

ГАМЕТОГЕНЕЗ И ПАРТЕНОГЕНЕЗ

УДК 595.31:57.017.3(261.24)

СТРАТЕГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ ЧУЖЕРОДНОЙ ПОНТО-КАСПИЙСКОЙ КЛАДОЦЕРЫ *CERCOPAGIS PENGOTI* (OSTROUMOV, 1891) В УСЛОВИЯХ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ (НА ПРИМЕРЕ ВИСЛИНСКОГО ЗАЛИВА)

© 2014 г. Ю. Ю. Полунина

Атлантическое отделение института океанологии им. П.П. Ширшова РАН

2360023 Калининград, проспект Мира, 1

E-mail: jul_polunina@mail.ru

Поступила в редакцию 05.06.13 г.

Окончательный вариант получен 18.12.13 г.

Отмечен ранний переход популяции *Cercopagis pengoti* к двуполому размножению и увеличение продолжительности периода двуполого размножения на акватории Вислинского залива, относительно исходного ареала обитания. Отмечено снижение роли партеногенеза и увеличение доли гамогенеза в популяции, при этом произошло снижение среднего числа партеногенетических яиц на самку и увеличение продуцирования гамогенетических яиц, относительно Каспия.

Ключевые слова: *Cercopagis pengoti*, структура популяции, партеногенез и гамогенез, партено- и гамогенетические яйца.

DOI: 10.7868/S0475145014050061

Понто-каспийская клadoцера *Cercopagis pengoti* (Ostroumov, 1891) была отмечена впервые в Балтийском море в 1992 г. (Ojaveer, Lumberg, 1995), летом 1999 г. — в юго-восточной Балтике и Вислинском заливе (Żmudiński, 1999; Bielecka et al., 2000; Карасева, 2000; Науменко, Полунина, 2000). В настоящее время вид встречается почти на всей акватории Балтики в летнем планктоне ежегодно (Gorokova et al., 2000; Litvinchuk, Telesh, 2006). Помимо Балтийского моря, вид заселил и другие акватории, в частности Великие озера Северной Америки, где также образовал устойчивые саморазмножающиеся популяции (MacIsaac et al., 1999; Grigorovich et al., 2000; Makarewicz et al., 2001; Ojaveer et al., 2001; Benoit et al., 2002; Therriault et al., 2002). Увеличение ареала распространения этого вида, способность заселять водоемы разного типа, значительно удаленные от исходного ареала обитания, вызвало большой интерес к биологии и экологии этого вида (Ojaveer et al., 2004; Strake et al., 2004; Жигалова и др., 2005; Gorokhova et al., 2007; Pichlová-Ptácníková, Vanderploeg, 2009).

С момента регистрации церкопагиса в Вислинском заливе описаны сезонная динамика вида, структура популяции, его влияние на сообщество зоопланктона (Polunina, 2005; Полунина, 2006; Науменко, 2007; Науменко, Телеш, 2008).

Цель данной работы — проанализировать особенности размножения *C. pengoti* в Вислинском

заливе, которые обеспечивают успешное вселение и развитие популяции в условиях Балтийского моря.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Вислинский залив — солоноватоводный водоем в юго-восточной части Балтики. Площадь поверхности залива составляет 838 км², из них 472.5 км² (56%) принадлежит РФ, а остальная часть — Республике Польша. Объем котловины залива — 2.3 км³, средняя глубина 2.7 м, максимальная — 5.1 м. Водообмен с морем составляет около 88% водного баланса залива и осуществляется через Балтийский пролив. Колебания солености в Вислинском заливе в приустьевом районе составляют 1.35–6.04‰, в районе морского пролива 2.07–9.56‰ (Беренбейм, 1992).

Материалом послужили пробы мезозoopланктона, собранные на акватории Вислинского залива в 1999–2006 гг. В 2000 г. проводили специальное исследование популяции *C. pengoti* с апреля по сентябрь с интервалом отбора проб 10–25 дней (26/04; 17/05; 22/05; 25/05; 02–04/06; 19–20/06; 29/06; 27/07; 19–22/08; 14/09). В остальные годы пробы отбирали ежемесячно или посезонно на 15 мониторинговых станциях и 27 станциях периодического отбора сетью Джели (Ø14 см, размер ячеи 100 µm), вертикальным ловом от дна до поверхности в дневное время. Для сбора качествен-

Таблица 1. Число особей *C. pengoi*, проанализированных за период исследования

Даты/года	1999	2000	2001	2006
V	0	156	30	—
VI	0	324	64	53
VII	0	99	227	72
VIII	48	0	—	45
IX	0	0	—	—
Всего	48	579	321	170

ных проб использовали сеть (Ø45 см, размер ячеек 0.5 мм) методом траления на глубине около 1.5 м в пелагиали. Всего собрано и обработано 177 количественных и 12 качественных проб. Полученный материал фиксировали 4% формалином. Камеральную и статистическую обработку проб проводили по общепринятым методикам (Методические рекомендации..., 1984; Балушкина, Винберг, 1979).

Всех особей *Cercopagis pengoi*, находящихся в пробах, просчитывали, измеряли, разбирали по группам. Общий объем проанализированного материала представлен в табл. 1. Анализ половой структуры популяции проведен на 1118 экземплярах рачков. Всех особей *C. pengoi* разбирали на группы: 1) молодь — с одной парой коготков, без яиц 2) партеногенетические самки с 1–3 парами коготков; 3) гамогенетические самки с 2–3 парами коготков; 4) самцы с 1–3 парами коготков. Длину тела рачков измеряли как длину тела туловища и абдомена без хвостовой иглы. У каждой самки подсчитывали число партеногенетических, гамогенетических (латентных, покоящихся) яиц в выводковой сумке. Плодовитость партеногенетических самок определялась путем вскрытия выводковой сумки и подсчета числа эмбрионов. Измеряли диаметр покоящихся яиц. Промеры рачков, подсчет числа эмбрионов проведены с помощью МБС-9 при увеличении 4×8 , измерение диаметра латентных яиц — при увеличении 7×8 . Фото выполнено автором (фотоаппарат Canon Pover Shot A1000IS).

Показатели среднемесячных значений температуры воды в Вислинском заливе в годы исследования представлены в табл. 2.

Таблица 2. Среднемесячная температура воды в Вислинском заливе за вегетационный период в годы исследований

Годы	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	Среднее
2000	10.3	15.4	16.9	16.7	19.2	15.0	11.5	15.0
2001	7.4	13.7	15.6	21.5	20.7	15.1	11.8	15.1
2006	6.2	14.2	18.0	22.4	19.9	18.3	13.3	16.0

РЕЗУЛЬТАТЫ

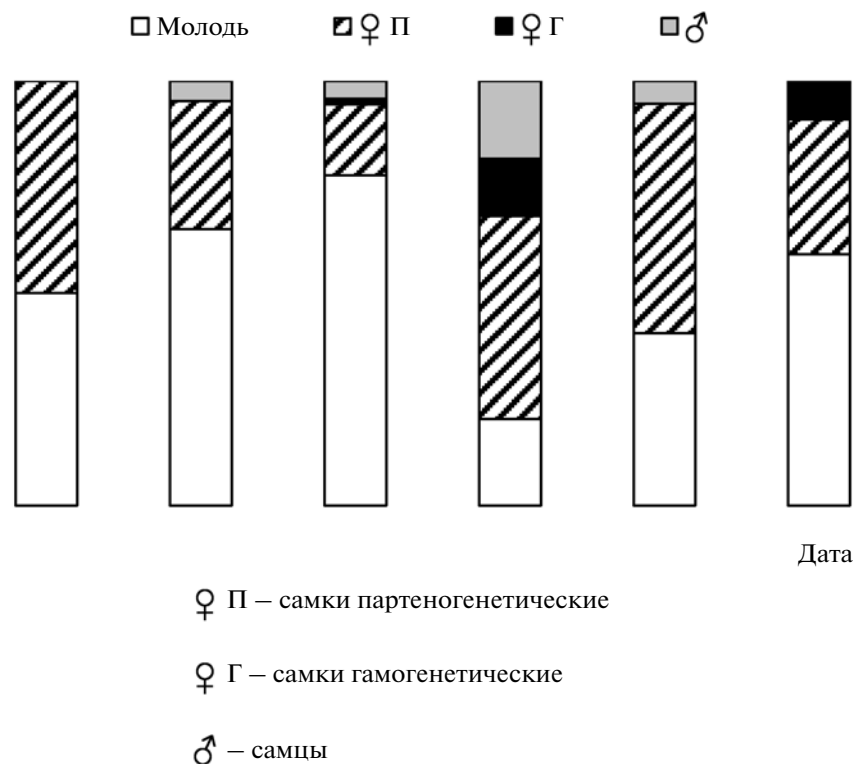
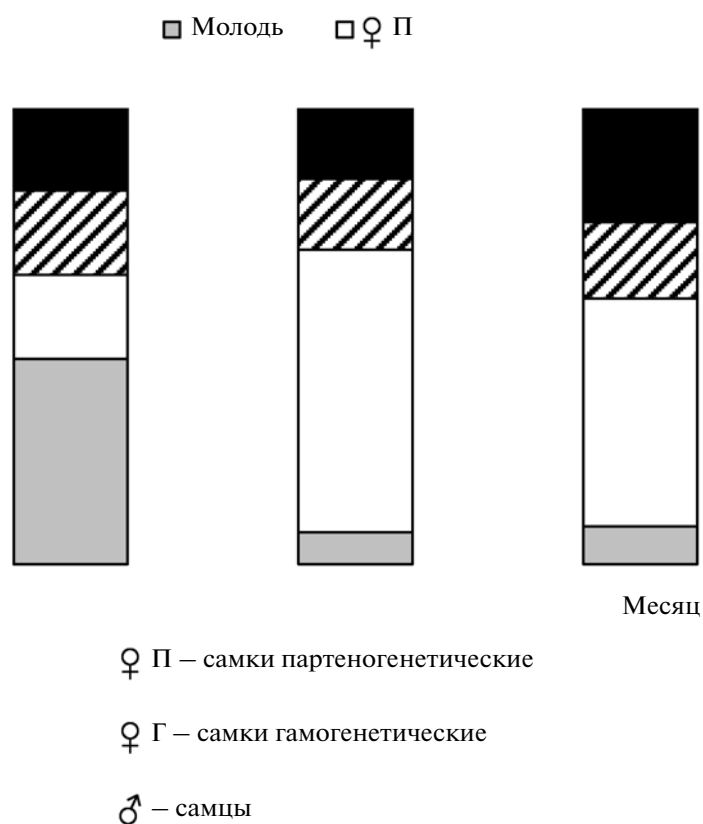
Наблюдения за популяцией *C. pengoi* в Вислинском заливе показали, что вид присутствует в зоопланктоне на протяжении 3–3.5 мес., появляется в мае–июне при придонной температуре воды не ниже $+14^{\circ}\text{C}$. Популяция *C. pengoi* представлена всеми возрастными и половыми стадиями: ювенильными особями, партеногенетическими и гамогенетическими самками и самцами. Самцы зарегистрированы в водоеме практически в начале развития популяции (конец мая–июнь). Несколько позже самцов появлялись самки с латентными яйцами. В 2000 г. церкопагис был отмечен в заливе 17 мая; первые самцы в популяции были отмечены уже 22 мая, а гамогенетические самки — 25 мая (рис. 1). Уже в начале июня популяция на 13.5% состояла из гамогенетических самок и на 18.5% — из самцов. В 2006 г. доля полового поколения в июне составляла 36.5%, а в июле популяция церкопагиса на 77.4% состояла из самцов и самок с латентными яйцами (рис. 2).

Двуполое размножение в популяции *C. pengoi* наблюдали на протяжении почти всего периода присутствия вида в зоопланктоне Вислинского залива. Кроме того, отмечено возрастание доли полового поколения в популяции церкопагиса с момента вселения к 2006 г. Доля двуполого поколения составляла в 1999 г. — 3%, в 2000 г. — до 32%, в 2001 г. — до 43%, 2006 г. — до 77.4%.

Выявлено снижение плодовитости партеногенетических самок с момента вселения церкопагиса в залив к 2006 г. В среднем на одну партеногенетическую самку количество яиц снизилось с 13 (1999 г.) до 7 (2006 г.), т.е. произошло снижение плодовитости партеногенетических самок почти в два раза (рис. 3).

Отмечено усиление продуцирования гамогенетических яиц в популяции церкопагиса. В 2000 г. почти 70% гамогенетических самок несли в марсупиях по два латентных яйца. В 2001 г. доля самок, несущих два покоящихся яйца составляла уже 87.5%, кроме того, были встречены единичные самки с тремя покоящимися яйцами, которые имели одинаковый размер и форму (рис. 4). В 2006 г. гамогенетических самок с одним яйцом не обнаружено, а доля самок с тремя яйцами от всех гамогенетических самок составляла в августе 50% (рис. 5).

Диаметр покоящихся яиц у самок в июле 2001 г. изменялся от 280 до 490 мкм. Отмечено, что сред-

Рис. 1. Структура популяции *C. pengoi* в Вислинском заливе, 2000 г.Рис. 2. Структура популяции *C. pengoi* в Вислинском заливе, 2006 г.

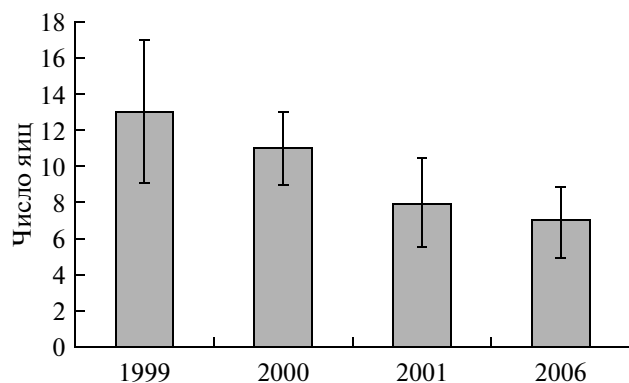


Рис. 3. Среднее число партеногенетических яиц на самку *C. pengoi* в разные годы.

ний размер самок, несущих одно латентное яйцо меньше, чем самок с двумя яйцами, а самка, несущая три латентных яйца имела максимальный размер тела. В то же время, диаметр латентных яиц зависит, вероятно, от числа яиц в выводковой сумке — наиболее крупные размеры яиц отмечены у самок с одним яйцом в выводковой сумке, а самые мелкие — с тремя яйцами (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Балтийское море, находясь севернее исходного ареала обитания — Каспийского моря, имеет в целом более низкие летние температуры воды.

Соленость, при которой церкопагис обитает в Балтийском море лежит в диапазоне солености, при которой он встречается и в Каспии (табл. 4).

У церкопагиса в Вислинском заливе отмечен ранний переход популяции к двуполому размножению и увеличение его продолжительности, относительно исходного ареала обитания. В Каспийском море церкопагис переходит к двуполому размножению к началу осени, даже в октябре встречаются единичные особи самцов и гамогенетических самок (Ривьер, 1969; Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987); в восточной части Финского залива на следующий год после вселения, половое поколение присутствовало в июле (Krylov, Panov, 1998; Телеш и др., 2000), а в оз. Онтарио — в августе (Grigorovich et al., 2000) (табл. 5).

Ранний переход популяции церкопагиса к двуполому размножению в Вислинском заливе не связан, вероятно, с изменением температуры или солености вод залива в начале лета: изменения солености в начале лета обычно незначительны, а температура воды закономерно повышается к августу. Особенностью Вислинского залива является наличие нерестилища балтийской сельди-салаки *Clupea harengus membras* L. юго-восточной Балтики, которая относится к группе планктофагов. После нереста основная часть салаки уходит в Балтику, а в заливе происходит развитие нового поколения из отложенной икры до ската мальков в море (Красовская, 1992). В июне отмечают максимальную численность мальков сельди, пере-



Рис. 4. Самка *C. pengoi* с тремя гамогенетическими яйцами.

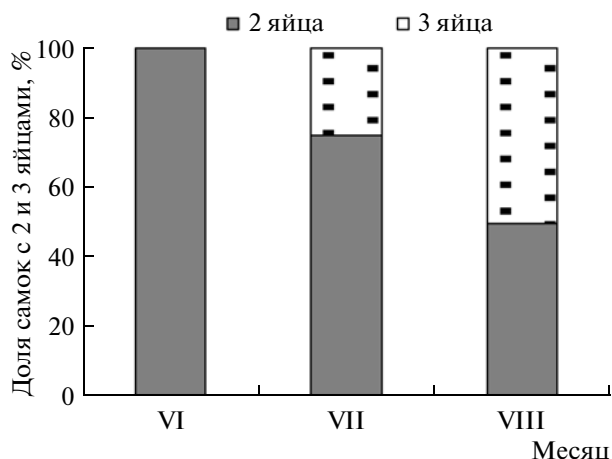


Рис. 5. Число гамогенетических яиц у самок *C. pengoi* в Вислинском заливе, 2006 г.

шедших к экзогенному питанию зоопланктоном, что приводит к значительному сокращению плотности всех групп зоопланктона (Науменко, 1992), в т.ч. пищевых объектов церкопагиса — каловраток, Cladocera и науплиальных и копеподитных стадий Copepoda. Переход от партеногенеза к гамогенезу в популяциях ветвистоусых ракообразных связан с воздействием внешних факторов, среди которых имеют значение повышение солености в солоноватых водах, воздействие низких температур, накопление продуктов обмена и голодание. Отмечено, что снижение количества пищи в водоемах может играть решающую роль в наступлении гамогенеза (Мануйлова, 1964). Учитывая снижение плотности зоопланктона в июне, обусловленное прессом молоди салаки — основ-

ного потребителя зоопланктона залива, наиболее вероятно предположить нехватку пищевых ресурсов для планктонного хищника *C. pengoi* в этот период, что может являться стимулирующим фактором перехода популяции к двуполому размножению.

В популяции церкопагиса в Вислинском заливе произошло возрастание доли полового поколения (до 77.4%), относительно Каспийского моря, где численность самцов и гамогенетических самок крайне низка. В других регионах Балтики так же отмечен рост доли двуполого поколения, так в Финском заливе в 1996 г. доля самок с латентными яйцами составляла до 63% (Телеш и др., 2000), а в Лужском заливе в 2004 г. доля полового поколения *C. pengoi* составляла до 82% (Litvinchuk, Telesh, 2006). В то время как в оз. Онтарио в августе 1998 г. в популяции *C. pengoi* доля двуполого поколения составляла около 10%, и наблюдался активный партеногенез (Grigorovich et al., 2000; Ривьер, 2004) (табл.5).

Отмечено увеличение числа гамогенетических яиц у самок *C. pengoi* из Вислинского залива, которое выразилось в увеличении числа яиц на одну самку (от 1 до 3) и росте доли самок с двумя и тремя яйцами от всех гамогенетических самок в популяции. В исходном ареале гамогенетические самки *C. pengoi* несут обычно одно яйцо и редко два (Ривьер, 1969). В восточной части Финского залива на следующий год после вселения почти у 90% гамогенетических самок имелись два покоящихся яйца (Krylov, Rapov, 1998, Телеш и др., 2000), в то время как в оз. Онтарио доля самок с двумя яйцами не превышала 20% (табл. 5). В целом, для разных видов моноциклических кладоцер было отмечено, что чем севернее нахождение

Таблица 3. Длина тела гамогенетических самок *C. pengoi* и диаметр латентных яиц, Вислинский залив, 19.07.2001 г.

Самки с числом яиц	Средняя длина самок, мм	Диаметр латентных яиц, μm		Число особей
		диапазон	среднее	
Самки с 1 яйцом	1.95 ± 0.07	350–490	403	5
Самки с 2 яйцами	2.02 ± 0.12	280–364	328	42
Самки с 3 яйцами	2.13	322	322	1

Таблица 4. Характеристика районов обитания *C. pengoi*

	Каспий	Оз. Белослав (Гебеджинское)	Финский залив	Вислинский залив	Оз. Онтарио
Координаты	45°03 N 48°17 E	43°25 N 27°6 E	60°18 N 28°43 E	54°35 N 20°00 E	43°N 79°17 E
Соленость, ‰	6.0–7.0 (1.0–13.0)	3.0–14.0	2.0–3.4	0.5–6.0	0.14–0.20
T воды, C° среднелетняя	22–24	до 25	17–20 (август)	16–21	До 24

Таблица 5. Некоторые параметры популяции *Cercopagis pengoi* в разных ареалах обитания

Ареал/параметр	Каспий	Оз. Белослав (Гебеджинское)	Финский залив	Вислинский залив	Оз. Онтарио
Численность, экз./м ³ ; средние, (максимум)	9–55, (110)	—	82–219, (2325)	50–200, (7000)	30–100, (1759)
<i>T</i> воды С°, при которой появ- ляется вид	15.0–17.0	15.5	16.0	14.5	17.4
Появление двуполого поколе- ния	Сентябрь–октябрь	Август	Июль	Июнь	Август
Доля двуполого поколения, %	—	—	До 82	77.4	10
Число П яиц	13 (до 20)	До 10	3–16.6 (до 24)	7–13 (до 22)	До 8
Число Г яиц	1, редко 2	—	2–1, редко 3	2–3, редко 1	1, редко 2
Доля самок с 2 латентными яй- цами, %	мало	—	До 90	До 90	До 18
Диаметр латентных яиц, μm , диапазон	—	—	276–428	280–490	246–301

водоема, тем короче период партеногенетическо-го размножения (Мануйлова, 1964). Изменения, выявленные в жизненном цикле и репродукции церкопагиса в более холодноводном Балтийском море, по сравнению с расположенными южнее Каспием и оз. Онтарио, подтверждает это явление. Сведения о структуре популяции церкопагиса в оз. Онтарио приведены по 334 (Grigorovich et al., 2000), Финском заливе — по 305 особям (Телеш и др., 2000), Каспийском море — по более, чем 400 пробам (Ривьер, Мордухай-Болтовской, 1966).

Диаметр латентных яиц у церкопагиса из Вислинского залива соизмерим с данными из других районов Балтики: в Финском заливе в августе 1996 г. диапазон размеров яиц у самок с двумя яйцами был в пределах 276–373 μm ; у самок с одним яйцом диаметр достигал 428 μm , у самок с тремя яйцами диаметр яйца был 310 μm (Krylov, Panov, 1998). Однако диаметр яиц у церкопагиса из Балтики крупнее, чем в оз. Онтарио (Grigorovich et al., 2000) (табл. 5). Отмечена тенденция к уменьшению размеров яиц при увеличении их числа.

При вселении на новую акваторию — Балтийское море, в популяции *C. pengoi* проявляется механизм образования большего числа гамогенетических яиц, которые бы могли пережить неблагоприятные условия и расселяться по водоему. Учитывая, что каспийские церкопагиды произошли от чрезвычайно полиморфного пресноводного р. *Bythotrephes* — широко расселенного в Северном полушарии Евразии (Ривьер, 2007), который может образовывать 4 и более гамогенетических яиц, или их общего предка, можно предположить, что при попадании *C. pengoi* в условия более холодноводно-

го бассейна, происходит своего рода “возврат” к обусловленной генетически возможности образования большего, чем в Каспии, числа покоящихся яиц.

Преобладание в жизненном цикле *C. pengoi*, обитающего в Вислинском заливе, гамогенеза и образование большого числа латентных яиц, способных расселяться по акватории и пережить неблагоприятные условия среды способствуют увеличению генетического разнообразия особей в популяции, и представляет собой важный адаптивный механизм, обеспечивающий устойчивость популяции в акваториях, отличающихся от исходных условий обитания. Генетическое разнообразие является одним из ведущих и наиболее значимых факторов способствующих адаптации животных к условиям обитания (Феоктистова, 2008).

Таким образом, успешная адаптация *C. pengoi* в новых условиях обитания во многом обеспечивается изменением репродуктивной стратегией этого вида, которая в условиях Балтийского моря направлена на увеличение продолжительности периода гамогенеза с возрастающим продуцированием большого количества латентных яиц и снижением роли партеногенеза.

Автор выражает благодарность всем сотрудникам лаборатории морской экологии АОИОРАН, участвовавшим в сборе материала; зав. лаб., к.б.н. Е.Е. Ежовой за организационную и идейную поддержку данной работы; к.б.н. П.И. Крылову за консультации по отдельным вопросам и методические рекомендации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балушкина Е.В., Винберг Г.Г. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных ракообразных // Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979. С. 169–172.
- Беренбейм Д.Я. Гидрометеорологическое описание Вислинского залива // Экологические рыбохозяйственные исследования в Вислинском заливе Балтийского моря: Сб. науч. тр. Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Калининград, 1992. С. 5–14.
- Жигалова Н.Н., Патокина Ф.А., Калинина Н.А. и др. Каспийский вселенец *Cercopagis pengoi* (Cladocera) в зоопланктоне вод Юго-Восточной Балтики и в питании массовых пелагических рыб-планктофагов // Гидробиологические исследования в бассейне Балтийского моря Атлантического и Тихом океанах на рубеже тысячелетий. Калининград: АтлантНИРО, 2005. С. 191–195.
- Карасева Е.М. Первое обнаружение *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) в открытой части юго-восточной Балтики // Виды-вселенцы в европейских морях России: Тез. докл. научн. семинара. Мурманск: ММБИ КНЦ РАН, 2000. С. 48–49.
- Красовская Н.В. Особенности динамики численности салаки в Вислинском заливе // Экологические рыбохозяйственные исследования в Вислинском заливе Балтийского моря. Калининград: АтлантНИРО, 1992. С. 121–150.
- Мануйлова Е. Ф. Ветвистоусые рачки (Cladocera) Фауны СССР. М.: Наука, 1964 г. 328 с.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресных водоемах. Зоопланктон и его продукция / Под ред. Салазкина А.А., Ивановой М.Б., Огородникова В.А. Л.: Гос. НИИ озерного и речного рыбного х-ва, 1984. 33 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Ривьер И.К. Хищные ветвистоусые Podonidae, Polyphemidae, Cercopagidae и Leptodoridae фауны мира. Л.: Наука, 1987. 182 с.
- Науменко Е.Н., Телеш И.В. Влияние вселенца на структуру и функционирование зоопланктона Вислинского залива Балтийского моря // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2008. Т. 10. № 5/1. С. 244–252.
- Науменко Е.Н. Зоопланктон Вислинского залива. Калининград: КГТ, 2007. 210 с.
- Науменко Е.Н. Многолетняя динамика и современное состояние зоопланктона Вислинского залива // Экологические рыбохозяйственные исследования в Вислинском заливе Балтийского моря: Сб. науч. тр. Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Калининград, 1992. С. 35–52.
- Науменко Е.Н., Полунина Ю.Ю. *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) (Crustacea, Cladocera) – новый вселенец в Вислинский залив Балтийского моря // Виды-вселенцы в европейских морях России: Сб. науч. тр. Апатиты, 2000. С. 121–129.
- Полунина Ю.Ю. Сообщество ветвистоусых ракообразных (Crustacea, Cladocera) в специфических условиях эстуария (на примере системы река Преголя-Вислинский залив): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Калининград: РГУ им. И. Канта, 2006. 23 с.
- Ривьер И.К. Биология размножения планктонных рачков семейства Cercopagidae (Polyphemoidea, Cladocera) // Зоологический журнал. 2004. Т. 83. № 7. С. 776–787.
- Ривьер И.К. К вопросу о происхождении и расселении полифемоидей надсемейство Polyphemoidea Brook, 1956 (=отряд Onychopoda Sars, 1865) в Каспии и за его пределами // Ветвистоусые ракообразные: систематика и биология: материалы Всероссийской школы-конференции. ИБВВ им. И.Д. Папанина. 8–12 октября 2007 г. – Нижний Новгород: Вектор ТИС, 2007. С. 152–172.
- Ривьер И.К. Размножение церкопагид (Cladocera, Polyphemidae) Каспийского моря // Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. Вып. 19(22). С. 119–128.
- Ривьер И.К., Мордухай-Болтовской Ф.Д. Материалы по биологии каспийских полифемид // Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. 1966. Вып. 12(15). С. 159–169.
- Телеш И.В., Литвинчук Л.Ф., Большагин П.В. и др. Особенности биологии понто-каспийского вида *Cercopagis pengoi* (Crustacea: Onychopoda) в Балтийском море // Виды-вселенцы в европейских морях России: Сб. науч. тр. Апатиты, 2000. С. 130–151.
- Феоктистова Н.Ю. Адаптивные комплексы и генетическое разнообразие в п/сем. Cricetinae, на примере хомячков рода Phodopus: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2008. С. 47.
- Benoît H.P., Johannsson O.E., Warner D.M. et al. Assessing the impact of a recent predatory invader: The population dynamics, vertical distribution, and potential prey of *Cercopagis pengoi* in Lake Ontario // Limnol. Oceanogr. 2002. V. 47. P. 626–635.
- Bielecka L., Żmijewska M.I., Szyborska A. A new predatory cladoceran *Cercopagis (Cercopagis) pengoi* (Ostroumov 1891) in the Gulf of Gdan'sk // Oceanologia. 2000. V. 42. № 3. P. 371–374.
- Gorokova E., Aladin N., Dumont H.J. Further expansion of the genus *Cercopagis* (Crustacea, Branchiopoda) in the Baltic Sea, with notes on the taxa present and their ecology // Hydrobiology. 2000. № 429. P. 207–218.
- Gorokhova E., Lehtiniemi M. A combined approach to understand trophic interactions between *Cercopagis pengoi* (Cladocera: Onychopoda) and mysids in the Gulf of Finland // Limnol. Oceanogr., 2007. 52(2). P. 685–695.
- Grigorovich I.A., MacIsaac H.J., Rivier I.K. et al. Comparative biology of the predatory cladoceran *Cercopagis pengoi* from Lake Ontario, Baltic Sea and Caspian Lake // Arch. Hydrobiol. 2000. V. 149. P. 23–55.
- Krylov P.I., Panov V.E. Resting eggs in the life cycle of *Cercopagis pengoi*, a recent invader of the Baltic Sea // Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol. 1998. V. 52. P. 383–392.
- Litvinchuk L., Telesh I. Distribution, population structure and ecosystem effects of the invader *Cercopagis pengoi* (Polyphemoidea, Cladocera) in the Gulf of Finland and the open Baltic Sea // Oceanologia, 2006. V. 48 (S). P. 243–257.
- MacIsaac H.J., Grigorovich I.A., Hoyle J.A. et al. Invasion of Lake Ontario by the Ponto-Caspian cladoceran preda-

- tor *Cercopagis pengoi* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1999. V. 56. P. 1–5.
- 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.
- Ojaveer H., Lumberg A. On the role of *Cercopagis* (*Cercopagis*) *pengoi* (Ostroumov) in Pärnu Bay and the NE part of the Gulf of Riga ecosystem // Proc. Estonian Acad. Sci. Ecol., 1995. V. 5. № 1–2. P. 20–25.
- Ojaveer H., Kuhns L.A., Barbiero R.P., Tuchman Marc L. Distribution and population characteristics of *Cercopagis pengoi* in Lake Ontario // J. Great Lakes Res. 27(1): 10–18 Internat. Assoc. Great Lakes Res. 2001. P. 10–18.
- Ojaveer H., Simm M., Lankov A. Population dynamics and ecological impact of the non-indigenous *Cercopagis pengoi* in the Gulf of Riga (Baltic Sea) // Hydrobiologia, 2004. № 522. P. 261–269.
- Pichlová-Ptáčníková R., Vanderploeg H.A. The invasive cladoceran *Cercopagis pengoi* is a generalist predator capable of feeding on a variety of prey species of different sizes and escape abilities // Fundamental and Applied Limnology. 2009. V. 173. № 4. P. 267–279.
- Polunina Ju.Ju. Populations of two predatory cladocerans in the Vistula Lagoon – native *Leptodora kindtii* and non-indigenous *Cercopagis pengoi* // Oceanol. and Hydrobiol. Studies, 2005. V. XXXIV, Suppl. 1. P. 246–260.
- Strake S., Ikauniece A., Aispure G. Distribution features of invasive cladoceran *Cercopagis pengoi* in the Gulf of Riga (Baltic Sea) // Abstracts of the conference Baltic-the Sea of Aliens. Gdynia, 2004. P. 60–61.
- Therriault T.W., Grigorovich I.A., Kane D.D. et al. Range expansion of the exotic zooplankter *Cercopagis pengoi* in the Great Lakes // J. Great Lakes Res. 2002. V. 28. P. 698–701.
- Žmudin'ski L. *Cercopagis pengoi* (Cladocera) conquered the southern Baltic Sea // Baltic Coastal Zone (Stupsk). 1999. V. 2. P. 95–96.

Reproductive Strategy of the Alien Fishhook Waterflea *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) in the Baltic Sea (by Example of the Vistula Lagoon)

Yu. Yu. Polunina

*Shirshov Institute of Oceanology, Atlantic Branch, Russian Academy of Sciences,
pr. Mira 1, Kaliningrad, 2360023 Russia*

e-mail: jul_polunina@mail.ru

Received June 5, 2013; in final form, December 18, 2013

Abstract—Early and prolonged bisexual reproduction has been registered in the population of *Cercopagis pengoi* within the Vistula Lagoon relative to its original habitat. Decrease in the role of parthenogenesis and increase in the frequency of gamogenesis have been registered in the population under study. It has been accompanied by reduction in the average number of parthenogenetic eggs per female and increase in the production of gamogenetic eggs relative to the Caspian Sea.

Keywords: *Cercopagis pengoi*, population structure, parthenogenesis and gamogenesis, partheno- and gamo-genetic eggs