

УДК 574.587(275.2):591

РАССЕЛЕНИЕ ЧУЖЕРОДНЫХ ПОНТО-КАСПИЙСКИХ ВИДОВ ЗООПЛАНКТОНА В ВОДОХРАНИЛИЩАХ ВОЛГИ И КАМЫ

© 2019 Лазарева В.И.

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., 152742, Россия;
e-mail: lazareva_v57@mail.ru

Поступила в редакцию 25.02.2019. После доработки 24.08.2019. Принята к публикации 29.08.2019

В августе 2015–2017 гг. исследован зоопланктон восьми водохранилищ р. Волги и незарегулированного участка реки между городами Волгоград и Астрахань, а также трёх водохранилищ Камы. Понто-каспийские виды обнаружены в Волге ниже г. Казани (южнее 55°32' с. ш.) и в р. Каме от устья до верховьев Камского водохранилища (59°20' с. ш.). В волжских водохранилищах зарегистрировано шесть вселенцев (*Heterocope caspia*, *Calanipeda aquaedulcis*, *Eurytemora caspica*, *Cornigerius maeoticus maeoticus*, *Cercopagis pengoi* и *Podonevadne trigona ovum*), в камских – три (*Heterocope caspia*, *Eurytemora caspica* и *Cercopagis pengoi*). Впервые установлено, что копеподы *Heterocope caspia* и *Eurytemora caspica* расселились и натурализовались на акватории всех трёх камских водохранилищ (в пределах 1000 км от Волги), кладоцера *Cercopagis pengoi* сформировала разорванный ареал с группировками местообитаний в устьевой области Камы (55°12' – 55°26' с. ш.) и севернее, вблизи г. Перми (57°53' – 58°26' с. ш.). Граница ареалов *Calanipeda aquaedulcis*, *Cornigerius maeoticus* и *Cercopagis pengoi* сдвинулась к северу по Волге на 300–400 км и на 300 км по Каме, они заселили почти всё Куйбышевское водохранилище за исключением верховьев его Волжского плёса. Не отмечено расширение ареала кладоцеры *Podonevadne trigona ovum*, которая найдена только в Волгоградском водохранилище (46°18' с. ш.). Обнаружено, что к 2017 г. средиземноморская копепода *Calanipeda aquaedulcis* стала обычной (встречаемость в более 90% проб), локально многочисленной в Волге от г. Астрахани (52° с. ш.) до устья Камы (55°12' с. ш.) и в Каме от устья до верховьев Камского плёса Куйбышевского водохранилища (55°24' с. ш.). Окончательно установлено, что в Волге и Каме обитает новый вид *Eurytemora caspica* (описан в 2013 г.), а не *E. affinis*, как это считали ранее. Обсуждаются перспективы дальнейшего расселения понто-каспийских видов вверх по рекам Волге и Каме, а также их значение в зоопланктоне водоёмов.

Ключевые слова. Реки Волга и Кама, водохранилища, понто-каспийские вселенцы, расселение, обилие, популяционные характеристики.

Введение

С 1960-х гг. в Северном полушарии отмечают повышение температуры воздуха и воды водоёмов, в России начало потепления датируют 1976 г., причём темп потепления здесь выше, чем в Западной Европе [Доклад..., 2019]. На примере Рыбинского вдхр. показано, что в 1976–2015 гг. на 20 сут увеличилась продолжительность безлёдного периода и на 14 сут «биологического лета» – периода с температурой воды выше 10 °С, а средняя температура воды в июле возросла на 0.9 °С

[Законнова, Литвинов, 2016]. Зарегистрирован рост уровня минерализации вод Волги, которая к 2015 г. возросла в среднем на 50 мг/л по сравнению с 1960–1970 гг. [Цельмович, Отюкова, 2018]. Это важно для натурализации солоноватоводных форм. Вызванное потеплением климата изменение среды обитания создаёт предпосылки для вселения новых видов и расширения ареалов южной фауны [Биологические инвазии..., 2004; Occhipinti-Ambrogi, 2007]. Основными векторами расселения чужеродных видов считают гидростроительство,

преднамеренную интродукцию, судоходство и аквакультуру [Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1976; Биологические инвазии..., 2004; Gollasch, 2006]. Натурализация зоопланктонных видов-вселенцев происходит успешнее в условиях высокого трофического статуса экосистем и пресса планктофагов [Дгебуадзе и др., 2006]. В настоящее время трофность экосистем водохранилищ волжского каскада достаточно высока. По содержанию хлорофилла *a* фитопланктона водоёмы Средней Волги и Камы характеризуются как эвтрофные или близкие к эвтрофным, а Нижней Волги – как мезотрофные [Беляева и др., 2018; Минеева, Макарова, 2018].

Из планктонных ракообразных до зарегулирования вверх по Волге до г. Саратова проникал один вид *Heterocope caspia* Sars, 1897 [Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1976]. После заполнения в 1955–1960 гг. Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ северной границей распространения этого вида стала зона слияния вод Волги и Камы, с середины 1960-х гг. в обоих этих водоёмах гетерокопа стала массовой в тёплое время года [Волга и её жизнь, 1978; Тимохина, 2000]. В 1960-х гг. в Волгоградское вдхр. вселилась *Calanipeda aquaedulcis* Kritschagin, 1873 [Вьюшкова, Гурова, 1968], а в 1970 г. – *Cornigerius maeoticus maeoticus* (Pengo, 1879) [Вьюшкова, 1971]. В середине 1970-х в Волге впервые появился *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891), которого обнаружили в приплотинном участке Куйбышевского вдхр. и который до середины 2000-х встречался крайне редко [Романова, 2010]. В середине 2000-х гг. этот вид заселил расположенные ниже по каскаду Саратовское и Волгоградское водохранилища и стал постоянным обитателем нижней части Куйбышевского [Бычек, 2008; Роров, 2011]. В начале 1980-х гг. в Куйбышевском вдхр. появилась *Eurytemora* cf. *affinis* (Рорре, 1880), с 1984 г. вид доминировал среди калянид в первой половине лета [Тимохина, 2000]. В 2000-х гг. он отмечен как обычный (встречаемость >40%) в Саратовском вдхр. [Попов, 2007; Мухортова, 2011]. В 2015 г. было установлено [Лазарева и др., 2018а], что в Волге и Каме обитает не *E.* cf. *affinis*,

а новый вид *Eurytemora caspica* Sukhikh et Alekseev, 2013, выделенный из группы видов «*affinis*» [Sukhikh, Alekseev, 2013]. Последним понто-каспийским рачком, вселившимся и натурализовавшимся в Волге, стала *Podonevadne trigona ovum* (Zernov, 1901), которую в Волгоградском вдхр. регистрируют с начала 2000-х гг. [Малинина, 2003].

Из представленного краткого обзора следует, что после создания водохранилищ на Нижней Волге началось быстрое продвижение вверх по реке солоноватоводных понто-каспийских ракообразных, чему весьма способствовало интенсивное судоходство. Одни вселенцы (*P. t. ovum* и *Cornigerius m. maeoticus*) представлены в Волге исключительно понто-азовскими формами [Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987], которые, вероятно, проникли в реку из Азовского моря и Цимлянского вдхр. по каналу Волга – Дон, строительство которого закончилось в начале 1950-х., – другие (*Calanipeda aquaedulcis*) могли вселиться также из северного Каспия.

К началу 2010-х гг. четыре вселенца (копеподы *Heterocope caspia* и *Eurytemora caspica*, а также клadoцеры *Cornigerius maeoticus* и *Cercopagis pengoi*) заселили Волгоградское, Саратовское и Куйбышевское водохранилища (клагоцеры только нижнюю, южную часть последнего) [Бычек, 2008; Мухортова, 2011; Роров, 2011]. Средиземноморскую копеподу *Calanipeda aquaedulcis* изредка отмечали в Нижней Волге [Роров, 2011; Романова и др., 2016]. В конце 2010-х гг. клadoцера *Podonevadne trigona ovum* находили в Волгоградском и Саратовском водохранилищах [Malinina, Kolozin, 2017]. О вселении понто-каспийских видов в камские водохранилища ранее не сообщалось [Преснова, Хулапова, 2015; Селеткова, 2015; Истомина и др., 2016].

Летом 2015–2017 гг. Институтом биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН проведены четыре больших маршрутных экспедиции по Волге от верхней части Ивановского вдхр. до г. Астрахани, в августе 2016 г. обследованы все три водохранилища Камы. Цель исследования – выявить новые места находок вселенцев из Каспийского и Азовского морей,

оценить их встречаемость и обилие, изучить структуру популяции и особенности биологии в Волге и Каме.

Материал и методы

В Волго-Камском каскаде 11 водохранилищ, восемь из них (Иваньковское, Угличское, Рыбинское, Горьковское, Чебоксарское, Куйбышевское, Саратовское и Волгоградское) расположены на р. Волге, три (Камское, Воткинское и Нижнекамское) – на р. Каме. Сток из камских водоёмов поступает в Камский плёс Куйбышевского вдхр. Создание Волго-Камского каскада завершилось в начале 1980-х гг. после заполнения Нижнекамского (1979 г.) и Чебоксарского (1981 г.) водохранилищ [Эдельштейн, 1998]. Выделяют Верхнюю Волгу, нижней границей которой служит плотина Рыбинской ГЭС, Среднюю Волгу с южной границей по Жигулёвской ГЭС и Нижнюю Волгу, включающую два водохранилища (Саратовское и Волгоградское) и участок незарегулированной реки ниже Волжской ГЭС [Волга и её жизнь, 1978; Эдельштейн, 1998].

В статье представлены результаты обследования зоопланктона всех восьми водохранилищ Волги в августе 2015–2017 гг. и незарегулированного участка Нижней Волги между городами Волгоград и Астрахань в августе 2017 г, а также трёх водохранилищ Камы в августе 2016 г. Пробы отбирали преимущественно в пелагиали по 8–20 станций на каждом водоёме (всего более 130 станций), в 2017 г. дополнительно обследовали устьевые области крупных притоков. Подробное описание точек отбора проб, общей схемы работ и гидрофизических параметров вод водохранилищ приведено в статье Лазаревой с соавторами [2018в]. Концентрацию растворённого кислорода, температуру и электропроводность воды измеряли ручными зондами YSI ProODO и YSI-85 и (YSI, Inc., USA).

Ракообразных учитывали в тотальных пробах зоопланктона, которые отбирали сетью Джели (диаметр входного отверстия 12 см, сито с диагональю ячеей 105 мкм), облавливали весь столб воды от дна до поверхности водоёма. Сборы фиксировали 4%-м форма-

лином и просматривали в лаборатории под стереомикроскопом StereoDiscovery-12 (Carl Zeiss, Jena). Таксономическую идентификацию проводили с использованием работ [Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987; Боруцкий и др., 1991; Определитель..., 2010; Sukhikh, Alekseev, 2013].

Вертикальное распределение зоопланктона исследовали с помощью большого (10 л) планктобатометра Дьяченко-Кожевникова. Облавливали последовательно весь столб воды от поверхности до дна с шагом 1 м. Сборы интегрировали по четырём горизонтам (0–5 м, 6–10 или 11 м, 11–15 или 12–20 м и 16–21 или 21–32 м) в зависимости от глубины в точке отбора проб и вертикального распределения кислорода. В пробах определяли численность, биомассу ракообразных и отдельно – популяций вселенцев, их встречаемость, линейные размеры особей и индивидуальную плодовитость самок.

Результаты исследования

Условия обитания вселенцев. Понто-каспийские вселенцы обнаружены в трёх водохранилищах Волги (Куйбышевское, Саратовское и Волгоградское) и участке реки ниже г. Волгограда, а также во всех водохранилищах Камы (рис. 1). Все водохранилища, в которых найдены чужеродные виды, крупные (более 1000 км²), глубокие (средняя глубина более 6 м, максимальная до 41 м) с высокой (выше 4 раз в год) и очень высокой (до 19 раз в год) скоростью водообмена (табл. 1).

Глубина в точках отбора проб в русле р. Камы варьировала от 8 до 23 м, средние её значения в трёх камских водохранилищах были близки (11–16 м). Прозрачность воды по белому диску составляла 90–170 см. Цветность была низкой 25–45 град. Cr–Co, наибольшие значения отмечены в Воткинском вдхр. Уровень pH воды водохранилищ Камы изменялся в пределах 7.8–8.6. Глубина в русле Волги ниже её слияния с Камой составляла 6–28 м, средние её значения для отдельных водохранилищ 14–18 м, для незарегулированного участка Волги – 12 м. Прозрачность воды варьировала в пределах 70–220 см, минимальные значения

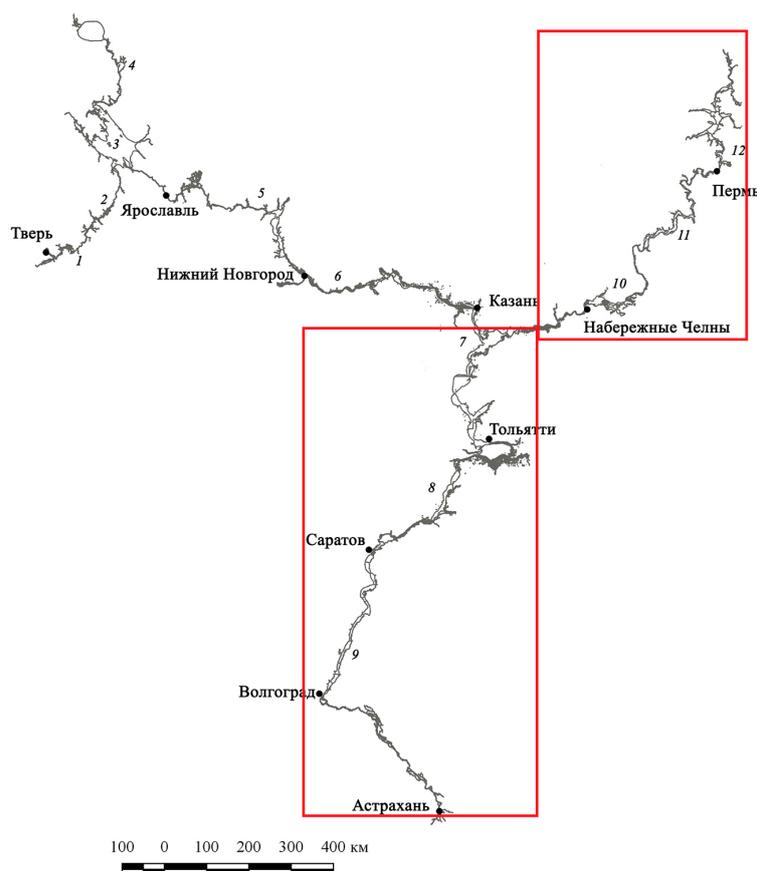


Рис. 1. Карта-схема водохранилищ Волго-Камского каскада и районы (красный контур) обнаружения понто-каспийских видов зоопланктона. Водохранилища: 1 – Ивановское, 2 – Угличское, 3 – Рыбинское, 4 – Шекснинское, 5 – Горьковское, 6 – Чебоксарское, 7 – Куйбышевское, 8 – Саратовское, 9 – Волгоградское, 10 – Нижнекамское, 11 – Воткинское, 12 – Камское.

отмечены ниже г. Волгограда. Цветность воды снижалась вниз по течению реки от 50–60 град. Сг–Со в Куйбышевском вдхр. до 30–35 град. Сг–Со в незарегулированном участке нижней Волги. Уровень рН воды повсеместно был высоким 8.1–9.0. Электропроводность вод водохранилищ, отражающая общее содержание

солей, в летнюю межень варьировала в Каме в пределах 270–490 мкСм/см, в Волге – 315–395 мкСм/см, её максимальные значения отмечены в Камском и Куйбышевском водохранилищах.

Летом прогрев вод водохранилищ возрастает с севера на юг, среднемноголетние значения температуры поверхности воды минимальны в

Таблица 1. Общая характеристика водохранилищ Волги и Камы, в которых найдены виды-вселенцы [по: Авакян и др., 1987; Эдельштейн, 1998].

Водохранилище	Годы заполнения	Площадь, км ²	Глубина, м		K _{вод} , год ⁻¹
			средняя	максимальная	
Камское	1954–1956	1915	6.4	30	4.4
Воткинское	1961–1964	1120	8.4	28	5.7
Нижнекамское	1979–1981	1000	8.0	14	6.6
Куйбышевское	1955–1957	6150	9.3	41	4.2
Саратовское	1967–1968	1830	7.0	31	19.1
Волгоградское	1958–1960	3117	10.0	41	8.0

Примечание. K_{вод} – коэффициент условного водообмена, год⁻¹.

Камском вдхр. (18.0 °С) и максимальны в Нижней Волге (22.5 °С) [Многолетние данные..., 1988; Литвинов, Рощупко, 1993]. В конце августа 2015 г. температура воды в Средней и Нижней Волге была на 1.5 °С ниже нормы для этого месяца, а в те же сроки 2016–2017 гг. – существенно (на 1.4–4.4 °С в Волге и на 5–6 °С в Каме) выше нормы. Наиболее сильно (выше 24 °С) вода прогревалась летом 2016 г. Температура придонной воды во всех водохранилищах была лишь на 0.1–2.3 °С ниже, чем у поверхности. Наибольшую разницу между поверхностной и придонной температурой воды (3–7 °С) регистрировали в условиях прямой стратификации на глубоководных (13–24 м) участках в Камском и Воткинском водохранилищах, её минимальные значения у дна составляли 18–21 °С.

Встречаемость вселенцев. В 2015–2017 гг. в волжских водохранилищах обнаружено шесть солоноватоводных понто-каспийских видов, в камских – три вида (табл. 2). Наибольшее количество вселенцев выявлено в Куйбышевском (5 видов) и Волгоградском (6 видов) водохранилищах. В незарегулированном участке Нижней Волги найдено три вида, в остальных водоёмах – по 2–3. Большинство вселенцев не поднимались по Волге выше старого устья Камы (1660 км от Каспия), исключение составили *Cornigerius maeoticus* и *Heterocope caspia*, обнаруженные в Волжском плёсе Куйбышевского вдхр. ниже г. Казани (55° с. ш.).

В 2016 г. впервые отмечены *H. caspia* (рис. 2) и *Eurytemora caspica* (рис. 3) в Камском плёсе Куйбышевского вдхр. и во всех трёх камских водохранилищах до устья р. Кондас (Камское вдхр., 59° с. ш., около 2700 км от Каспия), *Calanipeda aquaedulcis* (рис. 4) расселилась только до устьевой области Камы до 55°24' с. ш. (табл. 3). Копеподы *Heterocope caspia*, *Eurytemora caspica* и *Calanipeda aquaedulcis* заселили фактически всю Волгу ниже устья Камы, лишь в Саратовском вдхр. *Eurytemora caspica* в указанные годы не найдена (табл. 4). Кладоцера *Cornigerius maeoticus* (рис. 5 в) sporadически встречалась в Волгоградском, Саратовском и Куйбышевском водохранилищах, вид не обнаружен в верхней части Волжского плёса Куйбышевского вдхр. и в незарегулированном участке Волги ниже г. Волгограда. Крупный рачок *Cercopagis pengoi* (рис. 5 а) отмечен в Волгоградском и Куйбышевском водохранилищах (кроме Волжского плёса последнего), а также в верховье Воткинского и приплотинном участке Камского водохранилища (до 58° с. ш.). *Podonevadne trigona ovum* (рис. 5 б) найдена только в верхнем участке Волгоградского вдхр. (табл. 4).

В зоне слияния Волги с Камой сформировалась чёткая граница смены северного комплекса фауны ракообразных южным, представленным в основном чужеродными видами. Некоторые из них (*Heterocope caspia*, *Calanipeda aquaedulcis*) формировали в августе

Таблица 2. Встречаемость понто-каспийских чужеродных видов в водохранилищах Волги и Камы летом 2015–2017 гг.

Вид	Водохранилища						
	Ка	Вот	НКа	Ку	С	Вол	НВ
<i>Heterocope caspia</i>	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++
<i>Eurytemora caspica</i>	+++	+++	++	++	–	++	++
<i>Calanipeda aquaedulcis</i>	–	–	–	++	++	++	+++
<i>Cornigerius maeoticus maeoticus</i>	–	–	–	++	++	+	–
<i>Cercopagis pengoi</i>	+	+	–	+	–	+	–
<i>Podonevadne trigona ovum</i>	–	–	–	–	–	+	–
Всего видов:	3	3	2	5	3	6	3

Примечание. Водохранилища: Ка – Камское, Вот – Воткинское, НКа – Нижнекамское, Ку – Куйбышевское, С – Саратовское, Вол – Волгоградское, НВ – незарегулированная Нижняя Волга. Встречаемость: +++ – вид встречается в большинстве проб (>80%), ++ – обычен (30–79% проб), + – редок (<30% проб), «–» – вид не обнаружен.

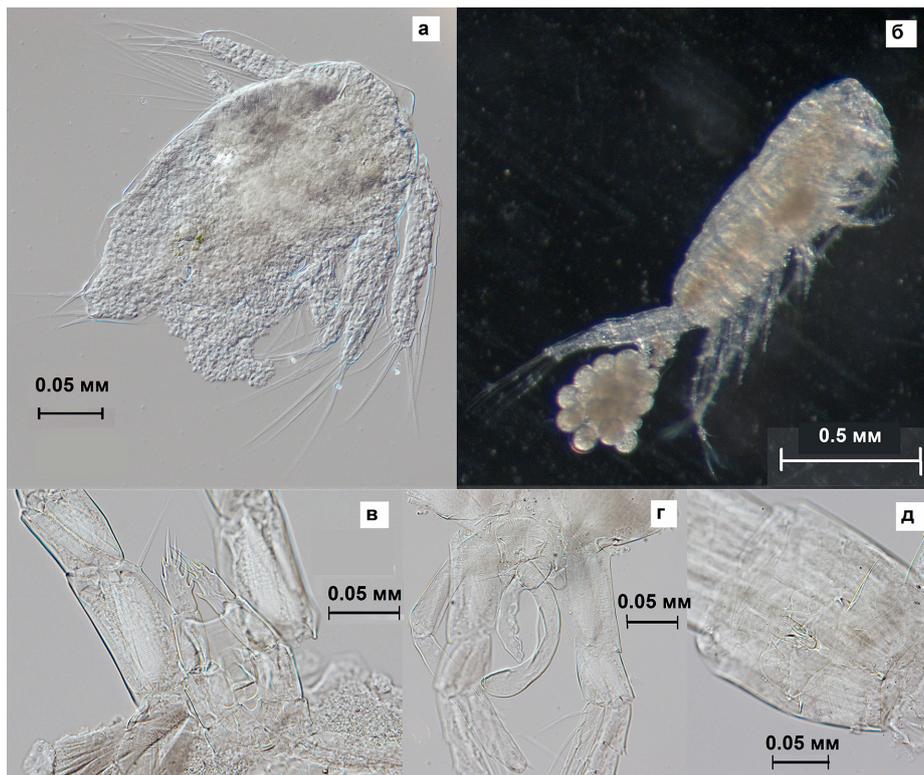


Рис. 2. Науплиус (а), взрослая самка с яйцевым мешком (б), строение пятой пары ног (P5) самки (в) и самца (г), генитальный сегмент с генитальной пластинкой самки (д) *Heteroscope caspia* из р. Волги.



Рис. 3. Самка (а), самец (б), вооружение заднего края науплиуса (в), строение P5 самца (г) и самки (д) *Eurytemora caspica* из камских водохранилищ.

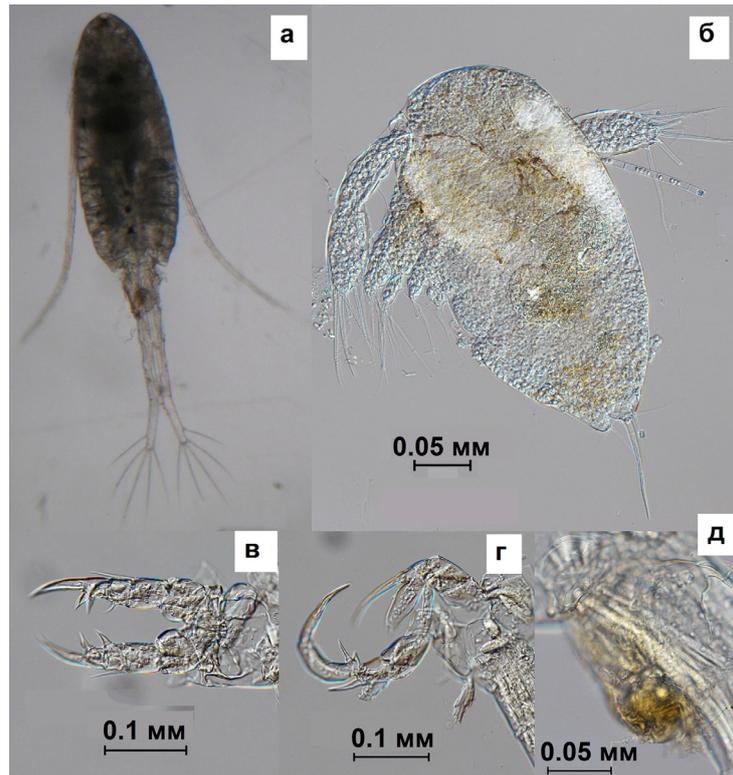


Рис. 4. Самка (а), науплиус (б), строение P5 самки (в) и самца (г), генитальный сегмент самки с крючком (д) *Calanipeda aquaedulcis* из водохранилищ Волги.

до 80% обилия планктонных ракообразных. Указанные два вида и *Eurytemora caspica* в планктонных сборах встречались чаще всего, *E. caspica* в камских водохранилищах была даже более обычна, чем в волжских (табл. 2).

Численность вселенцев. Обилие чужеродных видов в водохранилищах рек Волги и Камы распределено крайне не равномерно и

варьировало от нескольких экземпляров до десятков тысяч в 1 м³, преобладали копеподы (рис. 6). Повсеместно наиболее многочисленна *Heterocope caspia*, которая формировала 80–95% общей численности вселенцев в камских водохранилищах и 90–93% в волжских. Её доля снижалась до 70% в незарегулированном участке р. Волги, где сравнительно высока

Таблица 3. Места находок понто-каспийских видов в водохранилищах р. Камы в августе 2016 г.

Водохранилище	Координаты, с. ш., в. д.	Биотоп	Виды	Расстояние от устья Волги, км
Камское	59°19.536', 56°30.141'	Кама против устья р. Кондас, гл. 15 м	<i>Heterocope caspia</i>	2670
	58°52.470', 56°15.443'	Кама ниже устья рек Иньва и Косьва, гл. 13 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i>	2509
	58°39.979', 56° 50.152'	Кама против устья р. Обва, гл. 14 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i>	2578
	58°26.218', 56°23.982'	Кама ниже г. Добрянка, гл. 19 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Cercopagis pengoi</i>	2548
	58°08.918', 56°20.476'	Кама против устья р. Чусовая, гл. 11–24 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Cercopagis pengoi</i>	2500

Воткинское	58°04.317', 55°42.051'	Кама ниже г. Краснокамска, гл. 6 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i>	2438
	57°52.654', 55°19.188'	Кама против устья р. Нытва, гл. 11 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Cercopagis pengoi</i>	2390
	57°39.387', 55°24.325'	Кама против устья р. Очер, гл. 12 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i>	2355
	57°18.283', 55°30.557'	Кама против устья р. Тулва, гл. 10 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i>	2298
	57°05.328', 54°56.730'	Кама выше п. Елово, гл. 18 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i>	2228
	56°58.786', 54°10.921'	Кама против г. Воткинска, гл. 15 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i>	2176
	56°49.793', 54°06.557'	Кама у г. Чайковский, гл. 21 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i>	2154
Нижнекамское	56°50.171', 53°51.388'	Кама ниже устья р. Сива, гл. 3 м	<i>Heterocope caspia</i>	2128
	56°25.893', 53°51.631'	Кама ниже г. Сарапула, гл. 5 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i>	2073
	56°02.765', 53°50.892'	Кама ниже п. Вятское, гл. 9 м	<i>Eurytemoracaspica</i>	2043
	55°52.631', 53°28.868'	Кама против устья р. Белая, гл. 9 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i>	2016
	55°52.508', 52°37.139'	Кама против устья р. Иж, гл. 15 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i>	1949
	55°42.511', 52°17.699'	Кама у г. Набережные Челны, гл. 16 м	<i>Heterocope caspia</i>	1910
Куйбышевское	55°44.057', 52°00.514'	Кама ниже г. Елабуги, гл. 11 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i>	1884
	55°34.956', 51°29.636'	Кама против устья р. Вятка, гл. 21 м	<i>Heterocope caspia</i>	1843
	55°23.653', 50°32.120'	Кама ниже г. Чистополя, гл. 11 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> <i>Cornigerius maeoticus</i>	1768
	55°26.034', 50°08.220'	Кама против п. Рыбная Слобода, гл. 9 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> <i>Cornigerius maeoticus</i> <i>Cercopagis pengoi</i>	1727
	55°20.103', 49°50.993'	Кама у п. Балахчино, гл. 12 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i>	1713
	55°12.374', 49°21.690'	Кама против с. Атабаево, гл. 15 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> <i>Cornigerius maeoticus</i> <i>Cercopagis pengoi</i>	1661

численность *Calanipeda aquaedulcis* (более 2 тыс. экз./м³ или 30% обилия вселенцев) (рис. 6 а). В р. Кама высокая численность *Heterocope caspia* (более 10 тыс. экз./м³) наблюдалась в верхнем и среднем участках Воткинского вдхр., на расстоянии 2300–2400 км от Каспия (рис. 6 б). Здесь вид образовывал до 17% численности ракообразных и до 24% общей биомассы зоопланктона. В р. Волга максимальное количество *H. caspia* (более 30 тыс. экз./м³) отмечено в Камском плёсе и Черемшанском

заливе Куйбышевского вдхр. (на расстоянии 1710 и 1470 км от Каспия, соответственно), а также в нижней части Волгоградского вдхр. (720 км от Каспия). В указанных местообитаниях этот вселенец образовывал 24–29% численности ракообразных и 14–25% общей биомассы зоопланктона. Таким образом, этот вид локально входил в состав доминантов летнего зоопланктона.

Calanipeda aquaedulcis наиболее многочисленна (до 7 тыс. экз./м³) в Волго-Камском и

Таблица 4. Места находок понто-каспийских видов в водохранилищах р. Волги в августе 2015–2017 гг.

Водохранилище	Координаты, с. ш., в. д.	Биотоп	Виды	Расстояние от устья Волги, км
Куйбышевское	55°32.102', 49°01.143'	Волга у п. Шеланга, гл. 14 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Cornigerius maeoticus</i>	1721
	55°14.776', 49°16.355'	Волга выше п. Камское устье, гл. 16 м	<i>Heterocope caspia</i>	1681
	54°57.419', 48°51.083'	Волга выше п. Тетюши, гл. 33 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> <i>Cercopagis pengoi</i>	1631
	54°36.606', 48°41.846'	Волга против с. Кременки, гл. 20 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> <i>Cercopagis pengoi</i>	1581
	54°35.403', 48°25.959'	Волга у п. Ундоры, гл. 11 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i>	1566
	54°07.929', 48°34.166'	Волга ниже г. Новоульяновска, гл. 17 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> <i>Cornigerius maeoticus</i> <i>Cercopagis pengoi</i>	1512
	53°51.026', 48°57.268'	Волга против устья р. Большой Черемшан, гл. 15 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i>	1470
	53°57.202', 49°06.467'	Черемшанский залив, гл. 12 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i>	1471
	53°26.462', 49°09.452'	Волга у Волжского утёса, гл. 30 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> <i>Cornigerius maeoticus</i>	1415
	53°21.277', 49°13.169'	р. Уса 4 км выше устья, гл. 17 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i>	1416
	53°26.330', 49°25.087'	Волга против г. Тольятти, гл. 30 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i>	1401

Саратовское	53°27.882', 49°42.558'	Волга ниже Жигулёвской ГЭС, гл. 10 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i>	1384
	53°26.000', 50°00.573'	Волга выше п. Ширяево, гл. 15 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i>	1361
	53°09.822', 49°38.227'	Волга ниже г. Самары, гл. 15 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i>	1290
	53°08.604', 48°35.774'	Волга выше г. Сызрани, гл. 18 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> <i>Cornigerius maeoticus</i>	1216
	52°53.978', 48°35.462'	Волга выше п. Приволжье, гл. 10 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i>	1171
	52°32.964', 48°10.168'	Волга выше г. Хвалынска, гл. 15 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i>	1121
	52°13.530', 48°06.116'	р. Малый Иргиз 3 км выше устья, гл. 12 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> <i>Cornigerius maeoticus</i>	1086
	52°08.88', 47°52.77'	Волга против г. Балаково, гл. 20 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> <i>Cornigerius maeoticus</i>	1066
Волгоградское	52°02.516', 47°35.468'	Волга ниже Саратовской ГЭС, гл. 17 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Cornigerius maeoticus</i> <i>Podonevadne trigona ovum</i>	1046
	52°00.742', 47°20.618'	Волга ниже г. Вольска, гл. 15 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> <i>Cornigerius maeoticus</i> <i>Podonevadne trigona ovum</i>	1030
	52°00.697', 47°22.876'	р. Большой Иргиз 3 км выше устья, гл. 5 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i>	1018
	51°44.190', 46°41.184'	Волга ниже п. Маркс, гл. 8 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i>	961
	51°39.712', 46°11.715'	р. Курдюм 2 км выше устья, гл. 2.5 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i>	918
	51°23.765', 45°58.502'	Волга ниже г. Саратова, гл. 15 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i>	911
	50°47.517', 45°59.337'	Волга у с. Ровное, гл. 15 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i>	796
	50°17.362', 45°56.055'	р. Еруслан 10 км выше устья, гл. 4 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> <i>Cercopagis pengoi</i>	721
	50°06.046', 45°27.271'	Волга выше г. Камышина, гл. 28 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> <i>Cornigerius maeoticus</i>	686
	49°32.026', 45°06.324'	Волга у п. Горный Балыклей, гл. 16 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> <i>Cercopagis pengoi</i>	616
	48°51.271', 44°40.273'	Волга против г. Волжский, гл. 18 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i> <i>Cercopagis pengoi</i>	541

Нижняя Волга незарегулированная	48°45.000', 44°37.242'	Волга ниже Волжской ГЭС, гл. 9 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i>	524
	48°29.548', 44°45.092'	Волга ниже г. Волгограда, гл. 8 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i>	467
	48°28.497', 44°55.236'	Волга против п. Райгород, гл. 14 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i>	455
	48°28.463', 45°35.297'	Волга у Каменного Яра, гл. 6 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i>	396
	48°06.265, 46°09.547	Волга у Чёрного Яра, гл. 7 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i>	319
	47°55.129', 46°09.901'	Волга у с. Солёное Займище, гл. 14 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i>	299
	47°38.055', 46°38.806'	Волга у с. Ветлянка, гл. 23 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i>	236
	47°24.719', 46°59.080'	Ерик Парашкин, гл. 18 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i>	180
	47°00.823', 47°29.304'	Волга у с. Сероглазка, гл. 7 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i>	127
	46°49.749', 47°37.275'	Волга у с. Замьяны, гл. 10 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i>	97
	46°44.765', 47°49.908'	Волга против с. Верхнелебяжье, гл. 14 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i>	82
	46°44.370', 47°53.668'	р. Бузан 3 км выше устья, гл. 2 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i>	79
	46°31.960', 48°01.394'	Волга против с. Тулугановка, гл. 9 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i>	51
	46°23.470', 48°02.274'	Волга выше г. Астрахани, гл. 3 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i>	22
46°18.305', 47°58.519'	Волга ниже г. Астрахани, гл. 4 м	<i>Heterocope caspia</i> <i>Eurytemora caspica</i> <i>Calanipeda aquaedulcis</i>	12	

Ундорском плёсах Куйбышевского вдхр. – северных местообитаниях вида (1570–1660 км от Каспия) (рис. 6 а), куда он вселился совсем недавно в период 2008–2015 гг. [Lazareva, 2018]. В водохранилищах Волги вид образовывал в среднем не более 3% численности ракообразных и 2% биомассы зоопланктона, в незарегулированном участке Волги 8–9%. Количество *E. caspica* в Каме составляло менее 3 тыс. экз./м³, в Волге – локально до 6 тыс. экз./м³ (рис. 6 а), этот вид формировал в среднем менее 1% количества ракообразных и биомассы зоопланктона. В Саратовском вдхр. *E. caspica* не обнаружена,

хотя во второй половине 2000-х гг. *E. cf. affinis* регистрировали в пелагиали и прибрежье до 2 тыс. экз./м³ [Попов, 2007; Мухортова, 2011; Романова и др., 2016].

В августе все три вида понто-каспийских кладоцер в волжских водохранилищах были малочисленны (рис. 6 в). Среди них наибольшая численность (150–300 экз./м³) отмечена для *Cornigerius maeoticus* в Камском плёсе Куйбышевского вдхр. и средней части Саратовского. Обилие *Cercopagis pengoi* не превышало 50 экз./м³, а *Podonevadne trigona ovum* – 15 экз./м³.

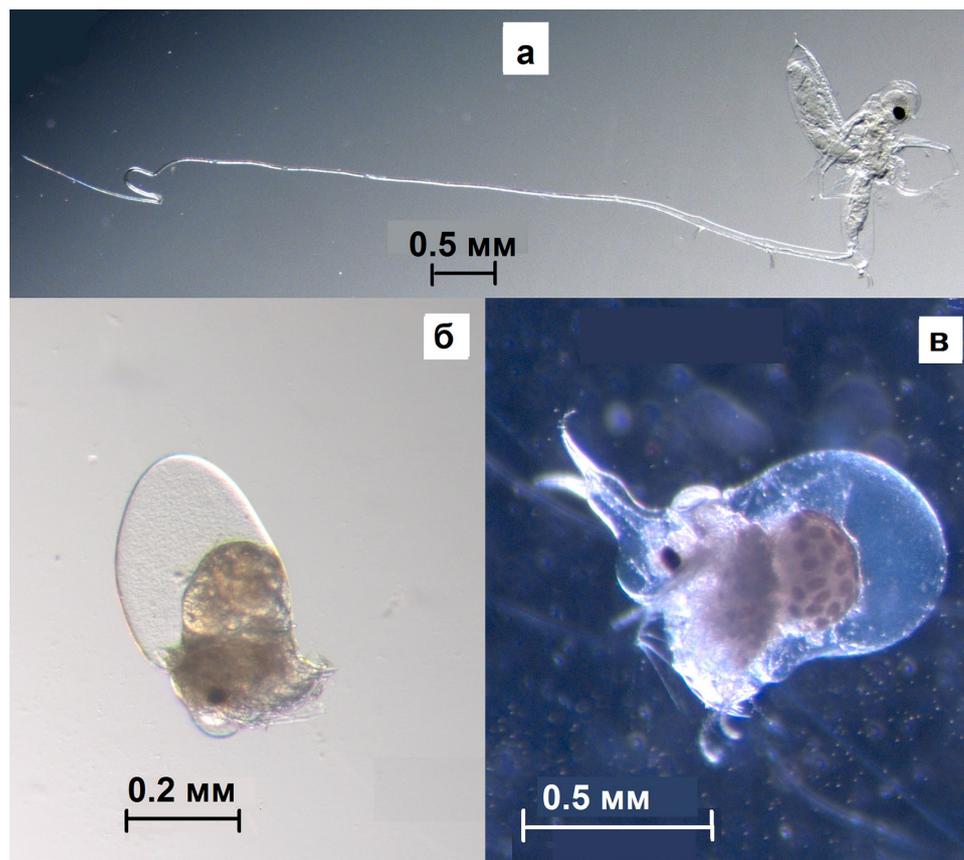


Рис. 5. Партогенетические самки *Cercopagis pengoi* (а), *Podonevadne trigona ovum* (б) и *Cornigerius maeoticus maeoticus* (в) из водохранилищ Волги.

Вертикальное распределение численности. Анализ вертикального распределения обилия вселенцев в глубоководной части (более 30 м) Куйбышевского вдхр. и наиболее глубоких (16–24 м) участках выше плотин ГЭС камских водохранилищ показал, что 90–97% популяций копепоид *Heterocope caspica* и более 80% *Calanipeda aquaedulcis* держались днём в верхнем 10-метровом слое вод (табл. 5). Напротив, 65–70% популяции *Eurytemora caspica* в Волге концентрировалось в глубоком (12–20 м) горизонте вод. В р. Каме *E. caspica* держалась выше в слое 6–10 м, вероятно, это определялось сильным дефицитом кислорода в приплотинных участках Воткинского и Камского водохранилищ. Глубже 10 м его содержание снижалось до <1.5 мг/л (<20% насыщения) [Лазарева и др., 2018в]. Почти 80% популяции *Cornigerius maeoticus* зарегистрировано в верхнем 5-метровом слое, а *Cercopagis pengoi* обнаружен во всех местобитаниях только в этом слое. Большинство

вселенцев отсутствовали на глубине более 15–20 м, лишь *Heterocope caspica* и *Eurytemora caspica* в небольшом количестве встречались у дна до глубины свыше 30 м.

У всех трёх видов копепоид науплиусы и копеподиты 1–3-й стадий развития в дневное время формировали скопления в поверхностном 5-метровом слое вод, где они составляли более 90% численности популяции. Взрослые особи и копеподиты 4–5-й стадий в основном (50–70% численности) отмечены на глубине более 12 м в р. Волге и более 6 м в р. Каме.

Параметры популяций массовых видов вселенцев. Среди обитающих в реках Волге и Каме понто-каспийских копепоид самым крупным видом являлась *Heterocope caspica*. Длина тела взрослых самок составляла 1.3–1.8 мм, самцов 1.0–1.5 мм, максимального размера рачки достигали в Нижнекамском и Волгоградском водохранилищах (табл. 6). В августе основу численности (65–95%) популяций *H. caspica* составляли копеподиты и науплиусы, доля

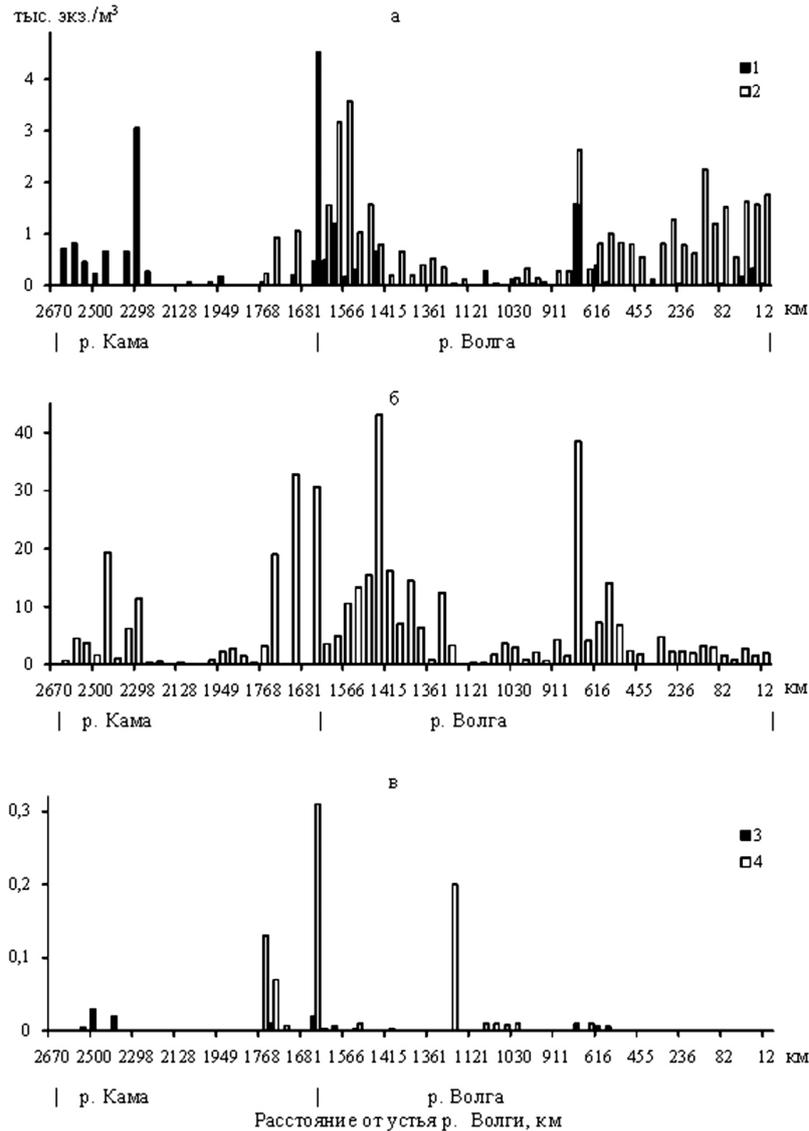


Рис. 6. Распределение численности видов-вселенцев в реках Волге и Каме. а – *Eurytemora caspica* (1) и *Calanipeda aquaedulcis* (2), б – *Heterocope caspia*, в – *Cercopagis pengoi* (3) и *Cornigerius maeoticus maeoticus* (4).

Таблица 5. Вертикальное распределение численности вселенцев в реках Волге (Куйбышевское водохранилище) и Каме (приплотинные участки Камского, Воткинского и Нижнекамского водохранилищ)

Глубина, м	<i>Heterocope caspia</i>		<i>Eurytemora caspica</i>		<i>Calanipeda aquaedulcis</i>		<i>Cornigerius maeoticus</i>		<i>Cercopagis pengoi</i>	
	<i>N</i>	% <i>N</i> _{sum}	<i>N</i>	% <i>N</i> _{sum}	<i>N</i>	% <i>N</i> _{sum}	<i>N</i>	% <i>N</i> _{sum}	<i>N</i>	% <i>N</i> _{sum}
р. Волга										
0–5	163.9	53	2.8	16	15.8	45	3.9	75	0.3	100
6–11	117.7	37	2.2	13	14.6	41	0.6	12	0	0
12–20	32.1	10	11.3	66	5.0	14	0.7	13	0	0
21–32	0.8	<1%	0.8	5	0	0	0	0	0	0
р. Кама										
0–5	13.8	52	0.7	24	–	–	–	–	0.5	100
6–10	12.0	45	2.1	68	–	–	–	–	0	0
11–15	0.3	1	0.3	8	–	–	–	–	0	0
16–21	0.4	2	0	0	–	–	–	–	0	0

Примечание. *N* – численность вида в слое воды, тыс. экз./м³; %*N*_{sum} – доля вида в слое от суммарной численности (*N*_{sum}, тыс. экз./м²) во всей толще воды.

взрослых особей была наибольшей (10–35%) в северных камских водохранилищах, вероятно, здесь рачки позже приступали к размножению. Учёт науплиусов – наиболее многочисленной части популяций копепод – позволил более полно определить обилие всех трёх вселенцев этой группы. Науплиусы *H. caspia* несли на заднем конце тела два направленные вниз крепкие боковые шипа и две тонкие длинные щетинки, отогнутые на спинную сторону под углом около 45° к продольной оси тела (рис. 2 а). Индивидуальная плодовитость *H. caspia* заметно варьировала год от года и от водоёма к водоёму. Так, в Куйбышевском вдхр. в 2015 г. она составляла 11±2, в 2016 г. – 17±1, а в 2017 – 23±2 яйца. Максимальную плодовитость (в среднем 19–22 яйца) наблюдали в волжских водохранилищах (табл. 6).

Другой крупный, «грузный» и хорошо заметный вселенец – копепода *Calanipeda aquaedulcis*. Длина тела самок в р. Волга достигала 1.4 мм, самцов – 1.2 мм. Размеры особей вида мало изменялись от водоёма к водоёму, но в Саратовском вдхр. зарегистрированы самки достоверно меньшего размера по сравнению с другими участками р. Волги (табл. 6). В августе основную часть (55–90%) популяций калянипеды составляли науплиусы, которые очень хорошо заметны в планктоне, поскольку вооружены крупным непарным шипом на заднем конце тела. Он составляет 25–30% длины науплиуса (рис. 4 б), у науплиусов других волжских копепод подобного шипа нет. Взрослые особи составляли 5–20% численности популяции, наибольшее их количество обнаружено в Ундорском плёсе Куйбышевского вдхр. и незарегулированном участке Нижней Волги. В августе в Волге калянипеда размножалась повсеместно, самки несли до 25 яиц, наибольшая индивидуальная плодовитость (в среднем 19–20 яиц) наблюдалась в Саратовском и Куйбышевском водохранилищах (табл. 6).

Самый мелкий среди понто-каспийских видов копепод – *Eurytemora caspica*. Длина тела половозрелых самок в камских водохранилищах достигала 1.3 мм, самцов – 1.1 мм (табл. 6). Наиболее крупные рачки (в среднем более 1

мм) зарегистрированы в камских водохранилищах, наиболее удаленных от устья р. Волги. В августе взрослые размножающиеся особи формировали 10–70% численности популяций *E. caspica*, доля науплиусов и копеподитов была наибольшей (более 70%) в наименее проточных участках рек Камы (Камское и Воткинское водохранилища) и Волги (Куйбышевское и Волгоградское водохранилища). Науплиусы *E. caspica* хорошо отличались от таковых *HeterosCOPE caspia*. На заднем конце тела они несли не два, а четыре шипа – два мощных длинных изогнутых боковых и два вдвое более коротких прямых сильно сближенных и сдвинутых на брюшную сторону (рис. 3 в). Максимальная индивидуальная плодовитость *E. caspica* (в среднем 20–21, максимально до 30 яиц в яйцевом мешке) зарегистрирована в Воткинском вдхр. и незарегулированном участке р. Волги (табл. 6).

Среди понто-каспийских кладоцер, обитающих в Волге и Каме, наиболее крупным и заметным вселенцем являлся *Cercopagis pengoi*. В августе находили молодь (длина тела <1.5 мм) и взрослых рачков, представленных партеногенетическими самками (1.5–2 мм) с тремя парами каудальных когтей и 2–7 эмбрионами в выводковой сумке. Самки с латентными яйцами не обнаружены. Единично в Камском и Волгоградском водохранилищах найдены самцы (1.4–1.6 мм). Средние размеры тела взрослых самок в северном Камском (1.75±0.08 мм) и более южном Куйбышевском (1.65±0.15 мм) водохранилищах достоверно не различались. Следует отметить крайне мозаичное распределение обилия вида по акватории водоёмов, сильно варьирующее год от года. Так, в Куйбышевском вдхр. в августе 2015 г. *C. pengoi* отмечен в Тетюшинском, Ундорском и Ульяновском плёсах (<10 экз./м³), в августе 2016 г. – в Камском и Волго-Камском плёсах (<20 экз./м³), а в августе 2017 г. не найден ни в одном участке водоёма.

Два других вида кладоцер-вселенцев характеризуются очень небольшими размерами тела (менее 0.8 мм) и плохо заметны в сборах планктона, особенно в период массового развития цианобактерий. Длина тела взрослых самок

Таблица 6. Характеристики популяций понто-каспийских копепод в водохранилищах Волги и Камы летом 2015–2017 гг.

Показатель	Водохранилища						
	Ка	Вот	НКа	Ку	С	Вол	НВ
<i>Heterosore caspia</i>							
Длина тела, мм							
самка	1.48±0.03 1.3–1.7	1.54±0.05 1.4–1.7	1.70±0.05 1.5–1.8	1.49±0.01 1.4–1.7	1.48±0.02 1.2–1.6	1.57±0.03 1.4–1.8	1.53±0.02 1.3–1.6
самец	1.25±0.06 1.0–1.5	1.33±0.03 1.2–1.4	1.42±0.02 1.4–1.5	1.35±0.01 1.2–1.5	1.33±0.08 1.1–1.4	1.34±0.03 1.1–1.5	1.33±0.03 1.1–1.4
Число яиц/♀	17±1 15–24	12±3 5–20	14±5 2–30	22±1 5–40	20±3 10–30	19±3 10–35	15±3 2–30
Доля взрослых, %	20	10	35	9	2	2	6
<i>Eurytemora caspica</i>							
Длина тела, мм							
самка	1.17±0.04 1.1–1.3	1.13±0.03 1.1–1.2	1.10±0.06 1.0–1.2	0.92±0.01 0.8–1.1	–	0.94±0.02 0.9–1.2	1.00±0.03 0.9–1.1
самец	1.03±0.02 1.0–1.1	1.02±0.02 1.0–1.1	1.00±0.00 1.0	0.91±0.01 0.8–0.9	–	0.92±0.01 0.8–1.1	0.95±0.03 0.8–1.0
Число яиц/♀	14±2 8–20	20±3 12–30	15±5 10–20	15±1 7–25	–	11±2 7–15	21±4 13–30
Доля взрослых, %	30	10	60	30	–	20	70
<i>Calanipeda aquaedulcis</i>							
Длина тела, мм							
самка	–	–	–	1.25±0.02 1.1–1.4	1.18±0.04 1.1–1.3	1.27±0.02 1.1–1.4	1.28±0.02 1.2–1.4
самец	–	–	–	1.10±0.01 1.0–1.2	1.05±0.03 1.0–1.1	1.10±0.01 1.0–1.1	1.05±0.02 1.0–1.1
Число яиц/♀	–	–	–	19±1 8–25	20±3 14–25	13±1 7–25	12±1 7–20
Доля взрослых, %	–	–	–	6	13	10	17

Примечание. Над чертой среднее, под чертой минимум – максимум. Обозначения водоёмов, как в табл. 2.

Cornigerius maeoticus maeoticus составляла 0.4–0.8 мм. В августе в волжских водохранилищах большинство самок были без эмбрионов, особей с латентными яйцами не обнаружено. Самый мелкий (длина тела 0.3–0.4 мм, высота раковины 0.5–0.8 мм) из вселившихся в Волгу понто-азовских кладоцер – *Podonevadne trigona ovum*. В пределах Волгоградского вдхр. в сборах присутствовали самки без эмбрионов.

Обсуждение результатов

Река Волга является частью важнейшего для Европейской России черноморско-каспийско-волжского транзитного пути (инвазионного коридора) расселения водных организмов [Slyn'ko et al., 2002; Дгебуадзе, 2011]. Мощный поток северных озёрных ракообразных зоопланктона из водоёмов Верхней Волги вниз по течению реки сформировался после заполнения в 1947 г. Рыбинского вдхр. [Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1976]. Так, к середине 1970-х гг. в Куйбышевском вдхр. успешно натурализовались 11 видов рачков северного происхождения, в Саратовском – 6 видов [Волга и её жизнь, 1978]. К началу 2010-х гг. для Саратовского вдхр. указаны уже 12 северных вселенцев [Попов, 2013]. Во второй половине 2010-х гг. три типично северных рачка (*Heterocope appendiculata* Sars, 1863, *Limnoscida frontosa* Sars, 1862 и *Bosmina (Eubosmina) cf. crassicornis* Lilljeborg, 1887) зарегистрированы в Волгоградском вдхр., а *B. crassicornis* стала самым обычным видом по всей Волге от верховьев до дельты [Лазарева и др., 2018б].

Фактически одновременно с расселением вниз по Волге северных видов сформировался встречный поток вверх по реке – южных, в том числе солоноватоводных понто-каспийских ракообразных. В 1960–1980-х гг. до Куйбышевского вдхр. расселился один вид (*Heterocope caspia*) и три вида распространились до Волгоградского [Волга и её жизнь, 1978]. Интенсивность продвижения по Волге на север понто-каспийских ракообразных резко возросла в 2000-х гг., на рубеже 2000–2010-х гг. в Саратовском вдхр. отмечено пять натурализовавшихся вселенцев, в Куйбышевском

– четыре [Романова, 2010; Попов, 2013; Романова и др., 2016]. По нашим данным, к 2017 г. в Куйбышевском вдхр. зарегистрировано уже пять вселенцев, три из них продвинулись ещё дальше на север и вселились в камские водохранилища (табл. 2).

Все шесть понто-каспийских вселенцев, рассмотренные в статье, натурализовались в обширных участках р. Волги, три из них (копеподы *H. caspia*, *Calanipeda aquaedulcis* и *Eurytemora caspica*) сформировали многочисленные популяции, способные конкурировать за пищевые ресурсы с северными вселенцами и аборигенными ракообразными. Большой «бросок» на север (более 400 км) сделали *Calanipeda aquaedulcis*, *Cercopagis pengoi* и *Cornigerius m. maeoticus*, которые к 2016 г. заселили почти всё Куйбышевское вдхр. Каланипеда стала обычной формой планктона (встречаемость в 60–100% проб) для участка р. Волги от г. Астрахани до устья Камы (55°12' с. ш.) и р. Камы до верховьев Камского плёса Куйбышевского вдхр. (55°24' с. ш.). Ранее в 1980–1990-х гг. северной границей распространения этого вида была верхняя часть Саратовского вдхр. [Романова, 2010; Попов, 2011; Романова и др., 2016]. На рубеже 2000–2010-х гг. самые северные находки кладоцер *Cercopagis pengoi* и *Cornigerius maeoticus* отмечались в нижнем участке Куйбышевского вдхр. вблизи плотины Жигулёвской ГЭС (53° с. ш.) [Бычек, 2008; Попов, 2011].

Три вида *Heterocope caspia*, *Eurytemora caspica* и *Cercopagis pengoi* совсем недавно к 2016 г. распространились и натурализовались в камских водохранилищах на очень большом расстоянии (800–1000 км) от слияния рек Камы и Волги. Суммарный путь, который за 5–6 лет прошёл на север по Волге и Каме *C. pengoi*, составил около 1200 км. Самая северная его находка в р. Каме расположена у г. Добрянка (58°26' с. ш.). По темпу расширения ареала пять видов-вселенцев из шести (за исключением *Podonevadne t. ovum*) можно отнести к инвазионным. Однако наши данные не достаточны для того, чтобы выявить какой-либо ущерб для зоопланктона Волги и Камы от вселения этих видов.

Влияние вселенцев на зоопланктон лучше всего изучено на примере хищного рачка *Cercopagis pengoi*, разработан и апробирован показатель оценки (импакт-индекс) воздействия этого опасного инвазионного вида на аборигенные планктонные сообщества [Телеш и др., 2001; Laxson et al., 2003; Телеш, 2006; Litvinchuk, Telesh, 2006; Науменко, Телеш, 2008, 2019]. В заливах Балтийского моря и оз. Онтарио после вселения *C. pengoi* выявлены заметные изменения таксономической и размерно-массовой структуры, а также трофических взаимодействий внутри зоопланктона, однако пресс этого хищника на сообщество в многолетнем аспекте снижался [Litvinchuk, Telesh, 2006; Науменко, Телеш, 2008, 2019]. В Вислинском заливе Балтийского моря натурализация *C. pengoi* в 1999–2008 гг. способствовала снижению вклада *Sopropoda* в общую биомассу зоопланктона более чем вдвое, тогда как значение мелких видов *Rotifera* вдвое возросло [Науменко, Телеш, 2019]. В оз. Онтарио наблюдали существенное снижение обилия массовых видов планктонных ракообразных после вселения *C. pengoi* [Laxson et al., 2003]. При массовом развитии этого вселенца отмечают смены доминантов. Так, вселение *C. pengoi* в восточную часть Финского залива способствовало снижению численности и биомассы доминирующего вида *Eurytemora affinis* и замещению его вселенцем [Телеш, 2006, 2012], подобное отмечено и в Вислинском заливе [Науменко, Телеш, 2019]. Низкая численность *Cercopagis pengoi* (менее 100 экз./м³) и мозаичное распределение не привели к сколько-нибудь заметному воздействию хищника на зоопланктон водохранилищ Волги и Камы. Напротив, прочие вселенцы, в том числе мелкие рачки (*Cornigerius m. maeoticus*, *Eurytemora caspica*) – потенциальные жертвы *C. pengoi*, совместно с ним продолжали расселение на север по обеим рекам и осваивали новые биотопы.

Нативным ареалом *C. pengoi* считают Каспийское, Азовское и Аральское моря [Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987; Panov et al., 2007]. До 1980-х гг. за пределами нативного ареала вид был известен из солоноватых ли-

манов Чёрного моря (эстуарии Днепра, Дуная и Буга) и р. Маныч (Веселовское вдхр.), а также из пресноводных водохранилищ на реках Дон (Цимлянское) и Днепр (Днепровское, Каховское и Кременчугское) [Вольвич, 1978; Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987]. В начале 1990-х гг. он проник в северо-восточные заливы Балтийского моря [Krylov et al., 1999; Gorokhova et al., 2000], а к 2000 г. заселил фактически всю его акваторию [Науменко, Телеш, 2008]. В конце 1990-х гг. *C. pengoi* появился в Великих Озёрах Северной Америки [MacIsaac et al., 1999; Makarewicz et al., 2001].

В водохранилищах р. Волги, как правило, численность *C. pengoi* очень мала (4–90 экз./м³) и сильно варьирует год от года, встречаемость изменяется в пределах 10–20% проб [Попов, 2007; Бычек, 2008; Роров, 2011]. После 2006 г. в Нижней Волге локально его обилие достигает 200–300 экз./м³ [Роров, 2011]. По нашим данным, в 2015–2017 гг. в реках Волге и Каме численность *C. pengoi* выше 100 экз./м³ не обнаружена. Для сравнения, в Финском заливе Балтийского моря обилие вселенца достигает более 2 тыс. экз./м³ [Биологические инвазии..., 2004], в Вислинском заливе – 12 тыс. экз./м³ [Науменко, Телеш, 2008], на остальной акватории составляет <500 экз./м³ [Krylov et al., 1999; Gorokhova et al., 2000; Litvinchuk, Telesh, 2006; Panov et al., 2007]. В оз. Онтарио вселенец также достигает высокой численности (>2 тыс. экз./м³), хотя в других озёрах Канады его количество не превышает 100 экз./м³ [Makarewicz et al., 2001]. Отмечают высокую плодовитость (более 5 яиц/♀), определяющую значительную численность вселенца в заливах Балтики, а также, как особенность жизненной стратегии, длительный период гамогенетического размножения и большее по сравнению с нативным ареалом количество латентных яиц в кладке (2–3 яйца) [Полунина, 2017; Науменко, 2018]. В реках Волге и Каме *C. pengoi* также достигал сравнительно большой плодовитости (до 7 яиц/♀), однако это не приводило к формированию высокой численности его популяций.

Понто-азовская форма *Cornigerius maeoticus maeoticus* характерна для солоноватых вод (до 10‰) Азовского моря, обычна в Дне-

провско-Бугском лимане и дельте Дуная, но отсутствует в Каспии [Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987; Поважный, 2009; Селифонова, 2013]. Вид способен обитать в пресной воде, что позволило ему в 1960–1970-х гг. расселиться в водохранилища Днепра, Дона и Волги [Вьюшкова, 1971; Panov et al., 2007; Бычек, 2008; Роров, 2011]. В августе 2003 г. понто-азовская форма *C. m. maeoticus* впервые отмечена в Финском заливе Балтийского моря [Rodionova et al., 2005].

В р. Волге выше г. Астрахани найдена только понто-азовская форма с закруглённой раковиной (рис. 5 в). Ниже по течению в авандельте реки, напротив, до начала 1990-х гг. находили каспийский подвид *C. m. hircus* (Sars, 1902), позже там обнаружен и понто-азовский *C. m. maeoticus* [Горбунова и др., 2009]. Вероятно, он попал в дельту Волги со стоком вод из Волгоградского вдхр. или из Волго-Донского судоходного канала. Каспийский (*C. m. hircus*) и понто-азовский (*C. m. maeoticus*) подвиды хорошо различаются морфологически по форме раковины и рогов [Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987], однако генетических отличий между ними не выявлено [Panov et al., 2007].

В водохранилищах р. Волги для *C. m. maeoticus*, как и для *Cercopagis pengoi*, характерны большие колебания численности год от года, что отмечают и другие авторы [Бычек, 2008]. В июле 2015 г. в верхней части Саратовского вдхр. численность *C. m. maeoticus* превышала 2 тыс. экз./м³ [Malinina, Kolozin, 2017], близких значений (1–2 тыс. экз./м³) его обилие в Саратовском и Куйбышевском водохранилищах достигало в 2000-х гг. [Бычек, 2008; Мухортова, 2011; Роров, 2011]. В 2015–2017 гг. численность *C. m. maeoticus* не превышала 300 экз./м³.

Podonevadne trigona ovum, как и другие два вида кладоцер-вселенцев, является обитателем солоноватых вод, но может жить в пресной воде [Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987]. Эта особенность биологии позволила данному подвиду расселиться сначала в водохранилища Днепра и Дона [Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987], а затем и Волги [Малинина, 2003; Malinina, Kolozin, 2017]. Указанная форма хорошо

отличается от морфологически варибельного каспийского подвида *P. t. trigona* (Sars, 1897) вздутой асимметричной раковиной с закругленным задним краем [Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987]. Это единственный вселенец, которого мы не обнаружили за пределами Волгоградского вдхр. Однако другие авторы указывают на его находки выше по Волге в Саратовском вдхр. [Malinina, Kolozin, 2017].

Heteroscope caspia – обычный обитатель пелагиали Каспийского, побережья Чёрного и Азовского морей, а также их лиманов [Борущкий и др., 1991; Крупа и др., 2016]. В реках Волге и Каме самки *H. caspia* вынашивали до 40 яиц в непарном яйцевом мешке (рис. 2 б). Этим, а также строением ног пятой пары (P5) (рис. 2 в, г) и генитальной пластинки самки (рис. 2 д), они хорошо отличались от обычного в указанных реках вида *H. appendiculata*, который откладывает яйца короткими цепочками прямо в воду [Лазарева, 2005; Лазарева и др., 2018б]. Мы также приводим фотографии с описанием науплиусов *H. caspia* и двух других копепод-вселенцев (рис. 2 а, 3 в и 4 б). Науплиусы всех трёх видов достаточно видоспецифичны, что характерно для многих представителей Calanoida [Сажина, 1985]. Конечно, только по науплиусам трудно определить видовую принадлежность копепод, однако знание внешних морфологических признаков науплиусов при наличии в сборах взрослых особей и копеподитов позволяет существенно полнее учесть численность популяций вселенцев.

В Северном Каспии *H. caspia* встречается при солёности до 8‰, наиболее многочисленна (до 15 тыс. экз./м³) в интервале солёности 1–4‰ [Крупа и др., 2016]. В Азовском море вид в небольшом количестве обитает преимущественно в опреснённом Таганрогском заливе при <7‰ [Поважный, 2009; Селифонова, 2013]. *H. caspia* может жить в пресной воде [Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1976]. С середины 1960-х лет этот вид достигает высокой численности в Куйбышевском и Волгоградском водохранилищах [Волга и её жизнь, 1978; Тимохина, 2000]. В Саратовском вдхр. он обитает в пелагиали и побережье с 1966 г., максимальное количество взрослых

особей обычно составляет 1–4 тыс. экз./м³ [Попов, 2007; Мухортова, 2011; Романова и др., 2016; Роров, 2011]. В р. Волге *H. caspia* размножается всё лето, сезонные максимумы численности в Куйбышевском вдхр. наблюдаются в июле и августе-сентябре [Тимохина, 2000]. В 2015–2017 гг. с учётом науплиусов и копеподитов 1–3-й стадий развития установлено, что данный вид многочислен (обычно 2–7 тыс., локально более 40 тыс. экз./м³) по всей Волге от г. Астрахани до устья Камы и по Каме от её устья до г. Березники (рис. 6 б).

Копепода *Calanipeda aquaedulcis* относится к средиземноморскому комплексу гидробионтов, это неспециализированный фильтратор фито-детритофаг, потребляющий тот вид корма, который есть в наличии в водоёме [Svetlichny et al., 2012]. В настоящее время калянипеда широко распространена в пресных и солоноватых (до 15‰) реках, озёрах и морях юга Европейской России [Боруцкий и др., 1991; Определитель..., 2010]. Эта копепода активно расселяется в водоёмы Европы, Азии и Африки, чему способствует широкое использование *C. aquaedulcis* в аквакультуре, а также устойчивость яиц и взрослых особей к транспортировке с балластными водами судов [Svetlichny et al., 2012]. Считают [Биологические инвазии..., 2004], что интродукция *C. aquaedulcis* в Арал в середине 1970-х гг. способствовала исчезновению аборигенного *Arctodiaptomus salinus* Daday. В Северном Каспии и дельте Волги *Calanipeda aquaedulcis* известна с начала прошлого века [Чугунов, 1921].

C. aquaedulcis обитает в водоёмах круглый год при температуре воды от –1 до 30 °С [Карпевич, 1964; Боруцкий и др., 1991; Svetlichny et al., 2012]. Вид обладает исключительно высоким продукционным потенциалом, в Азовском море размножается с апреля до ноября и даёт 10–13 генераций [Карпевич, 1964]. Самки *C. aquaedulcis* в нативных биотопах достигают длины 1.6 мм и несут до 20 яиц в непарном яйцевом мешке [Карпевич, 1964]. В р. Волге рачки были некрупными (<1.4 мм), максимальная индивидуальная плодовитость (20–25 яиц/♀) оказалась близка или выше по сравнению с

наблюдаемой в нативных местообитаниях. Вероятно, в р. Волге *C. aquaedulcis* нашла благоприятные трофические условия, на это указывает и сравнительно высокая численность вида (рис. 6 а). Таксономическая идентификация взрослых особей и копеподитов 4–5-й стадий развития этого вселенца не составляет проблемы [Боруцкий и др., 1991; Lazareva, 2018]. Основным отличительным признаком – строение P5 самцов и самок (рис. 4 в, г). Половозрелые самки имеют на левой стороне генитального сегмента мощный крючковидный выступ (рис. 4 д), хорошо различимый даже при небольшом увеличении (×25–50). Науплиусы со второй стадии развития несут крупный непарный шип на заднем конце тела (рис. 4 б), которого нет у пресноводных Calanoida [Атлас..., 1974; Крупа и др., 2016; Lazareva, 2018]. Это позволяет идентифицировать присутствие данного вселенца в водохранилищах рек Волги и Камы даже в тех случаях, когда не найдены взрослые особи.

Видовой статус *Eurytemora caspica*, обитающей в Нижней и Средней Волге, а также в Каме подтверждён анализом участка митохондриального гена цитохром оксидазы 1 (CO1) [Сухих и др., 2018]. Ранее данный вид идентифицировали в составе *E. cf. affinis* [Тимохина, 2000; Попов, 2007; Мухортова, 2011; Роров, 2011; Романова и др., 2016]. Морфологически каспийский вид занимает промежуточное положение между европейским *E. affinis* и американским *E. carolleeae* Alekseev et Souissi, 2011; подробное описание вида приведено в работе [Sukhikh, Alekseev, 2013]. От *E. affinis* он отличается формой генитального сегмента, распределением волосков на абдоминальном сегменте и каудальных ветвях самок, размером маленького шипика на дистальном членике P5 самок, который составляет <10% длины ближайшего шипа (рис. 3 д), а также строением P5 самцов (рис. 3 г).

По данным А.Ф. Тимохиной [2000], пик численности *E. cf. affinis* в Куйбышевском вдхр. приходится на июнь, в это время её количество вдвое превышает таковое *Heterocope caspia*. В августе 2015–2017 гг. численность *E. caspica* была примерно на порядок ниже по сравнению

с количеством гетерокопы. Особи *E. caspica* из р. Волги, по нашим промерам (длина тела ♀ 0.95 ± 0.02 , ♂ 0.93 ± 0.01 мм), оказались близки к обитающим в Каспии (♀ 0.92 ± 0.01 , ♂ 0.91 ± 0.03 мм) [Sukhikh, Alekseev, 2013]. В более северных местообитаниях р. Камы рачки были достоверно крупнее (♀ 1.13 ± 0.02 , ♂ 1.02 ± 0.02 мм).

Заключение

Понто-каспийские виды обнаружены по всему руслу р. Волги ниже г. Казани (южнее $55^{\circ}32'$ с. ш.) и в р. Каме от устья до верховьев Камского вдхр. ($59^{\circ}20'$ с. ш.). В волжских водохранилищах зарегистрировано шесть вселенцев (*Heterocope caspia*, *Calanipeda aquaedulcis*, *Eurytemora caspica*, *Cornigerius maeoticus maeoticus*, *Cercopagis pengoi* и *Podonevadne trigona ovum*), в камских – три (*Heterocope caspia*, *Eurytemora caspica* и *Cercopagis pengoi*). Граница ареалов *Calanipeda aquaedulcis*, *Cornigerius maeoticus* и *Cercopagis pengoi* сдвинулась к северу по Волге на 300–400 км и на 300 км по Каме, за 5–6 лет эти три вида заселили почти всё Куйбышевское вдхр. за исключением верховьев его Волжского плёса. По сравнению с данными начала 2010-х гг. северная граница распространения вселенцев в Волге сместилась от Жигулёвской ГЭС до устья р. Камы (Волго-Камский плёс Куйбышевского вдхр.). Выше в Волжский плёс водохранилища до 55° с. ш. проникли только *Cornigerius maeoticus* и *Heterocope caspia*. Не отмечено расширение ареала кладоцеры *Podonevadne trigona ovum*, которая найдена только в Волгоградском вдхр. ($46^{\circ}18'$ с. ш.).

Впервые установлено, что пять вселенцев быстро (менее чем за 8 лет) распространились вверх по Каме. Копеподы *Heterocope caspia* и *Eurytemora caspica* расселились и натурализовались фактически на всей акватории Нижнекамского, Воткинского и Камского водохранилищ до 59° с. ш. (в пределах 1000 км от Волги). Копепода *Calanipeda aquaedulcis*, кладоцеры *Cornigerius maeoticus* и *Cercopagis pengoi* вселились в Камский плёс Куйбышевского вдхр. и распространились до его

верховья ($55^{\circ}26'$ с. ш.). Ещё севернее проник *C. pengoi*, он сформировал в Каме разорванный ареал с группировками местообитаний в устьевой области реки ($55^{\circ}12' - 55^{\circ}26'$ с. ш.) и на 800 км выше по течению вблизи г. Перми ($57^{\circ}53' - 58^{\circ}26'$ с. ш.).

К 2017 г. через 50 лет после вселения в Волгу и всего через пять лет после последних сообщений о всё ещё редких находках *Calanipeda aquaedulcis* в Нижней Волге обнаружено, что этот вид стал обычным (встречаемость в более 90% проб), локально многочисленным в Волге от г. Астрахани до устья р. Камы, а также в Каме до верховьев Камского плёса Куйбышевского вдхр. (в пределах 300 км от Волги). Широкое распространение и интенсивное размножение вида указывают на его успешную натурализацию в Куйбышевском, Саратовском и Волгоградском водохранилищах, а также в Волге ниже плотины Волжской ГЭС. Остальные вселенцы в новых местообитаниях также успешно размножаются, сформировали самовоспроизводящиеся популяции и, следовательно, натурализовались.

Окончательно установлено, что в Волге и Каме обитает новый описанный в 2013 г. вид *Eurytemora caspica*, а не *E. affinis*, как это считали ранее. Южной границей ареала вида *E. caspica* является северный Каспий, откуда был описан этот вид, а северной границей – средняя часть Камского вдхр. В р. Волге этот вид не встречается выше устья р. Камы.

Благодарности

Автор признательна А.И. Цветкову за предоставленные гидрофизические характеристики и картографические материалы по водохранилищам Волги и Камы, В.А. Гусакову за помощь в фотосъёмке ракообразных, а также анонимным рецензентам за внимательное прочтение рукописи статьи и конструктивные замечания.

Финансирование работы

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

Конфликт интересов

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных автором.

Литература

- Авакян А.Б., Салтанкин В.П., Шарапов В.А. Водохранилища. М.: Мысль, 1987. 325 с.
- Атлас беспозвоночных Аральского моря. М.: Пищевая промышленность, 1974. 275 с.
- Беляева П.Г., Минеева Н.М., Сигарева Л.Е. и др. Содержание растительных пигментов в воде и донных отложениях водохранилищ р. Камы // Тр. Ин-та биологии внутр. вод РАН. 2018. Вып. 81 (84). С. 97–104.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Ред. А.Ф. Алимов, Н.Г. Богущкая. М.: Т-во научн. изданий КМК, 2004. 436 с.
- Боруцкий Е.С., Степанова Л.А., Кос М.С. Определитель Calanoida пресных вод СССР. Л.: Наука, 1991. 504 с.
- Бычек Е.А. Новые виды Polyphemoidea для волжских водохранилищ // Российский журнал биологических инвазий. 2008. № 1. С. 2–5.
- Волга и её жизнь. Л.: Наука, 1978. 348 с.
- Вольвич Л.И. Понто-Каспийские Polyphemidae в Веселовском и Пролетарском водохранилищах // Гидробиол. журн. 1978. Т. 14. № 5. С. 24–25.
- Вьюшкова В.П. Находка *Corniger maeoticus* в Волгоградском водохранилище // Зоол. журн. 1971. Т. 50. № 12. С. 1875–1876.
- Вьюшкова В.П., Гурова Т.В. Находка солоноватоводного рачка *Calanipeda aquae-dulcis* Kritzsch. (Copepoda, Calanoida) в Волгоградском водохранилище // Зоол. журн. 1968. Т. 47, вып. 11. С. 1726–1727.
- Горбунова А.В., Горбунов А.К., Косова А.А. О нахождении *Cornigerius maeoticus maeoticus* (Pengo, 1879) в дельте Волги // Зоол. журн. 2009. Т. 88. № 7. С. 892–894.
- Дгебуадзе Ю.Ю. 10 лет исследований инвазий чужеродных видов в Голарктике // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 1. С. 1–6.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Фенёва И.Ю., Будаев С.В. Роль хищничества и конкуренции в инвазионных процессах на примере зоопланктонных сообществ // Биология внутр. вод. 2006. № 1. С. 67–73.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2018 г. [Электронный документ] // М.: Росгидромет, 2019. 79 с. // (<http://www.meteorf.ru/>). Проверено 24.04.2019 г.
- Законнова А.В., Литвинов А.С. Многолетние изменения гидроклиматического режима Рыбинского водохранилища // Гидролого-гидрохимические исследования водоёмов бассейна Волги. Ярославль: Филигрань, 2016. С. 16–22.
- Истомина А.М., Беляева П.Г., Истомин С.Г., Крайнев Е.Ю., Кузнецова Е.М., Мелехин М.С. Современное состояние планктона бентоса и ихтиофауны Воткинского водохранилища // Современное состояние биоресурсов внутренних водоёмов и пути их рационального использования. Матер. докл. Всерос. конф. с междунар. участием, посвящённой 85-летию Татарского отделения Гос. науч.-исслед. ин-та озёрн. речн. рыбного хоз-ва (Казань, 24–29 октября 2016 г.). Казань: ФГБНУ «ГосНИОРХ», 2016. С. 430–441.
- Карпевич А.Ф. О целесообразности акклиматизации планктонной копеподы *Calanipeda aquaedulcis* Kritzsch. в Аральском море // Тр. Всесоюз. НИИ мор. рыб. хоз-ва и океаногр. 1964. Т. 15. С. 177–183.
- Крупа Е.Г., Доброхотова О.В., Стуге Т.С. Фауна Calanoida (Crustacea: Copepoda) Казахстана и сопредельных территорий. Алматы: Etalon Print, 2016. 208 с.
- Лазарева В.И. Цикл развития и динамика численности хищного рачка *Heterocope appendiculata* Sars (Copepoda, Temoridae) в небольшом лесном пруду // Биология внутр. вод. 2005. № 4. С. 40–46.
- Лазарева В.И., Сабитова Р.З., Соколова Е.А. Особенности структуры и распределения позднелетнего (август) зоопланктона в водохранилищах Волги // Труды Ин-та биологии внутр. вод РАН. 2018а. Вып. 82(85). С. 28–51.
- Лазарева В.И., Сабитова Р.З., Быкова С.В., Жданова С.М., Соколова Е.А. Распределение летнего зоопланктона в каскаде водохранилищ Волги и Камы // Труды Ин-та биологии внутр. вод РАН 2018б. Вып. 83(86). С. 62–84.
- Лазарева В.И., Степанова И.Э., Цветков А.И., Пряничникова Е.Г., Перова С.Н. Изменение кислородного режима водохранилищ Волги и Камы в период потепления климата: последствия для зоопланктона и зообентоса // Тр. Ин-та биологии внутр. вод РАН. 2018в. Вып. 81(84). С. 47–84.
- Литвинов А.С., Рощупко В.Ф. Термическая характеристика водохранилищ Волжского каскада // Формирование и динамика полей гидрологических и гидрохимических характеристик во внутренних водоёмах и их моделирование. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 3–24.
- Малинина Ю.А. Современное состояние зоопланктона Волгоградского водохранилища // Экологические проблемы бассейнов крупных рек. Междунар. конф. Тольятти: Ин-т экологии волжского бассейна РАН, 2003. С. 165.
- Минеева Н.М., Макарова О.С. Содержание хлорофилла как показатель современного (2015–2016 гг.) трофического состояния водохранилищ Волги // Биология внутр. вод. 2018. № 3. С. 107–110.
- Многолетние данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. Бассейн реки Камы. Л.: Гидрометеиздат, 1988. Т. 1, вып. 25. 707 с.

- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Дзюбан Н.А. Изменения в составе и распределении фауны Волги в результате антропогенных воздействий // Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л.: Наука, 1976. С. 67–81.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Ривьер И.К. Хищные ветвистоусые Podonidae, Polyphemidae, Cercopagidae и Leptodoridae фауны мира. Л.: Наука, 1987. 182 с.
- Мухортова О.В. Некоторые особенности распределения видов-вселенцев зоопланктона в прибрежных биотопах (заросли макрофитов, галечное побережье) Саратовского водохранилища // Изв. Самарского науч. центра РАН. 2011. Т. 13. № 1. С. 188–193.
- Науменко Е.Н. Сезонная и многолетняя динамика численности популяции вселенца *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) в Вислинском (Калининградском) заливе Балтийского моря // Российский журнал биологических инвазий. 2018. № 1. С. 68–77.
- Науменко Е.Н., Телеш И.В. Влияние вселенца *Cercopagis pengoi* (Ostroumov) на структуру и функционирование сообщества зоопланктона Вислинского залива Балтийского моря // Изв. Самарского науч. центра РАН. 2008. Т. 10. № 5/1. С. 244–252.
- Науменко Е.Н., Телеш И.В. Влияние вселенца *Cercopagis pengoi* (Ostroumov) на структурно-функциональную организацию зоопланктона Вислинского залива Балтийского моря // Российский журнал биологических инвазий. 2019. № 2. С. 64–79.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон / Ред. В.Р. Алексеев. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2010. 495 с.
- Поважный В.В. Особенности динамики зоопланктонного сообщества Таганрогского залива // Вестник южного научного центра РАН. 2009. Т. 5. № 2. С. 94–101.
- Полунина Ю.Ю. Стратегии размножения чужеродных планктонных ракообразных в юго-восточной Балтике // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 4. С. 96–105.
- Попов А.И. Некоторые данные по видовому составу и структуре зоопланктона Саратовского водохранилища // Изв. Самарского науч. центра РАН. 2007. Т. 9. № 4. С. 1013–1019.
- Попов А.И. Зоопланктон волжских водохранилищ в контексте проблемы биологических инвазий // Изв. Самарского науч. центра РАН. 2013. Т. 15. № 3. С. 194–202.
- Преснова Е.В., Хулапова А.В. Структура и распределение зоопланктона в центральном районе Воткинского водохранилища // Вестник Пермского ун-та. Биология. 2015. Вып. 4. С. 366–370.
- Романова Е.П. Многолетняя динамика видового обилия зоопланктона Куйбышевского водохранилища // Теоретические проблемы экологии и эволюции. Теория ареалов: виды, сообщества, экосистемы (V Люблинские чтения) / Под ред. чл.-корр. Г.С. Розенберга и проф. С.В. Саксонова. Тольятти: Ин-т экологии волжского бассейна РАН, 2010. С. 159–164.
- Романова Е.П., Горюнова С.В., Кузнецова С.П. Многолетняя динамика инвазийных видов зоопланктона в Саратовском водохранилище // Труды Ин-та биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. 2016. Вып. 74(77). С. 93–99.
- Сажина Л.И. Науплиусы массовых видов пелагических копепоид Мирового океана: Определитель. Киев: Наук. думка, 1985. 240 с.
- Селеткова Е.Б. Зоопланктон Камского водохранилища // Биоценозы рек и водохранилищ Западного Урала. СПб.: Гос. науч.-исслед. ин-т озёрн. речн. рыбного хоз-ва, 2015. С. 136–151.
- Селифонова Ж.П. Состояние таксоцены веслоногих раков (Copepoda) в Азовском море // Vestnik zoologii. 2013. Т. 47. № 5 С. 421–430.
- Сухих Н.М., Лазарева В.И., Алексеев В.Р. *Eurytemora caspica* Sukhikh et Alekseev в бассейне реки Волги // Волга и её жизнь. Тез. докл. Всерос. научн. конф. (Борок. Ин-т биологии внутренних вод РАН, 22–26 окт. 2018 г.). Ярославль: Филигрань, 2018. С. 127.
- Телеш И.В. Влияние биологических инвазий на разнообразие и функционирование сообществ зоопланктона в эстуарных экосистемах Балтийского моря: Обзор // Известия Самарского НЦ РАН. 2006. Т. 8. № 1. С. 220–232.
- Телеш И.В. Динамика биоразнообразия в градиенте солёности воды на примере зоопланктона эстуариев Балтийского моря // Динамика биологического разнообразия и биоресурсов континентальных водоёмов / Под ред. А.Ф. Алимова, С.М. Голубкова. СПб.: Наука, 2012. С. 67–82.
- Телеш И.В., Большагин П.В., Панов В.Е. Количественная оценка воздействия вида-вселенца *Cercopagis pengoi* (Crustacea: Oпухорода) на структуру и функционирование планктонного сообщества в Финском заливе Балтийского моря // Доклады Академии наук. 2001. Т. 377. № 3. С. 427–429.
- Тимохина А.Ф. Зоопланктон как компонент экосистемы Куйбышевского водохранилища. Тольятти: Ин-т экологии волжского бассейна РАН, 2000. 193 с.
- Цельмович О.Л., Отюкова Н.Г. Содержание железа и главных компонентов солевого состава в воде волжских водохранилищ в период открытой воды 2015 г. // Тр. Ин-та биологии внутр. вод РАН. 2018. Вып. 81(84). С. 7–15.
- Чугунов Н.Л. К изучению планктона северной части Каспийского моря // Работы Волжск. биол. ст. 1921. Т. 6, вып. 3. С. 109–162.
- Эдельштейн К.К. Водохранилища России: экологические проблемы и пути их решения. М.: ГЕОС, 1998. 277 с.
- Gollasch S. Assessment of the introduction potential of aquatic alien species in new environments // Assessment and Control of Biological Invasion Risks / Eds Koike F., Clout M.N., Kawamichi M., De Poorter M. and Iwatsuki K. Kyoto: Shoukadoch Book Sellers and Gland: IUCN, 2006. P. 88–91.
- Gorokhova E., Aladin N., Dumont H.J. Further expansion of the genus *Cercopagis* (Crustacea, Branchiopoda,

- Onychopoda) in the Baltic Sea, with notes on the taxa present and their ecology // *Hydrobiologia*. 2000. Vol. 429. P. 207–218.
- Krylov P.I., Bychenkov D.E., Panov V.E., Rodionova N.V., Telesh I.V. Distribution and seasonal dynamics of the Ponto-Caspian invader *Cercopagis pengoi* (Crustacea, Cladocera) in the Neva Estuary (Gulf of Finland) // *Hydrobiologia*. 1999. Vol. 393. P. 227–232.
- Laxson C.L., McPhedran K.N., Makarewicz J.C., MacIsaac H.J., Telesh I.V. Effects of the non-indigenous cladoceran *Cercopagis pengoi* on the lower food web of Lake Ontario // *Freshwater Biology*. 2003. Vol. 48. P. 2094–2106.
- Lazareva V.I. The Mediterranean Copepod *Calanipeda aquaedulcis* Kritschagin, 1873 (Crustacea, Calanoida) in the Volga River Reservoirs // *Inland Water Biology*. 2018. Vol. 11. No. 3. P. 303–309.
- Litvinchuk L.F., Telesh I.V. Distribution, population structure, and ecosystem effects of the invader *Cercopagis pengoi* (Polyphemoidea, Cladocera) in the Gulf of Finland and the open Baltic Sea // *Oceanologia*. 2006. Vol. 48 (S). P. 243–257.
- MacIsaac H.J., Grigorovich I.A., Hoyle J.A., Yan N.D., Panov V.E. Invasion of Lake Ontario by the Ponto-Caspian cladoceran predator *Cercopagis pengoi* // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1999. Vol. 56. P. 1–5.
- Makarewicz J.C., Grigorovich I.A., Mills E., Damaske E., Cristescu M.E., Pearsall W., LaVoie M.J., Keats R., Rudstam L., Hebert P., Halbritter H., Kelly T., Matkovich C., MacIsaac H.J. Distribution, fecundity, and genetics of *Cercopagis pengoi* (Ostroumov) (Crustacea, Cladocera) in Lake Ontario // *J. Great Lakes Res.* 2001. Vol. 27. P. 19–32.
- Malinina J.A., Kolozin V.A. Distribution of *Cornigerius maeoticus maeoticus* (Pengo, 1879) in the Saratov Reservoir // *The V International Symposium Invasion of alien species in Holarctic: book of abstracts* / Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution Russian Academy of Sciences / Ed. Yu. Yu. Dgebuadze [et al.]. Yaroslavl: Publisher “Filigran”, 2017. P. 72.
- Occhipinti-Ambrogi A. Global change and marine communities: Alien species and climate change // *Marine Pollution Bulletin*. 2007. Vol. 55. P. 342–352.
- Panov V.E., Rodionova N.V., Bolshagin P.V., Bychek E.A. Invasion biology of Ponto-Caspian onychopod cladocerans (Crustacea: Cladocera: Onychopoda) // *Hydrobiologia*. 2007. Vol. 590. P. 3–14.
- Popov A.I. Alien species of zooplankton in Saratov Reservoir (Russia, Volga River) // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2011. Vol. 2. Issue 2–3. P. 126–129.
- Rodionova N.V., Krylov P.I., Panov V.E. Invasion of the Ponto-Caspian predatory cladoceran *Cornigerius maeoticus maeoticus* (Pengo, 1879) in to the Baltic Sea // *Oceanology*. 2005. Vol. 45. P. 66–68.
- Slyn'ko Yu.V., Korneva L.G., Rivier I.K., Shcherbina G.H., Papchenkov V.G., Orlova M.I., Therriault T.W. Caspian-Volga-Baltic invasion corridor // *Alien species in European waters* / Eds. E. Leppakoski, S. Olenin, S. Gollasch. Dordrecht: Kluwer Publishers. 2002. P. 339–411.
- Sukhikh N.M., Alekseev V.R. *Eurytemora caspica* sp. nov. from the Caspian Sea – one more new species within the *E. affinis* complex (Copepoda: Calanoida, Temoridae) // *Proceedings of the Zoological Institute RAS*. 2013. Vol. 317. No. 1. P. 85–100.
- Svetlichny L., Khanaychenko A., Hubareva E., Aganesova L. Partitioning of respiratory energy and environmental tolerance in the copepods *Calanipeda aquaedulcis* and *Arctodiaptomus salinus* // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2012. Vol. 114. P. 199–207.

SPREADING OF ALIEN PONTO-CASPIAN ZOOPLANKTON SPECIES IN RESERVOIRS OF THE VOLGA AND KAMA RIVERS

© 2019 Lazareva V.I.

Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,
Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, 152742, Russia;
e-mail: lazareva_v57@mail.ru

In August 2015–2017, zooplankton was studied in eight reservoirs of the Volga River and an unregulated part of the river between the cities of Volgograd and Astrakhan and in three reservoirs of the Kama River. The Ponto-Caspian species were recorded in the Volga River downstream of the city of Kazan (southward of 55°32'N) and in the Kama River from the mouth to the upper reaches of the Kama Reservoir (59°20'N). Six alien species (*Heterocope caspia*, *Calanipeda aquaedulcis*, *Eurytemora caspica*, *Cornigerius maeoticus maeoticus*, *Cercopagis pengoi*, and *Podonevadne trigona ovum*) were recorded in the Volga reservoirs and three species (*Heterocope caspia*, *Eurytemora caspica*, and *Cercopagis pengoi*) in the Kama reservoirs. It was first found that copepods *Heterocope caspia* and *Eurytemora caspica* spread and naturalized in the area of all three Kama reservoirs (within 1000 km from the Volga River); the cladoceran *Cercopagis pengoi* formed a disrupted range with a group of habitats in the mouth part of the Kama River (55°12' – 55°26'N) and northward near the city of Perm (57°53' – 58°26'N). The boundary of the ranges of *Calanipeda aquaedulcis*, *Cornigerius maeoticus*, and *Cercopagis pengoi* shifted 300–400 km to the north in the Volga River and 300 km in the Kama River; they occupied almost all area of the Kuibyshev Reservoir except upper reaches of its Volga part. The range expansion of the cladoceran *Podonevadne trigona ovum* was not observed; the species was found only in the Volgograd Reservoir (46°18'N). It was established that by 2015 the Mediterranean copepod *Calanipeda aquaedulcis* had become common (occurrence in more than 90% of samples), locally numerous in the Volga River from the city of Astrakhan (52°N) to the mouth of the Kama River (55°12'N) and in the Kama River from the mouth to the upper reaches of the Kama part of the Kuibyshev Reservoir (55°24'N). It is finally established that not *E. affinis* as it was considered earlier but a new species *Eurytemora caspica* (described in 2013) inhabits the Volga and Kama rivers. The perspectives of the further spread of Ponto-Caspian species upstream the Volga and Kama rivers and their role in the zooplankton in water bodies is discussed.

Keywords: Volga and Kama rivers, reservoirs, Ponto-Caspian invaders, spreading, abundance, population characteristics.