

НОВЫЕ НАХОДКИ ПОНТО-КАСПИЙСКОЙ ХИЩНОЙ КЛАДОЦЕРЫ *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) (Crustacea, Onychopoda) В ВОДОХРАНИЛИЩАХ РЕК КАМЫ И ВОЛГИ

© 2019 г. В. И. Лазарева*

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанова РАН,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., 152742 Россия

*e-mail: lazareva_v57@mail.ru

Поступила в редакцию 12.01.2018 г.

После доработки 13.12.2018 г.

Принята к публикации 24.12.2018 г.

По материалам комплексных работ летом 2015 и 2016 гг. на водохранилищах рек Волги и Камы выявлены новые местообитания понто-каспийской клadoцеры *Cercopagis pengoi* в Тетюшинском, Ульяновском, Волго-Камском и Камском плесах Куйбышевского водохранилища, а также на верхнем участке Воткинском и нижнем участке Камского водохранилищ (вблизи г. Пермь). Самая северная находка вселенца зарегистрирована в р. Кама у г. Добрянка (58°26' с.ш.), по р. Каме вид расселился на ≥3° севернее, чем по р. Волге (54°57' с.ш.). Во всех водоемах он обитал в верхнем 5-метровом слое воды и был представлен типичной формой *C. (C.) pengoi*. В августе в водоемах присутствовали молодые особи и партеногенетические самки (длина тела 1.2–2.0 мм), несущие 2–7 эмбрионов, единично отмечены самцы. Численность вселенца (≤100 экз./м³) сопоставима с таковой таксономически близкой гибридной формы рода *Bythotrephes* (*B. brevimanus* × *B. cederströmii*), обитающей совместно с *C. pengoi*. Обсуждаются пути расселения вида, особенности его пространственного распределения и экологии.

Ключевые слова: Кама, Волга, водохранилище, *Cercopagis pengoi*, местообитания, особенности экологии, расселение вида

DOI: 10.1134/S0320965219040119

ВВЕДЕНИЕ

Cercopagis pengoi (Ostroumov, 1891) — крупный (длина тела взрослых особей до 2 мм) хищный эвригалинный рачок, который может обитать в совершенно пресной воде [12]. Его нативным местообитанием считают Каспийское, Азовское и Аральское моря [12, 28]. До 1980-х гг. за пределами нативного региона вид был известен из солоноватых лиманов Черного моря (эстуарии рек Днепр, Дунай и Буг) и р. Маныч (Веселовское водохранилище), а также из пресноводных водохранилищ на реках Дон (Цимлянское) и Днепр (Днепропровское, Каховское и Кременчугское) [5, 12].

В начале 1990-х гг. он проник в северо-восточные заливы Балтийского моря [22, 24, 27], а к 2000 г. заселил фактически всю его акваторию [13]. В конце 1990-х гг. *C. pengoi* появился в Великих Озерах Северной Америки [2, 26, 30], первая находка в оз. Онтарио датирована 1998 г. [25].

В Нижнюю Волгу (Волгоградское водохранилище) *C. pengoi* вселился в начале 2000-х гг. [9], затем его обнаружили в Саратовском водохранилище и приплотинном участке Куйбышевского водохранилища, с 2005 г. в этих водоемах рачка

отмечают ежегодно [3, 15, 29]. В северной части Куйбышевского водохранилища и водохранилищах р. Камы до 2015 г. вид не регистрировали.

Цель работы — описание находок, распространения и особенностей экологии *C. pengoi* в трех водохранилищах р. Камы и северных плесах Куйбышевского водохранилища.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В работе использовали материалы комплексных исследований Института биологии внутренних вод РАН на водохранилищах рек Волги и Камы в 2015 и 2016 гг. В августе 2015 г. и июне 2016 г. Камский плес Куйбышевского водохранилища не обследовали, в Волго-Камском плесе работали только в зоне слияния вод рек Волги и Камы (2 станции). Во второй половине августа 2016 г. материал собирали в Волжском плесе и вдоль затопленного русла р. Камы в Волго-Камском и Камском плесах Куйбышевского водохранилища, а также еще выше по течению реки в Нижнекамском, Воткинском и Камском водохранилищах. Пробы отбирали на 6–8 станциях каждого водое-

ма, самая северо-восточная из которых находилась в верхней части Камского водохранилища у г. Усо́лье (59°26.242' с.ш., 56°41.322' в.д.), самая западная — в Волжском плесе Куйбышевского водохранилища у г. Новочебоксарск (56°06.910' с.ш., 47°34.470' в.д.) и самая южная — в приплотинном участке этого водохранилища у г. Тольятти (53°26.330' с.ш., 49°25.087' в.д.).

Ракообразных учитывали в тотальных пробах зоопланктона, которые отбирали сетью Джеди (диаметр входного отверстия 12 см, сито с диагональю ячеей 105 мкм). Сборы фиксировали 4%-ным формалином и просматривали в лаборатории под стереомикроскопом StereoDiscovery-12 (Carl Zeiss, Jena).

Вертикальное распределение зоопланктона исследовали с помощью 10-литрового планктобатометра Дьяченко—Кожевникова. Облавливали последовательно весь столб воды от поверхности до дна с шагом 1 м. Сборы интегрировали по трем горизонтам (0–5, 6–7 или 10 м, 8 или 11 м — дно) в зависимости от глубины в точке отбора проб и вертикального распределения кислорода. В пробах определяли численность, биомассу ракообразных и отдельно популяции *C. pengoi*, встречаемость вида, линейные размеры особей и индивидуальную плодовитость самок.

Концентрацию растворенного кислорода, температуру и электропроводность воды измеряли ручным зондом YSI ProODO (YSI Inc., USA) с оптическим датчиком кислорода.

Район исследования. Река Кама — левый, самый крупный и многоводный приток р. Волги, до зарегулирования длина реки была >2000 км, среднемноголетний расход воды в нижнем течении >4000 м³/с [4]. Выделяют два участка реки: верхний незарегулированный от истока до устья р. Вишера и нижний зарегулированный, включающий три ступени Камской ветви Волго-Камского каскада (Камское, Воткинское и Нижнекамское водохранилища) (рис. 1). Обширная устьевая область р. Кама после заполнения на р. Волге Куйбышевского водохранилища сформировала два из восьми его плесов (Камский и Волго-Камский) [8].

Камское (Пермское, Верхнекамское) водохранилище — верхнее в системе р. Кама, заполнено в 1954 г. Его площадь 1915 км², средняя глубина 6.4 м (максимальная 30 м), коэффициент условного водообмена 4.4 год⁻¹ [21]. Водохранилище осуществляет сезонное регулирование стока реки, колебания уровня воды в течение года достигают 7.5 м.

Ниже по реке между городами Пермь и Чайковский расположено Воткинское водохранилище, созданное в 1966 г. Его площадь 1120 км², средняя глубина 8.4 м (максимальная 28 м), коэффициент условного водообмена 5.7 год⁻¹ [21]. Во-

дохранилище производит сезонное, недельное и суточное регулирование стока р. Кама, колебания уровня воды до 4.4 м.

В 1979 г. создано Нижнекамское водохранилище, которое до сих пор не заполнено до проектной отметки и транзитом пропускает сток р. Кама в Куйбышевское водохранилище, колебания уровня его вод невелики. Площадь водоема 1000 км², средняя глубина 8.0 м (максимальная 14 м), коэффициент условного водообмена 6.6 год⁻¹ [21].

Куйбышевское — одно из крупнейших долинных водохранилищ, расположено на Средней Волге, заполнено в 1957 г. Площадь его зеркала 5900 км², средняя глубина 8.9 м (максимальная >40 м), коэффициент условного водообмена 4.2 год⁻¹ [21]. Водохранилище осуществляет многолетнее и глубокое сезонное регулирование стока р. Волги, колебания его уровня достигают 7.5 м. Согласно схеме районирования [8], выделяют восемь плесов, из которых в пойме р. Волги расположены Волжский, Тетюшинский, Ундорский, Ульяновский, Новодевиченский и Приплотинный, а в пойме р. Кама — Волго-Камский и Камский.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Гидрофизические условия. В августе электропроводность воды р. Камы, отражающая уровень ее минерализации, ступенчато возрастала снизу вверх от Волго-Камского плеса Куйбышевского (275–360 мкСм/см) к верхней части Камского водохранилища (730–860 мкСм/см). На отдельных его участках (у г. Березники и г. Усо́лье, ниже слияния р. Иньва и р. Косьва) в придонном слое она достигала 3480–4870 мкСм/см. Это связано с выносом в русло р. Камы природных рассолов, широко распространенных вдоль левого берега р. Камы вблизи г. Соликамск, а также с загрязнением вод отходами промышленных предприятий по добыче калийных солей [1, 14]. Минимальные значения (175–250 мкСм/см) электропроводности воды регистрировали выше устья р. Белая в вдхр. Нижнекамское и от плотины Воткинской ГЭС (г. Чайковский) до устья р. Тулва в вдхр. Воткинское.

Период работ в августе 2016 г. характеризовался очень высоким прогревом воды, температура в поверхностном слое Куйбышевского водохранилища варьировала в пределах 24.4–25.5°C, Нижнекамского — 23.3–25.8°C, Воткинского — 23.4–25.4°C и Камского — 23.8–24.7°C. У дна водоемов на большей части затопленного русла Камы она была ниже на 0.1–1.1°C. Наибольшую разницу между поверхностной и придонной температурой воды (3–7°C) регистрировали в условиях прямой стратификации на глубоководных (13–24 м) участках в Камском и Воткинском водохранилищах. Минимальные значения температуры воды у дна были



Рис. 1. Схема обследованных водоемов и расположение находок *Cercopagis pengoi* в Камском, Воткинском и Куйбышевском водохранилищах. 1–9 – локализация находок вида. 1 – 2015 г., 2 – 2016 г, 3 – населенный пункт (город).

18–21°C. Напротив, в Куйбышевском водохранилище в те же сроки 2015 г. температура воды достигала лишь 17–19°C, в первой половине июня 2016 г. вода здесь прогревалась до 16–18°C.

Содержание растворенного кислорода (O_2) в Волжском плесе и устьевой области р. Камы (Куйбышевское водохранилище), а также в Нижнекамском водохранилище превышало 7.5 мг/л (>80% насыщения). Напротив, по руслу р. Камы летом 2016 г. в Воткинском и Камском водохранилищах отмечали значительный дефицит O_2 . Содержание $O_2 < 1.5$ мг/л (<20% насыщения) в слое 1–6 м над дном наблюдали на нижнем участке Воткинского водохранилища от плотины до устья р. Тулвы. То же регистрировали почти по всему руслу р. Камы в пределах Камского водохранилища, в приплотинном участке которого между городами

Пермь и Добрянка слой с аноксией ($O_2 < 1$ мг/л) достигал 5–14 м над дном. В трофогенном горизонте (0–3 м) во всех обследованных водоемах днем наблюдалось перенасыщение (до 165%) воды кислородом вследствие массового развития водорослей.

Распространение и обилие вселенца. В августе 2015 г. и июне 2016 г. в Волго-Камском плесе Куйбышевского водохранилища *C. pengoi* не регистрировали, вероятно, из-за сравнительно низкой (~17°C) температуры воды в это время. Единично (<10 экз./м³) в августе вид находили южнее – на русле р. Волги в Тетюшинском и Ульяновском плесах водоема при 18–19°C (табл. 1).

В августе 2016 г. он обнаружен на участках с глубиной 9–21 м в северных плесах (Волго-Камском и Камском) Куйбышевского водохранилища.

Таблица 1. Описание пунктов находок и обилие *Cercopagis pengoi* в пелагиали Куйбышевского, Воткинского и Камского водохранилищ в августе 2015 и 2016 гг.

Номер станции	Станция	Координаты	<i>H</i> , м	<i>C</i> , мкСм/см	<i>T</i> , °С	<i>N</i> , экз./м ³
2015 г.						
1	Куйбышевское вдхр. р. Волга выше пос. Тетюши	54°57.419' с.ш., 48°51.083' в.д.	30	287	18.2	3
2	р. Волга у с. Кременки	54°36.606' с.ш., 48°41.846' в.д.	11	290	19.2	7
3	р. Волга ниже г. Новоульяновск	54°07.929' с.ш., 48°34.166' в.д.	30	303	19.0	3
2016 г.						
4	р. Кама против с. Атабаево	55°12.374' с.ш., 49°21.690' в.д.	15	338	24.8	20
5	р. Кама у пос. Рыбная слобода	55°26.034' с.ш., 50°08.220' в.д.	9	332	25.1	10
6	Воткинское вдхр. р. Кама против устья р. Нытва	57°52.654' с.ш., 55°19.188' в.д.	11	296	23.5	20
7	Камское вдхр. Выше г. Пермь	58°08.918' с.ш., 56°20.476' в.д.	13	290	24.8	40
8	Устьевой створ р. Чусовая	58°09.330' с.ш., 56°23.034' в.д.	17	295	24.4	50
9	р. Кама против г. Добрянка	58°26.218' с.ш., 56°23.982' в.д.	21	296	24.7	5

Примечание. *H* – глубина в точке отбора проб, *C* – электропроводность воды при 18°С, *T* – температура поверхности воды, *N* – численность вселенца.

ща, верхнем участке Воткинского и нижнем участке Камского при температуре 23.5–25.1°С и электропроводности воды 290–338 мкСм/см (табл. 1). Численность рачков была невелика (5–50 экз./м³). Популяция *C. pengoi* фактически полностью держалась в верхнем 5-метровом слое воды, где его обилие достигало 80 экз./м³.

В Волго-Камском плесе Куйбышевского водохранилища (ст. Атабаево) в указанном слое наряду с *C. pengoi* обитали другие хищные Cladocera: *Cornigerius maeoticus* (Pengo, 1879) (650 экз./м³), гибридная форма *Bythotrephes* (*B. brevimanus* × *B. cederstroemii*) [23] (50 экз./м³) и *Leptodora kindtii* (Focke, 1844) (100 экз./м³). Глубже 5 м зарегистрированы только *L. kindtii* (100–280 экз./м³) и *Cornigerius maeoticus* (70–100 экз./м³), оба этих вида обитали во всем столбе воды от поверхности до дна.

В поверхностном горизонте Камского водохранилища (ст. Пермь) из хищных клadoцер зарегистрирован только *Cercopagis pengoi*, в более глубоком (6–10 м) слое вод отмечены гибриды *Bythotrephes* (50 экз./м³) и *Leptodora kindtii* (60 экз./м³). В Воткинском водохранилище (ст. Нытва) про-

чие хищные клadoцеры совместно с *Cercopagis pengoi* не обнаружены.

Подрод *Cercopagis* включает девять видов, семь из них характерны для Среднего и Южного Каспия [12]. В опресненном Северном Каспии наряду с типичным *C. (C.) pengoi* обитает форма “*gracillima*” с длинными коготями и сильно заостренной выводковой сумкой, в Арале подвид *C. (C.) pengoi aralensis* Mordukhai-Boltovskoi, 1974 с коротким хвостовым придатком и редуцированной петлей на нем [12]. В Каспийском и Азовском морях, а также лиманах Черного моря широко распространен *C. (C.) neonilae* Sars, 1902, отличающийся от *C. (C.) pengoi* по размеру и форме выводковой сумки, метасомы и каудальных когтей [12, 22]. Во всех обследованных водохранилищах вселенец относился к типичной форме *C. (C.) pengoi* (рис. 2). В конце августа повсеместно находили молодь (длина тела <1.5 мм) и взрослых особей, представленных партеногенетическими самками (1.5–2 мм) с тремя парами каудальных когтей и двумя–семью эмбрионами в выводковой сумке. Единично в Камском во-

дохранилище встречены самцы (1.5 мм), самки с латентными яйцами не обнаружены.

Средние размеры тела взрослых самок в Камском (1.75 ± 0.08 мм) и Куйбышевском (1.65 ± 0.15 мм) водохранилищах достоверно не различались. По длине тела партеногенетические самки из р. Камы близки к таковым из Каспия и р. Волги [3, 12].

Самая северная находка *Cercopagis pengoi* зарегистрирована в Камском водохранилище у г. Добрянка (58°26' с.ш.), в р. Волге за два года наблюдений вид не отмечали севернее пос. Тетюши (54°57' с.ш.) в Тетюшинском плесе Куйбышевского водохранилища. Из этого следует, что по р. Каме вид расселился на >3° севернее по сравнению с р. Волгой. Его распространению в Камском и Воткинском водохранилищах, возможно, способствовали повышенная минерализация воды (~0.3‰) и ее интенсивный прогрев летом (табл. 1). В нативных биотопах Каспийского моря вид многочислен при температуре воды >17°C и солености 2–10‰, однако выносит и полное опреснение [12]. Так, в оз. Онтарио *C. pengoi* обитает при минерализации <0.25‰ и диапазоне температуры 17–24°C [25], что близко к условиям водохранилищ Средней Волги и р. Камы.

В водохранилищах р. Камы *C. pengoi* распределен крайне неравномерно. Чаще всего (75% проб) он встречался на нижнем участке Камского водохранилища – своем наиболее северном местобитании. Ниже по течению р. Камы в Воткинском водохранилище вид обнаружен только на одной ст. 6 (14% проб), которая расположена на верхнем участке водоема в ~110 км ниже плотины Камской ГЭС. Еще ниже по течению в Нижнекамском водохранилище *C. pengoi* не выявлен, а в Камском плесе Куйбышевского водохранилища найден в <70 км к северу (ст. Рыбная слобода, 55°26' с.ш.) от наиболее южной точки его обнаружения в р. Кама (ст. Атабаево, 55°12' с.ш.). Последняя расположена вблизи старого устья р. Камы лишь в 30 км от наиболее северной находки вида в р. Волге (ст. Тетюши, 54°57' с.ш.). В Куйбышевском водохранилище встречаемость вида в северных Волго-Камском и Камском плесах была 25–30% проб, в Волжском плесе вид не зарегистрирован. Таким образом, на обследованном участке р. Кама находки *C. pengoi* формируют две четкие группировки: первая расположена выше и ниже плотины Камской ГЭС (около г. Перми), вторая – вблизи слияния рек Камы и Волги (рис. 1).

Численность вселенца во всех водоемах сопоставима с таковой родственного и близкого по размеру представителя рода *Bythotrephes* (табл. 2). В Камском водохранилище обилие *Cercopagis pengoi* было сравнимо с количеством *Leptodora kindtii*, в Куйбышевском – в >3 раз меньше, чем лептодоры. Наиболее многочисленным (>300 экз./м³)

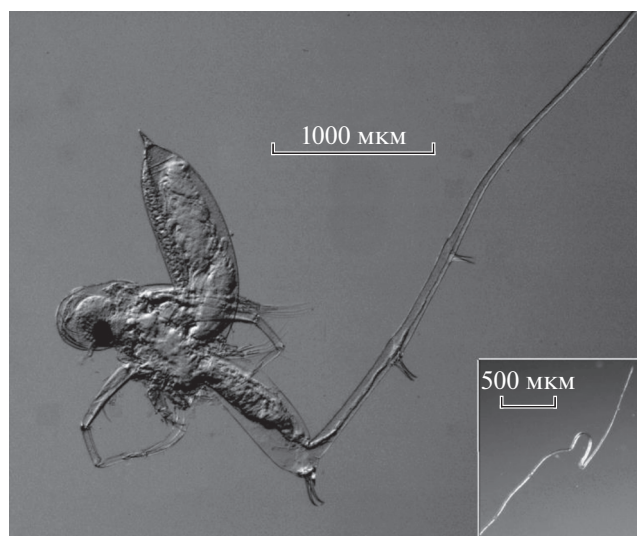


Рис. 2. Партеногенетическая самка *Cercopagis (C.) pengoi* с эмбрионами в выводковой камере, на врезке – дистальная часть ее хвостовой иглы с петлей.

хищником среди клadoцeр в Куйбышевском водохранилище был мелкий (<1 мм) *Cornigerius maeoticus*, который отсутствовал в водохранилищах р. Камы. Вклад *Cercopagis pengoi* в общее количество ракообразных в исследованных водоемах невелико (<1% по численности и биомассе). Все хищные клadoцeры в сумме формировали ~1% общего обилия ракообразных в Куйбышевском водохранилище и <0.1% в Камском водохранилище (численность ракообразных здесь была в 2–4 раза выше) (табл. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Расселение каспийских Onychopoda в водохранилища крупных рек Азово-Черноморского и Каспийского бассейнов еще в середине прошлого века прогнозировал Ф.Д. Мордухай-Болтовской [11]. В 1970-х годах в р. Волгу (Волгоградское водохранилище) первым из этой группы вселился *Cornigerius maeoticus* [6]. *Cercopagis pengoi* в волжские водохранилища проникал неоднократно, вероятно с балластными водами судов, но долгое время не мог натурализоваться. Так, в Куйбышевском водохранилище его единично регистрировали еще в 1974–1976 и 1981 гг. [18], однако регулярно вид стали находить только после 2000 г. Возможно также, что вид присутствовал там постоянно, но из-за малой численности его не находили. В заметном числе он был обнаружен в Волгоградском водохранилище [9], затем летом 2004 г. в Саратовском водохранилище и приплотинном участке Куйбышевского водохранилища [3, 15, 16, 29]. В северной части Куйбышевского водо-

Таблица 2. Состав, количество и размеры хищных Cladocera, обитающих совместно с *Cercopagis pengoi* в Куйбышевском (ст. 4–5) и Камском (ст. 7–9) водохранилищах

№ п/п	Вид	Номер станции	Длина тела, мм	N , экз./м ³	B , мг/м ³
1	<i>Cercopagis pengoi</i>	4–5	1.2–1.8	10–20	0.9–1.1
		7–9	1.0–2.0	5–50	0.2–1.8
2	Гибридный <i>Bythotrephes</i>	4–5	1.5–1.8	10–20	3.8–4.6
		7–9	1.3–1.8	10–85	4.3–17.4
3	<i>Leptodora kindtii</i>	4–5	2.0–8.0	60–160	37.4–39.1
		7–9	2.0–9.0	10–40	3.5–47.3
4	<i>Cornigerius maeoticus</i>	4–5	0.3–0.6	70–310	0.3–3.2
5	Прочие Crustacea	4–5	0.15–1.4*	$(41–44) \cdot 10^3$	613.2–333.2
		7–9	0.15–1.6*	$(81–179) \cdot 10^3$	701.0–2027.8

Примечание. Нумерация станций как в табл. 1, B – биомасса.

* Размеры ракообразных даны без учета хищных кладоцер.

охранилища *C. pengoi* обнаружен впервые в 2015 г., в водохранилищах р. Камы – в 2016 г. [10].

Экспедиции Института биологии внутренних вод РАН 2015–2016 гг. впервые за последние 25 лет в короткие сроки (июнь, август) обследовали все водохранилища рек Волги и Камы. Результатом этих работ стали новые находки южных инвазионных видов зоопланктона. Наибольшее их количество выявлено в мало изученной северной части Куйбышевского водохранилища и в водохранилищах р. Камы. Так, помимо расселения *Cercopagis pengoi* отмечено продвижение на север в Волжский (до 55°32' с.ш.) и Камский (до 55°26' с.ш.) плесы Куйбышевского водохранилища понто-каспийской кладоцеры *Cornigerius maeoticus* [10]. К сожалению, датировать проникновение обоих видов в северные плесы водохранилища и р. Каму совершенно невозможно. Ранее самой северной точкой обитания обоих видов указывали южную часть Куйбышевского водохранилища вблизи г. Тольятти [3, 15, 29].

Высокая встречаемость *C. pengoi* в двух участках р. Камы (северном и южном) в настоящее время указывает на то, что вселенец здесь обитает достаточно давно, по крайней мере несколько лет. В северные Волго-Камский и Камский плесы Куйбышевского водохранилища он, возможно, расселился самостоятельно против течения р. Волги. Наиболее вероятно, что в Камское водохранилище *C. pengoi* занесли с балластными водами грузовых кораблей. Основная часть находок вида сконцентрирована вблизи Северного грузового порта г. Перми (Левшино). В Воткинское водохранилище, расположенное ниже по течению р. Камы, он распространился, возможно, уже из Камского водохранилища. В будущем можно ожидать расселение этого вида севернее вверх по реке в пределы среднего и верхнего участков Камского водохра-

нилища, а также южнее вниз по течению – в средний и нижний участки Воткинского водохранилища.

В Нижней Волге максимальная численность *C. pengoi* (200–300 экз./м³) отмечена в Саратовском водохранилище после 2006 г. [17, 29], где вид регистрируют с 2004 г. [15]. Год от года численность вселенца сильно варьирует и в большинстве случаев составляет 9–34 экз./м³, его встречаемость изменяется в пределах 10–20% проб [16, 29]. Выше плотины Жигулевской ГЭС (у г. Тольятти) в Куйбышевском водохранилище *C. pengoi* встречается в пелагиали с середины июня до конца августа, его численность варьирует от 4 до 90 экз./м³ [3, 15]. Это близко к нашим данным для Камского, Воткинского и северной части Куйбышевского водохранилищ (табл. 1), численность *C. pengoi* >100 экз./м³ в этих водоемах не отмечена.

Напротив, в Финском заливе Балтийского моря максимальная численность этого вида >2 тыс. экз./м³ [2], в Вислинском заливе она достигает 12 тыс. экз./м³ [13], на остальной акватории не превышает 500 экз./м³ [2, 22, 24, 28]. В пресноводном оз. Онтарио численность вселенца так же высока (>2 тыс. экз./м³), хотя в других озерах Канады его количество ≤100 экз./м³ [26]. В летнем зоопланктоне Среднего и Северного Каспия в последнее десятилетие все кладоцеры крайне малочисленны (<1% общей численности), *C. pengoi* обычен в мае–июне (<10 экз./м³) в глубоководной части моря [7]. Численность кладоцер, в том числе церкопагид, снизилась вдвое в 2000-х годах по причине вселения гребневика *Mnemiopsis leidyi* Agassiz, 1865, который быстро расселился по всему Каспию, его обилие в июне–октябре достигло 1–2 тыс. экз./м³ [19, 20].

В Каспийском море для видов рода *Cercopagis* характерны интенсивные вертикальные перемещения в толще воды в пределах слоя 0–50 м, которые в основном повторяют миграции их главного кормового объекта — копепода *Eurytemora grimmeri* (Sars, 1897) [12]. Днем они, как правило, уходят из освещенного верхнего горизонта вод на глубину, а ночью поднимаются к поверхности. В Балтийском море *Cercopagis pengoi* держится почти все время в верхнем 10-метровом горизонте вод, на отдельных участках опускается до 25–50 м и глубже (до 100 м) [22, 24]. В сравнительно неглубоких водохранилищах рек Волги и Камы вселенца не находили глубже 5 м, хотя прогрев воды был высоким (>19°C) до дна. Другие хищные клadoцеры отмечены до глубины 10–15 м, их потенциальные кормовые организмы (мелкие Cladocera и молодь Sorexopoda) многочисленны до нижней границы оксиклина (8–10 м), а на участках с благоприятным кислородным режимом — до дна (20–30 м).

Выводы. В 2015–2016 гг. впервые установлено, что каспийский рачок *C. (C.) pengoi* обитает на большей части акватории Куйбышевского водохранилища за исключением его Волжского плеса. В августе 2016 г. он обнаружен в р. Каме — в приплотинном участке Камского водохранилища и верхней части Воткинского. Самая северная находка зарегистрирована в р. Каме у г. Добрянка (58°26' с.ш.), по р. Каме вид расселился на >3° севернее, чем по р. Волге. Во всех водоемах этот вселенец обитает в верхнем 5-метровом слое воды, его численность ≤100 экз./м³. Вместе с *C. pengoi* отмечены обычные для рек Камы и Волги хищные клadoцеры (гибридная форма *Bythotrephes* и *Leptodora kindtii*), а в Куйбышевском водохранилище — недавно вселившийся из Каспийского моря *Cornigerius maeoticus*. Численность *C. pengoi* сопоставима с таковой гибридной формы *Bythotrephes*.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках госзадания (темы АААА-А18-118012690106-7 и АААА-А18-118012690105-0).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Балабанова З.М. Гидрохимическая характеристика Камского водохранилища (1954–1959 гг.) // Камское водохранилище как рыбохозяйственный во-

- доем. Свердловск: Уральский рабочий, 1961. Т. 5. С. 38–104.
2. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. Москва: Товарищество науч. изданий КМК, 2004. 436 с.
3. Бычек Е.А. Новые виды Polyphemoidea для волжских водохранилищ // Рос. журн. биол. инвазий. 2008. № 1. С. 2–5.
4. Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. 348 с.
5. Вольвич Л.И. Понто-каспийские Polyphemidae в Веселовском и Пролетарском водохранилищах // Гидробиол. журн. 1978. Т. 14. № 5. С. 24–25.
6. Вьюшкова В.П. Находка *Corniger maeoticus* в Волгоградском водохранилище // Зоол. журн. 1971. Т. 50. № 12. С. 1875–1876.
7. Гусейнова С.А., Абдурахманов Г.М. Современные особенности распределения зоопланктона некоторых районов Каспийского моря // Юг России: экология, развитие. 2009. № 4. С. 185–189.
8. Дзюбан Н.А. О районировании Куйбышевского водохранилища // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ. 1960. № 8–9. С. 53–56.
9. Зотова Е.А., Малинина Ю.А. Виды-вселенцы зоопланктона водохранилищ Нижней Волги // Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья: прошлое, настоящее, будущее. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2005. С. 221–223.
10. Лазарева В.И., Сабитова Р.З., Соколова Е.А. Особенности структуры и распределения позднелетнего (август) зоопланктона в водохранилищах Волги // Тр. Ин-та биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. 2018. Вып. 82(85). С. 28–51.
11. Мордохай-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.
12. Мордохай-Болтовской Ф.Д., Ривьер И.К. Хищные ветвистоусые фауны мира. Л.: Наука, 1987. 182 с.
13. Науменко Е.Н., Телеш И.В. Влияние вселенца *Cercopagis pengoi* (Ostroumov) на структуру и функционирование сообщества зоопланктона Вислинского залива Балтийского моря // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2008. Т. 10. № 5/1. С. 244–252.
14. Печеркин И.А., Двинских С.А., Тихонов В.П., Китаев А.Б. Факторы загрязнения водных масс Камского водохранилища и пути его предотвращения // Биологические ресурсы водоемов Западного Урала. Пермь: Пермск. ун-т, 1980. С. 9–14.
15. Попов А.И. Зоопланктон Саратовского водохранилища: общие сведения и роль биоинвазийных видов // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2006. Т. 8. № 1. С. 263–272.
16. Попов А.И. Некоторые данные по видовому составу и структуре зоопланктона Саратовского водохранилища // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2007. Т. 9. № 4. С. 1013–1019.
17. Попов А.И. Некоторые данные о состоянии зоопланктона Саратовского водохранилища в 2011 г. // Татишевские чтения: актуальные проблемы науки и практики: Матер. 9 Междунар. науч.-практ. конф. Тольятти: Волжск. ун-т, 2012. С. 159–164.

18. Романова Е.П. Многолетняя динамика видовой обилия зоопланктона Куйбышевского водохранилища // Теория ареалов: виды, сообщества, экосистемы (V Люблинские чтения). Тольятти: Ин-т экологии волжск. бассейна РАН, 2010. С. 159–164.
19. Шакирова Ф.М. Гребневик *Mnemiopsis leidyi* А. Agassiz, 1865 в прибрежных водах восточного Каспия (туркменский сектор) // Рос. журн. биол. инвазий. 2011. № 4. С. 88–97.
20. Шуганова Т.А., Камакин А.М., Жукова О.П. и др. Вселенец в Каспийское море – гребневик *Mnemiopsis* и первые результаты его воздействия на пелагическую экосистему // Океанология. 2001. Т. 41. № 4. С. 542–549.
21. Эдельштейн К.К. Водохранилища России: экологические проблемы и пути их решения. М.: ГЕОС, 1998. 277 с.
22. 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. V. 429. P. 207–218.
23. Korovchinsky N.M. Morphological assessment of the North Eurasian interspecific hybrid forms of the genus *Bythotrephes* Leydig, 1860 (Crustacea: Cladocera: Cercopagididae) // Zootaxa. 2019. V. 4550. № 3. P. 340–356.
24. Krylov P.I., Bychenkov D.E., Panov V.E. et al. Distribution and seasonal dynamics of the Ponto-Caspian invader *Cercopagis pengoi* (Crustacea, Cladocera) in the Neva Estuary (Gulf of Finland) // Hydrobiologia. 1999. V. 393. P. 227–232.
25. MacIsaac H.J., Grigorovich I.A., Hoyle J.A. et al. Invasion of Lake Ontario by the Ponto-Caspian cladoceran predator *Cercopagis pengoi* // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. 1999. V. 56. P. 1–5.
26. Makarewicz J.C., Grigorovich I.A., Mills E. et al. Distribution, fecundity, and genetics of *Cercopagis pengoi* (Ostroumov) (Crustacea, Cladocera) in Lake Ontario // J. Great Lakes Res. 2001. V. 27. P. 19–32.
27. Ojaveer H., Lumberg A. On the role of *Cercopagis pengoi* (Ostroumov) in Parnu Bay and the NE part of the Gulf of Riga ecosystem // Proc. Eston. Acad. Sci. Ecol. 1995. V. 5. № 1/2. P. 20–25.
28. Panov V.E., Rodionova N.V., Bolshagin P.V., Bychek E.A. Invasion biology of Ponto-Caspian onychopod cladocerans (Crustacea: Cladocera: Onychopoda) // Hydrobiologia. 2007. V. 590. P. 3–14.
29. Popov A.I. Alien species of zooplankton in Saratov Reservoir (Russia, Volga River) // Рос. журн. биол. инвазий. 2011. № 1. С. 86–90.
30. Therriault T.W., Grigorovich I.A., Kane D.D. et al. Range expansion of the exotic zooplankton *Cercopagis pengoi* (Ostroumov) into western Lake Erie and Muskegon Lake // J. Great Lakes Res. 2002. V. 28. P. 698–701.

New Records of the Ponto-Caspian Predatory Cladoceran *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) (Crustacea, Onychopoda) in Reservoirs of the Kama and Volga Rivers

V. I. Lazareva*

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

*e-mail: lazareva_v57@mail.ru

New habitats of the Ponto-Caspian cladoceran *Cercopagis pengoi* have been detected in Tetyushi, Ulyanovsk, Volga–Kama, and Kama reaches of the Kuibyshev Reservoir as well as in the upper part of the Votkinsk Reservoir and lower part of the Kama Reservoir (near the city of Perm) based on the results of the comprehensive studies conducted in reservoirs of the Volga and Kama rivers in summer 2015–2016. The most northern finding of the invader was recorded in the Kama River near the town of Dobryanka (58°26' N); in the Kama River the species spread more than 3° far to the north than in the Volga River (54°57' N). In all reservoirs the species inhabited the upper 5-m water layer and was represented by a typical form *C. (C.) pengoi*. In August, juvenile specimens and parthenogenetic females (body length 1.2–2.0 mm) carrying two – seven embryos were present while the number of males was low. The maximum number of the invader did not exceed 100 ind./m³ which is comparable with that of the taxonomically close hybrid form of the genus *Bythotrephes* (*B. brevimanus* × *B. cederströmii*). The spatial dispersal of the species, patterns of its distribution and ecological features are discussed.

Keywords: Kama and Volga rivers, reservoirs, *Cercopagis pengoi*, new habitats, spatial distribution, features of ecology