ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2020, том 99, № 11, с. 1223–1231

УДК 595.2

МНОГОЛЕТНИЕ И СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПОПУЛЯЦИИ *CERCOPAGIS PENGOI* (OSTROUMOV 1891) (CLADOCERA, ONYCHOPODA) В ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ФИНСКОГО ЗАЛИВА БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

© 2020 г. Л. Ф. Литвинчук*

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 199034 Россия

**e-mail: larisalitvinchuk@yandex.ru*

Поступила в редакцию 01.03.2020 г.
После доработки 10.03.2020 г.
Принята к публикации 15.03.2020 г.

Впервые проведены многолетние сезонные исследования популяции *C. pengoi* (Ostroumov 1891) (Cladocera, Onychopoda) в восточной части Финского залива. В ходе исследования материала, который собирали один раз в две недели с середины мая по середину октября в 2009–2019 годах в восточной части Финского залива, был обнаружен только один вид рода *Cercopagis* Sars 1897 – *C. pengoi*. Особи первой генерации встречались только в течение первого месяца развития популяции – с середины мая по середину июня. Вторая и последующие генерации развивались с середины июня по середину октября. Появление этих особей в планктоне весной происходило на месяц позже, чем в Понто-Каспийском бассейне. Осенью исчезновение особей *C. pengoi* наблюдалось в те же сроки, что и в нативном ареале – в середине октября. Плодовитость партеногенетических самок была выше в начале вегетационного сезона. В некоторые годы в популяции вовсе не были отмечены особи гамогенетического поколения. Продолжительность развития популяции *C. pengoi* из восточной части Финского залива короче, а численность выше, по сравнению с соответствующими показателями популяции в Понто-Каспийском регионе.

Ключевые слова: Cercopagis pengoi, Финский залив, структура популяции, размножение

DOI: 10.31857/S0044513420100104

В последние десятилетия отмечается расселение крупного планктонного ветвистоусого ракообразного *Cercopagis pengoi* (Ostroumov 1891) (Cladocera, Onychopoda, Cercopagididae) за пределы его нативного ареала, расположенного в Понто-Каспийском бассейне. В Балтийском море этот вид впервые был обнаружен в Рижском заливе в 1992 г. (Ojaveer et al., 2000), затем он был отмечен и в других регионах Балтики (Avinski, 1997; Żmudziński, 1998; Bielecka et al., 2000; Gorokhova et al., 2000; Naumenko, Polunina, 2000; Uitto et al., 1999). В последующие годы *C. pengoi* натурализовался в Балтийском море и стал там многочисленным (Krylov et al., 1999; Antsulevich, Välipakka, 2000; Gorokhova et al., 2000; Ojaveer et al., 2000, 2004; Telesh et al., 2001; Polunina, 2005; Litvinchuk, 2007; Golubkov et al., 2010; Bielecka et al., 2014; Golubkov, Litvinchuk, 2015; Litvinchuk, Telesh, 2006; Naumenko, 2018; Naumenko, Telesh, 2019; Rowe et al., 2016).

Сезонные изменения популяции *C. pengoi*, начиная с первых дней весеннего прогрева воды, были исследованы в Пярнусском заливе (Ojaveer et al., 2004). Особенности размножения способствуют расселению и натурализации этого вида в новых водоемах. Латентные (зимующие) яйца, покрытые твердой, защищающей от воздействия неблагоприятных факторов оболочкой, сохраняют свою жизнеспособность при дальней транспортировке, а также, попадая на дно водоема, могут выдерживать понижение температуры воды в зимний период. В ходе вегетационного сезона при наступлении благоприятных температурных условий в результате интенсивного партеногенетического размножения численность популяции может быстро возрастать (Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987; Rivier, 1998). Исследования характера распределения латентных яиц в донных отложениях различных частей Балтийского моря (Katajisto et al., 2013) показали, что на больших глубинах жизнеспособные латентные яйца *C. pengoi* закрываются донными отложениями, и выход из яиц молодых особей в весенний период затруднен. Наибольшая доля рождаемых из латентных яиц молодых особей *C. pengoi* была отмечена в районах Балтики с меньшими глубинами, в том числе в восточной части Финского залива.

Представляется важным учитывать детали и возможные изменения в формировании популяции *C. pengoi* в новых условиях. Цель работы – изучить сезонные сроки и особенности развития популяции *C. pengoi* в восточной части Финского залива, регионе, расположенном на севере современного ареала этого вида, в течение длительного периода (на протяжении 11 лет).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал для исследования собирали в период с начала мая по середину октября 2009–2019 г. с интервалом в две недели в бухте Катерлахти, на берегу которой расположен г. Приморск (60°36′ с.ш., 28°61′ в.д., Выборгский р-н, Ленинградская обл.) при помощи планктонной сети с диаметром входного отверстия 0.25 м, газ № 68. Пробы отбирали в семи повторностях. При каждом взятии проб определяли температуру (°C), соленость (‰) и прозрачность (м) воды. Материал фиксировали 4% раствором формалина и впоследствии изучали с использованием стандартных методик. Всего было изучено 2106 особей *Cercopagis pengoi*.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В восточной части Финского залива в 2009–2019 годах, также как и в 1997 и 1999 годах (Litvinchuk, 2001), был обнаружен только один вид рода *Cercopagis* – *C. pengoi*. Среди общего пула исследованных особей были выделены особи первой генерации, рожденные из латентных (зимующих) яиц (рис. 1*a*), ранее относимые к *Apagis ossiani* Mordukhai-Boltovskoi 1968, с одной-четырьмя парами каудальных коготков, характерной чертой которых является укороченный и прямой хвостовой придаток. К особям второй и последующих генераций, рожденным партеногенетическими самками, были отнесены молодые самки с одной парой каудальных коготков без яиц в выводковой камере (определение принадлежности которых к партеногенетическому или гамогенетическому поколениям невозможно), партеногенетические самки с одной-тремя парами каудальных коготков с яйцами или эмбрионами в выводковой камере (рис. 1*b*), гамогенетические самки с двумя-тремя парами каудальных коготков с наличием или отсутствием латентных яиц в выводковой камере, самцы с одной-тремя парами каудальных коготков. Также в состав изученных особей входили особи теплолюбивой формы "gracillima" вида *C. pengoi*, отличительными чертами которой служат удлиненные выводковая камера и каудальные коготки. Были отмечены особи с аномальной формой тела – с деформированным абдоменом или те, у которых расстояние между каудальными коготками меньше, чем у "нормальных" особей, что может быть вызвано нарушением процесса линьки. В период с 2009 по 2019 г. особи первой генерации составляли 0.71% от общего числа изученных особей, особи второй и последующих генераций типичной формы *C. pengoi* – 94.50%, формы "gracillima" – 4.65%, особи с аномальной формой тела – 0.14%.

Особи первой генерации *C. pengoi* встречались только в начальном периоде развития популяции с середины мая по середину июня (табл. 1) в период наименьшей солености воды (0.7–1.8‰) при температуре воды 11.9–15.7°C. Прозрачность воды в середине мая была сравнительно высокой, 1.6 ± 0.3 м, затем в середине июня она снижалась до 1.1 ± 0.2 м. Эти особи были отмечены в планктоне на месяц раньше, чем особи второго и последующих поколений. Численность особей первой генерации была невысокой и составляла 0.97–5.83 особей в 1 м^3 воды.

Партеногенетические особи второго и последующих поколений, а также гамогенетические особи *C. pengoi*, были отмечены в планктоне с середины июня по середину октября (табл. 1). В 2009, 2010 и 2015 годах развитие популяции *C. pengoi* происходило только в летние месяцы. В 2011, 2012, 2013, 2017 и 2019 годах особи *C. pengoi* встречались в планктоне в период с конца июня по середину августа и после небольшого перерыва осенью – в середине сентября и середине октября. В остальные годы, 2014, 2016 и 2018, *C. pengoi* развивался с конца июня по середину сентября. В 2018 г. были отмечены самые ранние сроки появления особей второй и последующих генераций *C. pengoi*, они появились в середине июня (табл. 1). Численность особей второй и последующих генераций в течение исследованного периода изменялась в широких пределах. Отмечены значительные различия в численности этого вида как в ходе вегетационного сезона, так и в разные годы исследований (табл. 1). Наименьшая численность *C. pengoi* (до 15 экз./м^3) наблюдалась в 2010, 2012, 2017 и 2019 годах. Высокие значения (более 100 экз./м^3) были зафиксированы в 2009, 2014, 2015 и 2016 годах. Максимального развития популяция *C. pengoi* достигала в 2016 г. В середине июля 2016 г. численность этого вида была равна 836 экз./м^3.

Особи второго и последующих поколений *C. pengoi* появлялись в середине июня при температуре воды 15.7 ± 1.7°C, наибольшие средние значения численности были отмечены в середине июля при прогреве воды до 19.0 ± 2.9°C (рис. 1*c*). При повышении в конце июля температуры воды до 20.4 ± 3.6°C, численность *C. pengoi* снижалась. В середине октября особи второго и последующих поколений были встречены в незначительных количествах при температуре воды 10.9°C. В период массового развития *C. pengoi* с конца июня по середину августа соленость воды была

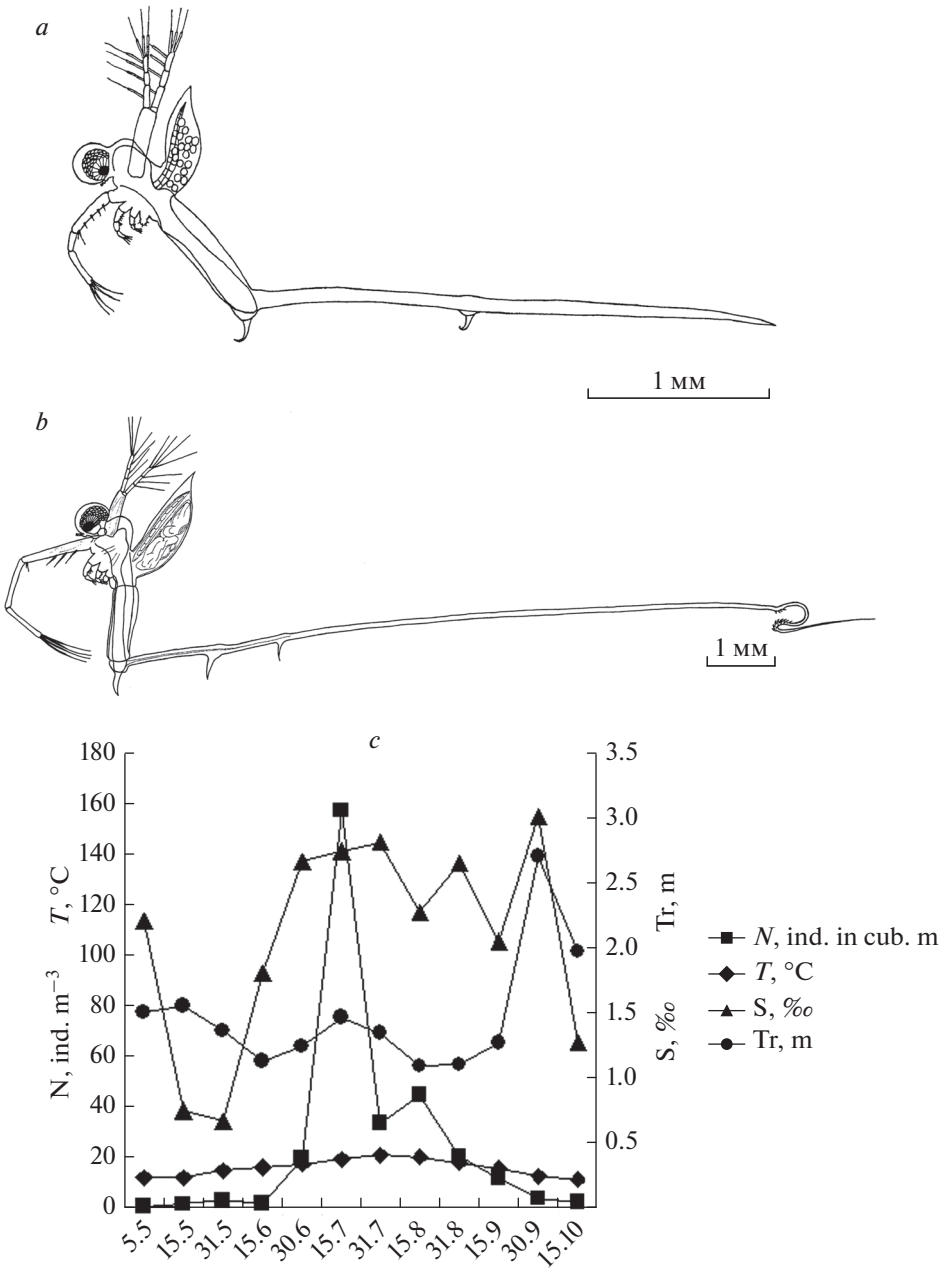

Рис. 1. Изображения самок различных генераций и многолетняя динамика *C. pengoi* и абиотических факторов среды**:** *a* – особь первой генерации с двумя парами каудальных коготков, рожденная из латентного (зимующего) яйца; *b* – партеногенетическая самка второго и последующих поколений с тремя парами каудальных коготков; *c* – многолетние среднесезонные изменения численности *C. pengoi* (*N*) и абиотических факторов среды – температуры (*T*), солености (S) и прозрачности (Tr) воды – в восточной части Финского залива в начале мая–середине октября 2009–2019 годов. По оси абсцисс – даты с начала мая по конец октября.

равна 2.3–2.8‰, прозрачность воды была относительно невысокой и составляла 1.1–1.5 м.

Форма ”gracillima” была отмечена в популяции *C. pengoi* (численность от 1.94 до 19.43 экз./м^3) в середине вегетационного сезона, в период наибольшего прогрева воды, с конца июня по конец августа (17.2–20.4°C). В конце июня 2013 г. и в середине июля 2016 г. только часть особей популяции была представлена этой формой. В конце августа 2016 г., в середине июня, середине и конце июля 2018 г., в конце июня и середине июля 2019 г. в пробах были встречены только особи формы”gracillima”. В конце июня 2018 г. особи имели промежуточные признаки между этой формой и типичной формой *C. pengoi*.

Таблица 1. Средние значения численности *C. pengoi* (экз./м^3) в восточной части Финского залива в начале мая–середине октября 2009–2019 годов и в 1997 г.

Год	Средняя численность в следующие даты отбора проб											
	05.05	15.05	31.05	15.06	30.06	15.07	31.07	15.08	31.08	15.09	30.09	15.10
1997*	–	–	–	–	56.5	419.00	50.00	8.00	321.00	–	–	–
2009	–	–	0.00	–	–	0.00	214.94	–	2.07	–	–	–
2010	–	–	0.00	–	0.00	0.00	2.90	0.00	–	–	–	–
2011	–	–	0.00	**1.13**	0.00	14.49	1.36	1.70	16.32	42.08	–	1.94
2012	0.00	0.00	**0.97**	0.00	0.00	0.00	4.86	10.69	0.00	0.97	–	–
2013	–	0.00	0.00	0.00	30.49	33.14	0.00	0.00	0.00	0.00	–	1.46
2014	–	**1.04**	**2.33**	0.00	1.94	294.34	2.33	139.89	2.08	–	–	2.27
2015	–	**0.97**	0.00	0.00	0.00	37.89	74.80	143.77	133.09	0.00	–	0.00
2016	0.00	–	**5.93**	0.00	50.51	836.40	2.91	1.94	5.83	6.80	0.00	0.00
2017	–	0.00	0.00	**1.94**	0.00	6.80	6.80	0.00	0.97	4.86	–	0.97
2018	–	0.00	0.00	1.94	10.69	19.43	12.63	11.66	1.94	–	–	–
2019	–	0.00	**0.97**	0.00	1.94	14.57	5.83	1.94	0.00	0.97	2.91	–

Примечания. * Приведены данные по: Литвинчук и др., 2001.
Прочерк – съемка не проводилась. Жирным шрифтом выделены выборки, в которых были встречены особи первой генерации, рожденные из латентных яиц.

Особи *C. pengoi* с аномалиями развития встречались только в 2019 г. в конце июля и в конце сентября при невысокой численности популяции и сравнительно небольшой температуре воды, 15.2 и 13.5°C, соответственно.

В 2010, 2012 и 2018 годах в популяциях *C. pengoi* были встречены только партеногенетические самки. Самые ранние сроки появления в планктоне представителей гамогенетического поколения были отмечены в конце июня 2013 и 2016 годов. Причем в это время появились как гамогенетические самки, так и самцы. В остальные годы гамогенетические особи встречались, начиная с середины июля. Возрастной состав популяции варьировал в широких пределах. В 2011, 2013, 2017 и 2019 годах молодые самки с одной парой каудальных коготков без яиц составляли основу популяции в конце сентября–середине октября.

Средняя длина тела взрослых партеногенетических самок в начале и конце вегетационного сезона была выше, чем в середине, и составляла 1.70–2.00 и 1.65–1.69 мм, соответственно (табл. 2). Длина особи первой генерации, рожденной из латентного яйца, находящейся на старшей стадии развития 4 пар каудальных коготков, была равна 1.7 мм.

Плодовитость особей первой генерации была равна 5–12 эмбрионам на самку (табл. 3). Число эмбрионов у партеногенетических самок в период исследования изменялось в широких пределах. Минимальное количество, 2 эмбриона, было отмечено в середине сентября 2011 г. Максимальная плодовитость партеногенетических самок, 20 эмбрионов на самку, было зафиксировано в конце июня 2014 г. Средняя плодовитость партеногенетических самок *C. pengoi* была выше в начальные сроки развития популяции. С конца мая по конец июня среднее число эмбрионов на самку было равно 9.86–12.00 (10.24 ± 4.83). В последующие сроки, с середины июля по середину сентября, плодовитость составляла 5.13–7.64 (6.49 ± 2.04) эмбриона (табл. 3).

Гамогенетические самки с латентными яйцами были встречены в популяции *C. pengoi* в период с конца июля по середину октября 2009, 2011, 2015–2017 годов, все они несли обычно по одному латентному яйцу. В 2015 г. у двух самок в выводковой камере было отмечено по два латентных яйца. Диаметр латентных яиц изменялся от 0.25 до 0.40 мкм. В 2017 г. у гамогенетической самки в выводковой камере было одно “нормальное” латентное яйцо золотистого цвета диаметром 0.40 мкм и 2 темно-серых маленьких неразвитых латентных яйца диаметром 0.15 и 0.20 мкм.

ОБСУЖДЕНИЕ

В Среднем Каспии отмечены более ранние сроки развития особей первой генерации *C. pengoi* (в конце апреля, см. Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987) по сравнению с Финским (наши данные) и Пярнуским (Simm, Ojaveer, 2006) заливами Балтийского моря – в середине мая. В обоих заливах Балтийского моря развитие особей из латентных яиц начинается при прогреве воды до 11–12°C и длится примерно в течение одного месяца – с середины мая по середину июня.

Таблица 2. Средние значения длины тела (мм) взрослых партеногенетических самок *C. pengoi* в восточной части Финского залива в начале мая–середине октября 2009–2019 годов

Год, показатель	Средняя длина тела в следующие даты отбора пробы											
	05.05	15.05	31.05	15.06	30.06	15.07	31.07	15.08	31.08	15.09	30.09	15.10
2009	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2010	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2011	–	–	–	**1.70**	–	1.80	–	–	1.60	1.61	–	–
2012	–	–	–	–	–	–	1.55	1.55	–	1.70	–	–
2013	–	–	–	–	1.88	1.80	–	–	–	–	–	–
2014	–	–	–	–	–	–	1.50	1.30	1.60	–	–	–
2015	–	–	–	–	–	1.50	1.45	2.00	–	–	–	–
2016	–	–	1.70	–	1.70	1.60	2.00	1.70	2.35	2.00	–	–
2017	–	–	–	–	–	1.77	1.80	–	–	–	–	2.00
2018	–	–	–	1.73	1.35	1.53	1.75	1.85	–	–	–	–
2019	–	–	–	–	2.00	1.80	1.50	–	–	–	–	–
Средняя длина тела для всех сезонов, мм ($X \pm SD$)	0.00	0.00	1.70	1.72 ± ± 0.02	1.73 ± ± 0.28	1.69 ± ± 0.14	1.65 ± ± 0.20	1.68 ± ± 0.27	1.98 ± ± 0.53	1.73 ± ± 0.19	0.00	2.00

Примечания. Прочерк – съемка не проводилась или в собранных пробах отсутствовали взрослые самки. Жирный шрифт – плодовитость особей первой генерации (с четырьмя парами каудальных коготков), рожденных из латентных яиц.

Таблица 3. Средние значения плодовитости партеногенетических самок (число эмбрионов на самку) *C. pengoi* в восточной части Финского залива в начале мая–середине октября 2009–2019 годов

Год, показатель	Средняя плодовитость в следующие даты отбора проб											
	5.05	15.05	31.05	15.06	30.06	15.07	31.07	15.08	31.08	15.09	30.9	15.10
2009	–	–	–	–	–	–	4.29	–	–	–	–	–
2010	–	–	–	–	–	–	6.00	–	–	–	–	–
2011	–	–	–	**12.00**	–	7.00	6.00	–	5.50	3.38	–	–
2012	–	–	**5.00**	–	–	–	6.00	6.00	–	6.00	–	–
2013	–	–	–	–	6.67	6.00	–	–	–	–	–	–
2014	–	–	–	–	20.00	4.25	4.50	5.50	5.50	–	–	–
2015	–	–	–	–	–	7.33	9.00	6.00	6.33	–	–	–
2016	–	–	10.33	–	7.40	5.93	–	6.00	10.33	6.00	–	–
2017	–	–	–	–	–	12.33	6.25	6.75	8.00	–	–	–
2018	–	–	–	12.00	5.75	9.75	6.40	9.75	4.00	–	–	–
2019	–	–	**11.00**	–	9.50	8.50	3.25	–	–	–	–	–
Средняя плодовитость для всех сезонов ($X \pm SD$)	0.00	0.00	8.78 ± ± 3.29	12.00	9.86 ± ± 5.83	7.64 ± ± 2.53	5.93 ± ± 1.65	6.67 ± ± 1.56	6.61 ± ± 2.24	5.13 ± ± 1.51	0.00	0.00

Примечания. Прочерк – съемка не проводилась или в собранных пробах отсутствовали взрослые самки. Жирный шрифт – плодовитость особей первой генерации (с четырьмя парами каудальных коготков), рожденных из латентных яиц.

При сравнении сроков появления в планктоне представителей второго и последующих поколений установлено, что в более южных частях ареала – в болгарском причерноморском озере Гебеджинское (Белославское), Каспийском море и Днепровско-Бугском лимане особи второго и последующего поколений *C. pengoi* встречаются уже в апреле и мае (Вълканов, 1951; Марковский, 1954; Ривъер, Мордухай-Болтовской, 1966). В восточной части Финского залива (наши данные) и

в Пярнуском заливе (Ojaveer et al., 2004) эти особи развиваются позже – начиная с середины июня.

Осенью исчезновение из планктона *C. pengoi* в восточной части Финского залива было отмечено в середине октября, в те же сроки, что и в водоемах Черноморского бассейна и Каспийского моря (Вълканов, 1951; Mordukhai-Boltovskoi, 1967). В Пярнуском заливе последние за сезон особи второго и последующих поколений *C. pengoi* были отмечены в конце сентября (Ojaveer et al., 2004).

Максимальная численность *C. pengoi* в восточной части Финского залива в середине июля 1997 г. была равна 419 экз./м^3 (Литвинчук и др., 2001). В 2016 г., так же в середине июля, значения численности достигали 836 экз./м^3. В Пярнуском заливе в середине июля 2001 г. максимальная численность была равна 550 экз./м^3 (Ojaveer et al., 2004).

Особи второго и последующих поколений в восточной части Финского залива в период 2009–2019 годов появлялись в начале сезона при температуре воды 15.7°C, максимального развития популяция достигала при 19.0°C, причем при прогреве воды выше 20.0°C численность *C. pengoi* снижалась. Последние особи были отмечены в планктоне осенью при 10.9°C. В Пярнуском заливе был отмечен сходный характер развития популяции *C. pengoi* – в начале развития температура воды была равна 15°C, максимальных значений численность *C. pengoi* достигала при 17–19°C, при повышении температуры воды выше 20°C численность этого вида снижалась. Последние особи были отмечены осенью при 12°C (Ojaveer et al., 2004).

Форма "gracillima" *C. pengoi* в восточной части Финского залива развивалась в незначительных количествах в самое теплое время сезона и встречалась как отдельно, так совместно с типичной формой, так же как и в Северном Каспии (Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987).

Особи с аномалиями развития были встречены впервые в ходе выполнения этой работы. Причины появления таких особей в популяции пока не ясны. Нарушения процесса линьки, возможно, связаны с условиями среды, но это пока не удалось определить.

Структура популяции *C. pengoi* в разные годы (2009–2019) заметно различалась. В некоторые годы в популяции вовсе не были отмечены особи гамогенетического поколения. В другие годы гамогенетические особи развивались в популяции, они появлялись в конце июня – середине июля. В 1997 г. в восточной части Финского залива гамогенетические особи развивались, начиная с середины июля (Литвинчук и др., 2001), в Пярнуском заливе – с начала июля (Simm, Ojaveer, 2006). В причерноморском оз. Гебеджинское гамогенетические самки и самцы появлялись в популяции в июне (Вълканов, 1951), а в Каспийском море – в августе (Mordukhai-Boltovskoi, 1967). В Каспийском море представители гамогенетического поколения встречались редко (Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987), а водохранилищах р. Днепр они вообще не были отмечены (Гламазда, 1971; Мордухай-Болтовской, 1965; Мордухай-Болтовской, Галинский, 1974).

В отдельные годы осенью (в конце сентября-середине октября в популяции *C. pengoi* доминировали молодые самки с одной парой каудальных коготков без яиц. Определить принадлежность этих самок к партеногенетическому или гамогенетическому поколению невозможно, но судя по срокам их развития поздней осенью можно предположить, что это молодые гамогенетические самки.

Средняя длина тела взрослых партеногенетических самок в восточной части Финского залива была максимальной (1.98 ± 1.53 мм) в конце вегетационного сезона. В Пярнуском заливе средняя длина взрослых партеногенетических самок была равна 2.06 ± 0.04 мм (Simm, Ojaveer, 2006). В южных частях ареала в Азовском, Каспийском море и Цимлянском водохранилище длина взрослых партеногенетических самок была равна 2.00 мм (Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987).

Плодовитость особей первой генерации в восточной части Финского залива была равна 5–12 эмбрионам на самку (9.3 ± 3.8). В Пярнуском заливе плодовитость особей первой генерации была выше и в среднем составляла 11.6 ± 1.0 эмбриона на самку (Simm, Ojaveer, 2006).

В восточной части Финского залива в 2009–2019 годах плодовитость партеногенетических самок *C. pengoi* в начале вегетационного сезона была выше, чем в его середине и конце, 10.2 и 6.5 эмбрионов, соответственно. Среднесезонная плодовитость была равна 7.2 ± 3.0 эмбрионам. Максимальное число зародышей на самку было отмечено в начале лета 2014 года и было равно 20. Плодовитость в восточной части Финского залива в 1997 году в начале сезона была также выше, чем в последующие периоды (16.6 эмбрионов). Средняя плодовитость за сезон была равна 6.7 ± 4.2 эмбрионам, максимальное число эмбрионов на самку было отмечено в начале июля 1997 года и было равно 24 (Литвинчук и др., 2001). В Пярнуском заливе в 1997–2003 годах средняя плодовитость партеногенетических самок за сезон была равна 10.2 ± 0.3 эмбрионам, максимальная плодовитость (15 эмбрионов) была зафиксирована в конце июня (Simm, Ojaveer, 2006). В Вислинском заливе в 1999 г. плодовитость в среднем составляла 13.0 эмбрионам, в 2006 эта ве-

личина была ниже и была равна 7.0 эмбрионов (Полунина, 2014). В Каспийском море средняя плодовитость партеногенетических самок была равна 13 эмбрионам (Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987). В оз. Гебеджинское отмечалось до 10 зародышей (Вълканов, 1951). Таким образом, наибольшая плодовитость партеногенетических самок в начале сезона и максимальное число зародышей на самку были отмечены в восточной части Финского залива в 1997 г. Наибольшие среднесезонные значения плодовитости партеногенетических самок наблюдались в Вислинском заливе в 1999 г. и были сходны с плодовитостью партеногенетических самок из Каспийского моря.

В восточной части Финского залива в период 2009–2019 годов гамогенетические самки с латентными яйцами были отмечены в популяции *C. pengoi* с конца июля по середину октября, частота их встречаемости в ходе сезона была невысокой, и встречались эти самки только в течение 5 исследованных лет, в остальные годы они обнаружены не были. Плодовитость была равна 1–2, редко 3 (1 яйцо нормальное по размерам, 2 – недоразвитых) латентным яйцам. В восточной части Финского залива в 1997 году гамогенетические самки с яйцами встречались в популяции, начиная с середины июля, большинство самок несло в выводковой камере по 1–2 латентным яйцам, максимальное число яиц на самку было равно 3 (Литвинчук и др., 2001). В Пярнуском заливе гамогенетические самки с латентными яйцами встречались с конца июня по конец сентября 1997–2003 годов, плодовитость самок была равна 1–2 латентным яйцам (Simm, Ojaveer, 2006). В Вислинском заливе в 2000, 2001 и 2006 годах число латентных яиц на самку было равно 1–3 (Полунина, 2014). В Каспийском море и оз. Онтарио отмечено по 1–2 латентным яйцам на самку (MacIsaac et al., 1999; Mordukhai-Boltovskoi, 1967), в Гебеджинском озере и Аральском море – по одному латентному яйцу (Вълканов, 1951; Зернов, 1903). Интересно отметить, что в юго-восточной части Балтийского моря в начале августа 1999 г. были встречены гамогенетические самки *C. pengoi* с 4 латентными яйцами в выводковой камере (собственные данные). Это максимальное число яиц на самку, отмеченное для этого вида.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе изучения многолетних сезонных изменений популяции *C. pengoi* в восточной части Финского залива определены сроки и особенности развития отдельных стадий и возрастных групп. Продолжительность развития популяции *C. pengoi* из восточной части Финского залива меньше, чем в Понто-Каспийском регионе. Уточнены сроки развития и плодовитость особей первой генерации. Численность выше, чем в других частях ареала, несмотря на то что после вселения этого вида в восточную часть Финского залива прошло уже более 25 лет. Представители гамогенетического поколения в некоторые годы не были отмечены в популяции. Плодовитость партеногенетических самок *C. pengoi* в восточной части Финского залива была выше в первые годы после вселения.

Важно продолжать сезонные исследования популяции *C. pengoi* в восточной части Финского залива. Возможно, это позволит выявить изменения в сроках развития и особенности биологии этого вида в северных частях его ареала.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность своим коллегам С.М. Голубкову, М.С. Голубкову, А.А. Максимову, М.И. Орловой за помощь в проведении полевых исследований. Особую благодарность выражаю сотрудникам ВОСВОД, Спасательной станции г. Приморск Ленинградской области начальнику станции Андрею Алексеевичу Громову и Василию Вячеславовичу Лагову за предоставление возможности сбора проб зоопланктона в бухте Катерлахти (на берегу которой расположен г. Приморск Ленинградской обл.).

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства Науки и Высшего образования Российской Федерации (№ АААА-А19-119020690091-0) и госзадания “Фондовые коллекции Зоологического института”. Работа частично была поддержана СПбНЦ РАН в рамках ER-55 ADRIENNE программы приграничного сотрудничества “Эстония–Россия” на период 2014–2020 годов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вълканов А., 1951. Изследования въерху *Cercopagis pengoi* (Ostr.) (Cladocera, Polyphemidae) // Труды морской биологической станции Варна. Т. 16. С. 65–81.

Гламазда В.В., 1971. О нахождении *Cercopagis pengoi* (Ostr.) в Цимлянском водохранилище // Гидробиологический журнал. Т. 7. Вып. 3. С. 70–71.

Зернов С.А., 1903. О животном планктоне Аральского моря по материалам, собранным Л.С. Бергом в 1900 году // Научные результаты Аральской экспедиции. Вып. 3. С. 1–38.

Литвинчук Л.Ф., Ривьер И.К., Панов В.Е., 2001. Динамика численности, структура популяции и плодовитость черноморско-каспийского ветвистоусого ракообразного *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) (Polyphemoidea, Cercopagidae) в восточной части Финского залива Балтийского моря // Биология внутренних вод. № 1. С. 57–62.

Марковский Ю.М., 1954. Фауна беспозвоночных низовьев рек Украины, условия ее существования и пути использования. Киев: АН УССР. Ч. 2. 206 с.

Мордухай-Болтовской Ф.Д., 1965. Каспийские полифемиды в водохранилищах Дона и Днепра // Экология и биология пресноводных беспозвоночных. М.– Л.: Наука. С. 37–44.

Мордухай-Болтовской Ф.Д., Галинский В.Л., 1974. О дальнейшем распространении Каспийских полифемоидей по водохранилищам Понтокаспийских рек // Биология внутренних вод: Информационный бюллетень. Л. № 21. С. 40–44.

Мордухай-Болтовской Ф.Д., Ривьер И.К., 1987. Хищные ветвистоусые Podonidae, Polyphemidae, Cercopagidae и Leptodoridae фауны мира. Л.: Наука. 182 с.

Полунина Ю.Ю., 2014. Стратегия размножения чужеродной понто-каспийской кладоцеры *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) в условиях Балтийского моря (на примере Вислинского залива) // Онтогенез. Т. 45. № 5. С. 341–348.

Ривьер И.К., Мордухай-Болтовской Ф.Д., 1966. Материалы по биологии каспийских полифемид // Планктон и бентос внутренних водоемов. М.–Л.: Наука. С. 159–169.

Avinski V., 1997. *Cercopagis pengoi* – a new species in the eastern Gulf of Finland ecosystem. In Sarkkula J. (ed.), Proceedings of the final seminar of the Gulf of Finland year 1996. March 17–18, Helsinki, Finland. Suomen Ymparistokeskus, Helsinki. P. 247–256.

Antsulevich A., Välipakka P., 2000. *Cercopagis pengoi* – new important food object of the Baltic herring in the Gulf of Finland // International Review of Hydrobiology. V. 85. P. 609–619.

Bielecka L., Krajewska-Sołtys A., Mudrak-Cegiołka S., 2014. Spatial distribution and population characteristics of the invasive cladoceran *Cercopagis pengoi* in the Polish coastal zone seven years after the first record // Oceanological and Hydrobiological Studies. V. 43. P. 201–210.

Bielecka L., Żmijewska M.I., Szymborska A., 2000. A new predatory cladoceran *Cercopagis* (*Cercopagis*) *pengoi* (Ostroumov 1891) in the Gulf of Gdańsk // Oceanologia. V. 42. P. 371–374.

Golubkov S.M., Litvinchuk L.F., 2015. The role of the alien species *Cercopagis pengoi* in zooplankton of the eastern Gulf of Finland of the Baltic Sea // Doklady Biological Sciences. V. 462. 1. P. 115–117.

Golubkov S.M., Maximov A.A., Golubkov M.S., Litvinchuk L.F., 2010. A functional shift in the ecosystem of the eastern Gulf of Finland caused by natural and anthropogenic factors // Doklady Biological Sciences. V. 432. P. 198–200.

Gorokhova E., Aladin N., Dumont H. J., 2000. Further expansion of the genus *Cercopagis* (Crustacea, Branchiopoda, Onychopoda) in the Baltic Sea, with notes on the taxa present and their ecology // Hydrobiologia. V. 429. P. 207–218.

Litvinchuk L.F., 2007. Ecological role of invading species *Cercopagis pengoi* (Crustacea, Cladocera) in the Gulf of Finland and in the Baltic Proper. 15th International Conference of Aquatic Invasive Species, Nijmegen. The Netherlands. P. 144.

Litvinchuk L.F., 2001. Morphological variation of the predatory cladocerans of family Cercopagidae (Crustacea) // Proceedings of the Zoological Institute the Russian Academy of Sciences. P. 125–132.

Litvinchuk L.F., Telesh I.V., 2006. Distribution, population structure, and ecosystem effects of the invader *Cercopagis pengoi* (Polyphemoidea, Cladocera) in the Gulf of Finland and the open Baltic Sea // Oceanologia. V. 48. P. 243–257.

MacIsaac H.J., Grigorovich I.A., Hoyle J.A. et al., 1999. Invasion of Lake Ontario by the Ponto Caspian predatory cladoceran *Cercopagis pengoi* // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science V. 56. P.1–5.

Mordukhai-Boltovskoi F.D., 1967. On the males and gamogenetic females of the Caspian Polyphemidae (Cladocera) // Crustaceana. V. 12. P. 113–123.

Katajisto T., Karjala L., Lehtiniemi M., 2013. Fifteen years after invasion: egg bank of the predatory cladoceran *Cercopagis pengoi* in the Baltic Sea // Marine Ecology. Progress Series. V. 482. P. 81–92.

Krylov P.I., Bychenkov D.E., Panov V.E., Rodionova N.V., Telesh I.V., 1999. Distribution and seasonal dynamics of the Ponto-Caspian invader *Cercopagis pengoi* (Crustacea, Cladocera) in the Neva Estuary (Gulf of Finland) // Hydrobiologia. V. 393. P. 227–232.

Naumenko E.N., 2018. Seasonal and long-term dynamics of population abundance of the invasive species *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) in the Vistula (Kaliningrad) Lagoon of the Baltic Sea // Russian Journal of Biological Invasions. V. 9. P. 147–154.

Naumenko E.N., Polunina Y.Y., 2000. New cladocera species – *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) (Crustacea) in the Vistula Lagoon on the Baltic Sea // C.M. Documents – International Council for the Exploration of the Sea. V. 14. P. 8.

Naumenko E.N., Telesh I.V., 2019. Impact of the Invasive Species *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) on the Structural and Functional Organization of Zooplankton in the Vistula Lagoon of the Baltic Sea // Russian Journal of Biological Invasions. V. 10. № 3. P. 246–257.

Ojaveer H., Simm M., Lankov A., 2004. Population dynamics and ecological impact of the non-indigenous *Cercopagis pengoi* in the Gulf of Riga (Baltic Sea) // Hydrobiologia. V. 522. P. 261–269.

Ojaveer H., Simm M., Lankov A., Lumberg A., 2000. Consequences of invasion of a predatory cladoceran // C.M. Documents – International Council for the Exploration of the Sea. V.16. P. 1–14.

Polunina J.J., 2005. Populations of two predatory cladocerans in the Vistula Lagoon – the native *Leptodora kindti* and non-indigenous *Cercopagis pengoi* // Oceanological and Hydrobiological Studies. V. 34. P. 249–260.

Rivier I.K., 1998. The predatory Cladocera (Onychopoda: Podonidae, Polyphemidae, Cercopagidae) and Leptodorida of the World. Leiden: Backhuys. 214 p.

Rowe O.F., Guleikova L, Brugel S., Byströma P., Anderssona A., 2016. A potential barrier to the spread of the invasive cladoceran *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) in the

Northern Baltic Sea // Regional Studies in Marine Science. V. 3. P. 8–17.

Simm M., Ojaveer H., 2006. Taxonomic status and reproduction dynamics of the non-indigenous *Cercopagis* in the Gulf of Riga (Baltic Sea) // Hydrobiologia. V. 554. P. 147–154.

Telesh I.V., Bol'shagin P.V., Panov V.E., 2001. Quantitative estimation of the impact of the alien species *Cercopagis pengoi* (Crustacea: Onychopoda) on the structure and functioning of plankton community in the Gulf of Finland, Baltic Sea // Doklady of Biological Sciences. V. 377. № 1. P. 157–159.

Uitto A., Gorokhova E., Välipakka P., 1999. Distribution of the non-indigenous *Cercopagis pengoi* in the coastal waters of the eastern Gulf of Finland // ICES Journal of Marine Science, Supplement. V. 56. P. 49–57.

Żmudziński L., 1998. *Cercopagis pengoi* (Cladocera) conquered the southern Baltic Sea // Baltic Coastal Zone. V. 2. P. 95–96.

LONG-TERM AND SEASONAL DYNAMICS OF THE *CERCOPAGIS PENGOI* (OSTROUMOV 1891) (CLADOCERA, ONYCHOPODA) POPULATION IN THE EASTERN PART OF THE GULF OF FINLAND, BALTIC SEA

L. F. Litvinchuk*

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 199034 Russia

**e-mail: larisalitvinchuk@yandex.ru*

Long-term seasonal studies of the *C. pengoi* (Ostroumov 1891) population in the eastern Gulf of Finland were carried out for the first time. Material was collected every two weeks from mid-May to mid-October 2009–2019, only one species of the genus *Cercopagis*, *C. pengoi*, was revealed there. Individuals of the first generation were found only during the first month of development of the population, from mid-May to mid-June. The second and subsequent generations developed from mid-June to mid-October. The appearance of these individuals in plankton in the spring occurred a month later than in the Ponto-Caspian basin. In autumn, the disappearance of *C. pengoi* occurred at the same time as in the native range, in mid-October. The fecundity of parthenogenetic females was higher at the beginning of the growing season. In some years, individuals of the gamogenetic generation were not observed at all in the population. The duration of the growing season of the *C. pengoi* population from the eastern part of the Gulf of Finland was shorter, and the density of this species was higher than in the Ponto-Caspian region.

Keywords: cladoceran, *Cercopagis pengoi*, eastern Baltic, population structure, reproduction peculiarities