.Г., Павлова И.В., Саодатова Р.З. Растения природной флоры в Главном ботаническом саду: Путеводитель. М.: ГЕОС. 2008. 224 с.
- Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина (история, становление и достижения) / А.С. Демидов, З.Е. Кузьмин, В.Г. Шатко. М.: ГБС РАН; Тула: ИПП «Гриф и К», 2005. 112 с.
- Древесные растения Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН: 60 лет интродукции / Отв. ред. А.С. Демидов. М., 2005. 586 с.
- Скворцов А.К. Интродукция растений и ботанические сады: размышления о прошлом, настоящем и буду-

- щем // Бюл. Гл. бот. сада. М.: Наука, 1996. Вып. 173. С. 4–15.
- Ainouche M., Chelaifa H., Rousseau-Guetin M. et al. Genome merger as evolutionary springboard: Insights from recurrent hybridization and polyploidy in *Spartina* // International Conference on Polyploidy, Hybridization and Biodiversity. IPCHB 2016. 11–14 May, Rovinj, Croatia. 2016. P. 13.
- Dawson W., Mndolwa A.S., Burslem D., Hulme P.E. Assessing the risks of plant invasions arising from collections in tropical botanical gardens // Biodiversity Conservation. 2008. Vol. 17. P. 1979–1995.
- Dehnen-Schmutz K., Touza A., Perrings C., Williamson M. The horticultural trade and ornamental plant invasions in Britain // Conservation Biology. 2007. Vol. 21. P. 224–231.
- Drew J., Anderson N., Andow D. Conundrums of a complex vector for invasive species control: a detailed examination of the horticultural industry // Biological Invasions. 2010. Vol. 12. P. 2837–2851.
- Essl F., Nehring S., Klingenstein F., Milasowszky N., Nowack C., Rabitsch W. Review of risk assessment systems of IAS in Europe and introducing the German-Austrian black list information system (GABLIS) // Journal for Nature Conservation. 2011. Vol. 19. P. 339–350.
- Fernández-Galiano E. The Council of Europe: DAISIE Is a Much-Needed Initiative. Preface to DAISIE, Handbook of Alien Species in Europe, pp. ix–x. Springer Science, Dordrecht + Business Media B.V. 2009.
- Hanspach J., Kühn I., Pyšek P., Boos E., Klotz S. Correlates of naturalization and occupancy of introduced ornamentals in Germany // Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics. 2008. Vol. 10. P. 241–250.
- Heywood V.H., Sharrock S. European Code of Conduct for Botanic Gardens on Invasive Alien Species / Council of Europe, Strasbourg, Botanic Gardens Conservation International, Richmond. Council of Europe Publishing, F-67075 Strasbourg. 2013. 60 p.
- Hulme P.E. Addressing the threat to biodiversity from botanic gardens // Trends in Ecology & Evolution. 2011. Vol. 26. P. 168–174.
- Hulme P.E., Bacher S., Kenis M., Klotz S., Kühn I., Minchin D., Nentwig W., Olenin S., Panov V., Pergl J., Pyšek P., Roques A., Sol D., Solarz W., Vila M. Grasping at the routes of biological invasions: a framework for integrating pathways into policy // Journal of Applied Ecology. 2008. Vol. 45. P. 403–414.
- Hulme P.E., Brundu G., Carboni M., Dehnen-Schmutz K., Dullinger S., Early R., Essl F., González-Moreno P., Groom Q.J., Kueffer C., Kühn I., Maurel N., Novoa A., Pergl J., Pyšek P., Seebens H., Tanner R., Touza J.M., van Kleunen M., Verbrugge L.N.H. Integrating invasive species policies across ornamental horticulture supply-chains to prevent plant invasions // Journal of Applied Ecology. 2018. Vol. 55. P. 92–98.
- Huxel G.R. Rapid displacement of native species by invasive species: effects of hybridization // Biological Conservation. 1999. Vol. 89. P. 143–152.
- van Kleunen M., Dawson W., Essl F., Pergl J., Winter M., Weber E., Kreft H., Weigelt P., Kartesz J., Nishino M., Antonova L.A., Barcelona J.F., Cabezas F.J., Cárdenas D., Cárdenas-Toro J. Global exchange and accumulation of non-native plants // Nature. 2015. Vol. 525. P. 100–103.
- van Kleunen M., Essl F., Pergl J., Brundu G., Carboni M., Dullinger S., Early R., González-Moreno P., Groom Q.J., Hulme Ph.E., Kueffer Ch., Kühn I., Máguas C., Maurel N., Novoa A., Parepa M., Pyšek P., Seebens H., Tanner R., Touza J., Verbrugge L., Weber E., Dawson W., Kreft H., Weigelt P., Winter M., Klöner G., Talluto M.V., Dehnen-Schmutz K. The changing role of ornamental horticulture in alien plant invasions // Biol. Rev. 2018. doi: 10.1111/brv.12402.
- Kühn I., Brandenburg M., Klotz S. Why do alien plant species that reproduce in natural habitats occur more frequently? // Divers. Distrib. 2004. Vol. 10. P. 417–425.
- Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarošík V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grapow L., Chassot P. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // Preslia. 2008. Vol. 80. P. 101–149.
- Mack R.N., Erneberg M. The United States naturalized flora: largely the product of deliberate introductions // Annals of the Missouri Botanical Garden. 2002. Vol. 89. P. 176–189.
- NNSS 2011. GB Non-native Species Secretariat. Risk analysis (Электронный документ) // (<http://www.nonnativespecies.org/index.cfm?sectionid=51>). Проверено 18.11.2018
- Pergl J., Sádlo J., Petřík P., Danihelka J., Chrtek J.Jr., Hejda M., Moravcová L., Perglová I., Štajerová K., Pyšek, P. Dark side of the fence: ornamental plants as a source for spontaneous flora of the Czech Republic // Preslia. 2016. Vol. 88. P. 163–184.
- Pergl J., Pyšek P., Bacher S., Essl F., Genovesi P., Harrower C.A., Hulme Ph.E., Jeschke J.M., Kenis M., Kühn I., Perglová I., Rabitsch W., Roques A., Roy D.B., Roy H.E., Vila M., Winter M., Nentwig W. Troubling travellers: are ecologically harmful alien species associated with particular introduction pathways? // NeoBiota. 2017. Vol. 32. P. 1–20. doi: 10.3897/neobiota.32.10199.
- Pyšek P., Jarošík V., Pergl J. Alien plants introduced by different pathways differ in invasion success: unintentional introductions as greater threat to natural areas? // PLoS One. 2011. Vol. 6. e24890.
- Pyšek P., Pergl J., Essl F., Lenzner B., Dawson W., Kreft H., Weigelt P., Winter M., Kartesz J., Nishino M., Antonova L.A., Barcelona J.F., Cabezas F.J., Cárdenas, D., Cárdenas-Toro J. Naturalized and invasive alien flora of the world: species diversity, taxonomic and

- phylogenetic patterns, geographic distribution and global hotspots of plant invasion // *Preslia*. 2017. Vol. 89. P. 203–274.
- Reichard S.H. Screening and monitoring for invasive ability // In: Ault J.R. (ed.). *Plant Exploration: Protocols for the Present, Concerns for the Future*. Chicago Botanic Garden, Glencoe, IL. 2000.
- Reichard S.H., White P. Horticulture as a pathway of invasive plant introductions in the United States // *BioScience*. 2001. Vol. 51. P. 103–113.
- Roberts W., Harrod O., Mitterdorfer B., Pheloung P. Regulating invasive plants and uses of weed risk assessments // *Current Opinion in Environmental Sustainability*. 2011. Vol. 3. P. 60–65.
- Saul W.-C., Roy H.E., Booy O., Carnevali L., Chen H.-J., Genovesi P., Harrower C.A., Hulme P.E., Pagad S., Pergl J., Jeschke J.M. Assessing patterns in introduction pathways of alien species by linking major invasion data bases // *Journal of Applied Ecology*. 2017. Vol. 54. P. 657–669.
- Sharrock S.L. et al. The biodiversity benefits of botanic gardens // *Trends in Ecology and Evolution*. 2011. Vol. 26. No. 9. P. 433.
- The Plant List (Электронный ресурс) // (<http://www.theplantlist.org>). Проверено 30.10.2018.
- Tokhtar V.K., Vinogradova Yu.K., Groshenko A.S. Microevolution and Invasiveness of *Oenothera* L. species (Subsect. *Oenothera*, Onagraceae) in Europe // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2011. Vol. 2. No. 4. P. 273–280.
- Vinogradova Yu.K., Mayorov S.R., Bochkina V.D. Changes in the spontaneous flora of the Main Botanic Garden, Moscow, over 65 years // *Skvortsovia*. 2015. Vol. 2. No. 1. P. 45–95.
- Vinogradova Yu.K., Mayorov S.R., Bochkina V.D. Effect of Alien Plant Species on Flora Dynamics in the Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2016. Vol. 7. No. 1. P. 12–25.
- Weber E., Gut D. Assessing the risk of potentially invasive plant species in central Europe // *Journal for Nature Conservation*. 2004. Vol. 12. P. 171–179.
- Zalapa J.E., Brunet J., Guries R.P. Patterns of hybridization and introgression between invasive *Ulmus pumila* (Ulmaceae) and native *U. rubra* // *American Journal of Botany*. 2009. Vol. 96. P. 1116–1128.

## INVASIVE ACTIVITY OF WOODY PLANTS IN THE TSYTSYN BOTANICAL GARDEN OF THE RAS

© Yatsenko I.O.\*, Vinogradova Yu.K.\*\*

Tsytsyn Main Botanical Garden Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia;  
email: \* [i\\_o\\_yatsenko@mail.ru](mailto:i_o_yatsenko@mail.ru); \*\* [gbsad@mail.ru](mailto:gbsad@mail.ru)

The object of the study is the arboretum of the Tsytsyn Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences (MBG RAS), which was founded in 1945. The invasive activity is extremely low: 66 taxa from 35 genera belonging to 22 families (5% of the collection fund) are capable to «escaping» from the arboretum. The highest rate of naturalization was observed in the families of Juglandaceae and Rosaceae, whose fruits are disseminated through zoochorya. The greatest capacity for naturalization (5.3%) was demonstrated by plants with European distribution range, Asiatic (3.4%) and North American (3.0%) plants were less naturalized. Within more than 70 years, only 1.1% of the deliberately introduced species were found outside the arboretum in natural cenoses persisted in the MBG RAS. Some seedlings have characters intermediate between collection species and appear to be hybrids.

It is concluded that, contrary to the literature data, botanical gardens are not a direct pathway for invasion of alien species. Although many invasive species have appeared in the «new homeland» due to intentional introduction, their invasion to natural communities must be attributed not to primary introductions, but to their further massive cultivation.

**Key words:** naturalization, botanical garden, woody plants, invasion.