

ISSN 1561-8323 (Print)  
ISSN 2524-2431 (Online)

**БИОЛОГИЯ**  
**BIOLOGY**

УДК 639.517:591.526  
<https://doi.org/10.29235/1561-8323-2024-68-2-129-137>

Поступило в редакцию 16.05.2023  
Received 16.05.2023

**А. П. Голубев<sup>1</sup>, Е. А. Улащик<sup>1</sup>, О. А. Бодиловская<sup>1</sup>, Ю. Г. Гигиняк<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Международный государственный экологический институт имени А. Д. Сахарова  
Белорусского государственного университета, Минск, Республика Беларусь  
<sup>2</sup>Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по биоресурсам,  
Минск, Республика Беларусь

**ОЦЕНКА ИНВАЗИВНОГО ПОТЕНЦИАЛА ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКОГО  
МРАМОРНОГО РАКА *PROCAMBARUS VIRGINALIS* LYKO, 2017  
(DECAPODA, ASTACIDEA) В ВОДОЕМАХ УМЕРЕННОЙ ЗОНЫ ЕВРОПЫ**

(Представлено членом-корреспондентом В. П. Семенченко)

**Аннотация.** В эксперименте исследовано воздействие температуры на параметры размножения и роста у самок мраморного рака. При температурах, близких к 20 °С, самки начинали размножаться в возрасте 10–11 месяцев при массе тела 0,84–1,20 г, однако до 80 % их кладок яиц были нежизнеспособными. Длительность эмбриогенеза яиц при повышении температуры от 16–17 до 26–27 °С снижалась от 66–69 до 21–24 суток при нижнем температурном пороге развития, равном 13,1 °С. Аналогичный показатель для частоты линек, которая определяет скорость роста особей, у молоди массой до 0,34 г составлял 13–14 °С, но у половозрелых самок он снижается до 5 °С. В водоемах умеренной зоны с коротким сезоном вегетации самки способны достичь половой зрелости лишь на третье лето жизни и произвести за жизненный цикл не более двух кладок яиц. Отсюда инвазивный потенциал мраморного рака в умеренной зоне Европы весьма ограничен.

**Ключевые слова:** речные раки, мраморный рак, биологические инвазии, партеногенез, температура, длительность эмбриогенеза, частота линек

**Для цитирования.** Оценка инвазивного потенциала партеногенетического мраморного рака *Procambarus virginalis* Lyko, 2017 (Decapoda, Astacidea) в водоемах умеренной зоны Европы / А. П. Голубев [и др.] // Докл. Нац. акад. наук Беларуси. – 2024. – Т. 68, № 2. – С. 129–137. <https://doi.org/10.29235/1561-8323-2024-68-2-129-137>

**Alexander P. Golubev<sup>1</sup>, Ekaterina A. Ulashchik<sup>1</sup>, Olga A. Bodilovskaya<sup>1</sup>, Yuri G. Giginjak<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>International Sakharov Environmental Institute of Belarusian State University, Minsk, Republic of Belarus

<sup>2</sup>Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources,  
Minsk, Republic of Belarus

**ASSESSING THE INVASIVE POTENTIAL OF PARTHENOGENETIC MARBLED CRAYFISH  
*PROCAMBARUS VIRGINALIS* LYKO, 2017 (DECAPODA, ASTACIDEA) IN THE WATER BODIES  
OF THE TEMPERATE ZONE OF EUROPE**

**Abstract.** The experiment examined the effect of temperature on the parameters of reproduction and growth in female marbled crayfish. At temperatures close to 20 °C, females began to reproduce at 10–11 months with a body weight of 0.84–1.20 g, but up to 80 % of their egg clutches were nonviable. The duration of egg embryogenesis with an increase in temperature from 16–17 to 26–27 °C decreased from 66–69 days to 21–24 days with a lower temperature development threshold equal to 13.1 °C. A similar molting value that determined the growth rate of individuals in juveniles weighing up to 0.34 g was 13–14 °C, but in sexually mature females it decreased to 5 °C. In water bodies of the temperate zone with a short growing season, females were able to reach sexual maturity only in the third summer of life and produced no more than two clutches of eggs during their life cycle. Hence, the invasive potential of marbled crayfish in the temperate zone of Europe is very limited.

**Keywords:** crayfish, marble crayfish, invasive species, parthenogenesis, temperature, duration of embryogenesis, moult frequency

**For citation.** Golubev A. P., Ulashchik E. A., Bodilovskaya O. A., Giginjak Y. G. Assessing the invasive potential of parthenogenetic marbled crayfish *Procambarus virginalis* Lyko, 2017 (Decapoda, Astacidea) in the water bodies of the temperate zone of Europe. *Doklady Natsional'noi akademii nauk Belarusi = Doklady of the National Academy of Sciences of Belarus*, 2024, vol. 68, no. 2, pp. 129–137 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1561-8323-2024-68-2-129-137>

**Введение.** В конце XX в. в Германии было впервые обнаружено, что популярный среди аквариумистов стран Европы мраморный рак (Marmorkrebs) неясной видовой принадлежности в аквариумах размножается исключительно посредством партеногенеза, что представляет уникальное явление в инфраотряде Astacidea. Последующие исследования показали, что все аквариумные особи мраморного рака являются триплоидными самками, произошедшими от единственной особи субтропического североамериканского речного рака *Procambarus fallax* (семейство Cambaridae) в результате геномной мутации [1]. Небольшой природный ареал *P. fallax* охватывает лишь бассейн небольшой реки Сатилла в штатах Джорджия и Флорида (США), а все особи в нем размножаются исключительно двуполом размножением. После установления в эксперименте репродуктивной изоляции между самцами *P. fallax* и самками мраморного рака последний был признан отдельным видом *Procambarus virginalis* [2].

С начала XXI в. *P. virginalis* из аквариумов в результате случайного или преднамеренного заноса широко расселился по водоемам многих стран Европы – от Бельгии до Румынии и до Эстонии и от Швеции до Украины и Хорватии. За пределами Европы он обитает в водоемах острова Мадагаскар, Туниса, Израиля, Китая, Тайваня и Японии [3; 4]. В водоемах Беларуси по состоянию на 2022 г. этот вид не обнаружен. Однако он и здесь является достаточно популярным аквариумным видом, что не исключает его проникновение в природную среду. Широкомасштабная экспансия *P. virginalis* по водоемам многих регионов планеты представляет серьезный фактор риска для аборигенных видов речных раков, поскольку все представители Astacidea в водоемах разных регионов занимают сходные экологические ниши. При совместном обитании инвазивные виды вступают в острые конкурентные отношения с аборигенными, которые чаще всего заканчиваются исчезновением последних [3].

Успешная инвазия тех или иных видов во многом определяется степенью соответствия диапазонов изменений биотических и абиотических условий в новых местах обитания пределам зон толерантности к ним у потенциальных вселенцев. Одним из важнейших лимитирующих факторов среды для речных раков является температурный режим водоемов, который оказывает значительное влияние не только на их выживаемость и сезонность размножения, но и на длительность эмбриогенеза и межлиночных интервалов. Увеличение массы речных раков, обладающих твердыми внешними покровами, происходит лишь в первые несколько суток после линьки, пока новые покровы не затвердеют. Поэтому частота линек напрямую определяет и скорость весового роста речных раков. Отсутствие соответствующих литературных данных по влиянию температуры на указанные показатели у *P. virginalis* обусловило необходимость специальных экспериментальных исследований.

**Материалы и методы исследования.** Исследования были проведены в 2015–2022 гг. на особях из лабораторной культуры *P. virginalis*, содержащейся в МГЭИ им. А. Д. Сахарова БГУ. Культура, полученная от единственной материнской особи, по необходимости находилась в плохо отапливаемом зимой и сильно прогреваемом летом помещении. В течение года температура в нем изменялась от 13–16 °С в декабре-феврале и до 28–32 °С в июле-августе. Однако это же обстоятельство позволило оценить воздействие температурного фактора на исследуемые показатели.

Ювенильные особи в возрасте 2–3 недель рассаживались поодиночке в сосуды объемом 1 л. Затем по мере роста их переводили в аквариумы с объемом воды до 5 л. Все емкости с животными проверялись не реже 1–2 суток для регистрации дат отдельных линек, вымета самками яиц на плеоподы, выхода из них личинок во внешнюю среду, а также для оценки состояния яиц в кладках (живые или погибшие). Всех особей после каждой линьки и выхода молоди из яиц взвешивали. Для дальнейшего анализа использовали лишь значения длительности промежутков времени между двумя последовательными линьками, в течение которых самки не выметывали яиц и не вынашивали молодь.

Ежесуточно в сосудах определяли температуру воды для расчетов средних температур за отдельные периоды эмбрионального развития и межлиночных интервалы. Животных в экспери-

менте кормили живыми личинками хирономид *Chironomus* sp. и молодью дафнии *Daphnia magna*, задаваемыми с избытком. Не реже двух раз в неделю проводили полную смену воды во всех емкостях. Все расчеты статистических показателей проведены в пакете программ Statistica 8.

**Результаты и их обсуждение.** Самки *P. virginialis* в эксперименте производили кладки круглогодично, однако  $\approx 80\%$  из них было произведено в период с ноября по январь. Длительность эмбриогенеза в кладках яиц, произведенных в разные месяцы года, сокращалась от 66–69 суток при 16–17 °C до 21–24 суток при 26–27 °C (рис. 1). Молодь, отрожденная при 16–17 °C, была жизнеспособной, хоть и отличалась замедленным ростом. Напротив, при 26–27 °C новорожденная молодь выживала не более нескольких суток. При этом особи старших возрастов в лабораторной культуре могли существовать неопределенно долгое время даже при годовых колебаниях температуры в пределах от 12 до 32 °C.

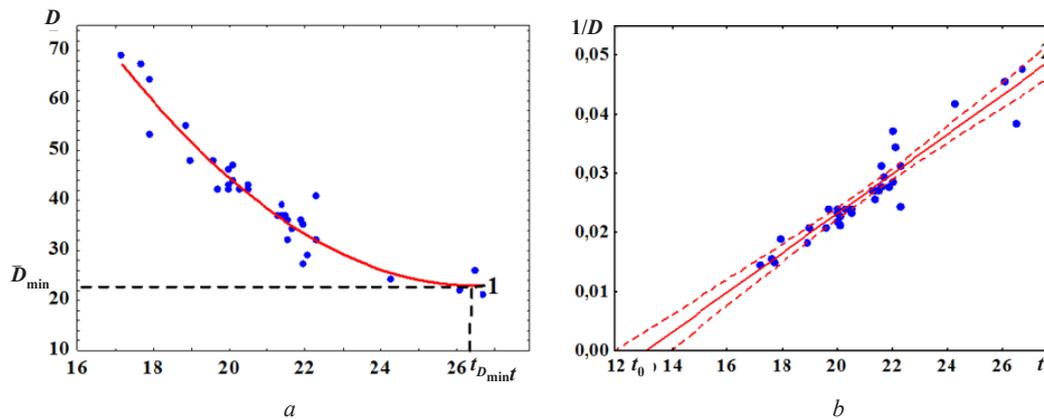


Рис. 1. Зависимость длительности эмбрионального развития ( $D$ , сутки) у *Procambarus virginialis* от температуры ( $t$ , °C) (a): 1 – линия уравнения (2); зависимость скорости эмбрионального развития ( $1/D$ , сутки<sup>-1</sup>) у *Procambarus virginialis* от температуры ( $t$ , °C) (b): 2 – линия уравнения (5).

Пунктирные линии – доверительный интервал 95 %

Fig. 1. Dependence of the duration of embryonic development ( $D$ , days) in *Procambarus virginialis* on temperature ( $t$ , °C) (a): 1 – is the line of equation (2); dependence of the rate of embryonic development ( $1/D$ , day<sup>-1</sup>) in *Procambarus virginialis* on temperature ( $t$ , °C) (b): 2 – is the line of equation (5). Dashed lines – 95 % confidence interval

Поэтому не случайно, что в эксперименте большинство кладок было произведено в период с декабря по февраль. В таком случае яйца развивались, а новорожденная молодь росла в более благоприятных температурных условиях. Скорее всего, это является своеобразной «генетической памятью», унаследованной *P. virginialis* от своего предкового вида *P. fallax*, в природном ареале последнего летняя температура водоемов может достигать 33–36 °C.

Зависимость длительности эмбриогенеза у *P. virginialis* ( $D$ , сутки) от средней температуры за этот период ( $t$ , °C) по нашим данным может быть описана уравнением полинома второй степени (рис. 1, a):

$$D = at^2 + bt + D_0, \tag{1}$$

где  $D_0$  – условное значение  $D$  при  $t = 0$  °C;  $a$  и  $b$  – эмпирические коэффициенты.

Координаты вершины кривой (1), соответствующие температуре, при которой длительность развития яиц минимальна ( $t_{D_{\min}}$ ) и минимальной длительности эмбриогенеза ( $D_{\min}$ ), рассчитываются согласно

$$t_{D_{\min}} = \frac{-b}{2a} \text{ и } D_{\min} = D_0 - \frac{b^2}{4a}.$$

Уравнение (1) в численной форме имеет вид:

$$D = 0,51t^2 - 27,06t + 381,6. \tag{2}$$

Из (2) следует, что  $t_{D_{\min}} \approx 26,5$  °C и  $D_{\min} \approx 22,7$  суток.

Скорость эмбриогенеза *P. virginalis* ( $1 / D$ , сутки<sup>-1</sup>) линейно снижается с уменьшением средней температуры ( $t$ , °C) за период эмбриогенеза (рис. 1, *b*). Отсюда связь между  $D$  и  $t$  следует «правилу суммы эффективных температур»:

$$S = D(t - t_0), \quad (3)$$

где  $S$  – сумма эффективных температур (градусо-дни), являющаяся постоянной величиной;  $t_0$  – температура биологического нуля, или нижний температурный порог развития, также являющаяся константой.

Из (3) выводится уравнение линейной зависимости  $1 / D$  от  $t$

$$\frac{1}{D} = \frac{1}{S}t - \frac{t_0}{S}, \quad (4)$$

которое в численной форме имеет вид

$$1 / D = 0,00335t - 0,0439. \quad (5)$$

Коэффициент корреляции Спирмена ( $r$ ) между  $1 / D$  и  $t$  в (5) достигает 0,9424. Исходя из (5) получаем, что  $S = 1 : 0,00335 \approx 298,5$  градусо-дней, а  $t_0 = 0,0439 \cdot 298,5 \approx 13,1$  °C.

Исходя из уравнений (2) и (5), температурный диапазон, в котором возможно успешное эмбриональное развитие и рост новорожденной молоди *P. virginalis*, достаточно узок – в пределах от 13 до 27 °C. Значение  $t_0 \approx 13,1$  °C, соответствующее нижней температурной границе для эмбрионального развития у *P. virginalis*, очень близко к аналогичному показателю у субтропического североамериканского красного болотного рака *Procambarus clarkii* ( $\approx 14,5$  °C), но значительно выше, чем у европейского длиннопалого рака *Astacus leptodactylus* ( $\approx 0,5$  °C). (Рассчитано нами по данным [5] и [6].)

Однако в водоемах г. Днепр (Украина) яйценосные самки *P. virginalis* были обнаружены даже в конце октября, когда температура воды опустилась ниже 10 °C [7]. Скорее всего, их яйца были выметаны в конце лета – начале осени, когда температура водоема еще превышала  $t_0$ . В таком случае в конце октября яйца *P. virginalis* могли уже находиться в стадии зимней эмбриональной диапаузы, типичной для речных раков умеренной зоны. Однако остается неясным, способны ли такие яйца пережить продолжительный и холодный зимний период.

Аналогичный подход был применен и для определения нижних температурных границ протекания линек у *P. virginalis*, фактически, нижнего температурного предела для его соматического роста. Линька у десятиногих раков – сложный процесс, находящийся в антагонистических отношениях с процессом размножения [8]. Процесс линьки у речных раков инициируется гормоном экдизоном, который вырабатывает Y-орган, находящийся в глазном стебельке. Там же расположена и синусовая железа (X-орган), которая выделяет гонадостимулирующий гормон (ГСГ). Он активизирует деятельность гонад, развитие яйцеклеток и вымет яиц на плеоподы, но ингибирует активность экдизона. Мраморный рак при температуре, близкой к 20 °C, начинает производить первые кладки яиц в возрасте 10–12 месяцев при массе тела 0,84–1,20 г. При этом яйценосные самки не линяют, поскольку сброс экзоскелета неизбежно привел бы к гибели кладки яиц. Поэтому длительность межлиночных интервалов у яйценосных самок речных раков выше, чем у нежяйценосных.

Длительность интервалов между двумя последовательными линьками ( $D_m$ ) даже у одноразмерных особей при равных температурах изменяется в достаточно широких пределах в зависимости от физиологического состояния животных, фотопериода, обеспеченности пищей и пр. Тем не менее, для молоди, половозрелых самцов и нежяйценосных самок десятиногих раков установлена статистически значимая положительная зависимость между  $D_m$  и массой их тела ( $W$ ):

$$D_m = pW^q, \quad (6)$$

где  $p$  и  $q$  – эмпирические коэффициенты. Степенные коэффициенты  $q$  в уравнении (6) не превышают 0,2–0,3, что говорит о весьма слабом возрастании  $D_m$  с массой особей. Поэтому при оценке воздействия температуры на частоту линек для нивелировки влияния массы тела на

$D_m$  особи в эксперименте были разделены на четыре размерно-возрастные группы, в пределах которых масса тела изменялась приблизительно в 2,5 раза. Первые две группы включали ювенильных особей с еще неразвитой половой системой. Первую из них составили особи массой от 0,05 до 0,13 г и возрастом до 4 месяцев, а вторую – особи массой от 0,14 до 0,32 г в возрасте 4–6 месяцев. В третью группу вошли особи, достигшие предрепродуктивного возраста (6–10 месяцев), с массой в пределах от 0,33 до 0,83 г. Четвертую группу образовали особи в возрасте 10–14 месяцев, находившиеся в начале репродуктивного периода; их масса изменялась от 0,84 до 2,08 г. В этой группе для дальнейшего анализа использованы значения  $D_m$  лишь у самок, которые в промежутках между двумя последовательными линьками не производили яйца (таблица).

**Коэффициенты уравнения (7) для разных размерно-возрастных групп *Procambarus virginalis***

**Coefficients of equation (7) for different size-age groups *Procambarus virginalis***

Размерная группа Size group	Диапазон массы тела, мг Body weight range, mg	$S_m$ , градусо-дни $S_m$ , degree days	$t_0$ , °C	$r$	Номер уравнения* Equation number*
1	0,05–0,13	87,1	14,1	0,6435	7а
2	0,14–0,32	141,4	13,0	0,6539	7б
3	0,33–0,83	632,9	≈0	0,3443	7в
4	0,84–2,08	483,1	5,0	0,3871	7г

Примечание. \* – линии регрессии уравнений 7а–7г для разных размерных групп представлены на рис. 2.  
Note. \* – regression lines of equations 7a–7g for different size groups are presented in Fig. 2.

Зависимость частоты линек ( $1 / D_m$ , сутки<sup>-1</sup>) от температур ( $t$ , °C) в первых двух группах имеет линейный характер (рис. 2, а, б). Отсюда связь между этими показателями следует уравнению, аналогичному (4), т. е. подчиняется «правилу суммы эффективных температур»:

$$\frac{1}{D_m} = \frac{1}{S_m} t - \frac{t_0}{S_m}. \tag{7}$$

В уравнении (7)  $S_m$  – сумма эффективных температура (градусо-дни) за межлиночный период, являющаяся для особей данной размерной группы постоянной величиной;  $t_0$  – температура биологического нуля, или нижний температурный порог протекания линек, также являющаяся константой. Значения коэффициентов уравнения (7) для разных размерно-возрастных групп *P. virginalis* представлены в таблице.

Значения  $t_0$  для первой и второй групп *P. virginalis* равны соответственно 14,1 и 13,0 °C, что близко к аналогичному показателю для скорости эмбрионального развития у этого вида. Значения  $t_0$  для роста ювенильных особей субтропического по происхождению вида *P. virginalis* оказались существенно выше аналогичных данных для молоди близкородственных видов речных раков умеренной зоны. Рассчитанные нами по данным [9] значения  $t_0$  для удельной скорости роста и частоты линек у сеголетков длиннопалого *A. leptodactylus* и сигнального *Pacifastacus leniusculus* раков в возрасте до 80 суток находятся в пределах 5–8 °C.

Для третьей размерной группы (0,320–0,830 г) (рис. 2, в) статистически значимой связи между  $1 / D_m$  и  $t$  не установлено ( $r = 0,3443$ ). Это объясняется тем, что у особей этой возрастной группы синусовая железа уже начинает вырабатывать ГСГ. Увеличение содержания ГСГ в организме постепенно ингибирует активность экдизона, что нарушает нормальное течение процесса линек и вызывает незакономерные колебания интервалов между ними. Эти процессы у разных особей происходят с неодинаковой скоростью, что нарушает выявленную в младших возрастных группах линейную связь (7) между  $1 / D_m$  и  $t$ .

Для самок 4-й возрастной группы (рис. 2, д), у которых было возможно выделить межлиночные интервалы без образования яйцеклеток и вымет яиц, выявлена определенная тенденция к уменьшению  $1 / D_m$  при снижении температуры со значением  $t_0 = 5,0$ . Следовательно, нижний температурный предел зоны соматического роста половозрелых особей данного вида значительно ниже, чем для их развивающихся яиц.

По нашим данным (таблица) у начавших размножаться особей мраморного рака нижний температурный порог для протекания процесса линек, а следовательно, и соматического роста

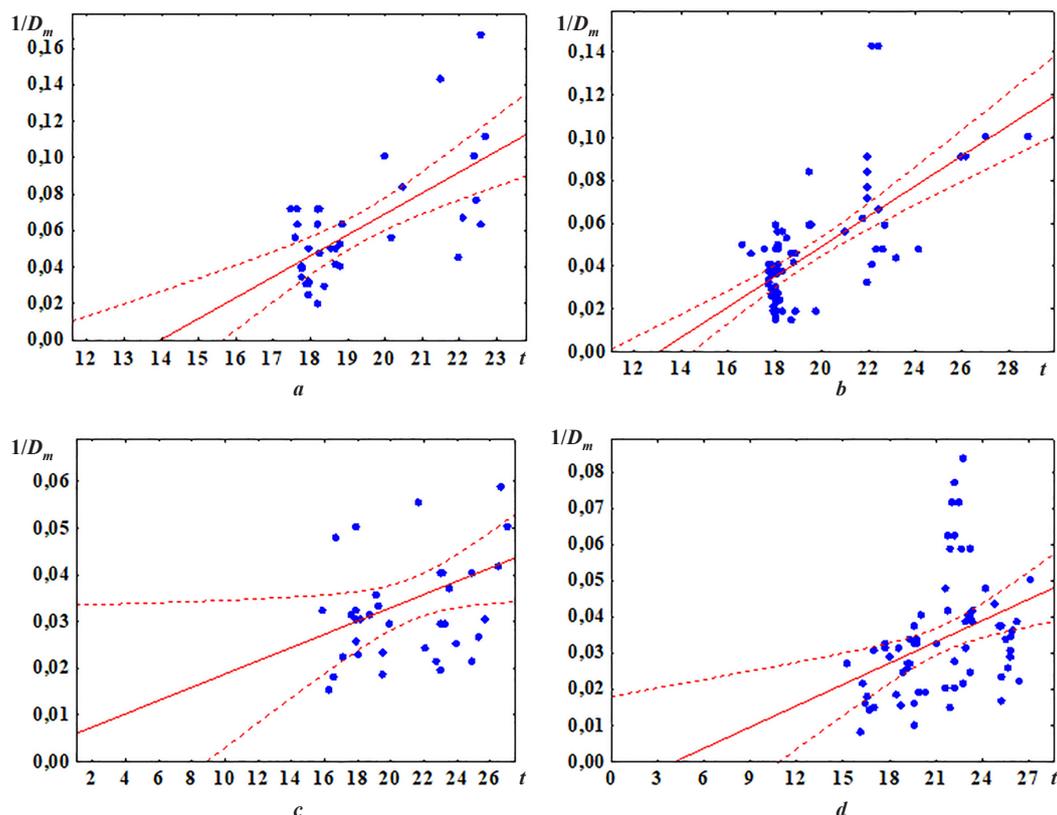


Рис. 2. Зависимость частоты линек ( $1/D_m$ , сутки<sup>-1</sup>) от температуры ( $t$ , °C) у разных размерно-возрастных групп *Procambarus virginalis*: *a* – ювенильные особи, масса 0,05–0,13 г; прямая – линия уравнения (7а); *b* – ювенильные особи, масса 0,14–0,32 г; прямая – линия уравнения (7б); *c* – особи на стадии перехода в половой зрелости, масса 0,33–0,83 г; прямая – линия уравнения (7в); *d* – половозрелые особи, масса 0,84–2,08 г; прямая – линия уравнения (7г). Параметры уравнений (7а)–(7г) представлены в таблице

Fig. 2. Dependence of the frequency of molts ( $1/D_m$ , day<sup>-1</sup>) on temperature ( $t$ , °C) in different size-age groups of *Procambarus virginalis*: *a* – juveniles, weight 0.05–0.13 g; the straight line – is the line of equation (7a); *b* – juveniles, weight 0.14–0.32 g; the straight line is the line of equation (7b); *c* – individuals at the stage of transition to puberty, weight 0.33–0.83 g; the straight line – is the line of equation (7v); *d* – sexually mature individuals, weight 0.84–2.08 g; the straight line – is the line of equation (7r). The parameters of equations (7a)–(7r) are presented in Table

теоретически может снижаться до 5 °C, что находится в хорошем соответствии с данными других авторов. Так, значение  $t_0$  для удельной скорости роста этого вида, рассчитанное нами по [10], составляет 7,5 °C.

В экспериментах, проведенных в Эстонии с половозрелыми самками *P. virginalis*, содержащимися зимой в емкости на открытом воздухе, по меньшей мере, одна особь облыняла за 30-дневный период, когда температура воды изменялась в пределах 5,1–9,5 °C. Половозрелые самки *P. virginalis* (средняя масса 2,1 г), содержащиеся в период с сентября по апрель в бассейне на открытом воздухе, успешно пережили зиму, даже когда температура воды в бассейне в январе снизилась до 2 °C. Их выживаемость к апрелю составляла 60 %, тогда как у более мелких особей (средняя масса 0,9 г) в таких же условиях, она не превысила 8 % [11].

Согласно [12], выживаемость *P. virginalis* в природном водоеме за 240-дневный период, целиком включающий зимние месяцы, составляла 25 %. При этом большинство случаев гибели особей приходилось именно на холодный период года, когда температура воды снижалась до 2–3 °C. При этом все выжившие особи зимой не питались [11; 12], находясь без движения фактически в состоянии анабиоза. Выход из него происходил лишь при весеннем прогреве воды в апреле до 5–7 °C.

Следовательно, половозрелые особи *P. virginalis* в водоемах умеренной зоны вполне способны пережить холодный период года, даже когда температура воды снижается до 2 °C. По нашим данным нижний температурный предел протекания процесса линек у половозрелых особей

*P. virginalis* не превышает 5 °С. Поэтому их соматический рост, хоть в первое время и с малой скоростью, возобновляется уже в начале апреля и вполне может продлиться до конца октября (сезон вегетации), т. е. в течение почти семи месяцев.

Период времени с температурой, благоприятной для эмбрионального развития яиц у этого вида, превышающей  $t_0 = 13,0$  °С, (сезон размножения) в водоемах умеренной зоны значительно короче. Например, в прибрежной зоне озера Мясстро с типичным для озер Беларуси терморезимом он длится не более 5 месяцев – с начала мая до конца сентября [13]. За сезон размножения кумулятивная сумма эффективных для эмбриогенеза *P. virginalis* температур ( $S_{\text{sum}}$ ):

$$S_{\text{sum}} = \sum_{i=1}^n (t - 13,1 \text{ °С}),$$

где  $t$  – температура в каждые последовательные сутки этого сезона (°С), равна 753 градусо-дня.

Согласно (5), сумма эффективных температур за период эмбриогенеза у *P. virginalis* составляет 298,5 градусо-дней, отсюда при 20 °С значение  $D$  равно приблизительно 43 сут. В наших экспериментах самки вскоре после выхода молоди из яиц линяли, однако новую кладку яиц они производили, и то далеко не всегда, лишь после еще одной линьки. Средняя длительность последующего межлиночного интервала у особей массой 2 г составляет еще 44 сут. Поэтому в реальности половозрелые самки в водоемах умеренной зоны за сезон размножения успевают в лучшем случае выносить не более двух кладок. Но если отрождение молоди даже из первой кладки произойдет в первой половине сезона размножения, молодь до его окончания не успеет достичь размеров половозрелых особей. Отсюда их смертность в последующем зимнем периоде будет особенно высокой.

В наших экспериментах свыше 70 % произведенных кладок являлись нежизнеспособными, в т. ч. большинство первых кладок у особей, достигающих половой зрелости. Жизнеспособные кладки чаще всего производили самки в возрасте свыше 14–15 месяцев. В водоемах умеренной зоны это соответствует третьему лету жизни, учитывая два продолжительных зимних периода. Поэтому в водоемах умеренной зоны время генерации *P. virginalis* достигает двух календарных лет, как и у значительно более крупного (минимальная масса половозрелых особей  $\approx 12$  г), но холодоустойчивого длиннопалого рака.

Облигатный партеногенез значительно повышает потенциал роста численности природных популяций *P. virginalis*, поскольку все особи (а не половина, как в двуполовых популяциях) в них являются самками. Теоретически, новую инвазивную популяцию этого вида может основать даже единственная особь, произведшая за жизненный цикл хотя бы одну кладку. Однако низкая жизнеспособность кладок и очень высокая смертность молоди в холодный период года репродуктивный потенциал существенно снижают. Поэтому скорость расселения *P. virginalis* по Европе значительно ниже, чем других североамериканских инвазивных видов – сигнального *P. leniusculus* и полосатого *Faxonius (Orconectes) limosus* раков. Оба вида происходят из умеренной зоны Северной Америки и потому хорошо адаптированы к низким зимним температурам.

Сигнальный рак среди всех инвазивных видов речных раков Европы имеет самый обширный ареал. Он обитает во многих странах Западной и Центральной Европы, Балтии, а в Скандинавии распространен вплоть до Северного Полярного круга, образуя повсеместно устойчивые популяции с высокой численностью [3]. Полосатый рак, впервые обнаруженный на северо-западе Беларуси в 1997 г., за 20 лет распространился от ее западной границы к востоку на 200 км, а в 2022 г. он был найден и в водоемах Минска.

В противоположность этим видам *P. virginalis* хоть и имеет в Европе достаточно большой ареал, но в нем он обнаружен лишь в небольшом числе водоемов. В некоторых из них единоразово были найдены лишь единичные особи, дальнейшая судьба которых осталась неизвестной. Известен и ряд популяций этого вида, существующих достаточно продолжительный срок. Они находятся, преимущественно, в южных частях ареала с более теплым климатом и продолжительными сезонами вегетации и размножения. В их числе – популяция в соединяющемся с Дунаем канале вблизи г. Братислава (Словакия) [14].

Относительно долговременного существования самовоспроизводящихся популяций *P. virginalis* в северных районах европейского ареала (Германия, Эстония, Швеция) существуют обоснованные сомнения [15] по упомянутым выше причинам. Наилучшими потенциальными

местами обитания *P. virginalis* в Центральной и Северной Европе являются подогреваемые водоемы, где температура, по меньшей мере, в местах сброса подогретых вод, в течение года не падает ниже 5–8 °С. Например, в Беларуси ими являются водоемы-охладители Березовской и Лукомльской ГРЭС. Однако устойчивый тренд повышения температуры водоемов умеренной зоны Европы, заданный глобальным потеплением, со временем будет создавать все более благоприятные условия для существования в них инвазивных популяций *P. virginalis*.

В настоящее время оптимальными для инвазии *P. virginalis* являются водоемы в субтропических и тропических регионах Азии и Африки. Так, этот вид, проникший на Мадагаскар, очень быстро расселился по всему острову, став здесь массовым и даже промысловым видом [4]. Однако тем самым он поставил под угрозу существование эндемичных видов речных раков семейства Parastacidae, которые к тому же являются единственными аборигенными видами Astacidea во всей Африке.

В водоемах умеренной зоны Европы популяции *P. virginalis* существуют не более немногих десятков поколений. Возможно, за такой короткий срок у них еще не в полной мере выработались физиологические и биохимические механизмы адаптации к низким зимним температурам. Однако поскольку некоторая часть ювенильных особей все же оказалась способной пережить зимний период, она может стать исходным материалом для естественного отбора на повышение устойчивости к зимним температурам.

Природные популяции партогенетических видов представляют собой совокупность генетически различных клонов, которые могут отличаться по разным признакам, в том числе и по границам зон температурной толерантности. Тогда в процессе естественного отбора определенное селективное преимущество будут получать клоны с повышенной устойчивостью ювенильных особей к зимним температурам. Это в конечном итоге может вывести всю популяцию *P. virginalis* на более высокий уровень устойчивости к зимним температурам и увеличит ее шансы на выживание и в более высоких широтах. Это станет дополнительным фактором риска для аборигенной фауны водоемов Европы.

#### Список использованных источников

1. The enigmatic Marmorkrebs (marbled crayfish) is the parthenogenetic form of *Procambarus fallax* (Hagen, 1870) / P. Martin [et al.] // Contributions to Zoology. – 2010. – Vol. 79, N 3. – P. 107–118. <https://doi.org/10.1163/18759866-07903003>
2. The marbled crayfish as a paradigm for saltational speciation by autopolyploidy and parthenogenesis in animals / G. Vogt [et al.] // Biology Open. – 2015. – Vol. 4, N 11. – P. 1583–1594. <https://doi.org/10.1242/bio.014241>
3. Kouba, A. Continental-wide distribution of crayfish species in Europe: update and maps / A. Kouba, A. Petrussek, P. Kozák // Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems. – 2014. – Vol. 413. – Art. 5. <https://doi.org/10.1051/kmae/2014007>
4. Ecological plasticity and commercial impact of invasive marbled crayfish populations in Madagascar / R. Andriantsoa [et al.] // BMC Ecology. – 2019. – Vol. 19. – Art. 8. <https://doi.org/10.1186/s12898-019-0224-1>
5. Optimizing reproductive performance and embryonic development of red swamp crayfish *Procambarus clarkii* by manipulating water temperature / S. Jin [et al.] // Aquaculture. – 2019. – Vol. 510. – P. 32–42. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2019.04.066>
6. Aydın, H. Effects of different water temperatures on the hatching time and survival rates of the freshwater crayfish *Astacus leptodactylus* (Esch., 1823) eggs / H. Aydın, M. K. Dilek // Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 2004. – Vol. 4, N 2. – P. 75–79.
7. Novitsky, R. The first records of Marmorkrebs [*Procambarus fallax* (Hagen, 1870) f. *virginalis*] (Crustacea, Decapoda, Cambaridae) in Ukraine / R. Novitsky, M. Son // Ecol. Montenegrina. – 2016. – Vol. 5. – P. 44–46. <https://doi.org/10.37828/em.2016.5.8>
8. Transcriptomic analysis of crustacean molting gland (Y-organ) regulation via the mTOR signaling pathway / S. Shyamal [et al.] // Scientific Reports. – 2018. – Vol. 8. – Art. 7307. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-25368-x>
9. Hargioğlu, M. M. A comparison of the growth and survival of two freshwater crayfish species, *Astacus leptodactylus* Eschscholtz and *Pacifastacus leniusculus* (Dana), under different temperature and density regimes / M. M. Hargioğlu // Aquaculture International. – 2009. – Vol. 17. – P. 31–43. <https://doi.org/10.1007/s10499-008-9177-7>
10. Ontogeny of the Marmorkrebs (marbled crayfish): a parthenogenetic crayfish with unknown origin and phylogenetic position / R. Seitz [et al.] // Journal of Experimental Zoology. – 2005. – Vol. 303, N 5. – P. 393–405. <https://doi.org/10.1002/jez.a.143>
11. Kaldre, K. Invasive non-indigenous crayfish species as a threat to the noble crayfish (*Astacus astacus* L.) populations in Estonia / K. Kaldre. – Tallinn, 2018. – 124 p.
12. Veselý, L. Hardy exotics species in temperate zone: can “warm water” crayfish invaders establish regardless of low temperatures? / L. Veselý, M. Buřič, A. Kouba // Scientific Reports. – 2015. – Vol. 5. – Art. 16340. <https://doi.org/10.1038/srep16340>
13. Бюллетень экологического состояния озер Нарочь, Мясстро, Баторино (2015 год) / Т. В. Жукова [и др.]; под общ. ред. Т. М. Михеевой. – Минск, 2016. – 99 с.

14. Slovak section of the Danube has its well-established breeding ground of marbled crayfish *Procambarus fallax* f. *virginalis* / B. Lipták [et al.] // Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems. – 2017. – Vol. 418. – Art. 40. <https://doi.org/10.1051/kmae/2017029>

15. The first record of the parthenogenetic Marmorkrebs (Decapoda, Astacida, Cambaridae) in the wild in Saxony (Germany) raises the question of its actual threat to European freshwater ecosystems / P. Martin [et al.] // Aquatic Invasions. – 2010. – Vol. 5, N 4. – P. 397–403. <https://doi.org/10.3391/ai.2010.5.4.09>

## References

1. Martin P., Dorn N. J., Kawai T., van der Heiden C., Scholtz G. The enigmatic Marmorkrebs (marbled crayfish) is the parthenogenetic form of *Procambarus fallax* (Hagen, 1870). *Contributions to Zoology*, 2010, vol. 79, no. 3, pp. 107–118. <https://doi.org/10.1163/18759866-07903003>

2. Vogt G., Falckenhayn C., Schrimpf A., Schmid K., Hanna K., Panteleit J., Helm M., Schulz R., Lyko F. The marbled crayfish as a paradigm for saltational speciation by autopolyploidy and parthenogenesis in animals. *Biology Open*, 2015, vol. 4, no. 11, pp. 1583–1594. <https://doi.org/10.1242/bio.014241>

3. Kouba A., Petrušek A., Kozák P. Continental-wide distribution of crayfish species in Europe: update and maps. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 2014, vol. 413, art. 5. <https://doi.org/10.1051/kmae/2014007>

4. Andriantsoa R., Tönges S., Panteleit J., Theissing K., Carneiro V. C., Rasamy J., Lyko F. Ecological plasticity and commercial impact of invasive marbled crayfish populations in Madagascar. *BMC Ecology*, 2019, vol. 19, art. 8. <https://doi.org/10.1186/s12898-019-0224-1>

5. Jin Sh., Jacquín L., Huang F., Xiong M., Li R., Lek S., Li W., Liu J., Zhang T. Optimizing reproductive performance and embryonic development of red swamp crayfish *Procambarus clarkii* by manipulating water temperature. *Aquaculture*, 2019, vol. 510, pp. 32–42. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2019.04.066>

6. Aydın H., Kamil Dilek M. Effects of different water temperatures on the hatching time and survival rates of the freshwater crayfish *Astacus leptodactylus* (Esch., 1823) eggs. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2004, vol. 4, pp. 75–79.

7. Novitsky R., Son M. The first records of Marmorkrebs [*Procambarus fallax* (Hagen, 1870) f. *virginalis*] (Crustacea, Decapoda, Cambaridae) in Ukraine. *Ecologica Montenegrina*, 2016, vol. 5, pp. 44–46. <https://doi.org/10.37828/em.2016.5.8>

8. Shyamal S., Das S., Guruacharya A., Mykles D. L., Durica D. S. Transcriptomic analysis of crustacean molting gland (Y-organ) regulation via the mTOR signaling pathway. *Scientific Reports*, 2018, vol. 8, art. 7307. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-25368-x>

9. Hargiögly M. M. A comparison of the growth and survival of two freshwater crayfish species, *Astacus leptodactylus* Eschscholtz and *Pacifastacus leniusculus* (Dana), under different temperature and density regimes. *Aquaculture International*, 2009, vol. 17, pp. 31–43. <https://doi.org/10.1007/s10049-008-9177-7>

10. Seitz R., Vilpoux K., Hopp U., Harzsch S., Maier G. Ontogeny of the Marmorkrebs (marbled crayfish): a parthenogenetic crayfish with unknown origin and phylogenetic position. *Journal of Experimental Zoology*, 2005, vol. 303, no. 5, pp. 393–405. <https://doi.org/10.1002/jez.a.143>

11. Kaldre K. *Invasive non-indigenous crayfish species as a threat to the noble crayfish (Astacus astacus L.) populations in Estonia*. Tallinn, 2018. 124 p.

12. Veselý L., Buřič M., Kouba A. Hardy exotics species in temperate zone: can “warm water” crayfish invaders establish regardless of low temperatures? *Scientific Reports*, 2015, vol. 5, art. 16340. <https://doi.org/10.1038/srep16340>

13. Zhukova T. V. [et al.]. *Bulletin of the ecological state of lakes Naroch, Myastro, Batorino (2015)*. Minsk, 2016. 99 p. (in Russian).

14. Lipták B., Mojžičsová M., Grulfa D., Christophoryová J., Jablonski D., Bláha M., Petrušek A., Kouba A. Slovak section of the Danube has its well-established breeding ground of marbled crayfish *Procambarus fallax* f. *virginalis*. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 2017, vol. 418, art. 40. <https://doi.org/10.1051/kmae/2017029>

15. Martin P., Shen H., Füllner G., Scholtz G. The first record of the parthenogenetic Marmorkrebs (Decapoda, Astacida, Cambaridae) in the wild in Saxony (Germany) raises the question of its actual threat to European freshwater ecosystems. *Aquatic Invasions*, 2010, vol. 5, no. 4, pp. 397–403. <https://doi.org/10.3391/ai.2010.5.4.09>

## Информация об авторах

Голубев Александр Петрович – д-р биол. наук, доцент, профессор кафедры. Международный государственный экологический институт им. А. Д. Сахарова БГУ (ул. Долгобродская, 23/1, 220070, Минск, Республика Беларусь). E-mail: algiv@rambler.ru.

Улащик Екатерина Александровна – аспирант. Международный государственный экологический институт им. А. Д. Сахарова БГУ (ул. Долгобродская, 23/1, 220070, Минск, Республика Беларусь). E-mail: ulasikekaterina@gmail.com.

Бодиловская Ольга Александровна – канд. биол. наук, доцент. Международный государственный экологический институт им. А. Д. Сахарова БГУ (ул. Долгобродская, 23/1, 220070, Минск, Республика Беларусь). E-mail: olga\_iseu@tut.by. ORCID: 0000-0001-5781-6973.

Гигиняк Юрий Григорьевич – канд. биол. наук, доцент, вед. науч. сотрудник. НИЦ НАН Беларуси по биоресурсам (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: antarctica\_2010@mail.ru.

## Information about the authors

Golubev Alexander P. – D. Sc. (Biology), Associate Professor, Professor of the Department. International Sakharov Environmental Institute of Belarusian State University (23/1, Dolgobrodskaya Str., 220070, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: algiv@rambler.ru.

Ulashchik Ekaterina A. – Postgraduate Student. International Sakharov Environmental Institute of Belarusian State University (23/1, Dolgobrodskaya Str., 220070, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: ulasikekaterina@gmail.com.

Bodilovskaya Olga A. – Ph. D. (Biology), Associate Professor. International Sakharov Environmental Institute of Belarusian State University (23/1, Dolgobrodskaya Str., 220070, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: olga\_iseu@tut.by. ORCID: 0000-0001-5781-6973.

Giginjak Yuri G. – Ph. D. (Biology), Associate Professor, Leading Researcher. Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: antarctica\_2010@mail.ru.