

РАССЕЛЕНИЕ ВОСТОЧНО-АЗИАТСКОЙ КОПЕПОДЫ *Thermocyclops taihokuensis* (Crustacea, Cyclopoida) В БАССЕЙНЕ р. ВОЛГИ

© 2022 г. В. И. Лазарева^а, *, С. М. Жданова^а, Р. З. Сабитова^а

^аИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

*e-mail: lazareva_v57@mail.ru

Поступила в редакцию 19.02.2021 г.

После доработки 17.03.2021 г.

Принята к публикации 26.05.2021 г.

В 2016–2019 гг. копепода *Thermocyclops taihokuensis* (Harada, 1931) обнаружена в четырех районах бассейна р. Волги, удаленных друг от друга на расстояние 270–1000 км. Вселенец обитает в Шатском водохранилище (бассейн р. Ока), в озеровидной части Чебоксарского водохранилища (Средняя Волга), в Волжском и Волго-Камском плесах Куйбышевского водохранилища (Средняя Волга) и в речном участке Нижней Волги от с. Черный Яр до г. Астрахань. Численность вселенца варьирует от <1 до >100 тыс. экз./м³. На север Европейской России вид расселился до 56° с.ш. (устье р. Сура), на запад – до 38° в.д. (Шатское водохранилище). В Нижней Волге вселенец является наиболее массовым представителем Cyclopoida и обитает совместно с аборигенным *Th. crassus*. В Чебоксарском и Куйбышевском водохранилищах он сосуществует с двумя аборигенными видами рода (*Th. oithonoides* и *Th. crassus*), при доминировании последних. Конкуренентоспособность и успешное расселение вселенца в Европейской России определяется его высокой плодовитостью и длительным периодом размножения.

Ключевые слова: Волга, Ока, Сура, Свяга, Чебоксарское, Куйбышевское, Шатское водохранилище, чужеродные виды, *Thermocyclops taihokuensis*, распределение, обилие, популяционные характеристики

DOI: 10.31857/S0320965222010065

ВВЕДЕНИЕ

Река Волга представляет часть важнейшего для Европейской России черноморско-каспийско-волжского транзитного пути (инвазионного коридора) расселения водных организмов (Slyu'ko et al., 2002). После формирования каскада водохранилищ река стала основным путем проникновения на север Европейской России понто-каспийских и других южных видов зоопланктона, а также стока с водой вниз по течению реки на юг ряда северных видов (Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1976; Волга..., 1978). В 2010-х гг. появились сведения о быстром распространении в р. Волге другой группы чужеродных видов, происходящих из регионов, удаленных от бассейнов Каспийского и Черного морей. Так, в 2012–2015 гг. в Ивановское и Чебоксарское водохранилища вселилась американская коловратка *Kellicottia bostoniensis* (Rousset, 1908) (Лазарева, Жданова, 2014; Shurganova et al., 2017). В 2012–2017 гг. в водоемы Волго-Ахтубинской поймы и р. Волгу ниже г. Волгоград проник восточно-азиатский *Thermocyclops taihokuensis* (Harada, 1931) (sin. *Th. asiaticus* (Kiefer, 1932)) (Нечаев, 2016; Лазарева и др., 2018). В 2018 г. этот

вид обнаружен в устьевой области р. Сура (Чебоксарское водхр.) (Жихарев и др., 2019).

Основной ареал *Th. taihokuensis* охватывает Центральную и Восточную Азию (Mirabdullayev, Kuzmetov, 1997; Guo, 1999; Mirabdullayev et al., 2003; Monchenko, 2008; Dela Paz et al., 2016). Вид также известен из Казахстана и Узбекистана (Mirabdullayev, Kuzmetov, 1997; Mirabdullayev et al., 2003; Monchenko, 2008; Степаньянц и др., 2015; Калымбетова, 2017). В 2000-х гг. *Th. taihokuensis* обнаружен в Северо-Восточном и Среднем Каспии (Monchenko, 2008; Шаропова, 2014; Степаньянц и др., 2015). До 2010 г. его не находили севернее Арала (47° с.ш.) и западнее устья р. Урал (52° в.д.) (Monchenko, 2008; Степаньянц и др., 2015).

Цель работы – описать распространение *Th. taihokuensis* в водохранилищах бассейна р. Волги и незарегулированном участке реки ниже г. Волгоград, а также проанализировать популяционные характеристики *Th. taihokuensis* в разных биотопах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В каскаде р. Волги восемь крупных водохранилищ (Ивановское, Угличское, Рыбинское,

Горьковское, Чебоксарское, Куйбышевское, Саратовское и Волгоградское), их трофический статус варьирует от мезотрофного до высоко эвтрофного (Минеева и др., 2020). Выделяют Верхнюю Волгу, нижней границей которой служит плотина Рыбинской ГЭС, Среднюю Волгу с южной границей по Жигулевской ГЭС и Нижнюю Волгу, включающую два водохранилища (Саратовское и Волгоградское) и участок незарегулированной реки ниже Волжской ГЭС (Волга..., 1978). В 2015–2019 гг. ежегодно изучали зоопланктон р. Волги от верховьев Ивановского вдхр. до г. Астрахань, с 2018 г. дополнительно обследовали устьевые области крупных притоков р. Волги. Пробы отбирали ежегодно в августе на 8–20 станциях каждого водоема, преимущественно в пелагиали. Кроме того, в начале октября 2019 г. изучен зоопланктон Любовского пруда-охладителя Новомосковской ГРЭС на Шатском вдхр. (Тулская обл.). Шатское вдхр. расположено в верховье р. Шат, которая относится к системе р. Ока (бассейн Средней Волги).

На крупных водохранилищах ракообразных учитывали в тотальных пробах зоопланктона, которые отбирали сетью Джели с диаметром входного отверстия 12 см и ситом с размером ячеек 74 мкм. Облавливали весь столб воды – от дна до поверхности водоема. В прибрежье Шатского вдхр. пробы отбирали мерным ведром с последующей концентрацией планктона через сито с ячейей 74 мкм, фильтровали 100 л воды. Все сборы фиксировали 4%-ным формалином и просматривали в лаборатории под стереомикроскопом “StereoDiscovery-12” (Carl Zeiss, Jena). Таксономическую идентификацию копепоид рода *Thermocyclops* проводили с использованием работ (Рылов, 1948; Монченко, 1974; Guo, 1999; Mirabdullayev et al., 2003; Monchenko, 2008; Dela Paz et al., 2016).

В пробах определяли общую численность и возрастную структуру популяции *Th. taihokuensis*, размеры половозрелых рачков и плодовитость самок. Численность приведена с учетом копепоидов и науплиусов, количество которых принимали пропорциональным обилию взрослых особей рода *Thermocyclops*, обнаруженных в пробе. Длину тела рачков измеряли с помощью окулярного микрометра 50/10 мм “Stemi” при увеличении $\times 25$ –50. Фотографии выполнены камерой “Axio-Cam MRc5” (микроскоп “StereoDiscovery V.12”) при увеличении $\times 60$, а также “NikonDS-Fi1” (микроскоп “Nikon Eclipse 80i”) при увеличении $\times 20$ –60.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Распространение и среда обитания. Копепода *Th. taihokuensis* обнаружена в четырех районах бассейна р. Волги, удаленных друг от друга на значительное расстояние (270–1000 км) (рис. 1). Пер-

вый и наиболее западный район обитания *Th. taihokuensis* расположен в юго-восточной части бассейна р. Ока вблизи водораздела рек Волга и Дон (бассейн Средней Волги). Это Шатское вдхр. на р. Шат, в его подпоре находятся устьевые области притоков – рек Любовка, Аселок и Белоколодезь (рис. 1). Площадь водоема 12.5 км², максимальная глубина 13 м (Григорьева, 2021). В Любовском заливе водохранилища расположен пруд-охладитель Новомосковской ГРЭС, где осенью 2019 г. впервые был обнаружен вселенец.

Второй и самый северный район находится в пределах Чебоксарского вдхр. (Средняя Волга) от устьевой области р. Сура до плотины Чебоксарской ГЭС (110 км). Здесь *Th. taihokuensis* впервые обнаружен в 2016 г. на семи станциях, удаленных друг от друга на 3–50 км. В последующие годы его регистрировали почти ежегодно, встречаемость варьировала от 40 до 70% проб. В этом районе *Th. taihokuensis* не обнаружен только в холодном и многоводном 2017 г. Вид расселился в Чебоксарское вдхр., по-видимому, с водой из водоемов, расположенных выше по течению р. Сура. На это указывает стабильная и сравнительно многочисленная (до 20 тыс. экз./м³) популяция вселенца в ее устьевой области (табл. 1). Река Сура – крупный (длина 841 км, бассейн 67.5 км²) правый приток р. Волги, она берет начало у с. Сурские Вершины (Ульяновская обл.) и течет сначала на запад, затем на север. Впадает в р. Волгу у г. Васильсурск. Ниже р. Сура начинается озеровидный участок Чебоксарского вдхр.

Третий район расположен в Волжском и Волго-Камском плесах Куйбышевского вдхр. от устья р. Свяга до слияния рек Волги и Камы (90 км). Здесь *Th. taihokuensis* впервые единично обнаружен в 2017 г. на мелководье левого берега р. Волги вблизи Саралинского участка Волжско-Камского заповедника. В следующем 2018 г. вселенец зарегистрирован на четырех станциях, удаленных друг от друга на 3–90 км. Его встречаемость оставила 45% проб, численность была низкой (табл. 1). Максимальное количество особей (1000 экз./м³) обнаружено в устьевой области р. Свяга. Вероятно, *Th. taihokuensis* первоначально проник в р. Свяга в 2016–2017 гг. из Чебоксарского вдхр. Позже вид расселился вниз по течению р. Волги до устья р. Кама. Река Свяга – сравнительно большой (длина 375 км, бассейн 16.7 тыс. км²) правый приток р. Волги. Она берет начало у пос. Кузоватово (Ульяновская обл.), впадает в Волжский плес Куйбышевского вдхр. в 37 км выше г. Казань. Река Свяга течет с юга на север параллельно р. Волге, их разделяет узкий водораздел. В бассейне реки ~500 малых озер и водохранилищ общей площадью 11 км².

Четвертый и наиболее южный район – точный участок р. Волги (~250 км) между с. Чер-

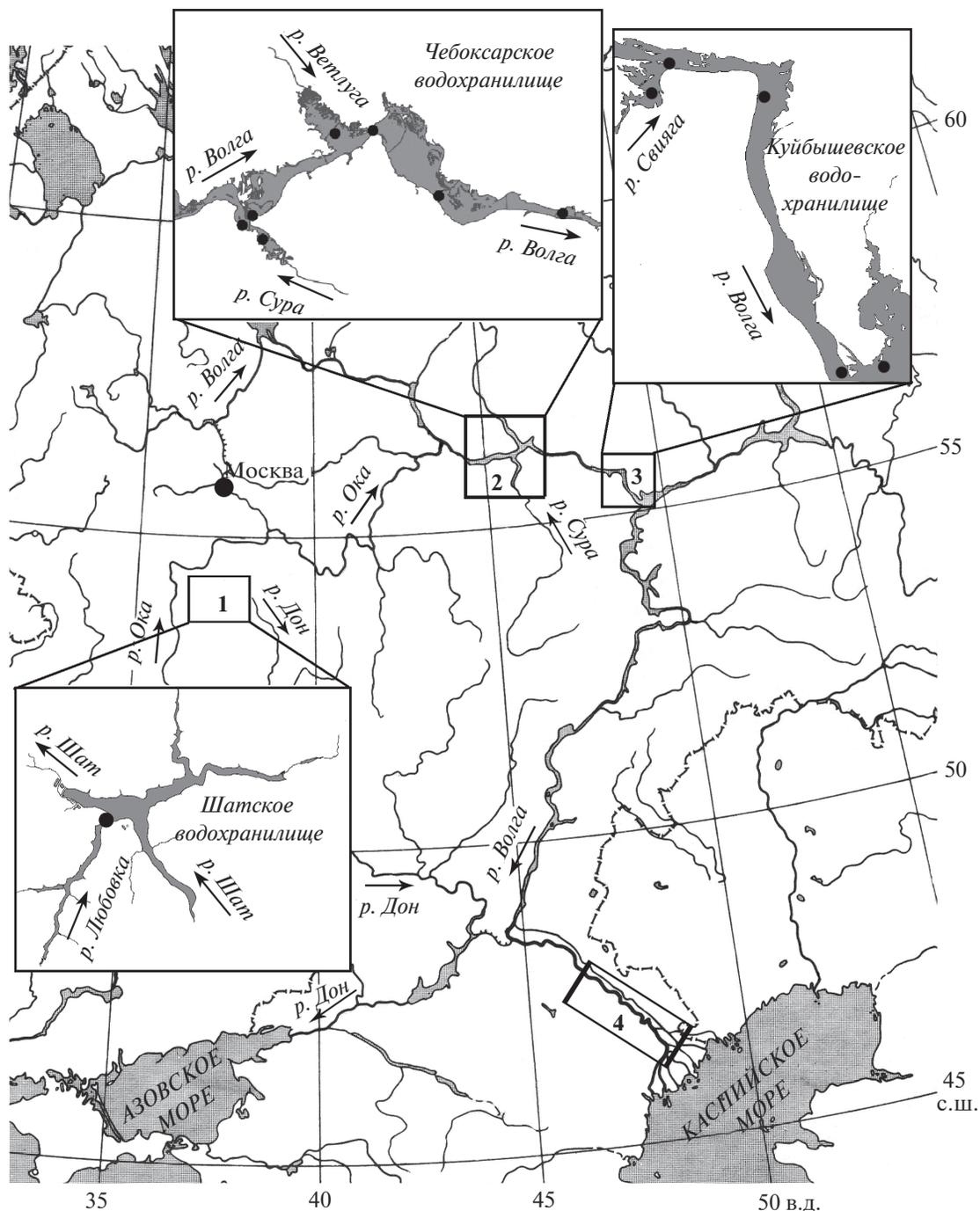


Рис. 1. Распространение *Thermocyclops taihokuensis* в бассейне р. Волги. 1 – Шатское водохранилище, 2 – Чебоксарское водохранилище, 3 – Куйбышевское водохранилище, 4 – р. Волга ниже г. Волгоград.

ный Яр и г. Астрахань (Нижняя Волга). Здесь вселенец обнаружен в 2017 г. фактически повсеместно, отмечен на 11 станциях (100% проб). В русло р. Волги *Th. taihokuensis* проник, по-видимому, из Северо-Восточного Каспия через Волго-Ахтубинскую пойму, в которой его регистрируют с начала 2010-х гг. (Нечаев, 2016). Возможно, вселе-

нец появился в пойме р. Ахтуба и русле р. Волги одновременно, т.е. в начале 2010-х гг. Однако точно установить это не удалось, поскольку до 2017 г. данный участок реки не обследовали.

В изученных водоемах *Th. taihokuensis* обитал на участках глубиной от 3 до 25 м, при температуре

Таблица 1. Характеристика местообитаний и численность *Thermocyclops taihokuensis* в бассейне р. Волги в августе 2016–2019 гг.

Станция отбора проб	Координаты, с.ш., в.д.	Месяц, год находки	<i>N</i> , экз./м ³	Глубина, м	<i>T</i> _{воды} , °С	<i>C</i> , мкСм/см
Чебоксарское вдхр.						
р. Волга у пос. Васильсурск	56°08.382', 46°00.494'	08.2016	70	14	24	450
р. Волга, напротив с. Ильинка	56°11.190', 46°50.000'	08.2016	20	16	24	394
Приплотинный участок	56°08.600', 47°26.334'	08.2016	10	25	24	382
р. Сура, 1 км выше устья	56°06.725', 46°00.120'	08.2018	20350	7	23	709
р. Сура, 5 км выше устья	56°06.081', 46°02.762'	08.2018	6940	6	22	710
р. Волга у пос. Васильсурск	56°08.382', 46°00.494'	08.2018	100	13	22	356
р. Волга у г. Козьмодемьянск	56°20.997', 46°35.654'	08.2018	370	14	22	364
р. Ветлуга, 2 км выше устья	56°18.654', 46°24.777'	08.2018	100	8	22	361
р. Сура, 1 км выше устья	56°06.725', 46°00.120'	08.2019	2360	3	20	566
р. Сура, 5 км выше устья	56°06.081', 46°02.762'	08.2019	2730	5	21	695
р. Волга у г. Козьмодемьянск	56°20.997', 46°35.654'	08.2019	390	9	20	377
р. Ветлуга, 2 км выше устья	56°18.654', 46°24.777'	08.2019	950	8	19	378
Куйбышевское вдхр.						
р. Волга напротив пос. Тенишево	55°16.028', 49°16.296'	07.2017	<10	3	—	—
р. Свияга, ~3 км выше г. Свияжск	55°44.571', 48°39.813'	08.2018	160	6	19	754
р. Волга напротив устья р. Свияга	55°47.290', 48°45.990'	08.2018	20	4	21	350
р. Волга у с. Верхний Услон	55°46.459', 48°59.969'	08.2018	15	14	21	356
р. Кама напротив с. Атабаево	55°12.374', 49°21.690'	08.2018	10	16	20	340
р. Волга ниже г. Волгоград						
р. Волга у с. Черный Яр	48°06.265', 46°09.547'	08.2017	8900	7	24	352
р. Волга у с. Соленое займище	47°55.129', 46°09.901'	08.2017	1760	14	24	350
р. Волга у с. Ветлянка	47°38.055', 46°38.806'	08.2017	2110	23	24	355
Ерик Парашкин*	47°24.719', 46°59.080'	08.2017	6740	18	24	355

Таблица 1. Окончание

Станция отбора проб	Координаты, с.ш., в.д.	Месяц, год находки	<i>N</i> , экз./м ³	Глубина, м	<i>T</i> _{воды} , °С	<i>C</i> , мкСм/см
р. Волга у с. Сероглазка	47°00.823', 47°29.304'	08.2017	6000	7	24	351
р. Волга у с. Замьяны	46°49.749', 47°37.275'	08.2017	5490	10	26	354
р. Волга напротив с. Верхне- бьяжье	46°44.765', 47°49.908'	08.2017	3430	14	26	350
р. Бузан, 3 км выше устья	46°44.370', 47°53.668'	08.2017	1060	2	24	370
р. Волга напротив с. Тулуга- новка	46°31.960', 48°01.394'	08.2017	4240	9	24	356
р. Волга выше г. Астрахань, глубина 3 м	46°23.470', 48°02.274'	08.2017	2760	3	24	—
р. Волга ниже г. Астрахань	46°18.305', 47°58.519'	08.2017	4680	4	24	—
Шатское вдхр.						
Любовский пруд-охладитель	54°06.475', 38°18.909'	10.2019	110000	1	13	—

Примечание. *N* — численность вселенца, *T*_{воды} — температура воды, *C* — электропроводность воды при 25°С, “—” — данные отсутствуют.

* Пролив в Волго-Ахтубинской пойме.

воды в августе 19–26°С, в октябре 13°С (табл. 1). Электропроводность воды варьировала от 350 до 754 мкСм/см, что соответствовало минерализации 230–490 мг/л.

Популяционные характеристики и особенности строения. Общий вид *Th. taihokuensis* заметно отличается от двух других представителей рода (*Th. oithonoides* (Sars, 1863) и *Th. crassus* (Fischer, 1853)), обычных в водоемах бассейна р. Волги. Особи *Th. taihokuensis*, особенно самки, крупнее и массивнее, благодаря чему хорошо заметны в пробах зоопланктона. Апикальные щетинки фуркальных ветвей самок этого вида широко расставлены (сходно с таковым у рода *Cyclops*), центральные из них S-образно изогнуты (рис. 2а). Для обоих полов характерно расположение боковой щетинки в последней трети фуркальных ветвей, она заметно сдвинута на их спинную сторону. Яйцевые мешки самок длинные и плотно прижаты к абдомену. Боковые ветви семяприемника самки длинные, их края сильно изогнуты (рис. 2б). Внутренний шип дистального членика эндоподита четвертой пары ног прямой и толстый, вооружен крепкими зубцами, редко и симметрично расположенными на обоих его краях (рис. 2в). Один из отличительных признаков самца — очень длинные и тонкие центральные апикальные щетинки фуркальных ветвей, на концах сильно согнутые на брюшную сторону.

Численность *Th. taihokuensis* сильно варьировала в разных местообитаниях. Наибольшие ее значения отмечали в Шатском вдхр. (>100 тыс. экз./м³) (табл. 2). При высокой скорости течения на участке Нижней Волги численность вселенца не превышала 10 тыс. экз./м³. Структура популяции с августа до начала октября фактически не различалась, повсеместно преобладали науплиусы (>70%) и копеподиты (до ≤17%) (рис. 3). Количество половозрелых особей было наибольшим в Чебоксарском вдхр. (11 тыс. экз./м³) и устьевой области р. Сура (до 4 тыс. экз./м³) — 10–18% численности популяций.

Длина тела самок и самцов заметно варьировала от водоема к водоему. Наиболее крупные самки (>1.1 мм) отмечены в Чебоксарском и Куйбышевском водохранилищах, самцы (до 1.0 мм) — в Шатском вдхр. (табл. 2). Доля яйценосных самок в большинстве биотопов была очень высокой для второй половины лета (>50% количества взрослых самок). Среди взрослых особей в августе повсеместно преобладали самки, в Шатском вдхр. в октябре соотношение полов приближалось к 1 : 1. Здесь при температуре воды 13°С *Th. taihokuensis* интенсивно размножался. Индивидуальная плодовитость во всех местообитаниях была высокой, самки вынашивали в двух яйцевых мешках в среднем от 17 до 32 яиц. Максимальная плодовитость (до 38 яиц) зарегистрирована в устьевых об-

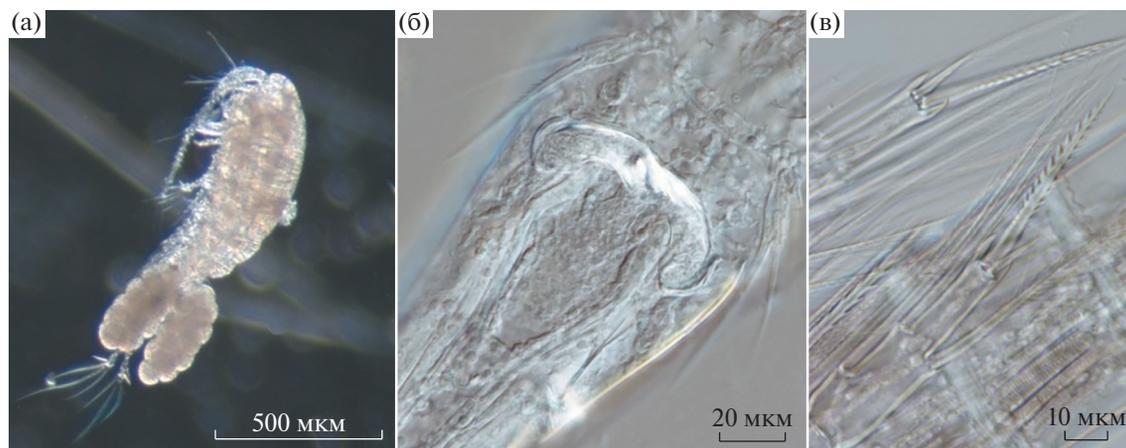


Рис. 2. Строение тела самки *Thermocyclops taihokuensis*. а – общий вид яйценосной самки, б – семяприемник, в – дистальные членики четвертой пары ног с апикальными шипами.

ластях рек Сура и Свияга. В Чебоксарском вдхр. плодовитость вселенца была на 25–60% выше таковой аборигенных видов рода *Thermocyclops*. Она сопоставима с отмеченной для *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857) (табл. 3). Плодовитость крупного (1.2–1.3 мм) *Acanthocyclops americanus* (Marshall, 1893) почти вдвое превышала таковую *Thermocyclops taihokuensis*.

Сосуществование вселенца с другими видами копепод. В августе 2016–2019 гг. в водоемах и водотоках бассейна р. Волги *Th. taihokuensis* обитал совместно с двумя аборигенными видами рода (*Th. oithonoides* и *Th. crassus*). Летом наибольший вклад *Th. taihokuensis* (>90%) в суммарную численность рода *Thermocyclops* зарегистрирован в Нижней Волге, в остальных местообитаниях он не превышал 15% (табл. 4). В устьевой области

р. Сура вселенец формировал максимально 14–15% численности рода и 9–11% количества всех Cyclopoida в августе 2018 г. В Чебоксарском и Куйбышевском водохранилищах аборигенные виды рода всегда были существенно обильнее по сравнению с *Th. taihokuensis*. Они составляли 85–97% количества всех *Thermocyclops* и 41–74% Cyclopoida, обычно доминировал *Th. oithonoides*. В Нижней Волге *Th. oithonoides* обнаруживали единичными экземплярами, а количество *Th. crassus* было примерно вдвое ниже такового вселенца.

Здесь вселенец образовывал 30–80% всех Cyclopoida. В октябре 2019 г. в Шатском вдхр. *Th. taihokuensis* формировал 95% количества копепод и 90% всех ракообразных планктона. Другие представители рода *Thermocyclops* в водоеме отсутствовали. В эти сроки обычные для центра Европей-

Таблица 2. Популяционные характеристики *Thermocyclops taihokuensis* из разных участков бассейна р. Волги в 2017–2019 гг.

Показатель	Местонахождение				
	НВ (19)	С (37)	Ч (26)	К (16)	Ш (23)
Численность, тыс. экз./м ³	1–9	2–20	<1	<1	110
Длина тела ♀, мкм	$\frac{930 \pm 15}{840-1000}$	$\frac{1060 \pm 10}{960-1160}$	$\frac{1035 \pm 16}{960-1160}$	$\frac{1070 \pm 15}{1000-1160}$	$\frac{950 \pm 10}{920-1000}$
Длина тела ♂, мкм	$\frac{730 \pm 31}{640-920}$	$\frac{780 \pm 10}{720-840}$	$\frac{770 \pm 19}{720-800}$	$\frac{800 \pm 3}{790-800}$	$\frac{860 \pm 30}{720-1000}$
Плодовитость, яиц/♀	$\frac{20 \pm 1}{16-26}$	$\frac{26 \pm 1}{10-38}$	$\frac{23 \pm 1}{20-30}$	$\frac{32 \pm 2}{26-38}$	$\frac{17 \pm 1}{12-28}$
Доля ♀ с яйцами, %	64	43	70	69	55
♀ : ♂	1.4 : 1	1.3 : 1	3 : 1	4.3 : 1	1 : 1

Примечание. Здесь и в табл. 4: НВ – р. Волга ниже г. Волгоград (август), С – устьевая область р. Сура (август), Ч – прочие участки Чебоксарского вдхр. (август), К – Куйбышевское вдхр. (август), Ш – Шатское вдхр. (начало октября). Доля ♀ с яйцами – % общего количества половозрелых самок, ♀ : ♂ – соотношение количества самок и самцов в популяции. В скобках объем выборки. Над чертой – среднее и его ошибка, под чертой – min–max.

ской России *Th. oithonoides* и *Th. crassus* переходят к диапаузе (Монченко, 1974).

Помимо представителей рода *Thermocyclops* вселенец обитал совместно с другими Cyclopoidea. Наиболее многочисленными были два пелагических вида *Mesocyclops leuckarti* и *Acanthocyclops americanus*, реже и в небольшом количестве (<1 тыс. экз./м³) в водохранилищах отмечали *Cyclops vicinus* Uljanin, 1875. В р. Волге ниже г. Волгограда обилие *Acanthocyclops americanus* (<2 тыс. экз./м³) и *Mesocyclops leuckarti* (<1 тыс. экз./м³) было меньше или сравнимо с таковым вселенца. В устьевой области р. Сура оба вида присутствовали в массе (до 40 тыс. экз./м³), а в озеровидной части Чебоксарского вдхр. они образовывали до 30 тыс. экз./м³ каждый. В Волжском плесе Куйбышевского вдхр. *M. leuckarti* достигал 90 тыс. экз./м³, *Acanthocyclops americanus* – 75 тыс. экз./м³. Осенью в Шатском вдхр. с *Thermocyclops taihokuensis* обнаружен только один немногочисленный (~3 тыс. экз./м³) пелагический представитель Cyclopoidea – *Mesocyclops leuckarti*.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Последнее переописание копеподы *Th. taihokuensis* сделано Монченко (Monchenko, 2008) из водоемов Туркменистана. Внешне, по вооружению ног четвертой–пятой пары и фуркальных ветвей *Th. taihokuensis* сходен с *Th. oithonoides*, дифференциальный диагноз этих двух видов приведен в работе (Рылов, 1948). Следующие важные морфологические признаки *Th. taihokuensis*, отличающие его от других видов рода, отмечены в работах (Guo, 1999; Dela Paz et al., 2016): сильно изогнутые боковые ветви семяприемника самки, мощный медиальный шип дистального членика эндоподита четвертой пары ног с крепкими редкими зубцами симметрично расположенными на обоих его краях, а также отношение длины дорсальной щетинки фурки к таковой внешней латеральной щетинки >1.5. По нашим наблюдениям, для отличия *Th. taihokuensis* от аборигенных *Th. oithonoides* и *Th. crassus* наиболее важны форма семяприемника, апикальных щетинок фурки, эндоподита четвертой пары ног (рис. 2), а также положение боковой щетинки фуркальных ветвей.

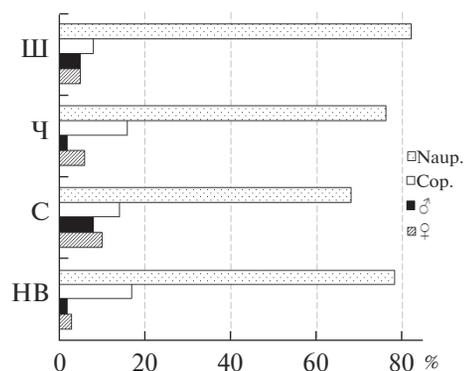


Рис. 3. Структура популяции *Thermocyclops taihokuensis* (% общей численности) в разных водоемах в августе–октябре 2017–2019 гг. Naup. – науплиусы, Cop. – копеподиты. Водные объекты: НВ – р. Волга ниже г. Волгоград, С – устьевая область р. Сура, Ч – прочие участки Чебоксарского вдхр., Ш – Шатское вдхр.

Средняя длина тела половозрелых самок *Th. taihokuensis* в исследованных водоемах варьировала от 930 мкм в Нижней Волге до 1070 мкм в Куйбышевском вдхр. (в среднем 1010 ± 15 мкм). Это близко к размерам рачков из Казахстана (990 мкм), Монголии (960 мкм), Узбекистана и Китая (940 мкм), пойменных водоемов р. Амур (920 мкм) (Рылов, 1948; Mirabdullayev, Kuzmetov, 1997; Guo, 1999). В типовом местообитании на Тайване длина самок варьирует в пределах 800–880 мкм (Mirabdullayev, Kuzmetov, 1997). Особи из бассейна р. Волги несколько крупнее таковых на Тайване и значительно (в 1.5 раза) крупнее рачков из солоноватых водоемов восточного побережья Среднего Каспия (670 ± 6 мкм) (Monchenko, 2008). Наиболее крупные особи вселенца (в среднем >1000 мкм) обнаружены в Чебоксарском и Куйбышевском водохранилищах – самых северных его местообитаниях. Однако такие же крупные (до 1100 мкм) представители *Th. taihokuensis* отмечены в водоемах Филиппин (Dela Paz et al., 2016). Сведения о плодовитости вселенца немногочисленны. Для водоемов Туркменистана указана очень низкая плодовитость вида (обычно 10–18 яиц на самку) (Monchenko, 2008), в р. Волге она почти вдвое выше (20–32 яйца на самку) (табл. 2).

К 2020 г. в бассейне р. Волги выявлены четыре района обитания вселенца. Самые северные на-

Таблица 3. Сравнение плодовитости самок вселенца *Thermocyclops taihokuensis* и аборигенных видов Cyclopoidea в Чебоксарском водохранилище

Плодовитость, яиц/♀	<i>Thermocyclops</i>			<i>Mesocyclops leuckarti</i>	<i>Acanthocyclops americanus</i>
	<i>taihokuensis</i>	<i>oithonoides</i>	<i>crassus</i>		
Среднее	25 ± 1	16 ± 2	20 ± 1	22 ± 2	44 ± 4
Min–max	10–38	6–24	12–26	12–40	16–60

Таблица 4. Вклад вселенца в общую численность копепод рода *Thermocyclops*

Таксон	Местонахождение				
	НВ	С	Ч	К	Ш
<i>Thermocyclops taihokuensis</i>	$\frac{1-9}{34-100}$	$\frac{2-20}{3-15}$	$\frac{<1}{1-15}$	$\frac{<1}{3-14}$	$\frac{110}{100}$
<i>Th. oithonoides</i>	+	$\frac{31-52}{39-76}$	$\frac{1-2}{14-42}$	$\frac{1-26}{50-85}$	—
<i>Th. crassus</i>	$\frac{1-4}{6-66}$	$\frac{5-60}{10-46}$	$\frac{2-7}{50-96}$	$\frac{1-9}{16-43}$	—
Род <i>Thermocyclops</i> , тыс. экз./м ³	1–11	48–133	3–10	1–36	110
Все Cyclopoidea, тыс. экз./м ³	1–13	74–192	32–65	14–204	114

Примечание. Над чертой – численность (тыс. экз./м³), под чертой – доля вида (%) в численности всех представителей рода *Thermocyclops*. “+” – вид встречался единично, “—” – вид не обнаружен.

ходки вида (56° с.ш., 46° в.д.) расположены в устье р. Сура (Средняя Волга), наиболее западные (54° с.ш., 38° в.д.) – в Шатском вдхр. Первые находки вида в бассейне р. Волги (водоемы Волго-Ахтубинской поймы) зарегистрированы в начале 2010-х гг. (Нечаев, 2016). Вероятно, тогда же этот вид проник в основное русло р. Волги и по Волго-Донскому каналу в р. Дон. В Цимлянском вдхр. *Th. taihokuensis* отмечен с 2012 г., где он вытеснил из планктона аборигенного *Th. crassus* (Вехов и др., 2014). К 2018 г. *Th. taihokuensis* достиг очень высокой численности (>600 тыс. экз./м³) в верхних двух участках водохранилища, также он многочислен в Бреславском и Карповском водохранилищах канала Волга-Дон (Лазарева, Сабитова, 2021). В бассейне р. Волги *Th. taihokuensis* обитает в пресной воде при содержании солей <500 мг/л. Но вид известен также из солоноватых биотопов (Северный и Средний Каспий, водоемы Казахстана, Узбекистана и Туркменистана) (Шарапова, 2014; Степаньянц и др., 2015; Калымбетова, 2017; Mirabdullayev, Kuzmetov, 1997).

За последние 10 лет *Th. taihokuensis* расселился к западу и северо-западу от дельты р. Волги на расстояние 500–1200 км. Способы и пути такого быстрого распространения вселенца окончательно не выяснены. Водораздел рек Волги и Дона он, вероятно, преодолел с балластными водами судов, следующих по Волго-Донскому каналу. Об этом свидетельствуют его находки в водохранилищах канала (Лазарева, Сабитова, 2021). Река Сура судоходна только в нижнем течении (80 км) и недоступна для больших грузовых судов, следующих вверх по Волге из г. Астрахань. То же относится к р. Свияга, поэтому вблизи обеих рек нет крупных грузовых портов. Шатское вдхр. вообще не связано с транзитными волжскими судовыми маршрутами. В эти местообитания яйца и науп-

лиусов вселенца занесли, вероятно, мигрирующие водоплавающие птицы.

В основной акватории Чебоксарского вдхр. *Th. taihokuensis* найден только ниже (<100 км) устья р. Сура, куда он расселился, по-видимому, с течением воды. Установлено, что *Th. taihokuensis* вселился в Чебоксарское вдхр. еще в 2016 г. (табл. 1), а не в 2018 г., как это указано в работе (Жихарев и др., 2019). На р. Сура вблизи водораздела бассейнов рек Волги и Дон расположено сравнительно небольшое (110 км²) Сурское (Пензенское) вдхр. Логично было бы предположить, что вселенец попал в устье р. Сура из этого водохранилища. Однако до 2015 г. присутствие *Th. taihokuensis* в планктоне Сурского вдхр. не отмечено (Сенкевич и др., 2016). В последующие 5 лет (до 2020 г.) вселенца также не регистрировали (устное сообщение Т.Г. Стойко). В составе планктона малых рек-притоков р. Сура и озер ее поймы данный вид тоже не обнаружен (Подшивалина, 2015, 2016).

В расположенное ниже по р. Волга Куйбышевское вдхр. *Th. taihokuensis* проник с течением воды в 2016–2017 гг., по-видимому, первоначально в устье р. Свияга. В эти годы устьевую область данного притока экспедиция Института биологии внутренних вод РАН не обследовала. Наиболее вероятный источник расселения *Th. taihokuensis* – Чебоксарское вдхр. Показано, что на этом участке р. Волги наблюдается заток планктона из центральной части водохранилища в устья притоков (Подшивалина, 2021). Возможно также вселенец проник в р. Свияга из многочисленных почти не исследованных водоемов в ее бассейне. Позже в многоводном 2017 г. вид расселился вниз по течению р. Волги до устья р. Камы. На этом участке водохранилища вселенца крайне трудно обнаружить из-за его малой численности и массового развития цианобактерий, которые затрудняют

просмотр сборов зоопланктона. Виды рода *Thermocyclops* в Куйбышевском вдхр. населяют преимущественно литораль и устьевые области притоков в его подпоре. Именно в этих биотопах возможны новые находки *Th. taihokuensis*.

Вселенец обладает мощным продукционным потенциалом, его плодовитость на 25–60% выше по сравнению с аборигенными видами рода. Кроме того, *Th. taihokuensis* отличается очень длительным периодом размножения. Он активно размножается даже в октябре, в эти сроки аборигенные виды *Th. oithonoides* и *Th. crassus* уже переходят к диапаузе (Монченко, 1974). Такая жизненная стратегия способствует аккумуляции большого количества зимующих копеподитов, которые весной обеспечивают быстрый рост численности популяции вселенца.

В период 2008–2015 гг. *Th. taihokuensis* не регистрировали в Чебоксарском вдхр. и Волжском плесе Куйбышевского вдхр. (Лазарева и др., 2018; Жихарев и др., 2019; Lazareva et al., 2014). Его первая находка в Чебоксарском вдхр. датируется августом 2016 г. (табл. 1). В Куйбышевское вдхр. вид проник в том же 2016 г. или годом позже, его численность в водоеме минимальна по сравнению с другими местообитаниями. В 2015 г. за год до вселения *Th. taihokuensis* обилие нативных *Th. oithonoides* и *Th. crassus* (<1–9 тыс. экз./м³) в водохранилищах Средней Волги было близко к таковому в присутствии вселенца в 2016–2019 гг. или даже меньше (табл. 4). В данном районе р. Волги не было выявлено какого-либо изменения структуры сообщества копепод под влиянием вселенца по причине низкой его численности и недавнего проникновения в водоем.

Копепод разного размера (в основном Calanoida) потребляет массовый пелагический планктофаг – черноморско-каспийская тюлька *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) (Кияшко, 2004; Кияшко и др., 2007) – которая к 2002 г. заселила все водохранилища р. Волги (Слынько, Кияшко, 2012). Рыбы разного возраста избирательно выедают доступных по размеру и наиболее многочисленных рачков, при этом мелкие Cyclopoidea (взрослые особи и копеподиты) обычно составляют рацион сеголетков тюльки (Кияшко и др., 2007). Среди обычных для р. Волги Cyclopoidea родов *Acanthocyclops*, *Mesocyclops* и *Thermocyclops* не выявлено предпочтения рыбами какого-либо вида. Учитывая тот факт, что рыбы потребляют наиболее многочисленные виды, можно предположить сдерживание хищниками роста численности популяции *Thermocyclops taihokuensis* в Нижней Волге. В данном районе вселенец обитает уже около десяти лет (Нечаев, 2016; Лазарева и др., 2018) и является наиболее массовым представителем Cyclopoidea (табл. 4). Однако его количество до сих пор невелико (<10 тыс. экз./м³), и он не вытеснил из сообще-

ства аборигенного *Th. crassus*. Тогда как в Цимлянском вдхр. при очень высокой (до >600 тыс. экз./м³) численности вселенца, *Th. crassus* почти исчез (Вехов и др., 2014; Лазарева, Сабитова, 2021).

Выводы. В 2016–2019 гг. копепода *Th. taihokuensis* обнаружена в четырех районах бассейна р. Волги, удаленных друг от друга на расстояние 270–1000 км. Вселенец обитает в речном участке от с. Черный Яр до г. Астрахань (Нижняя Волга), озеровидной части Чебоксарского вдхр., Волжском и Волго-Камском плесах Куйбышевского вдхр. (Средняя Волга) и верховье бассейна р. Оки (Шатское вдхр.). Самое северное (56° с.ш., 46° в.д.) местообитание *Th. taihokuensis* – устье р. Сура (Средняя Волга), самое западное (38° в.д.) – Шатское вдхр., в котором *Th. taihokuensis* – единственный многочисленный вид этого рода. В Нижней Волге вселенец обитает совместно с *Th. crassus* и является наиболее массовым представителем Cyclopoidea. В Чебоксарском и Куйбышевском водохранилищах он сосуществует с обоими аборигенными видами *Th. oithonoides* и *Th. crassus* при доминировании последних. Высокая плодовитость и длительный период размножения определяют конкурентоспособность и быстрое распространение вселенца в условиях водоемов и водотоков Европейской России.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны Ю.В. Герасимову, Е.А. Боровиковой и Д.П. Карабанову (Институт биологии внутренних вод РАН) за организацию экспедиционных работ.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания № 121051100109-1 “Систематика, разнообразие, биология и экология водных и околотовных беспозвоночных, структура популяций и сообществ в континентальных водах”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вехов Д.А., Науменко А.Н., Горелов В.П. и др. 2014. Современное состояние и использование водных биоресурсов Цимлянского вдхр. (2009–2013 гг.) // Рыбохозяйственные исследования на водных объектах Европейской части России. Санкт-Петербург: ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. С. 116.
- Волга и ее жизнь. 1978. Ленинград: Наука. (The River Volga and its Life. 1979. The Hague: Junk Publishers).
- Григорьева И.Л. 2021. Шатское водохранилище // Вода России. Водные ресурсы. 2020. Электронный ресурс. URL. https://water-ri.ru/Водные_объекты/3411/Шатское_водохранилище (обращение январь 2021 г.).
- Жихарев В.С., Гаврилко Д.Е., Шурганова Г.В. 2019. Находка тропического вида *Thermocyclops taihokuensis*

- (Harada, 1931) (Copepoda: Cyclopoida) в Европейской части России // Поволжский экол. журн. № 2. С. 264.
- Калымбетова М.Т. 2017. Современное состояние зоопланктона Шардаринского водохранилища // Вестник сельскохозяйственной науки Казахстана. № 5–6. С. 80.
- Кияшко В.И. 2004. Трофэкологическая характеристика тюльки *Clupeonella cultriventris* в водохранилищах Средней и Верхней Волги // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 6. С. 811.
- Кияшко В.И., Халько Н.А., Лазарева В.И. 2007. О суточном ритме и элективности питания тюльки *Clupeonella cultriventris* в Рыбинском водохранилище // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 3. С. 389.
- Лазарева В.И., Жданова С.М. 2014. Американская коловратка *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Bracionidae) в водохранилищах бассейна Верхней Волги // Биология внутр. вод. № 3. С. 64. <https://doi.org/10.7868/S0320965214030115>
- Лазарева В.И., Сабитова Р.З., Быкова С.В. и др. 2018. Распределение летнего зоопланктона в каскаде водохранилищ Волги и Камы // Тр. Ин-та биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. Вып. 83(86). С. 62. <https://doi.org/10.24411/0320-3557-2018-10030>
- Лазарева В.И., Сабитова Р.З. 2021. Зоопланктон Цимлянского водохранилища и канала Волга-Дон // Зоол. журн. № 4. С. 603. <https://doi.org/10.31857/S0044513421040115>
- Минеева Н.М., Семадени И.В., Макарова О.С. 2020. Содержание хлорофилла и современное трофическое состояние водохранилищ р. Волги (2017–2018 гг.) // Биология внутр. вод. № 2. С. 205. <https://doi.org/10.31857/S0320965220020102>
- Монченко В.И. 1974. Шелепнороти циклоподібні. Циклопи (Cyclopidae). Киев: Наук. думка.
- Мордохай-Болтовской Ф.Д., Дзюбан Н.А. 1976. Изменения в составе и распределении фауны Волги в результате антропогенных воздействий // Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Ленинград: Наука. С. 67.
- Нечаев Д.Ю. 2016. Фаунистическое разнообразие планктонных беспозвоночных Волго-Ахтубинской поймы // Матер. Всерос. молодежной гидробиол. конф. “Перспективы и проблемы современной гидробиологии”, пос. Борок, Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН, 10–13 ноября 2016 г. Ярославль: Филигрань. С. 117.
- Подшивалина В.Н. 2015. Фауна зоопланктона фоновых участков малых рек бассейна нижнего течения реки Сура (Среднее Поволжье) // Научные труды государственного природного заповедника “Присурский”. Т. 30. Вып. 1. С. 210.
- Подшивалина В.Н. 2016. Фауна планктонных коловраток и ракообразных пойменного озера с карстово-суффозионным провалом (озеро Большое Щучье, пойма нижнего течения реки Сура, Среднее Поволжье) // Научные труды государственного природного заповедника “Присурский”. Т. 31. С. 132.
- Подшивалина В.Н. 2021. Особенности распределения зоопланктона в зоне влияния притоков водохранилищ Средней Волги // Биология внутр. вод. № 5. С. 472. <https://doi.org/10.31857/S0320965221050156>
- Рылов В.М. 1948. Фауна СССР. Ракообразные. Cyclopoida пресных вод. Т. 3. Вып. 3. Москва: АН СССР.
- Сенкевич В.А., Цыганов А.Н., Стойко Т.Г. 2016. Зоопланктонное сообщество Пензенского водохранилища // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. Биология. № 1(13). С. 35.
- Слынько Ю.В., Кияшко В.И. 2012. Анализ эффективности инвазий пелагических видов рыб в водохранилища Волги // Российский журн. биол. инвазий. № 1. С. 73.
- Степаньянц С.Д., Хлебович В.В., Алексеев В.Р. и др. 2015. Определитель рыб и беспозвоночных Каспийского моря. Т. 2. Стрекающие, гребневики, многощетинковые черви, веслоногие ракообразные и мизиды. Санкт-Петербург: Товарищество науч. изданий КМК.
- Шарапова Л.И. 2014. Зоопланктон Северо-Восточного Каспия. Приложение 2 // Мониторинг окружающей природной среды Северо-Восточного Каспия при освоении нефтяных месторождений. Алматы: АджипККО. С. 228.
- Guo X. 1999. The genus *Thermocyclops* Kiefer, 1927 (Copepoda: Cyclopidae) in China // Hydrobiologia. V. 403. P. 87.
- Dela Paz E.S.P., Holyn'ska M.K., Papa R.D.S. 2016. *Mesocyclops* and *Thermocyclops* (Copepoda, Cyclopidae) in the major visayas islands (Central Philippines) // Crustaceana. V. 89. № 6–7. P. 787. <https://doi.org/10.1163/15685403-00003547>
- Lazareva V.I., Mineeva N.M., Zhdanova S.M. 2014. Spatial Distribution of Plankton from the Upper and Middle Volga Reservoirs in Years with Different Thermal Conditions // Biology Bulletin. V. 41. № 10. P. 869. <https://doi.org/10.1134/S1062359014100070>
- Monchenko V.I. 2008. Redescription of the Oriental *Thermocyclops taihokuensis* (Harada, 1931) (Copepoda: Cyclopoida) from its westernmost population // Zoology in the Middle East. V. 43. № 1. P. 99. <https://doi.org/10.1080/09397140.2008.10638274>
- Mirabdullayev I.M., Kuzmetov A.R. 1997. The Genus *Thermocyclops* (Crustacea: Copepoda) in Uzbekistan (Central Asia) // International Review of Hydrobiology. V. 82. Iss. 2. P. 201.
- Mirabdullayev I.M., Reid J.W., Ueda H. 2003. Copepoda: Cyclopoida genera *Mesocyclops* and *Thermocyclops*. Genus *Thermocyclops* Kiefer, 1927 // Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World 20. Leiden: Backhuys Publishers. P. 214.
- Shurganova G.V., Gavrilko D.E., Il'in M.Iu. et al. 2017. Distribution of rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Bracionidae) in waterbodies and watercourses of Nizhny Novgorod oblast // Russian J. Biological Invasions. V. 8. № 4. P. 393.
- Slyn'ko Yu.V., Korneva L.G., Rivier I.K. et al. 2002. Caspian-Volga-Baltic invasion corridor // Alien species in European waters. Dordrecht: Kluwer Publishers. P. 339.

The Spread of East Asian Copepod *Thermocyclops taihokuensis* (Crustacea, Copepoda) in the Volga River Basin

V. I. Lazareva^{1, *}, S. M. Zhdanova¹, and R. Z. Sabitova¹

¹*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences,
Borok, Nekouzsky raion, Yaroslavl oblast, Russia*

**e-mail: lazareva_v57@mail.ru*

In 2016–2019, the copepod *Thermocyclops taihokuensis* (Harada, 1931) was found in three areas of the Volga River basin, which are 270–1000 km apart from each other. The invader lives in the Lower Volga (river section from the village of Solenoe Zaymishche to the city of Astrakhan), the Middle Volga (lake-like part of the Cheboksary Reservoir, Volga and Volga-Kama reaches of the Kuibyshev Reservoir) and the upper reaches of the Oka River basin (Shat Reservoir). The invader density varies from less than 1 to more than 100 thous. ind./m³. To the north of European Russia, the species settled up to 56° N (mouth of the Sura River), to the west – up to 38° E (Shat Reservoir). In the Lower Volga, the invader was the most abundant representative of Cyclopoida and lived together with *Th. crassus*. In the Cheboksary and Kuibyshev reservoirs, it coexisted with native *Th. oithonoides* and *Th. crassus*; native species dominated. The competitiveness and successful naturalization of *Th. taihokuensis* in European Russia is determined by its high fertility and long breeding period.

Keywords: Volga, Oka, Sura and Sviyaga rivers, Cheboksary, Kuibyshev and Shat reservoirs, alien species, *Thermocyclops taihokuensis*, distribution, abundance, population characteristics