

# ИНВАЗИЯ СОЛОНОВАТОВОДНОЙ ГАРПАКТИЦИДЫ *NITOCRA SPINIPES* (ВОЕСК, 1865) (CRUSTACEA: COPEPODA: HARPACTICOIDA) В ЛАДОЖСКОЕ ОЗЕРО

© 2011 Дудакова Д.С.

Институт озероведения РАН, СПб; [Judina-D@yandex.ru](mailto:Judina-D@yandex.ru)

Поступила в редакцию 16.01.11

Начиная с 2003 г. в составе мейобентосной фауны Ладожского озера начал встречаться новый вид-вселенец – солонатоводная гарпактицида *Nitocra spinipes*. Как и основная часть подобных интродукций, его вселение вероятнее всего связано с переносом балластными водами судов, проходящих в зоне Волго-Балтийского водного пути. Плотность популяции рачка на данном этапе достаточно низкая, встречаемость – редкая. Но, учитывая биологические и экологические особенности вида, следует ожидать увеличения численности этого вида и его расселения по акватории озера.

**Ключевые слова:** *Nitocra spinipes*, инвазия, Ладожское озеро.

## Введение

За последние годы Ладожское озеро стало активно подвергаться инвазиям. В частности, из водных донных беспозвоночных появилось несколько видов амфипод (*Pontogammarus robustoides* G.O. Sars, 1894, *Chelicorophium curvispinum* (G.O. Sars, 1895)) [Курашов и др., 2006; Kurashov, Barbashova, 2008; Курашов и др., 2010] и китайский мохноногий краб *Eriocheir sinensis* H. Milne-Edwards, 1853 [Курашов и др., 2006]. Еще раньше вселился *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) [Панов, 1994]. В то время как инвазии макробентосных видов в Ладожское озеро описаны достаточно полно, об инвазиях в мейобентосные сообщества озера было известно немного. В ряде публикаций уже упоминалось о появлении нового вида вселенца *Nitocra spinipes* в мейобентосе озера [Дудакова, 2007, 2008]. Целью данной работы было предоставление сведений об особенностях распространения нового чужеродного вида в озере, о количественном развитии вселившегося вида, описание его морфологии,

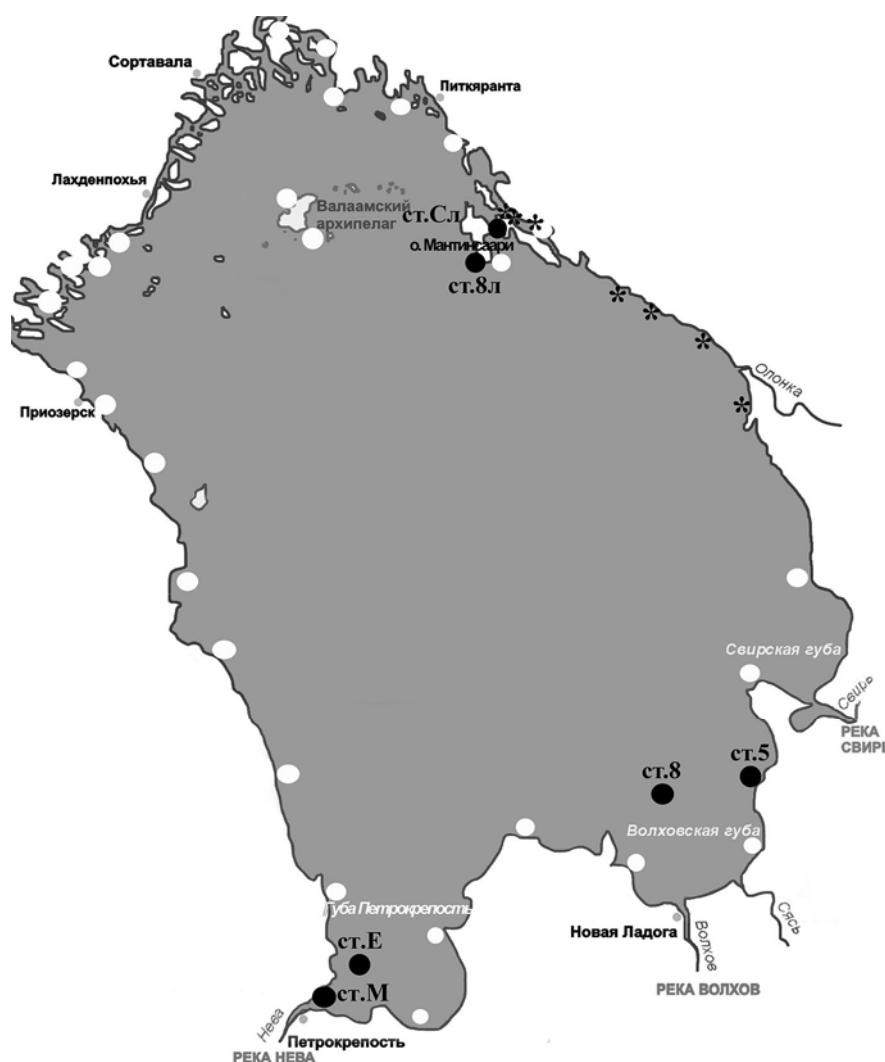
биологических особенностей и географии распространения чтобы, по возможности, оценить потенциал его расселения в Ладожском озере.

## Материалы и методы

Работа представляет собой результаты полевых исследований, проводимых на Ладожском озере в сезон открытой воды в период с 2003 по 2009 г. Пробы мейобентоса отбирались в литорали и в мелководной зоне озера на различных станциях (рис. 1). В течение всего периода исследований проводилось наблюдение за состоянием стандартной мониторинговой мелководной станции в Волховской губе (ст. 8), где в 2003 г. была первая находка вселившегося вида, и за состоянием стандартной мониторинговой станции в губе Петрокрепость (ст. Е), где вид был встречен в 2004 г. во время сезонной съемки, организованной с мая по сентябрь. В 2006 г. (конец июля – начало августа) была проведена съемка на литорали всего озера, охватившая 27 станций, на двух из которых (ст. 5л и ст. 8л) присутствовала *N. spinipes*.

В 2008 г. в литорали губы Петрокрепость (ст. М), где также был обнаружен вселенец, проводились сезонные исследования в период открытой воды с апреля по октябрь с отбором проб каждые две недели для отслеживания сезонной динамики развития популяции вида. В 2009 г. двукратно проводилась съемка на восьми литоральных станциях восточной части Ладожского озера, и на одной из них (ст. Сл) изучаемый вид вновь был обнаружен. Таким образом, за весь период проведено наблюдение на 36 литоральных станциях, из которых вселенец был встречен на шести станциях. Всего было отобрано

и обработано 152 пробы: 10 проб – со ст. 8; 12 проб – со ст. Е; 56 – со ст. М; 54 пробы, полученные при проведении литоральной съемки 2006 г.; 20 проб – со станций Восточной части Ладожского озера (2009 г.). Отбор проб осуществлялся микробентометром МБ-ТЕ с площадью сечения 12.6 см<sup>2</sup>. Пробы фиксировали слабым раствором формалина (3–5%) и разбирали в лаборатории с проведением видового определения основных групп гидробионтов, в частности гарпактицид. В работе использовались стандартные методы сбора и обработки мейобентосных проб [Курашов, 2007].



**Рис 1.** Схема расположения станций литоральной и прибрежной зон Ладожского озера, исследованных за период с 2003 по 2009 г.

**Примечание:** ● – станции с находками *N. spinipes*; ○ – станции литорального рейса 2006 г.; \* – станции съемки восточной части Ладожского озера 2009 г.

Станции, на которых обнаружен рачок (табл. 1), находились в южной и северо-восточной частях озера. Встречался вселенец исключительно в литоральной и мелководной зоне на

различных биотопах. В мейобентосе деклинальной и глубоководной зон Ладожского озера этот вид отсутствовал.

**Таблица 1.** Характеристика станций Ладожского озера, где встречена *N. spinipes*

Станция	Местоположение	Время первой находки	Средняя глубина	Грунт
Ст. 8	Волховская губа	сентябрь 2003 г.	8.0 м	Заиленный песок
Ст. Е	Губа Петрокрепость	август 2004 г.	6.0 м	Средний песок
Ст. 5л	Волховская губа	август 2006 г.	0.3 м	Крупный песок с дерновиной
Ст. 8л	Литораль о. Мантинсаари	август 2006 г.	0.4 м	Песок с камнями
Ст. М	Губа Петрокрепость	сентябрь 2008 г.	0.7 м	Средний песок
Ст. Сл	Литораль о. Лункулансаари	август 2009 г.	0.6 м	Заиленный песок с большим количеством растительных остатков и дерновиной

## Результаты и обсуждение

### 1. *N. spinipes* в Ладожском озере

В нашей работе было проведено изучение морфологических особенностей рачков нового инвазийного вида, встреченного в Ладожском озере. Основные морфологические признаки *N. spinipes* из Ладожского озера, приведены на рис. 2. Сравнение с описаниями, приводимыми в определителях гарпактицид [Gurney, 1920; Боруцкий, 1952], показало отсутствие морфологических различий у рачков из исконных солоноватоводных местообитаний и у рачков, вселившихся в пресноводное Ладожское озеро.

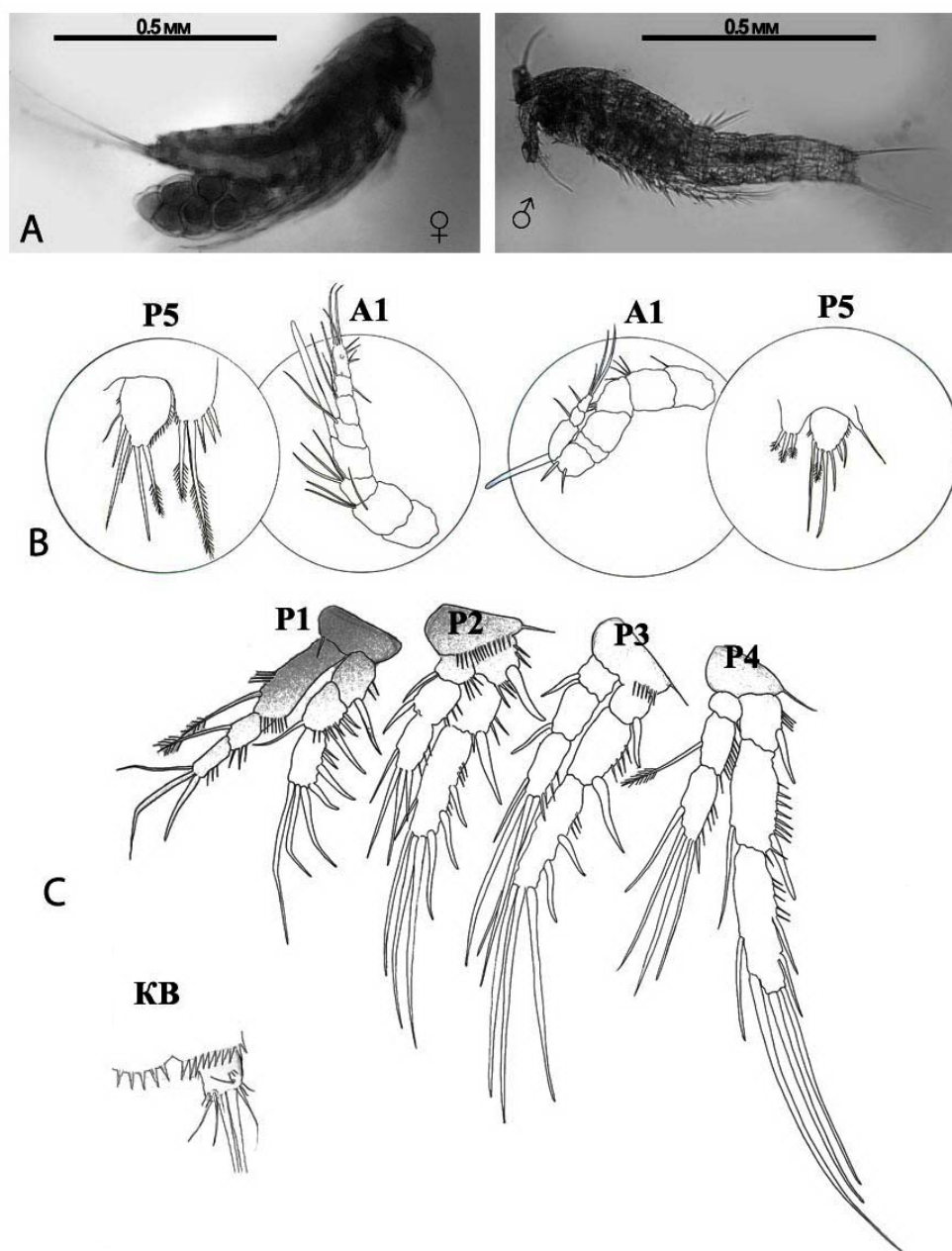
Детальное изучение размерных характеристик было проведено на 17 образцах взрослых особей гарпактициды *N. spinipes*. В соответствии с этими данными, средняя длина тела половозрелых самок из Ладожского озера составляет  $0.81 \pm 0.04$  мм, самцов –  $0.75 \pm 0.04$  мм. Это

несколько крупнее средних размеров, указываемых в определителе Е.В. Боруцкого [1952], где приводятся значения длины тела  $0.76$  и  $0.67$  мм, соответственно. Вариабельность размерных признаков у самок из Ладожского озера была выше, чем у самцов: CV по длине тела самок был  $15.4 \pm 6.28$ , а самцов –  $8.2 \pm 3.34$  %.

Как показали проведенные исследования, в распределении нового вида вселенца *N. spinipes* на современном этапе имеется привязка к южной и северо-восточной частям Ладожского озера (рис. 1). Вероятным временем проникновения чужеродной гарпактициды в озеро можно считать 2003 г., когда он впервые появился на одной из станций Волховской губы. История распространения инвазийного вида на первых этапах связана с зонами активного судоходства, к которым относится губа Петрокрепость, где вид был отмечен на следующий 2004 г. Дальнейшее появление *N. spinipes* в северо-восточной части озера, где рачок

был встречен позже в 2006 г., не может быть на данный момент однозначно интерпретировано. Следует заметить, что достаточно большие площади

литорали восточной части Ладоги с пригодными для *N. spinipes* песчаными биотопами, за исследованный период не были заселены рачками этого вида.



**Рис. 2.** Морфологические и систематические признаки *N. spinipes* Ладожского озера (ориг.).

А – Половозрелые самка с яйцами и самец; В – Морфологические признаки, на которых проявляется половой диморфизм; С – Строение конечностей P1–P4 и каудальных ветвей (КВ). (Рисунки В и С сделаны на основании цифровых снимков с микроскопа. Соотносительные размеры сохранены).

Вероятнее всего, вселение гарпактициды *N. spinipes* в Ладожское озеро произошло с балластными водами

судов из Балтийского моря. Вероятность других путей проникновения, таких как намеренное вселение в

качестве кормового объекта для рыб, миграции по связующему водотоку (в нашем случае по р. Неве, соединяющей Ладожское озеро с Финским заливом Балтийского моря), со случайным сбросом из аквакультуры [Holeck et al., 2004], маловероятна. Водный транспорт является важнейшим антропогенным вектором биологических инвазий [Grigorovich et al., 2001; Панов, 2002]. Судовые балластные воды, а также обрастания стенок танкеров, как показали исследования, проведенные А.Ю. Звягинцевым и Ж.П. Селифоновой [2008], богаты различными представителями мейобентосной фауны и, в частности, гарпактицидами. Таким образом, периодическое поступление большого числа солоноватоводных видов с морских судов в Ладожское озеро вполне возможно. Но вероятность их выживания в слабоминерализованных Ладожских водах очень невелика. В этом отношении гарпактицида *N. spinipes* отличается своей устойчивостью к широкому диапазону изменения солености и температуры. Эта особенность вида, видимо, была предпосылкой успешной натурализации в Ладожском озере.

Ранее не было ни одного свидетельства, что *N. spinipes* встречается в пресных водоемах; этот вид отмечался исключительно как солоноватоводный. А вот виды того же рода *N. hibernica* и *N. incerta*, вселившиеся в Великие озера Северной Америки в конце прошлого века [Grigorovich et al., 2003; Lesko et al., 2003; Biological invaders..., 2007; Kipp, 2010], являются как обитателями соленых морских вод, так и эстуарными и пресноводными видами. Пример вселения в пресные воды озера морского вида гарпактицид *Heteropsyllus nunni* приводит Горват с соавторами [Horvath et al., 2001].

Объяснение механизма такого явления, когда солоноватоводные виды оказываются способными вселиться в пресные воды, вероятнее всего можно найти при рассмотрении геологического

прошлого водоемов. Балтийское море, где гарпактицида *N. spinipes* широко распространена, проходило через несколько фаз пресной и соленой воды со времени последнего ледникового периода, поэтому фауна приспособлена к резким колебаниям среды [Bengtsson, 2002]. Схожий пример известен для Понто-Каспийской фауны. Успех вселения Понто-Каспийских видов в Великие североамериканские озера объясняется их способностью выживать при замене балластных вод, которая связана с устойчивостью к изменениям солености, развившейся в геологической истории, характеризовавшейся флуктуациями уровня воды и солености [Ricciardi, MacIsaac, 2000]. «Солевыми пульсациями» также объясняет проникновение морских организмов в пресные воды Я.А. Бирштейн [1985]. Таким образом, *N. spinipes*, относится, по-видимому, к той части солоноватоводной фауны, которая имеет генетически закрепленную устойчивость к резким колебаниям солености, и поэтому она смогла адаптироваться к условиям низкоминерализованного Ладожского озера.

Численность и биомасса *N. spinipes* в Ладожском озере за период с 2003 по 2009 г. были невысоки и варьировали в пределах от 800 до 6400 экз./м<sup>2</sup> и от 9 до 80 мг/м<sup>2</sup>, соответственно. Вид был представлен всеми возрастными стадиями, включая молодь, взрослых самцов и самок с яйцами. Соотношение самок и самцов в популяции вселенца составляет 1:1, что говорит о ее стабильности. Исходя из имеющихся данных, можно заключить, что вид уже успешно натурализовался.

Активного распространения *N. spinipes* в Ладожском озере и сколь угодно значительного влияния на мейобентосные сообщества пока не наблюдается. Рачок встречается совместно с другими видами-доминантами и имеет малые численности.

Прогнозирование дальнейшего развития популяции *N. spinipes* в Ладожском озере, ее влияния на другие

компоненты водных сообществ является актуальным. Как известно, на успех и интенсивность инвазии может влиять целый ряд факторов: сходство среды водоема донора и реципиента, видоспецифичные признаки (плодовитость, число генераций, степень роста популяции и т. п.), межвидовые взаимодействия внутри сообщества и т. д., а также различные абиотические факторы [Holeck et al., 2004]. Среди последних большую роль в расселении гарпактицид играют грунты [Чертопруд и др., 2005]. Причем, как показали Удалов с соавторами [2005], в распределении гарпактицид имеется более сильная зависимость от гранулометрии грунтов, чем от солености. *N. spinipes* в Ладожском озере встречалась на песчаных и заиленных песчаных грунтах. Схожие биотопы широко

распространены в литоральной зоне озера, и представляют собой пространства для дальнейшего расширения видового ареала в Ладожском озере.

## 2. Биология и экология *N. spinipes*

Изучение вопроса о способности популяции нового инвазийного вида к дальнейшему расширению и внедрению в экосистемы Ладожского озера потребовало рассмотрения имеющихся литературных данных по биологии и экологии вида.

Онтогенез *N. spinipes* и жизненные циклы. Для *N. spinipes* характерно короткое время развития, которое составляет при благоприятных условиях 10–14 дней [Weiss et al., 1996].

Упрощенная схема онтогенеза приведена нами на рис. 3.



Рис. 3. Онтогенез *Nitocra spinipes* (ориг.).

В начале своей жизни после выхода из яйцевого мешка матери в виде ортонауплиуса молодая нитокра проходит в течение онтогенеза 6 непелагических науплиальных и столько же копеподитных стадий, из которых последняя соответствует взрослой. Достигая взрослой стадии, рачки начинают проявлять эпибентосное поведение.

Половое соотношение, к сожалению, не указывается ни одним автором, но можно предположить, что, как и для *Nitocra lacustris* [Rhodes, 2003], от рождения до взрослой стадии *N. spinipes* оно равно 1:1. Самцы

развиваются на несколько дней быстрее. Самки оплодотворяются вскоре после достижения половозрелости. Для гарпактицид являются характерными продолжительное время на подготовку к копуляции и на ее осуществление [Боруцкий, 1952] и сложные поведенческие особенности этого процесса. Вероятно, это характерная особенность и изучаемого нами вида *N. spinipes*. Согласно Т.Д. Евстигнеевой [2005], основные последовательные активности, связанные с репродукцией гарпактицид включают: 1) поиск (плаванье), 2) обнаружение, 3) захват, 4) опознавание, 5) прекопула,

6) копуляция, 7) посткопула, 8) продуцирование яиц. Период копуляции может достигать 7 дней.

Самки способны сохранять сперматозоиды, которые оплодотворяют яйца последовательно, поэтому каждая самка может давать несколько выводков на одно оплодотворение: для *N. spinipes* – до 3-х [Weiss et al., 1996]. Количество эпизодов копуляции у *N. spinipes* за жизнь в работах, посвященных этому виду гарпактицид, не указывается.

Самка носит развивающиеся яйца в одиночном яйцевом мешке. Количество яиц на выводок у рачков этого вида составляет 15–30 штук [Weiss et al., 1996; собственные наблюдения]. Через некоторый промежуток времени (точных данных для *N. spinipes* не обнаружено; Е.В. Боруцкий [1952] приводит пример для *Canthocamptus staphylinus* – 16 дней) происходит выход ортонауплиусов.

В дальнейшем при благоприятных условиях среды возможно оплодотворение новой партии яиц и последующее появление новых потомков. В случае ухудшения условий среды (в первую очередь, снижения температуры, а также изменения солености [Rhodes, 2003]) *N. spinipes*, как и другие родственные виды гарпактицид, переходит в состояние покоя, замедляя свое развитие. При этом инцистирования у *N. spinipes* не наблюдается. В подобной ситуации приостанавливают свое развитие не только взрослые, но и ювенильные особи на достигнутой ими стадии.

После периода покоя при положительном изменении состояния среды самки приступают к новому периоду размножения.

Средняя продолжительность жизни одной особи гарпактицид, согласно Доли-Оливеру с соавторами [Dole-Oliver et al., 2000], составляет 12–15 месяцев.

Приведенные здесь данные по продолжительности некоторых процессов в жизни гарпактицид могут

достаточно широко варьировать в зависимости от абиотических факторов [Боруцкий, 1952; Sarvala, 1990]. Кроме того, недостаточно известно о количестве копуляций у самок, и можно лишь предположительно говорить о числе выводков, которое они дают за свою индивидуальную жизнь. В среднем, если считать наиболее вероятным однократную копуляцию и трехкратное появление выводков с максимальной возможной их численностью за период жизни составляющей 1 год, одна самка может дать потомство в 90 особей.

Что касается особенностей жизненного цикла вида, его следует признать мультивольтинным. Для морских гарпактицид указывают в среднем 7 поколений в год; для пресноводных – 5 [Sarvala, 1990]. Вероятно, для изучаемого нами вида имеются схожие цифры.

Питание. По типу питания *N. spinipes* относится к группе детритофагов (потребителей осадков) и собирателей. Для родственного ей вида – *N. lacustris* – имеются свидетельства о том, что на ранних стадиях жизни она является собирателем бактериальной эпифлоры диатомовых без потребления самих водорослей [Rhodes, 2003]. Кроме того, *N. lacustris* питается на субстратах, которые способствуют росту бактериальной микрофлоры (такие как отходы, фекальные пеллеты и недоиспользованная пища, слизистые трубки, созданные другими организмами) [Rhodes, 2003]. Что касается *N. spinipes*, Ланг [Lang, 1948] также указывал на то, что она питается бактериями. Эти же данные подтверждаются и другими исследователями. ДеТроч с соавторами [De Troch et al., 2005] выяснили, что *N. spinipes* является достаточно неэффективным потребителем диатомовых (в своих экспериментах они использовали мелкий вытянутый вид *Phaeodactylum tricorutum*), и в то же время рачок эффективно использует микроорганизмы, связанные

с фекальными пеллетами. Вейс и его соавторы [Weiss et al., 1996] проводили эксперименты, выращивая нитокру на рационах из бактерий, из мелких дискообразных диатомовых *Thalassiosira weissflogii* и из макроводорослей *Ulva* sp. В противоположность результатам ДеТроч с соавторами [De Troch et al., 2005], рост, выживаемость и жировой состав рачков были значительно выше при питании диатомовыми, которые имеют наибольший процент жиров из трех использованных кормовых объектов. Но Вейс с соавторами [Weiss et al., 1996] отмечают, что при кормлении бедной жирами бактериальной диетой рачки также могли развиваться от яйца до взрослого состояния. Более того, этот вид был способен проходить через последовательные линьки без добавления пищи, что натолкнуло на мысль, что имеется возможность потребления этим видом и использования для роста растворенных органических веществ.

Изучением потребления рачками вида *N. spinipes* водорослей и их пищевой значимости занимались также Далл с соавторами [Dahl et al., 2009]. Результаты использования для кормления рачков шести видов водорослей – уже упоминавшихся выше двух видов диатомовых *T. weissflogii*, *P. tricorutum*, а также криптофитовой *Rhodomonas salina*, и зеленых флагеллят *Dunatiella tertiolecta*, *Tetraselmis suecica* и *Isochrysis galbana* – показали наиболее положительное влияние *R. salina* на рост и развитие нитокры. Достаточно хорошей пищей являлись также *T. weissflogii* и *T. suecica*, а *D. tertiolecta* и *P. tricorutum* отрицательно влияли на рост и развитие рачков. Отрицательное влияние может быть связано для первого вида водорослей с низким содержанием высоконасыщенных жирных кислот, для второго – с выделением альдегидов, что определяет его токсичность для гидробионтов.

Кроме того, для питания рачков рода нитокра успешно применялись

искусственные смеси из овощного сока, льняного масла, дрожжей, витаминов С и В [Rhodes, 2003].

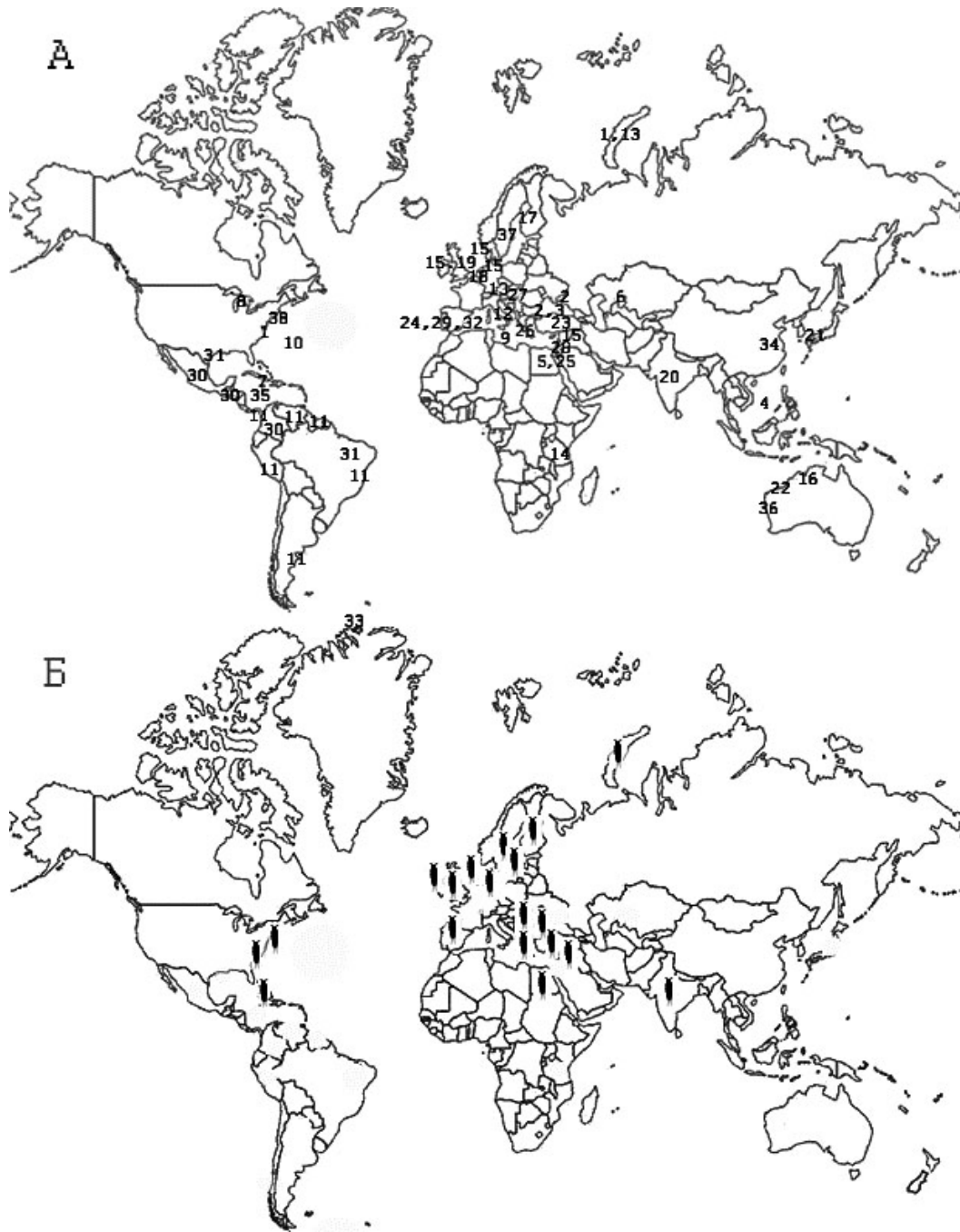
Таким образом, на основании имеющихся литературных данных можно заключить, что базовыми особенностями питания вида *N. spinipes* являются:

- (1) способность потреблять различные источники пищи от водорослей до растворенного органического вещества, при наиболее предпочитаемом источнике пищи – бактериальной эпифлоре;
- (2) способность выживать на бедных пищей рационах.

Особенности расселения и предпочитаемые биотопы. Важной особенностью вида *N. spinipes* является обитание только в мелководной зоне водоемов. Очень часто этот вид широко распространен и является доминирующим видом в бассейнах приливной зоны (rockpools) с резкими флуктуациями температуры, солености и содержания кислорода [Wulff, 1972], в эстуариях [Weiss et al., 1996]. Эта гарпактицида способна выживать в различных типах местообитаний (habitat generalist) [Therriault, Kolasa, 2000]. Между тем, наиболее предпочтительными для *N. spinipes* являются песчаные грунты, где она встречается интерстициально или свободно в фитали, поскольку она способна плавать [De Troch et al., 2005; Karlsson, Eklund, 2004; Tarkpea et al., 1985].

Отношение к солености и осморегуляция. *N. spinipes* является видом, прекрасно приспособленным к широкому диапазону колебаний солености (от 0 до 30‰), превышающему большинство естественных флуктуаций этого параметра [Dahl, 2008; Karlsson, Eklund, 2004; Weiss et al., 1996]. Большинство авторов единодушно относят этот вид к солоноватоводным [Lang, 1948; Боруцкий, 1952; Tarkpea et al., 1985; и мн. др.].





**Рис. 4.** География распространения *N. Spinipes*.

**Примечание:** Для составления карты использованы следующие литературные источники: 1) [Боруцкий, 1952]; 2) [Воробьева, 2000]; 3) [Гарлицкая, 2008]; 4) [Чертопруд и др., 2009]; 5) [Abdel-Aziz et al., 2007]; 6) [Aladin et al., 2007]; 7) [Beisner et al., 2006]; 8) [Biological invaders..., 2007]; 9) [Ceccherelli, 1990]; 10) [Coul, Sindney, 1970]; 11) [Dussart, 1984]; 12) [Galassi, 1997]; 13) [Gaviria, 1998]; 14) [Gheerardyn et al., 2008]; 15) [Gurney, 1920]; 16) [Hammer, 1924]; 17) [Hansson, 1998]; 18) [Heip, 1971]; 19) [Huys et al., 1996]; 20) [Ingole et al., 1990]; 21) [Ishida, 1990]; 22) [Karanovic, Pesce, 2002]; 23) [Karaytuğ, Sak, 2006]; 24) [Martinoy et al., 2006]; 25) [Mitwally, Montagna, 2001]; 26) [Pesce, 1981]; 27) [Ponyi, 1997]; 28) [Por, 1984]; 29) [Pretus, 1991]; 30) [Reid, 1988]; 31) [Reid, 1998]; 32) [Sabater, 1986]; 33) [Schnack-Schiel et al., 2008]; 34) [Shen, 1979]; 35) [Suarez-Morales et al., 2006]; 36) [Tang, Knott, 2009]; 37) [Willems et al., 2009]; 38) [Wilson, 1932].

■ – в данном регионе *N. spinipes* присутствует.

Детальным изучением отношения *N. spinipes* к солености занимался Вульф [Wulff, 1972]. Он обнаружил, что *N. spinipes* способна к гипоосмотической и, вероятно, к гиперосмотической регуляции, по крайней мере, в ранге изменения солености от 1 до 20‰. В его экспериментах в лабораторных условиях размножение, вынашивание яиц и линька происходили при солености от 0.5 до 30‰. *N. spinipes* не проявляла поведенческой реакции избегания в ответ на изменение солености, а наибольшую экологическую значимость у рачков имели регуляция и адаптация к солености.

Отношение к температуре. Для *N. spinipes* характерно приспособление к широкому диапазону колебаний температуры (от 0 до 26°C) [Dahl, 2008].

### 3. География распространения *Nitocra spinipes*

Исследование видовых списков гарпактицид в разных странах, а также сведения по географии распространения *N. spinipes*, приводимые в определителях, позволяют представить картину распределения этого вида в водоемах земного шара (рис. 4).

Авторы крупных определителей гарпактицид – Gurney [1920], Lang [1948], Боруцкий [1952], Wells [2007] – указывают на присутствие *N. spinipes* на Новой Земле, европейском и североамериканском побережье Атлантического океана, в Средиземном и Балтийском морях, в ряде континентальных соленых водоемов Европы. На юге России он встречается в Черном море [Воробьева, 2000; Гарлицкая, 2008]. Обзор отдельных видовых списков указывает на частую встречаемость вида на морских побережьях европейских стран: Великобритании, Греции, Италии, Испании, Норвегии, Португалии, Швеции, Шотландии, Финляндии. Также *N. spinipes* была отмечена на побережье Средиземного моря в Египте,

Турции и Сирии. У Вилсон [Wilson, 1932] указывается наличие этого вида в составе мейофауны побережья Атлантического океана в штате Массачусетс. Встречен вид на Ямайке [Beisner et al., 2006]. Также имеются данные о присутствии *N. spinipes* в соленом марше у западных берегов Индии [Ingole et al., 1990]. Для Индийского океана сведения о наличии этого вида раньше не встречались.

Как видно из рисунка 4, *N. spinipes* широко распространена в Северном полушарии и полностью отсутствует в водах и на материках Южного полушария – в Южной Америке и Австралии, в Центральной и Южной Африке. Не встречена она в Тихом океане.

Среди всего обилия материалов по распространению данного вида гарпактицид нет ни одного свидетельства того, что *N. spinipes* обитала бы в пресноводных озерах.

### Заключение

Имеющиеся данные по биологии вселившегося вида и ряду эдафических факторов в водоеме-реципиенте говорят о том, что, в связи с относительно высокими репродуктивными способностями, устойчивостью к факторам среды и наличием значительных полос предпочитаемых грунтов на Ладожском озере, *N. spinipes* имеет потенциальную возможность играть важную роль в мейобентосных сообществах и в пищевых цепях озера.

### Благодарности

Исследование проведено при выполнении проекта № 26П «Исследования закономерностей биологических инвазий в водных экосистемах бассейна Финского залива Балтийского моря» при финансовой поддержке Подпрограммы «Биоразнообразие: инвентаризация, функции, сохранение» в рамках Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биологическое разнообразие».

### Литература

- Бирштейн Я.А. Генезис пресноводной, пещерной и глубоководной фаун. М.: Наука, 1985. 247 с.
- Боруцкий Е.В. Фауна СССР. Ракообразные. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. Т. 3. Вып. 4: Naupacticoida пресных вод. 426 с.
- Воробьева Л.В. Мейобентос Черного и Азовского морей. Дисс. ... доктора биол. наук. Институт биологии южных морей НАН Украины, Севастополь. 2000. 37 с.
- Гарлицкая Л.А. Гарпактикоиды // Экосистема Григорьевского (Малого Аджалыкского) лимана. Одесса: Астропринт, 2008. С. 156–172.
- Дудакова Д.С. Мейозообентос литоральной зоны Ладожского озера // Актуальные вопросы изучения микро-, мейозообентоса и фауны зарослей пресноводных водоемов. Тематические лекции и материалы I Междунар. школы-конференции, Россия, Борок, 2–7 октября 2007 г. Нижний Новгород: Вектор ТиС, 2007. С. 157–160.
- Дудакова Д.С. Фауна гарпактицид (Сорерода: Наупacticoida) литоральной зоны Ладожского озера // Водные экосистемы: трофические уровни и проблемы поддержания биоразнообразия. Материалы Всерос. конференции с междунар. участием «Водные и наземные экосистемы: проблемы и перспективы исследований» (Вологда, Россия, 24–28 ноября 2008 г.). Вологда. 2008. С. 145–149.
- Евстигнеева Т.Д. Репродуктивное поведение байкальских гарпактицид // 4-я Верещагинская Байкальская конференция (26 сентября – 1 октября, 2005 г.). Тезисы докладов и стендовых сообщений. Иркутск. 2005. С. 84.
- Звягинцев А.Ю., Селифонова Ж.П. Исследования балластных вод коммерческих судов в морских портах России // Российский журнал биологических инвазий. 2008. № 2. С. 22–33.
- Курашов Е.А. Методы и подходы для количественного изучения пресноводного мейобентоса // Актуальные вопросы изучения микро-, мейозообентоса и фауны зарослей пресноводных водоемов. Тематические лекции и материалы I Международной школы-конференции Россия Борок, 2–7 октября 2007 г. Нижний Новгород: Вектор ТиС, 2007. С. 5–35.
- Курашов Е.А., Авинский В.А., Барков Д.В., Дудакова Д.С., Кудерский Л.А., Распопов И.М. Неаборигенные виды в экосистеме Ладожского озера: их распространение и роль // IX Съезд Гидробиологического общества РАН (г. Тольятти, Россия, 18–22 сентября 2006 г.). Тезисы докладов. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2006. Т. 1. С. 256.
- Курашов Е.А., Барбашова М.А., Панов В.Е. Первое обнаружение Понто-Каспийской инвазивной амфиподы *Chelicorophium curvispinum* (G.O. Sars, 1895) (Amphipoda, Crustacea) в Ладожском озере // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 3. С. 62–71.
- Панов В.Е. Байкальская эндемичная амфипода *Gmelinoides fasciatus* Stebb. в Ладожском озере. // Доклады Академии наук. 1994. Т. 336. № 2. С. 279–282.
- Панов В.Е. Биологическое загрязнение как глобальная экологическая проблема: международное законодательство и сотрудничество // Экологическая безопасность и инвазии чужеродных организмов. Сборник материалов Круглого стола Всероссийской конференции по экологической безопасности России (4–5 июня 2002 г.). М.: ИПЭЭ им. А.Н. Северцова, IUCN (МСОП), 2002. С. 22–40.
- Удалов А.А., Мокиевский В.О., Чертопруд Е.С. Влияние градиента солености на распределение мейобентоса в эстуарии реки Черная (Белое море) // Океанология. 2005. Т. 45. № 5. С. 719–727.
- Чертопруд Е.С., Азовский А.И., Сапожников Ф.В. Колонизация литоральными гарпактицидами (Naupacticoida: Сорерода) безжизненных грунтов различного гранулометрического состава // Океанология. 2005. Т. 45. № 5. С. 737–746.

- Чертопруд Е.С., Гомес С., Джерардин Х. Фауна и разнообразие таксоценозов Harpacticoida (Copepoda) Южно-Китайского моря // Океанология. 2009. Т. 49. № 4. С. 1–11.
- Abdel-Aziz N.E., Ghobashi A.E., Dorgham M.M., El-Tohami W.S. Qualitative and quantitative study of Copepods in Damietta harbor, Egypt // Egyptian Journal of Aquatic research. 2007. V. 33. № 1. P. 144–162.
- Aladin N., Micklin P., Plotnikov I. Biodiversity of the Aral sea and its importance to the possible ways of rehabilitating and ways of rehabilitating and conserving its remnant water bodies // Environmental Problems of Central Asia and Their Economic, Social and Security Impacts 01–05 October, 2007. Tashkent, Uzbekistan. 2007.
- Beisner B.E., Hovius J., Hayward A., Kolasa J., Romanuk T.N. Environmental productivity and biodiversity effects on invertebrate community invisibility // Biological Invasions. 2006. V. 8. № 4. P. 655–664.
- Bengtsson B.E. Testing Effects on Development and Reproduction in Crustaceans. The Institute of Applied Environmental Research: Stockholm University. 2002. 7 p. [http://www.infra.kth.se/~cr/NewS/testing\\_effects.pdf](http://www.infra.kth.se/~cr/NewS/testing_effects.pdf)
- Biological invaders in inland waters: profiles, distribution and threats / Ed. by F. Cherardi // Invading nature: Springer series in invasion ecology. 2007. № 2. 733 p.
- Ceccherelli V.U. Ecological and zoogeographical study of some Mediterranean associations of brackish water harpacticoids // Boll. Zool. 1990. V. 57. P. 73–81.
- Coul B.C., Sidney S.H. Zoogeography and parallel level-bottom communities of the meiobenthic Harpacticoida (Crustacea, Copepoda) of Bermuda // Oecologia. 1970. V. 5. P. 392–399.
- Dahl U. Integrating biochemical and growth responses in ecotoxicological assays with copepods. Doctoral Thesis. Department of Applied Environmental Science (ITM): Stockholm University. 2008. 53 p.
- Dahl U., Lind C.R., Gorokhova E., Eklund B., Breitholtz M. Food quality effects on copepod growth and development: Implications for bioassays in ecotoxicological testing // Ecotoxicology and environmental safety. 2009. V. 72. I. 2. P. 351–357.
- De Troch M., Steinarsdottir M.B., Chepurnov V., Olafsson E. Grazing on diatoms by harpacticoid copepods: species-specific density-dependent uptake and microbial gardening // Aquatic Microbial Ecology. 2005. V. 39. P. 135–144.
- Dole-Oliver M.-J., Galassi D.M.P., Marmonier P., Creuze des Chatelliers M. The biology and ecology of lotic microcrustaceans // Freshwater biology. 2000. V. 44. P. 63–91.
- Dussart B.H. Some crustacean Copepoda from Venezuela // Hydrobiologia. 1984. V. 113. P. 25–67.
- Galassi D.M.P. Little known harpacticoid copepods from Italy, and description of *Parastenocaris crenobia* n. sp. (Copepoda, Harpacticoida) // Crustaceana. 1997. V. 70. P. 694–709.
- Gaviria S. Checklist and distribution of the free-living copepods (Arthropoda: Crustacea) from Austria // Ann. Naturhist. Mus. Wien. 1998. P. 539–594.
- Gheerardyn H., De Troch M., Ndaro S.G.M., Raes M., Vincx, Vanreusel A. Community structure and microhabitat preferences of harpacticoid copepods in a tropical reef lagoon (Zanzibar Island, Tanzania) // Journal of the Marine Biological Association of the UK. 2008. V. 88. P. 747–758.
- Grigorovich I.A., Dovgal I.V., MacIsaac H.J., Monchenko V.I. Acineta nitocrae: a new suctorian epizooic on nonindigenous harpacticoid copepods, *Nitocra hibernica* and *N. incerta*, in the Laurentian Great Lakes // Archiv fuer Hydrobiologie. 2001. V. 152. № 1. P. 161–176.
- Grigorovich I.A., Colautti R.I., Mills E.L., Holeck K., Ballert A.G. MacIsaac H.J. Ballast-mediated animal introductions in

- the Laurentian Great Lakes: retrospective and prospective analyses // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2003. V. 60. P. 740–756.
- Gurney R. The British species of the Copepod genus *Nitocra* Boeck // *Annals and Magazine of Natural History.* 1920. V. VI. № 32. P. 214–220.
- Hammer U.T. Saline lake ecosystems of the world // *Monographie biologicae.* 1924. V. 59. 619 p.
- Hansson H.G. (Comp.) NEAT (North East Atlantic Taxa): South Scandinavian marine Crustacea Check-List. (Электронный документ) // Internet pdf Ed. 1998. // (<http://www.tmbi.gu.se>). Проверено 25.03.2011
- Heip C. The succession of benthic micrometazoans in a brackish water habitat // *Biol. Jaarb.* 1971. V. 39. P. 191–196.
- Holeck K.T., Mills E.L., MacIsaac H.J., Dochoda M.R., Colautti R.I., Riccardi A. Bringing Troubled Waters: biological invasions, transoceanic shipping and Laurentian Great Lakes // *Bioscience.* 2004. V. 54. № 10.
- Horvath T.G., Whitman R.L., Last L.L. Establishment of two invasive crustaceans (Copepoda: Harpacticoida) in the nearshore sands of Lake Michigan // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2001. V. 58. P. 1261–1264.
- Huys R., Gee J.M., Moore C.G., Hamond R. Marine and Brackish Water Harpacticoid Copepods: part 1. Synopses of the British Fauna (New series). 1996. № 51. P. 352.
- Ingole B.S., Ansari Z.A., Parulekar A.H. Benthic harpacticoid copepod community of Saphala salt marsh along west coast of India Indian // *Journal of Marine Sciences.* 1990. V. 19. P. 217–220.
- Ishida T. Copepods in the Mountain Waters of Kyushu, Tsushima and Ryukyu Islands, Southwestern // *Japan Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery.* 1990. V. 44. P. 39–51.
- Karanovic T., Pesce G.L. Copepods from ground waters of western Australia // *Hydrobiologia.* 2002. V. 470. P. 5–12.
- Karaytuğ S., Sak S. A contribution to the marine harpacticoid (Crustacea Copepoda) Fauna of Turkey // *E.U. Journal of Fishers and Aquatic sciences.* 2006. V. 23. I (3–4). P. 403–405.
- Karlsson J., Eklund B. New biocide-free anti-fouling paints are toxic // *Marine Pollution Bulletin.* 2004. V. 49. № 5–6. P. 456–464.
- Kipp R.M. *Nitokra hibernica.* (Электронный документ) // USGS Nonindigenous Aquatic Species Database, Gainesville, FL. 2010. // (<http://nas.er.usgs.gov/queries/FactSheet.aspx?SpeciesID=2372>). Проверено 14.03.2011.
- Kurashov E.A., Barbashova M.A. First record of the invasive Ponto-Caspian amphipod *Pontogammarus robustoides* G.O. Sars, 1894 from Lake Ladoga, Russia // *Aquat. Invasions.* 2008. V. 3. P. 253–256.
- Lang K. Monographie der Harpacticiden. Nordiska Bokhandeln. Stockholm. 1948. V. 2. P. 1–1683.
- Lesko L.T., Hudson P.L., Reid J.W., Chriscinske M.A. Harpacticoid copepods of the Laurentian Great Lakes (Электронный документ) // Ann Arbor, MI: Great Lakes Science Center Home Page. 2003. // (<http://www.glsc.usgs.gov/greatlakescopepods/Key.asp?GROUP=Harpacticoid>). Проверено 25.03.2011.
- Martinoy M., Boix D., Sala J., Gascon S., Gifre J., Argerich A., Barrera R. de la, Brucet S., Badosa A., Lopez-Flores R., Mendez M., Utge J.M., Quintana X.D. Crustacean and aquatic insect assemblages in the Mediterranean coastal ecosystems of Emporda wetlands (NE Iberian peninsula) // *Limnetica.* 2006. V. 25. № 3. P. 665–682.
- Mitwally H., Montagna P.A. Egyptian interstitial Copepoda Harpacticoida with the description of two new species and one new subspecies // *Crustaceana.* 2001. V. 74. № 6. P. 513–544.
- Pesce G.L. Some harpacticoids from subterranean waters of Greece (Crustacea:

- Copepoda) // Italian Journal of Zoology. 1981. V. 4: 3. P. 263–276.
- Ponyi J.E. A Balaton Cladocera es Copepoda rakjai // Allattani kozlemanyek. 1997. V. 82. P. 69–80.
- Por F.D. An outline of the distribution patterns of the freshwater Copepoda of Israel and surroundings // Hydrobiologia. 1984. V. 113. P. 151–154.
- Pretus J.L. Estudio taxonomico, biogeografico y ecologico de los Crustaceos epigeos e hipogeos de las Baleares (Branchipoda, Copepoda, Mystacocardia y Malacostraca). 1991. P. 148.
- Reid J.W. Cyclopoid and Harpacticoid Copepods (Crustacea) from Mexico, Guatemala and Colombia // Transactions Am. Micros. Soc. 1988. V. 107. № 2. P. 190–202.
- Reid J.W. Maxillopoda-Copepoda Harpacticoida // Catalogue of Crustacea of Brazil / Ed. P.S. Young. Rio de Janeiro: Museu Nacional, 1998. Serie Livros. № 6. P. 75–127.
- Rhodes A. C. E. Marine harpacticoid copepod culture for the production of long chain highly unsaturated fatty acids and carotenoid pigments. Raleigh. 2003. 161 p.
- Ricciardi A., MacIsaac H.J. Recent mass invasion of the North American Great Lakes by Ponto-Caspian species // Trends Ecol Evol. 2000. V. 15. № 2. P. 62–65.
- Sabater F. Some interstitial species of the crustacean of the Ter and Ebre rivermouths (North-eastern Spain) // Miscelania Zoologica. 1986. V. 10. P. 113–119.
- Sarvala J. Complex and flexible life history of a freshwater benthic harpacticoid species // Freshwater Biology. 1990. V. 23. P. 523–540.
- Schnack-Schiel S.B., Haas C., Michels J., Mizdalski E., Schunemann H., Steffens M., Thomas D.N. Copepods in sea ice of the western Weddell Sea during austral spring 2004 // Deep-Sea Research II. 2008. V. 55. № 8–9. P. 1056–1067.
- Shen J. Fauna Sinica Arthropoda Crustacea. Freshwater Copepoda. 1979. 450 p.
- Suarez-Morales E., De Troch M., Fiersa F. Checklist of the marine Harpacticoida (Copepoda) of the Caribbean Sea // Zootaxa. 2006. V. 1285. P. 1–19.
- Tang D., Knott B. Freshwater cyclopoids and harpacticoids (Crustacea: Copepoda) from Grangara Mound region of Western Australia // Zootaxa. 2009. V. 2029. 70 p.
- Tarkpea M., Hagen I., Carlberg G.E., Kolsaker P., Storflor H. Mutagenicity, acute toxicity, and bioaccumulation potential of six chlorinated styrenes // Bull. Environ. Contam. Toxicol. 1985. V. 35. P. 525–530.
- Therriault T.W., Kolasa J. Patterns of community variability depend on habitat variability and habitat generalists in natural aquatic microcosms // Community ecology. 2000. V. 1. № 2. P. 195–203.
- Weiss G.M., McManus G.B., Harvey H.R. Development and lipid composition of the harpacticoid copepod *Nitocra spinipes* reared on different diets // Marine Ecology Progress Series. 1996. V. 132. P. 57–61.
- Wells J.B.J. An annotated checklist and keys to the species of Copepoda Harpacticoida (Crustacea) // Zootaxa. 2007. V. 1568. 872 p.
- Willems W.R., Curini-Galletti M., Ferrero T.J., Fontaneto D., Heiner I., Huys R., Ivanenko V.N., Kristensen R.M., Kanneby T., MacNaughton M.O., Martinez Arbizu P., Todaro M.A., Sterrer W. Meiofauna of the Koster-area, results from a workshop at the Sven Loven Centre for Marine Sciences (Tjarno, Sweden) // Meiofauna marina. Biodiversity, morphology and ecology of small benthic organisms. 2009. V. 17. P. 1–144.
- Wilson C.B. The copepods of the Woods Hole Region Massachusetts. 1932. 636 p.
- Wulff F. Experimental studies on physiological and behavioural response mechanisms of *Nitocra spinipes* (Crustacea: Harpacticoida) from brackish-water rockpools // Marine Biology. 1972. V. 13. P. 325–329.

**INVASION OF BRACKISH WATER  
HARPACTICOIDA *NITOCRA SPINIPES* (BOECK, 1865)  
(CRUSTACEA: COPEPODA: HARPACTICOIDA)  
INTO LAKE LADOGA**

© 2011 Dudakova D.S.

Institute of Limnology RAS, St. Petersburg; [Judina-D@yandex.ru](mailto:Judina-D@yandex.ru)

Since 2003 a new invasive species – brackish water harpacticoida *Nitocra spinipes* has begun to occur in the meiobenthic fauna composition of Lake Ladoga.

Like most of similar introductions of non-native species its arrival is most likely connected to transfer of the ballast water by ships passing through the Volga-Baltic Waterway. The population density of these copepods at this stage is quite low and they are not found very often. But given the biological and ecological characteristics of the species, it should be expected an increase in this species number and its settling throughout the lake.

**Keywords:** *Nitocra spinipes*, invasion, Lake Ladoga.