

ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ РОССИИ



Институт проблем
экологии и эволюции им. А.Н. Северцова
Российской академии наук



Российский научный фонд

САМЫЕ ОПАСНЫЕ ИНВАЗИОННЫЕ ВИДЫ РОССИИ (ТОП-100)



МОСКВА 2018

Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ред. Дгебуадзе Ю.Ю., Петросян В.Г., Хляп Л.А. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2018. 688 с.

Монография посвящена проблеме биологических инвазий чужеродных видов. Впервые для России составлен перечень и обобщена информация о 100 инвазионных видах, которые могут представлять наибольшую опасность для экосистем и здоровья населения России. Книга включает информацию об инвазионных видах разнообразных групп организмов: бактерий, хромистов, грибов, сосудистых растений, альвеолят, гребневиков, нематод, моллюсков, членистоногих (ракообразных и насекомых), хордовых (асцидий, лучепёрых рыб, амфибий, рептилий, птиц, млекопитающих). Для каждого вида приведена оригинальная карта нативной (исторической) и инвазионной частей ареала, коридоры и векторы инвазий, местообитание, особенности биологии, основные воздействия на аборигенные виды, экосистемы и человека, методы контроля.

Книга представляет интерес для специалистов в области биоразнообразия, биологических инвазий чужеродных видов, государственных структур и общественных организаций, ответственных за сохранение биоразнообразия, структуры и функций экосистем и здоровья населения.

Рецензенты:

д.б.н. А.В. Крылов

(Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН)

д.б.н. Ю.С. Решетников

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

д.б.н. Е.И. Курченко

(Московский педагогический государственный университет)

*Книга подготовлена и издана при финансовой поддержке гранта
Российского научного фонда № 16-14-10323*

ISBN 978-5-907099-53-1

© ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, 2018.

© Дгебуадзе Ю.Ю., Петросян В.Г., Хляп Л.А., 2018.

© Товарищество научных изданий КМК, издание, 2018.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие (Дгебуадзе Ю.Ю.).....	10
-----------------------------------	----

Введение (Петросян В.Г., Осипов Ф.А., Хляп Л.А., Дгебуадзе Ю.Ю.).....	14
---	----

Бактерии

1. <i>Cylindrospermopsis raciborskii</i> – Цилиндроспермопсис Рациборского (Корнева Л.Г., Фенёва И.Ю.)	19
2. <i>Pectobacterium carotovorum</i> – Пектобактериум каротоворум (Черпаков В.В., Морозова Т.И., Воронин В.И., Осколков В.А.)	27

Христы

3. <i>Aphanomyces astaci</i> – Возбудитель афаномикоза (Хляп Л.А., Осипов Ф.А., Омельченко А.В., Петросян В.Г.)	34
4. <i>Odontella chinensis</i> – Одонтелла китайская (Гололобова М.А., Фёнева И.Ю.)	41
5. <i>Pseudo-nitzschia calliantha</i> – Псевдонитшия каллианта (Гололобова М.А., Фенёва И.Ю.)	47

Грибы

6. <i>Batrachochytrium dendrobatidis</i> – Лягушачий грибок-убийца (Решетников А.Н., Зиброва М.Г.)	53
7. <i>Melampsoridium hirsutukanum</i> (Хляп Л.А., Дергунова Н.Н., Петросян В.Г.)	60
8. <i>Ophiostoma novo-ulmi</i> – Вязовая офиостома (Хляп Л.А., Омельченко А.В., Дергунова Н.Н., Петросян В.Г.)	65

Сосудистые растения

9. <i>Acer negundo</i> – Клен ясенелистный (Морозова О.В., Виноградова Ю.К.)	72
10. <i>Amaranthus retroflexus</i> – Щирица запрокинутая (Морозова О.В.)	79
11. <i>Ambrosia artemisiifolia</i> – Амброзия полыннолистная (Морозова О.В.)	83
12. <i>Ambrosia psilostachya</i> – Амброзия голометельчатая (Морозова О.В.)	90
13. <i>Ambrosia trifida</i> – Амброзия трехраздельная (Морозова О.В.)	95
14. <i>Amelanchier spicata</i> – Ирга колосистая (Морозова О.В., Виноградова Ю.К.)	100
15. <i>Bidens frondosa</i> – Череда олиственная (Морозова О.В., Виноградова Ю.К.)	106
16. <i>Cyclachaena xanthifolia</i> – Циклахена дурнишниковидная (Морозова О.В.)	111
17. <i>Echinocystis lobata</i> – Эхиноцистис лопастной (Морозова О.В., Виноградова Ю.К.)	117
18. <i>Elodea canadensis</i> – Элодея канадская (Морозова О.В.)	122
19. <i>Epilobium adenocaulon</i> – Кипрей железистостебельный (Морозова О.В., Виноградова Ю.К.)	128
20. <i>Erigeron annuus</i> – Мелколепестник однолетний (Морозова О.В.)	133
21. <i>Erigeron canadensis</i> – Мелколепестник канадский (Морозова О.В., Виноградова Ю.К.)	137
22. <i>Fraxinus pennsylvanica</i> – Ясень пенсильванский (Морозова О.В.)	142
23. <i>Galinsoga parviflora</i> – Галинзога мелкоцветковая (Морозова О.В., Виноградова Ю.К.)	146
24. <i>Galinsoga quadriradiata</i> – Галинзога четырехлучевая (Морозова О.В., Виноградова Ю.К.)	151
25. <i>Heracleum sosnowskyi</i> – Борщевик Сосновского (Озерова Н.А., Кривошеина М.Г.)	156

26. <i>Hordeum jubatum</i> – Ячмень гривастый (Морозова О.В.)	162
27. <i>Impatiens glandulifera</i> – Недотрога железконосная (Морозова О.В., Виноградова Ю.К.)	167
28. <i>Impatiens parviflora</i> – Недотрога мелкоцветковая (Морозова О.В., Виноградова Ю.К.)	173
29. <i>Lupinus polyphyllus</i> – Люпин многолистный (Морозова О.В., Виноградова Ю.К.)	178
30. <i>Oenothera biennis</i> – Ослиник двулетний (Морозова О.В., Виноградова Ю.К.)	184
31. <i>Parthenocissus vitacea</i> – Девичий виноград виноградный (Морозова О.В.) ..	190
32. <i>Reynoutria × bogemica</i> – Рейнутрия богемская (Морозова О.В.)	194
33. <i>Rosa rugosa</i> – Шиповник морщинистый (Морозова О.В., Виноградова Ю.К.)	201
34. <i>Solidago canadensis</i> – Золотарник канадский (Морозова О.В., Виноградова Ю.К.)	207
35. <i>Solidago gigantea</i> – Золотарник гигантский (Морозова О.В., Виноградова Ю.К.)	212
36. <i>Symphyotrichum × salignum</i> – Американская астра ивовая (Морозова О.В.)	218
37. <i>Xanthoxalis stricta</i> – Желтокислица прямостоячая (Морозова О.В.)	223

Альвеолаты

38. <i>Prorocentrum minimum</i> – Жгутиконосцы-динофлагеллаты (Скарлато С.О., Телеш И.В.)	227
--	-----

Гребневники

39. <i>Mnemiopsis leidyi</i> – Гребневик мнемнопсис (Шиганова Т.А., Финенко Г.А., Фенёва И.Ю.)	234
---	-----

Нематоды

40. <i>Ashworthius sidemi</i> – Возбудитель ашвортиоза (Кузнецов Д.Н., Петросян В.Г.)	244
41. <i>Globodera rostochiensis</i> – Золотистая картофельная нематода (Зиновьева С.В., Петросян В.Г.)	251

Моллюски

42. <i>Anadara kagoshimensis</i> – Анадара кагошименсис (Солдатов А.А., Ревков Н.К., Петросян В.Г.)	260
43. <i>Arcuatula senhousia</i> – Азиатская мидия (Орлова М.И., Фенёва И.Ю.)	267
44. <i>Corbicula fluminea</i> – Восточная корбикула (Орлова М.И., Фенёва И.Ю.)	275
45. <i>Dreissena bugensis</i> – Бугская дрейссена (Орлова М.И., Фенёва И.Ю.)	287
46. <i>Dreissena polymorpha</i> – Речная дрейссена (Орлова М.И., Фенёва И.Ю.)	299
47. <i>Lithoglyphus naticoides</i> – Гравийная улитка (Гусева Д.О., Гусев А.А., Фенёва И.Ю.)	312
48. <i>Magallana gigas</i> – Тихоокеанская устрица (Фенёва И.Ю., Дгебуадзе П.Ю., Косьян А.Р.)	322
49. <i>Mytilopsis leucophaea</i> – Ложная мидия (Орлова М.И., Фенёва И.Ю.)	327
50. <i>Potamopyrgus antipodarum</i> – Новозеландская улитка (Орлова М.И., Фенёва И.Ю.)	333
51. <i>Rangia cuneata</i> – Атлантическая рангия (Гусев А.А., Фенёва И.Ю.)	343
52. <i>Rapana venosa</i> – Венозная рапана (Фенёва И.Ю., Косьян А.Р.)	352
53. <i>Teredo navalis</i> – Шашень (Фенёва И.Ю., Дгебуадзе П.Ю.)	358

Ракообразные

54. <i>Acartia tonsa</i> (Губанова А.Д., Петросян В.Г.)	363
55. <i>Amphibalanus improvisus</i> – Морской желудь (Орлова М.И., Фенёва И.Ю.) ...	369
56. <i>Cercopagis pengoi</i> – Церкопагис Пенго (Телеш И.В.)	379
57. <i>Dikerogammarus villosus</i> – Креветка-убийца (Березина Н.А., Фенёва И.Ю.)	385
58. <i>Eriocheir sinensis</i> – Китайский мохнаторукий краб (Березина Н.А., Фенёва И.Ю.)	392
59. <i>Gammarus tigrinus</i> – Тигровый гаммарус (Березина Н.А., Петросян В.Г.)	399
60. <i>Monocorophium archerusicum</i> (Гусев А.А., Гусева Д.О., Петросян В.Г.)	406
61. <i>Oithona davisae</i> (Губанова А.Д., Загородняя Ю.А., Фенёва И.Ю.)	414
62. <i>Paralithodes camtschaticus</i> – Камчатский краб (Залота А.К., Фенёва И.Ю.)	420
63. <i>Platorchestia platensis</i> – пляжная блоха (Гусев А.А., Фенёва И.Ю., Гусева Д.О.)	427
64. <i>Pontogammarus robustoides</i> – Понтогаммарус выносливый (Березина Н.А., Фенёва И.Ю.)	435
65. <i>Rhithropanopeus harrisii</i> – Краб Харриса (Залота А.К., Фенёва И.Ю.)	441

Насекомые

66. <i>Aedes albopictus</i> – Азиатский тигровый комар (Кривошеина М.Г., Озерова Н.А.)	448
67. <i>Agrius planipennis</i> – Ясеновая изумрудная узкотелая златка (Кривошеина М.Г.)	453
68. <i>Aproceros leucopoda</i> – Ильмовый пилильщик-зигзаг (Кривошеина М.Г., Озерова Н.А.)	458
69. <i>Cateraria ohridella</i> – Каштановая минирующая моль (Кривошеина М.Г.) ..	463
70. <i>Corythucha ciliata</i> – Клоп-кружевница платановый (Кривошеина М.Г.)	468
71. <i>Cydalima perspectalis</i> – Самшитовая огневка (Кривошеина М.Г., Хляп Л.А.)	472
72. <i>Diabrotica virgifera</i> – Западнй кукурузный корневой жук (Кривошеина М.Г.)	478
73. <i>Diaspidiotus perniciosus</i> – Калифорнийская щитовка (Кривошеина М.Г.)	482
74. <i>Harmonia axyridis</i> – Гармония изменчивая (Кривошеина М.Г.)	487
75. <i>Hyphantria cunea</i> – Американская белая бабочка (Озерова Н.А., Кривошеина М.Г.)	493
76. <i>Leptinotarsa decemlineata</i> – Колорадский жук (Кривошеина М. Г.)	498
77. <i>Phthorimaea operculella</i> – Картофельная моль (Кривошеина М.Г.)	503
78. <i>Phyllonorycter issikii</i> – Липовая моль-пестрянка (Кривошеина М.Г., Озерова Н.А.)	508
79. <i>Polygraphus proximus</i> – Уссурийский полиграф (Кривошеина М.Г.)	513
80. <i>Viteus vitifoliae</i> – Виноградная филлоксера (Кривошеина М.Г.)	518

Асцидии

81. <i>Molgula manhattensis</i> (Звягинцев А.Ю., Фенёва И.Ю.)	522
---	-----

Лучепёрые рыбы

82. <i>Carassius auratus</i> complex – Серебряный карась (Вехов Д.А., Решетников А.Н., Дгебуадзе Ю.Ю.)	528
83. <i>Gambusia holbrooki</i> – Гамбузия хольбрукская (Решетников А.Н., Зиброва М.Г., Дгебуадзе Ю.Ю.)	538
84. <i>Lepomis gibbosus</i> – Солнечный окунь (Решетников А.Н., Зиброва М.Г., Дгебуадзе Ю.Ю.)	546

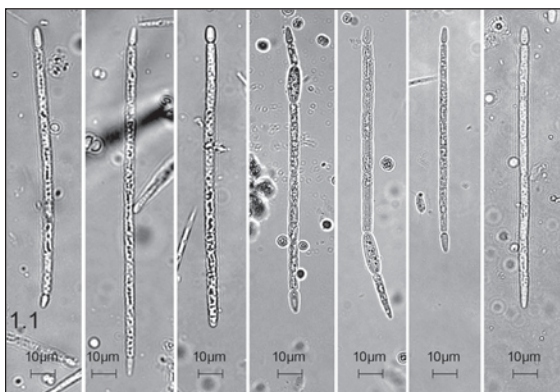
85. <i>Perccottus glenii</i> – Ротан (Решетников А.Н., Зиброва М.Г., Дгебуадзе Ю.Ю.)	553
86. <i>Pseudorasbora parva</i> – Амурский чебачок (Решетников А.Н., Карабанов Д.П., Зиброва М.Г., Дгебуадзе Ю.Ю.)	563
Амфибии	
87. <i>Pelophylax ridibundus</i> – Озерная лягушка (Башинский И.В., Осипов Ф.А., Куранова В.Н.)	573
Рептилии	
88. <i>Trachemys scripta</i> , подвид <i>T. s. elegans</i> – Красноухая черепаха (Решетников А.Н., Башинский И.В., Неймарк Л.А., Бобров В.В.)	580
Птицы	
89. <i>Branta canadensis</i> – Канадская казарка (Мищенко А.Л.)	587
90. <i>Phasianus colchicus</i> – Фазан (Мищенко А.Л.)	591
Млекопитающие	
91. <i>Apodemus agrarius</i> – Полевая мышь (Хляп Л.А.)	595
92. <i>Canis familiaris</i> – Домашняя собака бродячая (Хляп Л.А., Сотская М.Н.)	604
93. <i>Castor canadensis</i> – Канадский бобр (Хляп Л.А., Осипов Ф.А., Дергунова Н.Н., Петросян В.Г.)	611
94. <i>Mus musculus</i> – Домовая мышь (Хляп Л.А., Петросян В.Г.)	619
95. <i>Neovison vison</i> – Американская норка (Хляп Л.А., Рожнов В.В.)	628
96. <i>Nyctereutes procyonoides</i> – Енотовидная собака (Хляп Л.А.)	634
97. <i>Ondatra zibethicus</i> – Ондатра (Хляп Л.А.)	641
98. <i>Procyon lotor</i> – Енот-полоскун (Хляп Л.А.)	648
99. <i>Rattus norvegicus</i> – Серая крыса (Хляп Л.А.)	656
100. <i>Rattus rattus</i> – Черная крыса (Хляп Л.А.)	665
Заключение (Петросян В.Г., Осипов Ф.А., Хляп Л.А., Дгебуадзе Ю.Ю.)	672
Благодарности	678
Подписи к фотографиям	679
Список авторов	685

БАКТЕРИИ

1. *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszynska) Seenayya et Subba Raju, 1972

Цилиндроспермопсис Рациборского

Систематическое положение. Царство – Бактерии, Bacteria. Отдел – Цианобактерии, Cyanobacteria. Класс – Цианофициевые, Cyanophyceae. Порядок – Ностоковые, Nostocales. Семейство – Ностоковые, Nostocaceae. Вид – Цилиндроспермопсис Рациборского, *Cylindrospermopsis raciborskii*.



Основные синонимы. *Anabaena raciborskii* Woloszynska, 1913; *Aphanizomenon kaufmannii* Schmidle in Brunnthaler, 1914; *Cylindrospermum doryphorum* Bruhl et Biswas, 1922; *Anabaenopsis raciborskii* (Woloszynska) Elenkin, 1923; *Cylindrospermum kaufmannii* (Schmidle) Huber-Pestalozzi, 1938.

Нативный ареал. Существуют различные гипотезы о происхождении и маршрутах распространения *C. raciborskii*. По одной – родиной считаются (Padisak, 1997) тропические африканские озера с последующим распространением вида в другие экваториальные регионы: Индонезию и Центральную Америку. В другой – центр распространения расположен в Австралии, откуда началось расселение вида в тропические, субтропические и умеренные регионы (Antunes et al., 2015).

Современный ареал. Цианобактерия *C. raciborskii* известна как пантропический вид, имея широкое распространение в тропическом (включая субтропики) поясе всех материков. Найдена в Австралии и в Новой Зеландии, в Юго-Восточной и Южной Азии (Индонезии, Филиппинах, Таилан-

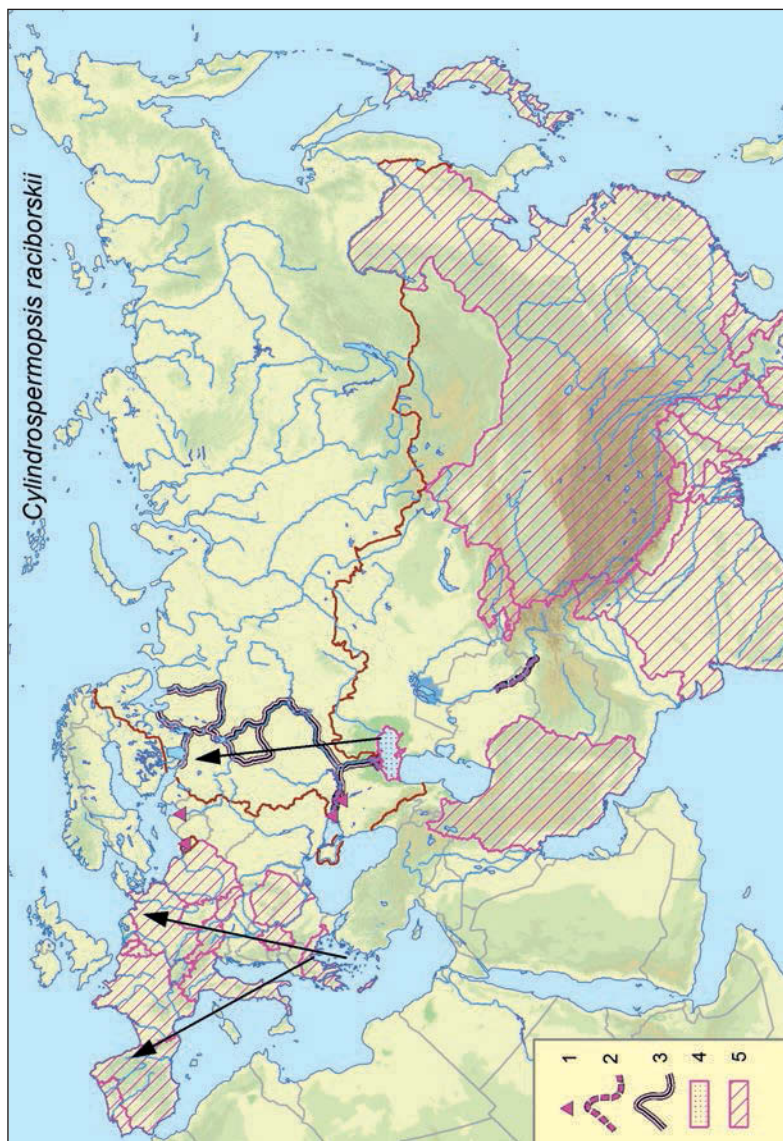


Рис. 1.2. Инвазионная часть ареала цилиндроспермописа Рациборского (*Cylindrospermopsis raciborskii*) в Евразии. 1 – места находок вида (см. текст), 2 – распространение на Амуре, 3 – северный коридор инвазии, 4 – широкое распространение, 5 – страны присутствия. Стрелками указано направление распространения по Европе.

де, Индии), в Африке (Египте, Сенегале, Алжире), Южной Америке (Бразилии, Чили, Уругвае).

Как инвазионный вид встречается в Северной Америке (США, Канаде) и в Европе (до 53–54° с.ш.). В Азии вид обнаруживали в Израиле, в водоемах Узбекистана, Казахстана, Туркмении (до 50° с.ш.), в Японии (Sinha et al., 2012; Корнева, 2014). В России отмечен в Копорской и Лужской губах Финского залива (Ленинградская область), в водохранилищах Волги и её притоков (Вологодская область) до Верхней Волги, 57,06°–57,12° с.ш.). Известен на юге европейской части России (Padisák, 2003).

Пути и способы инвазии. Цианобактерия *C. raciborskii* в начале прошлого столетия была обнаружена на о. Ява (Индонезия) и описана как *Anabaena raciborskii* (Woloszynska, 1912). В 1950–1990-е гг. найдена в 10 регионах умеренного пояса по всему миру. В эти регионы вошли европейские страны: Словакия, Испания, Венгрия, Греция и Германия, североамериканские Штаты: Канзас, Техас и Миннесота и Куба, а также австралийские штаты нового Юга: Уэльс и Квинсленд. В последние два десятилетия (1990–2010-е гг.) *C. raciborskii* встречается в Израиле, а также по всей Европе, включая Болгарию, Нидерланды, Францию, Португалию, Австрию, Сербию, Польшу и Италию. В Северной Америке «цветение» воды, вызванное *C. raciborskii* обнаружено в штатах Флорида, Мичиган, Индиана, а также в Канаде и Мексике. Учитывая присутствие *C. raciborskii* в географических зонах с различными климатическими условиями, а также её межконтинентальное расселение, можно признать этот вид космополитом (Antunes et al., 2015).

В 1960–1970-е годы вид встречался в устьях рек Дуная, Волги, в Таганрогском заливе Азовского моря, в нижнем Дону и его водохранилищах, а также в Северном Каспии. Отмечен также в Украине, в том числе в водоеме-охладителе Запорожской АЭС и в Одесской области (Корнева, 2014). В 1960-е годы вид был отмечен в Шекснинском водохранилище (Вологодская область), в 1970-е годы – по всей Волге, а также в эвтрофных озерах и прудах Беларуси. В последние десятилетия *C. raciborskii* обнаружен в приазовских лиманах, в Ленинградской области. В 2010 г. в Центральной России зарегистрирован первый случай массового развития *Cylindrospermopsis raciborskii* в гипертрофном оз. Неро, где проводится длительный экологический мониторинг (Бабаназарова и др., 2014).

Современную масштабную экспансию *C. raciborskii* в северные широты объясняют различными механизмами. Этому могут способствовать перелетные птицы, импортирование тропических рыб, транспорт, балластные воды, а также сбор и перевозка научных образцов. Другая гипотеза связана с природными вирусами, которые могут вызывать лизис клеток *C. raciborskii*.

Образование более коротких трихомов, которые формируются в результате лизиса клеток, может привести к увеличению скорости распространения вида (Antunes et al., 2015). Активному расселению *C. raciborskii* способствует его высокая адаптивная способность к экспансии и широкая экологическая валентность (Padisák, 1997). Синергетический эффект современного увеличения трофии вод за счет роста концентрации биогенных и органических веществ и глобального потепления будут способствовать дальнейшей экспансии этого вида в воды умеренного пояса (Sukénik et al., 2012).

Наиболее дискутируемые гипотезы продвижения в северные широты на фоне глобального потепления: селекция с формированием экоморф (Chonudomkul et al., 2004) и широкая физиологическая толерантность вида в целом (Briand et al., 2004). Массовое образование акинет в подавляющем большинстве популяций умеренной зоны рассматривается как адаптационный механизм переживания зимнего периода (Padisák, 1997, 2003).

Местообитание. Обитает в толще воды пресноводных и слабо солоноватоводных водоемов – озер, прудов, водохранилищ, на рисовых полях, реже в реках, эстуариях, опресненных морских заливах. Наиболее высокого развития достигает в стратифицированных тропических озерах и в летние месяцы в полимиктических мелководных высокотрофных озерах умеренных широт (Padisák, 1997). Вид отличается высокой физиологической и экологической пластичностью, вызывает «цветение» воды. Интенсивное развитие *C. raciborskii* сопряжено с низкими скоростью течения, уровнем воды и соотношением азота и фосфора, а также с устойчивой стратификацией, дефицитом кислорода, высокими температурами, pH, мутностью, концентрацией сульфатов и величиной падающей солнечной радиацией. Оптимальное развитие вида происходит при температуре 25–30 °C, иногда при 15–35 °C, выдерживает соленость до 4 г/л NaCl. Акинеты *C. raciborskii* могут сохраняться в донных осадках при широком диапазоне температур и высоком содержании реактивного фосфора. В умеренных широтах их прорастание происходит обычно при температуре 22–24 °C (Korneva, 2014). Несмотря на предпочтение высоких температур, *C. raciborskii* толерантен и к низким температурам (Briand et al., 2004; Bonilla et al., 2012). Эврифотен, устойчив к условиям высокой перемешиваемости водных масс (Padisák, 1997; Briand et al., 2004).

Особенности биологии. *C. raciborskii* – это нитчатая цианобактерия, имеющая способность фиксировать азот путем трансформации атмосферного азота (N_2) в аммонийный (NH_4^+) (Saker, Neilan, 2001). При недостатке соединений азота в среде вдоль трихомы из вегетативных клеток и акинет появляются гетероцисты. Имеет высокое сродство к фосфору и может его запасать больше других видов цианобактерий (Istvánovics et al., 2000).

Способен к вертикальной миграции за счет регулирования количества газовых вакуолей, устойчив к выеданию зоопланктоном (Padisák, 1997). Гетероцисты не способны обычно к делению и росту. В них разрушается фотосистема II, соответственно не идет фотосинтез и не образуется внутренний кислород. От внешнего молекулярного кислорода гетероцисты защищены двумя толстыми дополнительными оболочками. Внутренняя состоит из гидроксилированных гликолипидов, наружная – из полисахаридов. Дифференцировка клетки трихома в сторону образования гетероцисты контролируется геном NtcA ДНК-связывающим белком, при этом повышается экспрессия гена *hetR*. Его действие модулируют продукты генов *hetF* и *patA*. Этот процесс может ингибироваться наличием аммония в среде. Для гетероцист отмечена высокая оксидазная активность, нейтрализующая прошедший кислород. Гетероцисты связаны с соседними клетками в трихоме с помощью плазмодесм, по которым идет транспорт связанного азота из гетероцисты, а органических соединений в неё. В гетероцисте молекулярный азот с помощью нитрогеназы переводится в аммоний, затем при участии глутамин-синтетазы (ГС) аммоний с глутаматом превращаются в глутамин. Поскольку глутамат-синтетаза (ГОГАТ) в основном представлена в вегетативных клетках, образованный глутамин передается туда из гетероцист, где он посредством ГОГАТ превращается в глутамат. Глутамат поступает из вегетативной клетки в гетероцисту и цикл замыкается. Из глутамата и глутамина образуются остальные аминокислоты в вегетативных клетках. Связанный азот запасается в цианофициновых гранулах. *C. raciborskii* фиксирует углерод в вегетативных клетках путем фотосинтеза, который переходит в форму углеводов (глюкоза/сахароза). При неблагоприятных условиях из вегетативных клеток образуются акинеты. Акинеты (от греч. *Akinetos* – неподвижный) – покоящиеся клетки цианобактерий с утолщённой оболочкой, большим количеством запасных питательных веществ и пигментов. Они служат для переживания неблагоприятных условий (устойчивы к пониженным температурам и высушиванию) (The Algae World, 2015; Lee, 2008).

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. *C. raciborskii* опасен тем, что продуцирует чрезвычайно токсичные циклические пептиды (цилиндропермопсин и его производные). Цилиндропермопсин – мощный ингибитор синтеза белка, угнетает функцию печени (гепатотоксичен), почек и других органов позвоночных животных, что может приводить к летальному исходу. Для человека он опасен даже при контакте с кожей или употреблении отравленной пресноводной рыбы. Особую опасность он представляет при попадании в воду, использующуюся в питьевых целях. Первое описание проблем со здоровьем людей, проявившихся в виде

гепатита, вызванного массовым развитием *C. raciborskii*, сделано в Австралии (Bourke et al., 1983). Другой пуриновый алкалоид, сакситоксин, продуцируемый *C. raciborskii*, относится к нейротоксинам, блокирует проведение нервных импульсов и вызывает паралич мышц (Bernard et al., 2003).

Цианобактерия содержит мало полиненасыщенных жирных кислот, что приводит к сокращению передачи вещества и энергии по трофическим цепям и к угнетению развития организмов вышестоящих трофических уровней, снижает разнообразие водных экосистем. Вид относится к высоко вредным и токсичным инвазионным видам (Antunes et al., 2015).

Контроль. Для борьбы с «цветением» воды, вызванным *C. raciborskii*, и его последствиями необходим тщательный экологический контроль за состоянием водоемов (экологический мониторинг). Существуют два подхода к контролю *C. raciborskii*:

1. профилактические меры – воздействие на водосборный бассейн с целью снижения внешней биогенной нагрузки;
2. оздоровительные (восстановительные) меры – снижение уже возникшего цианобактериального «цветения». Перспективной методологией борьбы с массовым развитием цианобактерий стали комплексные экотехнологии на основе сочетания биологических, физико-химических и биохимических методов.

Пока еще не обнаружены организмы, которые могли бы привести к деградации цилиндроспермопсина. Хотя известно, что неидентифицированные бактерии разлагали сакситоксин, продуцируемый *C. raciborskii* (Donovan et al., 2008, Ho et al., 2012).

Развитие *C. raciborskii* часто ассоциируется со стратификацией водной толщи. Поэтому из физических методов борьбы с «цветением» воды этим видом можно использовать системы искусственной дестратификации для увеличения вертикального перемешивания толщи воды, аэрацию и уменьшение нагрузки биогенных веществ, прежде всего фосфора.

Сакситоксины могут абсорбироваться активированными атомами углерода (Westrick, 2010), но еще мало данных, чтобы убедиться в эффективности данного метода против цилиндроспермопсина. Сакситоксин можно инактивировать обработкой хлором, а цилиндроспермопсин ещё и озоном, и гидроксилом (Westrick, 2010). Использование альгицидов на основе меди ингибирует деградацию цилиндроспермопсина (Smith et al., 2008).

Авторы: Корнева Л.Г., Фенёва И.Ю.

Литература

- Бабаназарова О.В., Сиделев С.И., Фастнер Дж. Экспансия *Cylindrospermopsis raciborskii* (Nostocales, Cyanoprokaryota) в северные широты: вспышка развития в мелководном высокоэвтрофном оз. Неро (Россия) // Альгология. 2014. Т. 24. № 4. С. 526–537.
- Antunes J.T., Pedro N. Leao P.N., Vasconcelos V.M. *Cylindrospermopsis raciborskii*: review of the distribution, phylogeography, and ecophysiology of a global invasive species // Frontiers in Microbiology. 2015. V. 6. P. 473–486.
- Bernard C., Harvey M., Briand J.F., Bire R., Krys S., Fontaine J.J. Toxicological comparison of diverse *Cylindrospermopsis raciborskii* strains: evidence of liver damage caused by French *C. raciborskii* strain // Environmental Toxicology. 2003. V. 18. № 3. P. 176–186.
- Bonilla S., Aubriot L., Soares M.C., González-Piana M., Fabre A., Huszar V.L., Lüring M., Antoniadis D., Padisák J., Kruk C. What drives the distribution of the bloomforming cyanobacteria *Planktothrix agardhii* and *Cylindrispermopsis raiborskii*? // FEMS Microbiology Ecology. 2012. V. 79. P. 594–607.
- Bourke A.T.C., Hawes R.B., Neilson A., Stallman N.D. An outbreak of the hepatoenteritis (the Palm island mystery disease) possibly caused by algal intoxication // Toxicon. 1983. V. 21. Suppl. 3. P. 45–48.
- Briand J.-F., Lebourlanger C., Humbert J.-F., Bernard C., Dufour P. *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanobacteria) invasion at mid-latitudes: selection, wide physiological tolerance, or global warming? // Journal Phycology. 2004. V. 40. № 2. P. 231–238.
- Chonudomkul D., Yongmanitchai W., Theeragool G., Kawachi M., Kasai F., Kaya K., Watanabe M.M. Morphology, genetic diversity, temperature tolerance and toxicity of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Nostocales, Cyanobacteria) strains from Thailand and Japan // FEMS Microbiology Ecology. 2004. V. 48. P. 345–355.
- Donovan C.J., Ku J.C., Quilliam M.A., Gill T.A. Bacterial degradation of paralytic shellfish toxins // Toxicon. 2008. V. 52. P. 91–100.
- Ho L., Sawade E., Newcombe G. Biological treatment options for cyanobacteria metabolite removal – A review // Water Research. 2012. V. 46. P. 1536–1548.
- Istvánovics V., Shafik H.M., Presing M., Juhos S. Growth and phosphate uptake kinetics of the cyanobacterium, *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanophyceae) in throughflow cultures // Freshwater Biology. 2000. V. 43. № 2. P. 257–275.
- Karadžić V., Simić G., Natić D., Ržanićanin A., Ćirić M., Gačić Z. Changes in the phytoplankton community and dominance of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Wolosz.) Subba Raju in a temperate lowland river (Ponjavica, Serbia) // Hydrobiologia. 2013. V. 711, № 1. P. 43–60.
- Korneva L.G. Invasions of Alien Species of Planktonic Microalgae into the Fresh Waters of Holarctic (Review) // Russian Journal of Biological Invasions. 2014. V. 5. № 2. P. 65–81.
- Lee R.E. Phycology // The Edinburgh Building, Cambridge: Cambridge University Press, 2008. 547 p.
- Padisák J. *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszynska) Seenayya et Subba Raju, an expanding, highly adaptive cyanobacterium: worldwide distribution and review of its ecology // Archiv für Hydrobiologie. 1997. Supplement Band Monographische Beiträge. V. 107. № 4. P. 563–593.
- Padisák J. Estimation of minimum sedimentary inoculum (akinet) pool of *Cylindrospermopsis raciborskii*: a morphology and life-cycle based method // Hydrobiologia. 2003. V. 502. P. 389–394.
- Saker M.L., Neilan B.A. Varied diazotrophies, morphologies, and toxicities of genetically similar isolates of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Nostocales, Cyanophyceae) from

- Northern Australia // *Applied and Environmental Microbiology*. 2001. V. 67. № 4. P. 1839–1845.
- Sinha R., Pearson L. A., Davis T. W., Burford M. A., Orr P. T., Neilan B. A. Increased incidence of *Cylindrospermopsis raciborskii* in temperate zones. Is climate change responsible? // *Water Research*. 2012. V. 46. P. 1408–1419.
- Smith M.J., Shaw G.R., Eaglesham G.K., Ho L., Brookes J.D. Elucidating the factors influencing the biodegradation of cylindrospermopsin in drinking water sources. // *Environmental Toxicology*. 2008. V. 23. № 3. P. 413–421.
- Sukenik A., Hadas O., Kaplan A., Quesada A. Invasion of Nostocales (cyanobacteria) to subtropical and temperate freshwater lakes–Physiological, regional and global driving forces // *Frontiers in Microbiology*. 2012. V. 3. P. 86 – 95.
- The Algae World (Eds. D. Sahoo, J. Seckbach) // Dordrecht: Springer Science+Business Media, 2015. 598 p.
- Westrick J.A., Szlang D.C., Southwell B.J., Sinclair J. A review of cyanobacteria and cyanotoxins removal/ inactivation in drinking water treatment // *Analytical and Bioanalytical Chemistry*. 2010. V. 397. № 5. P. 11705–1714.
- Woloszynska J. Das Phytoplankton einiger Javanian Seen mit Berücksichtigung des Sawa-Planktons // *Bull. Int. Acad. Sci. Cracoviae*. 1912. Ser B 6. P. 649–709.

2. *Pectobacterium carotovorum* (Jones, 1901) Waldee, 1945

Пектобактериум каротоворум / Wetwood

Систематическое положение. Царство – Бактерии, Bacteria. Тип – Протеобактерии, Proteobacteria. Класс – Гаммапротеобактерии, Gammaproteobacteria. Порядок – Enterobacteriales. Семейство – Энтеробактерии, Enterobacteriaceae. Вид – Пектобактериум каротоворум, *Pectobacterium carotovorum*.



Основные синонимы. *Erwinia carotovora* (Jones, 1901) Holland, 1923; *Erwinia multivora* Scz.- Parf., 1963, бактериальная водянка древесных растений (БВ), бактериальный мокрый рак; мокрый сосудистый бактериоз; Wetwood (мокрая древесина); Slime flux (слизевый поток); Alcoholic flux (спиртовой поток).

Нативный ареал. Неизвестен. Вначале на хвойных и лиственных породах была описана патология, связанная с мокрой древесиной и трещинами стволов. Первое упоминание мокрой древесины и трещин относится к 1923 г. В 1934 г. в Европе описывается патология «wetwood» безотносительно к бактериозу (Lagerberg, 1934; Ward, 1980). В 1945 г. Картер установил бактериальную природу «wetwood» на вязах в Англии (Carter, 1945). В 1938 г. А.Л. Щербин-Парфененко на Кубани описал мокрое патологическое ядро бактериальной природы на ильмовых и впервые привёл фотографию БВ (Щербин-Парфененко, 1938). В 1963 г. он описал новый бактериоз на многих видах хвойных и лиственных пород и дал ему название – «бактериальная водянка» (БВ) в связи со специфичностью патологическо-



Рис. 2.2. Распространение бактериальной водянки древесных растений в Евразии.

го процесса, симптоматики и его возбудителя (*Erwinia multivora*) (Шербин-Парфененко, 1963). В 1945 г. Уолди выделил мацерирующие бактерии, обладающие выраженной пектолитической активностью, из рода *Erwinia* в род *Pectobacterium*, что стало видо- и родоспецифичным признаком этих патогенов.

Современный ареал. В настоящее время патоген распространён в умеренных и тропических зонах по всему миру. Современное распространение БВ в Северной Евразии: Великобритания и от Восточной Европы до Японии. Охватывает Литву, Белоруссию, Украину, европейскую часть России, Кавказ и южнее до Ирана, Южный Урал, юг Западной Сибири, в т.ч. Алтай, юг Средней Сибири, Приморский край, Казахстан, Кыргызстан.

Пути и способы инвазии. В 60–70-х гг. прошлого века БВ фиксируется на многих хвойных и лиственных породах в США и Европе, СССР, в 1995 г. – в Японии на пихте сахалинской, дубе монгольском (Sano, 1995). В 2017 г. БВ выявлена на ильмовых в Иране (Alizadeh, 2017). Как возбудитель мягких гнилей сельскохозяйственных растений, патоген *Bacillus carotovorus* (*Erwinia carotovora*) известен с 1901 г. и до 1936 г. был выявлен в США, Европе, Дальнем Востоке, Восточной Африке в т.ч. Маскаренских островах. Основным фактором распространения выступает хозяйственная деятельность человека (Черпаков, 2017а). Непонимание и незнание особенностей бактериальных патологий приводит к тому, что в лесном хозяйстве тиражируется зараженный посевной и посадочный материал. Все виды рубок главного пользования, рубок ухода, ухода за лесными культурами и лесополосами, в особенности обрезка, заготовка семян, черенков, отбор плюсовых деревьев, способствуют распространению и клонированию заражённого материала. Все виды подсочки леса, около деревьев кедра при заготовке шишек, маркировка троп и др. создают ворота инфекции для БВ. В связи с поражением корневых систем, посадка на пень, мульчирование почвы опилками, хранение заражённой древесины на верхних и нижних складах, порубочные остатки и пни формируют резервуары инфекции.

В естественном состоянии бактерии распространяются воздушно-капельным путём с атмосферной влагой, почвенными водами, животными переносчиками и человеком. В растения бактерии попадают через механические повреждения, естественные отверстия – чечевички, устьища, гидатоды, при опылении, передаются через семена в онтогенезе. Распространению и внедрению патогена способствуют высокая влажность и температуры 27–30°C. Бактерия – возбудитель БВ, вовлечена в глобальные биосферные циклы круговорота веществ в органическом мире. Климатические изменения, связанные с потеплением климата, способствуют про-

движению патогена в более высокие широты вместе с растениями-хозяевами.

Важным фактором биологической вредоносности патогена является способность передавать инфекцию потомству в онтогенезе через семена.

Местообитание. Все части и органы растущих древесных растений: корни, кора, камбий, древесина работающих годичных колец в т.ч. сосудистая и паренхиматозная часть, мертвая древесина заболонной и ядровой части ядровых, спелодревесных и заболонных пород, ветви, побеги в т.ч. неодревесневшие, почки, цветы, завязи, плоды, шишки, орехи, желуди, семена, листья, пыльца. Почва, поверхностные и почвенные воды, атмосферная капельно-жидкая влага, снег атмосферно-воздушный и выпавший. Растительные остатки: пни, остатки корней срубленных деревьев, порубочные остатки на лесосеках, круглые сортаменты деловой древесины, брус, доска, обломок, опилки в особенности из древесины мокрого патологического ядра БВ. Многолетние и однолетние растения поражаемых сельскохозяйственных культур, их плоды, семена и остатки растений.

Особенности биологии. Возбудитель – бактерия космополит, полифаг, сапрофит, факультативный паразит, аэроб, факультативный анаэроб, что позволяет виду присутствовать повсеместно в разных средах и географических районах. Концентрация активного инфекционного начала связана с кругом поражаемых растений-хозяев, а соответственно с их географическим распространением. Наиболее показательным индикаторным древесным растением являются представители рода *Ulmus*, которые практически везде резервируют возбудителя.

Бактериальная водянка – системный, сосудисто-паренхиматозный бактериоз, поражает все органы, ткани и части растения. Возбудитель БВ – неспороносная, грамотрицательная энтеробактерия в своём развитии имеющая несколько характерных видо- и родоспецифичных биохимических свойств по которым резко отличается от других близких видов. Биохимическая специфичность опосредованно проявляется в характерной для БВ симптоматике и вредоносности. Бактерия активно сбрасывает большинство углеводных сред с образованием кислоты и газа, вырабатывает арсенал протеолитических, пектолитических и целлюлолитических ферментов, обуславливающих важнейшие факторы патогенности – высокую агрессивность и полифагию. Пектолитические ферменты возбудителя – пектиназа, протопектиназа, пектатлиаза, пектин-метилэстераза разрушают срединную пластинку, целлюлолитические – амилаза, целлюлаза, зиланаза, полигалактураназа разрушают клеточную стенку, вследствие чего происходит обводнение тканей. В органах и тканях древесных растений образуется водослой и промасленность из содержимого клеток, водных раство-

ров сосудистой системы и слизи из склеивающих веществ срединной пластинки (Черпаков, 2015). В стволе формируется мокрое патологическое ядро округлой, лопастной или звездчатой формы (как у ядровых, так и у заболонных и спелодревесных пород) с проникновением в ветви, корни и выходом (по сердцевинным лучам) в трещины и раны.

Под давлением вырабатываемых газов в стволах деревьев происходит разрыв древесных волокон в радиальном направлении с образованием вертикальных трещин ствола и ран с истечением жидкости с запахом масляно-кислого брожения. В сбраживании выделяющейся жидкости принимают участие также многочисленные эндофитные и эпифитные сапрофитные бактерии (более полутора десятков видов), ассоциированные в зоне патологического ядра и пораженных тканей (Черпаков, 2015). «Текут» также сучки, развилки стволов и веток, развиваются мокрые гнили корневых систем. Механический разрыв происходит даже в самых вязких и плотных тканях древесины таких видов древесных пород как дуб, вяз, ясень, каштан и др. В пораженных тканях, развивается мягкая гниль «каротоворного» типа со слизью, некротизацией и мацерацией. В древесине происходит распад и размочаливание древесных волокон. Это касается также корней, семян, плодов, шишек, завязей, самосева и сеянцев, хвойных и лиственных пород. Внешние симптомы на деревьях – вдавленные (запавшие) некротические мокрые раны и трещины с разрывом стволов и ветвей, с потёками жидкости и слизи (у хвойных – засмолённые). У пораженных растений происходит усыхание крон с увяданием и побурением хвои и листьев. БВ проявляется в острой и хронической форме и заканчивается усыханием и гибелью древесного растения. У видов древесных растений отмечаются индивидуальные особенности в патогенезе и симптоматике.

Влияние на другие виды, экосистемы и человека. Возбудитель БВ – уникальный суперполифаг, поражающий десятки видов деревьев и кустарников хвойных и лиственных пород, а также травянистые однолетние и многолетние сельскохозяйственные растения, проявляющий также зоопатогенные свойства. Установленными хозяевами возбудителя БВ в России являются виды следующих родов: хвойных пород – *Abies*, *Pinus*, *Picea*, *Larix*, *Taxus*, *Juniperus*; лиственных пород – *Ulmus*, *Fagus*, *Quercus*, *Castanea*, *Fraxinus*, *Phellodendron*, *Acer*, *Tilia*, *Carpinus*, *Populus*, *Betula*, *Juglans*, *Albizia*, *Euonymus*, *Corylus* *Malus*, *Pyrus*, *Prunus*, *Cydonia*, *Crataegus*, *Vitis*.

А.Л. Щербин-Парфененко (1963) выделял возбудителя БВ древесных растений также из травянистых растений – женьшеня, чемерицы и злаков. В сельскохозяйственной фитопатологии возбудитель и его формы является главным патогеном мягких «каротоворных» гнилей (bacterial soft rot) бо-

лее 64 видов и многочисленных сортов овощных, плодовых и других сельскохозяйственных культур – морковь, салат, лук, перец, табак, томат, огурец, дыня, картофель, люпин, редис, репа, кактус, ананас, кукуруза, фасоль и другие. Сельскохозяйственный аспект деятельности и вредоносности возбудителя БВ – отдельная тема, имеющая свои специфические особенности.

В лесном хозяйстве России БВ признаётся как бактериоз № 1 по своей вредоносности и вовлеченности во все производственные процессы лесоэксплуатации и лесовосстановления, на всех стадиях онтогенеза древесных растений (Черпаков, 2017б). Массовые усыхания и распад древостоев в результате воздействия БВ происходит на всей территории России в лесной, и лесостепной зонах, в первичных и вторичных, пройденных рубками лесах, в лесных культурах, лесополосах лесопитомниках, городских лесах, парках и скверах, в заповедных лесных экосистемах.

Возбудитель БВ в своём развитии связан с десятками видов стволовых насекомых (*Scolytidae*, *Cerambycidae*, *Buprestidae*, *Siricidae* и др.), а также клещей и нематод как векторов БВ, выживает в их желудочно-кишечном тракте, продукты жизнедеятельности возбудителя обладают зоопатогенными свойствами. Развитие БВ активизируется в процессе рефолиации после инвазий непарного шелкопряда, листоверток и других первичных насекомых. Возбудитель ассоциирован в сопряжённые бактериально-грибные популяции во всех патологических процессах связанных с развитием гнилей древесины, корней, загниванием семян, плодов, шишек, орехов, желудей и др. со многими дереворазрушающим грибами в т. ч. корневой губкой (*Heterobasidion annosum*), ксилемными грибами сосудисто-паренхиматозных патологий из родов *Ophiostoma*, *Phytophthora*, *Fusarium*, *Cryphonectria* и др.

Контроль. Поражённость БВ древесных растений на территории России учитывается в системе лесопатологического мониторинга осуществляемого региональными учреждениями ФБУ «Рослесозащита» и во многом зависит от компетентности лесопатологов. В системе лесного хозяйства, лесокультурного дела, деятельности лесопитомников, лесного семеноводства и лесной селекции отсутствуют разработанные ГОСТы по проверке посевного, посадочного, прививочного материала на бактериальную заражённость. Это касается также методов выделения плюсовых деревьев, отбора устойчивых форм и их клонирования.

Авторы: Черпаков В.В., Морозова Т.И., Воронин В.И., Осколков В.А.

Литература

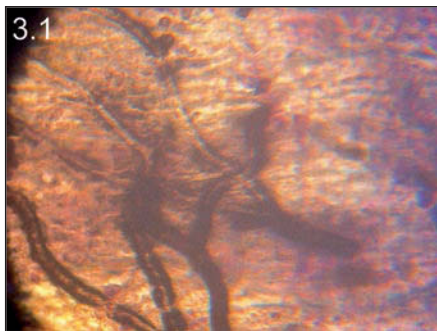
- Черпаков В.В. Особенности вредоносности бактериозов древесных растений в связи со специализацией возбудителей // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: материалы 9-й Международной конференции. 19–24 октября 2015 г. Минск – Москва – Петрозаводск. Минск: БГТУ. 2015. С. 242–245.
- Черпаков В.В. Исследование патогенных свойств бактерий «мокрой древесины» // Актуальные проблемы лесного комплекса. Брянск: БГИТА, В.41. 2015. С. 158–163.
- Черпаков В.В. Лесохозяйственная деятельность как фактор развития эпифитотий бактериозов древесных растений // Эпидемии болезней растений: мониторинг, прогноз, контроль. Матер.международ. конф. Большие Вяземы, Московской области. 13–17 ноября, 2017а. С. 159–164.
- Черпаков В.В. Этиология бактериальной водянки древесных растений // Изв. Санкт-Петербургской лесотех. акад. 2017б. В.220. С. 125–139.
- Щербин-Парфененко А.Л. Бактериальные заболевания лесных пород. М.: Гослесбуиздат. 1963. 148 с.
- Щербин-Парфененко А.Л. Голландская болезнь и меры борьбы с нею // В защиту леса. № 5. 1938. С. 41–46.
- Alizadeh M., Moharrami M., Rasuoli A.A. Geographic information system (GIS) as a tool in the epidemiological assessment of wetwood disease on elm trees in Tabriz, Iran // Cercettri Agronomice on Moldova. 2017. V. L. № 2 (170). P. 91–100.
- Carter J.C. Wetwood of elms. Bull Illinois Nat Hist Surv. 1945. V. 23: P. 401–448.
- Lagerberg T. Bartrgradens Vattved. [Wetwood in conifers] Sven // Skogsvards Foreningens Tidskr. 1934. V. 33. № 3. P. 177–264.
- Sano Y., Fujikawa S., Fukazawa K. Detection and features of wetwood in *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* // Trees. 1995. V. 9, Is. 5. P. 261–268.
- Ward J.C., Pong W. Y. Wetwood in Trees: A Timber Resource Problem. Report PNW – 112. United States Department of Agriculture Forest Service Pacific Northwest Forest and Range Experiment Station General Technical. August 1980. 57 p.

ХРОМИСТЫ

3. *Aphanomyces astaci* (Schikora 1906)

Возбудитель афаномикоза / Crayfish plague

Систематическое положение. Царство – Хромисты, Chromista; Тип – Oomycota; Класс – Oomycetes; Отряд – Saprolegniales; Семейство – Leptolegniaceae; Вид – *Aphanomyces astaci*.



Синонимы. Возбудитель чумы раков, Krebspest.

Нативный ареал. Считается Северная Америка (США, Канада).

Современный ареал. Инвазионная часть ареала преимущественно в Европе, где первично появился в Италии. Сейчас встречается от Ирландии до нижнего течения р. Урал и от юга Скандинавии до севера Греции и центральной

Турции. В России от западных границ до Прикаспия, включая весь бассейн Волги (см. карту).

Пути и способы инвазии. Относящийся к оомицетам (водная плесень) *Aphanomyces astaci* вызывает у европейских речных раков (*Astacus astacus* и др.) чумоподобное заболевание с массовой гибелью через несколько недель после заражения. Такие вспышки впервые отмечены в Италии в 1859 г., а позднее во Франции (1874 г.), Германии (1877 г.) Австрии (1879 г.), Чехии (1883), Польше (1885), Латвии (1886), Эстонии (1894), Финляндии (1900), Швеции (1907), Литве (1920); Норвегии (1971), Великобритании (1981) и Ирландии (1986) (Smith, Söderhäll, 1986; Eder, 2004; Kozubikova et al., 2006; Souty-Grosset et al., 2006). В течение длительного периода шли дискуссии об этиологии заболевания раков, которые продолжались и после того, как Ф. Шикор (Shikora) в 1903 г. предположил истинную причину, а в 1906 описал оомицет *Aphanomyces astaci* (Догель, 1989). В России и прилегающих территориях афаномикоз впервые зарегистрирован в 1891–1892 гг. для Вислы, Волги, Луи и бассейна Онежского озера, в 1892–1893 гг. – для Волги под Симбирском (ныне Ульяновск), в 1893 г. для Днепра, в 1894 г. для Двины и Владимирской губернии, в 1895 г. для Сувалкской губернии (на границе современной Литвы, Польши и Белоруссии) и для рек Оки и Москвы, в 1896 г. для рек Шексна и Эмба (ныне Эмба-йги,



Рис. 3.2. Инвазионная часть ареала *Aphanomycetes astaci* (по Alderman, 2006), 1 – регионы обнаружения.

Эстония), в 1897 г. для Черниговской, Тверской и Новгородской губерний и для р. Воо (впадает в Финский залив, современная Эстония), в 1898 г. для Полтавской, Харьковской и Псковской губерний, в 1899–1900 гг. для р. Аа и для других рек Прибалтийских губерний. Т.е. в 1892 г. чума раков проникла в бассейн Волги, с 1896 г. стала проявлять себя в Прибалтике, а к 1898 г. болезнь охватила всю Европейскую Россию (Догель, 1989). После волны чумы раков 1900-х гг. в водоемы Московского края (реки Клязьма, Пахра и др.) стали выпускать здоровых раков, и их население начало восстанавливаться. Но с 1920-х гг. наблюдается новая волна чумы. В 1920–1921 гг. раки пропадают в Царицинских прудах, в 1924 г. в р. Паже, в 1925 г. пустеет р. Истра, в 1923–1927 гг. исчезают раки в р. Клязьме (Догель, 1989). Позже чумоподобные заболевания раков отмечали в Эстонии (1952 – 1956 гг.), Латвии и Литве (1963–1967 гг.). В Ленинградской области с 1968 по 1971 гг. от афаномикоза погибли раки на всем протяжении реки Долгой (Грапмане и др., 1968; Цукерзис, 1989; Лаврентьева и др., 1994).

Наиболее вероятная причина первой волны инвазии *A. astaci* в Европу – случайная интродукция из Северной Америки при импорте североамериканских речных раков *Orconectes limosus*, *Pacifastacus leniusculus* и *Procambarus clarkii*, которые поражаются афаномикозом, но не гибнут (хронические носители) (Unestam 1969; Soderhall, Cerenius, 1999; Evans, Edgerton, 2002). В дальнейшем распространение по Европе могло быть связано и с перевозкой зараженных европейских раков или утилизацией их трупов. С меньшей вероятностью, возбудителя могут завозить при использовании зараженных орудий лова (рачницы, верши и т. д.). Околоводные животные, такие как норка, выдра, цапли и другие птицы, способные к полету водные насекомые (плавунцы, водяные клопы) также имеют возможность разносить возбудителя из одного водоема в другой (Догель, 1989; Evans, Edgerton, 2002). Распространение болезни после 1960-х годов в значительной степени связано с ввозом североамериканских раков с целью аквакультуры (Alderman, 1996).

При распространении возбудителя внутри одного водоема, он может передаваться при непосредственном контакте здоровых раков с больными, особенно погибшими или погибающими от чумы. Раки охотно едят падаль, и при поедании умерших раков в кишечник здорового рака могут попадать не только споры, но и гифы мицелия *Aphanomyces*. Кроме того, в жаберную полость и к ротовому отверстию животного вместе с постоянно направляющимся туда потоком воды в избытке приносятся бродяжки (подвижные клетки) и зооспоры паразита, которые и могут служить источником заражения. Очаг, особенно в замкнутых водоемах, усиливается за счет накопления на дне покоящихся стадий (спор) *Aphanomyces*, которые могут

инфицировать ползающих по дну раков. Текучая вода довольно быстро освобождается от возбудителя рачьей чумы, и уже в 15–20 км ниже места массовой гибели раков заражения не происходит. Вверх по течению возбудитель может заноситься (на 10 км за 7 недель или 30 км за 3 года) странствующими по руслу реки зараженными раками, а возможно и с экскретами рыб, съевших мертвых раков (Догель, 1989).

Кроме Европы, раки, чувствительные к *A. astaci*, обнаружены в Австралии, Новой Гвинее и в Японии, но рачья чума этих регионов пока не достигла.

Местообитание. облигатный паразит пресноводных раков. Вместе с раками обитает в водоемах с твердым и малоилистым грунтом и пресной чистой водой.

Особенности биологии. Относящийся к оомицетам (водная плесень) *A. astaci* вызывает у европейских речных раков чумоподобное заболевание (афаномикоз – чума раков) с гибелью через несколько недель после заражения. Для заболевания характерны вспышки – массовая гибель европейского речного рака. Обычно в водоеме умирают все раки, но есть наблюдения, что часть мелких особей (4–5 см длиной) оставалась незатронутой болезнью (Догель, 1989). Чумой заболевают все виды европейских речных раков, в том числе широкопалый и узкопалый (*Astacus astacus*, *A. leptodactylus*), но раки Северной Америки устойчивы к возбудителю.

Aphanomyces astaci – эндопаразит, который пронизывает тонкую, гибкую хитиновую кутикулу на нижней стороне брюшка (в особенности вокруг заднепроходного отверстия) и суставные перепонки между члениками конечностей. Он поражает самый глубокий слой хитина, непосредственно прилегающий к наружному эпителию (гиподерме), и может проникать глубже, в подкожную соединительную ткань, а изредка даже в мускулатуру. Ряд исследователей относят возбудителя к группе дермонеуротропных паразитов, которые преимущественно или исключительно поселяются в тканях, происходящих из эктодермы. Чаще всего бывают поражены основные суставы последней пары конечностей и окружность заднепроходного отверстия. На начальных стадиях заболевания может вызвать ненормальность в движении раков: раки двигаются, как на ходулях, нередко наблюдается судорожное передергивание или поджимание конечностей и хвостового плавника. Раки начинают появляться днем, открыто ползают или лежат на дне водоема. Пораженные возбудителем места хитина становятся желтоватыми, а в конце болезни здесь быстро вырастают наружу тонкие белые нити мицелия, образующие скопления в виде хлопьев ваты, и начинается формирование зооспор. Обладает подвижными бродяжками и покрытыми плотной оболочкой стадиями покоя (зооспорами). Через 8–