

УДК 574.5(282.247.416.8)+(282.247.416.1)

ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ АМФИПОД (AMPHIRODA, GAMMARIDEA) В СОСТАВЕ ДОННЫХ СООБЩЕСТВ КУЙБЫШЕВСКОГО И САРАТОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩ: ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ И СТРАТЕГИЙ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ

© 2016 Е.М. Курина

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти
e-mail: ekaterina_kurina@mail.ru

Поступила в редакцию 27.03.2016

На основании результатов исследований 2009–2012 гг. даётся анализ состава, распределения чужеродных видов амфипод, их количественная оценка в сообществах макрозообентоса Саратовского и Куйбышевского водохранилищ. Показано, что наибольшей инвазивностью в водохранилищах, а также их притоках, обладают амфиподы *Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894) и *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841). Выявлены особенности жизненного цикла массовых видов амфипод, способствующих их распространению в водохранилищах Средней и Нижней Волги.

Ключевые слова: амфиподы, чужеродные виды, размножение, жизненный цикл, Куйбышевское водохранилище, Саратовское водохранилище, распространение.

Введение

Амфиподы надсемейства Gammaroidea играют значительную роль в биологических процессах водоёмов, являясь важной составляющей биоресурсов водных экосистем. При благоприятных условиях среды они становятся доминантами и субдоминантами в прибрежных участках водоёмов, составляя основу питания ценных промысловых рыб и водоплавающих птиц [Kelleher et al., 2000; Kostrzewa, Grabowski, 2003; Любина, Саяпин, 2008]. Амфиподы играют существенную роль в процессах самоочищения водоёмов, что имеет большое значение в настоящий период антропогенного эвтрофирования и загрязнения водоёмов. Являясь исключительно чувствительными к загрязнению окружающей среды, некоторые виды амфипод служат индикаторами сапробности вод [Дедю, 1980].

Большинство амфипод водохранилищ Средней и Нижней Волги – представители Понто-Каспийского комплекса [Дедю, 1980; Биологические..., 2004]. Несколько видов каспийских бокоплавов (*Chelicorophium curvispinum* Sars, 1895, *Pontogammarus sarsi* (Sowinsky, 1898), *P. abbreviatus* (Sars, 1894), *P. obesus* (Sars, 1896), *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841), *Stenogammarus macrurus* (Sars, 1894), *Chaetogammarus ischnus* (Stebbing, 1898)) встречались в Средней и Нижней Волге ещё до образования водохранилищ [Бенинг, 1924; Волга..., 1978]. Ф.Д. Мордохай-Болтовской отмечает, что в русле р. Волга, где обитали каспийские гаммариды, отсутствовали пресноводные *Gammarus pulex* (Linné, 1758) и *G. lacustris* Sars 1863, в связи с чем было сделано предположение о вытеснении каспийскими видами-вселенцами пресноводной аборигенной фауны [Волга..., 1978]. Из литературы известно, что с се-

редины прошлого столетия отмечено массовое вселение чужеродных видов амфипод (в основном каспийских) в континентальные воды Европы, где они успешно натурализовались и сформировали самостоятельные популяции [Bij de Vaate et al., 2002; Konopačka, Jazdzewski, 2002]. В ряде случаев вселенцы успешно конкурировали с местными видами и в итоге становились доминирующими или даже вытесняли аборигенные виды амфипод [Pinkster et al., 1977; Dick, Platvoet, 2000].

Создание водохранилищ и связанные с этим изменения (заиление грунтов, эвтрофирование, накопление токсических веществ) привело к исчезновению некоторых (в основном псаммофильных) видов амфипод, но, с другой стороны, уменьшение скорости течения облегчило продвижение гидробионтов вверх по Волге и привело к увеличению числа чужеродных видов.

Несмотря на значительное количество работ, связанных непосредственно или косвенно с изучением амфипод в составе бентоса водоёмов Средней и Нижней Волги [Нечваленко, 1973; Волга..., 1978; Бородич, Лавров, 1983; Калайда, 2003; Зинченко и др., 2007; Филинова и др., 2008; Яковлев, Яковлева, 2012; Кури-

на, 2014; Пухнаревич, Есипёнок, 2014; и др.], опубликованные данные по биологии этих видов крайне малочисленны. Целью настоящей работы являлось изучение современного видового состава, особенностей распространения, размножения и жизненного цикла амфипод, населяющих Куйбышевское и Саратовское водохранилища.

Материал и методы исследования

Материалом исследований являются пробы зообентоса (и нектобентоса) из Куйбышевского и Саратовского водохранилищ, собранные в 2009–2012 гг. Сбор проб в Куйбышевском водохранилище (вдхр.) проведён в ходе экспедиционных исследований в августе 2009 г. и в июле 2010 г. на 25 станциях побережья, затопленной поймы и русла (рис. 1). Сбор проб на мелководьях Приплотинного плёса Куйбышевского вдхр. производили в мае – октябре 2009–2012 гг. В Саратовском вдхр. сбор проб бентоса произведён на 23 станциях прибрежных и глубоководных участков (июнь 2009–2011 гг., рис. 1). Для изучения биологии массовых чужеродных видов проведены ежемесячные круглогодичные (2009–2011 гг.) и ежегодные сборы бентоса (2012 г.) на станции



Рис. 1. Схема станций сбора проб в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах.

в районе с. Мордово Саратовского вдхр. (ст. 8, рис. 1). Всего в период 2009–2012 гг. в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах и устьевых участках рек было собрано и обработано 415 количественных и качественных проб зообентоса/

Количественные пробы брали дночерпателем Экмана-Берджи с площадью захвата 250 см² и 400 см² по 2 подъёма на станции и дночерпателем ДАК-100 (100 см² Ч 8). Качественные пробы брали гидробиологическим скребком с длиной ножа 20 см и драгой с длиной ножа 40 см (размер ячеи 0.23 мм). Сбор и обработка материала проведена с использованием стандартных гидробиологических методов [Жадин, 1960; Методика изучения..., 1975; Руководство..., 1992; Баканов, 2000].

Размеры амфипод измерялись под биноклем с помощью окуляр-микрометра с точностью до 0.1 мм (за длину тела принято расстояние от рострума до основания тельсона). Пол амфипод определялся по наличию или отсутствию оостегитов. Всего было исследовано 2524 экземпляра половозрелых самцов и самок. Для оценки репродуктивной способности массовых видов амфипод использовалось 8 характеристик жизненного цикла [Grabowski et al., 2007]:

- 1) L ср. самки – средняя длина тела яйценосной самки, мм;
- 2) N max – максимальное количество яиц в марсупиальной сумке самок;
- 3) N ср. – среднее количество яиц в марсупиальной сумке самок;
- 4) Индекс относительной плодовитости (Partial fecundity index) – определяется как отношение среднего количества яиц (N ср.) к средней длине тела самки (L ср. самки);
- 5) Длительность периода размножения (в месяцах);
- 6) Индекс зрелости (Maturity index) – определяется как отношение минимальной к средней длине тела половозрелых самок;
- 7) Соотношение самцов и самок;
- 8) Число генераций в год.

Полученные данные были подвергнуты многомерному кластерному анализу методом Уорда (Ward's method), в качестве метрики сходства использовалось евклидово расстояние. Статистическая обработка производилась при помощи программы Statgraphics plus 5.1.

Результаты и обсуждение

В период исследований 2009–2012 гг. в Саратовском и Куйбышевском водохранилищах выявлено 13 видов амфипод (табл. 1). Впер-

Таблица 1. Состав, максимальная численность (N, экз./м²), биомасса (B, г/м²) и частота встречаемости (ЧВ, %) амфипод в Саратовском и Куйбышевском водохранилищах (2009–2012 гг.)

Таксоны	Саратовское водохранилище			Куйбышевское водохранилище		
	N (экз./м ²)	B (г/м ²)	ЧВ, %	N (экз./м ²)	B (г/м ²)	ЧВ, %
<i>Chaetogammarus warpachowskyi</i> Sars, 1894	600	0.70	33	58	0.08	2
<i>Chaetogammarus ischnus</i> (Stebbing, 1898)	100	0.92	4	-	-	-
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i> (Eichwald, 1841)	1000	24.01	30	450	5.23	18
<i>Dikerogammarus caspius</i> (Pallas, 1771)	100	0.61	9	-	-	-
<i>Dikerogammarus villosus</i> (Sowinsky, 1894)	20	0.14	4	-	-	-
<i>Pontogammarus robustoides</i> (Sars, 1894)	115	0.50	17	238	2.08	12
<i>Pontogammarus maeoticus</i> (Sowinsky, 1894)	80	0.43	19	20	0.18	4
<i>Pontogammarus obesus</i> (Sars, 1896)	301	2.48	15	13	0.33	2
<i>Shablogammarus chablensis</i> (Cărausu, 1943)	726	1.35	11	10	0.02	8
<i>Stenogammarus compressus</i> (Sars, 1894)	150	0.07	7	90	0.03	2
<i>Stenogammarus dzjubani</i> (Sars, 1894)	420	0.29	30	725	0.65	16
<i>Stenogammarus similis</i> (Sars, 1894)	25	0.01	2	-	-	-
<i>Chelicorophium curvispinum</i> Sars, 1895	264	0.60	15	208	0.24	14

вые для этих водохранилищ нами установлено расселение амфиподы *Shablogammarus chablensis* (Carausu, 1943) – представителя Понто-Азовской фауны. Общее число амфипод в водохранилищах составляет около 10% всего таксономического состава бентоса.

Среди видов-вселенцев в водных экосистемах Куйбышевского и Саратовского водохранилищ каспийские амфиподы вызывают наибольший интерес, так как за последнее десятилетие их ареал существенно расширился и продолжает расширяться в северном направлении. Особенно интенсивно амфиподы заселяют прибрежные участки Саратовского вдхр., где их биомасса достигает 40% от общей биомассы бентоса. Максимального развития в водохранилище достигли бокоплавы *D. haemobaphes*, в то время как амфиподы *D. villosus*, *S. similis*, *S. compressus* и *C. ischnus* отмечены единично (рис. 2).

Фауна амфипод Куйбышевского вдхр. значительно беднее, чем Саратовского вдхр. Основу биомассы амфипод (до 90%) как на русле, так и на мелководье составляли *D. haemobaphes* и *P. robustoides* (рис. 3). В Куйбышевском вдхр. (за исключением верхних плёсов) основная доля амфипод сосредоточена в глубоководных участках, а в прибрежье их общая биомасса составила менее 0.2 г/м²

Большая часть отмечавшихся в водохранилищах амфипод встречалась на грунтах с высшей водной растительностью. Массовые виды встречались на всех заиленных и сильнозаиленных грунтах как прибрежья, так и глубоководных участков, и лишь типично псаммофильные амфиподы *S. dzjubani*, *S. compressus* и *P. maeoticus* были отмечены на незаиленных песках на глубинах свыше 10 м.

К основным характеристикам, определяющим способность чужеродных видов амфипод к успешной инвазии, относят эврибионтность, эвригалинность, высокую генетическую вариабельность, эврифагию и высокую устойчивость к загрязнению среды [Grabowski et al., 2007; Holdich, Röckl, 2007]. Наряду с этим, отмечается способность амфипод значительно увеличивать свою численность в новых местообитаниях за короткий период времени за счёт успешной стратегии размножения [Дедю, 1980; Биологические..., 2004; Grabowski et al., 2007]. Ниже представлены результаты исследований распространения, а также особенностей размножения и жизненного цикла амфипод, населяющих Куйбышевское и Саратовское водохранилища.

Dikerogammarus haemobaphes в Саратовском и Куйбышевском водохранилищах – массовый

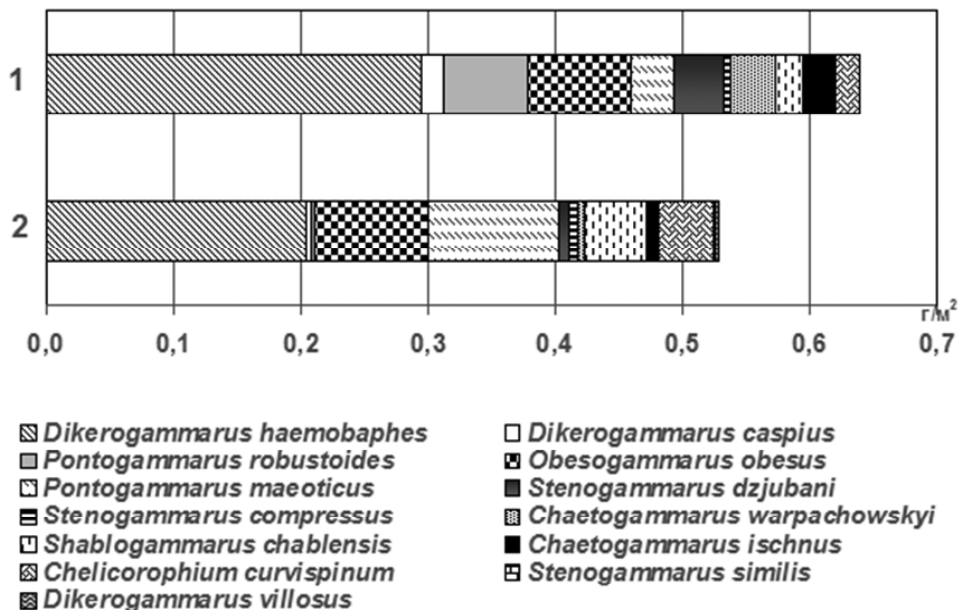


Рис. 2. Соотношение средней биомассы амфипод на прибрежных (1) ($h < 3.0$ м) и глубоководных (2) (русловых и пойменных, $h > 3.0$ м) участках Саратовского водохранилища (2009–2011 гг.)

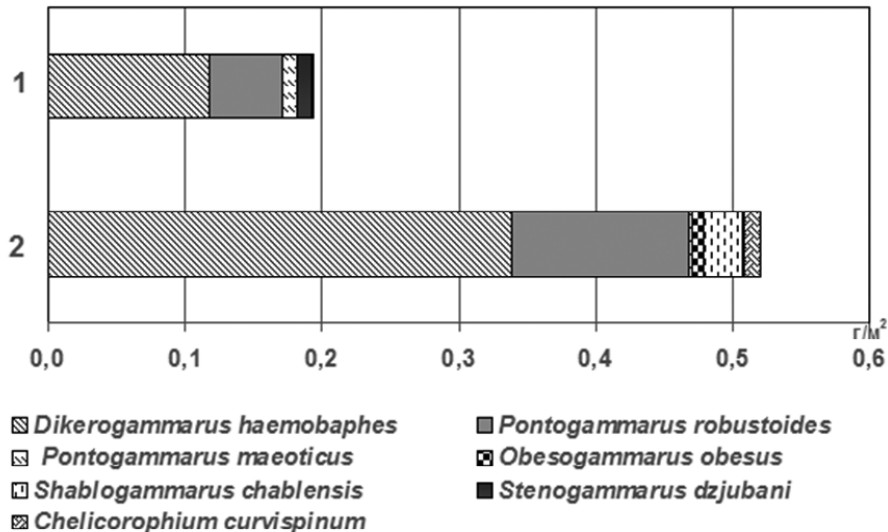


Рис. 3. Соотношение средней биомассы амфипод на прибрежных (1) ($h < 3.0$ м) и глубоководных (2) (русловых и пойменных, $h > 3.0$ м) участках Куйбышевского водохранилища (2009–2010 гг.).

вид, образует значительные скопления как на русле, так и в прибрежье.

В Куйбышевском и Саратовском водохранилищах половой зрелости самцы достигают при длине тела около 9.0 мм, максимальный размер самцов составил 19.2 мм в июле. Половозрелые самки имели размеры 7.8–19.0 мм, наиболее крупные самки 18.0–19.0 мм – особи генерации предыдущего года, отмечаются в популяции в апреле-мае. Максимальная индивидуальная плодовитость (44 яйца) наблюдалась в летних сборах, а минимальная (5 яиц) – в осенних. Несмотря на относительно высокую плодовитость *D. haemobaphes* по сравнению с другими видами в водохранилищах, отметим, что полученные величины были в 1.9 раза ниже таковых для популяций *D. haemobaphes* в озере Балатон (Венгрия) и Кременчугском вдхр. [Курандина, 1975; Musky, 1992]. Уменьшение плодовитости вида в разных водоёмах может быть вызвано целым рядом причин (пресс хищников, обеспеченность пищевыми ресурсами, недостаток кислорода, изменение трофического статуса водоёма и др.), что, безусловно, требует специальных исследований.

Dikerogammarus caspius, обитающий исключительно среди растений, в Куйбышевском вдхр. не обнаружен. В Саратовском вдхр. об-

разует локальные скопления на мелководных и пойменных участках, занятых высшей водной растительностью.

Половозрелые самцы *D. caspius* в Саратовском вдхр. имели длину тела 8.0–18.0 мм, за вегетационный сезон преобладали особи размерной группы 9.0–12.0 мм, перезимовавшие крупные самцы более 16.0 мм отмечены исключительно в апреле.

Самки в Саратовском вдхр. мельче самцов, максимальный их размер в наших сборах не превышал 13.0 мм. Половой зрелости самки достигают при длине тела 7.0–7.5 мм. Максимальная индивидуальная плодовитость самок – 34 яйца. Период размножения длится с мая по сентябрь и характеризуется значительным колебанием доли самцов в структуре популяции – от 30 до 55%. Существенное увеличение доли самок (70%) наблюдалось в июне, в период интенсивного размножения вида.

Pontogammarus robustoides в настоящее время регулярно регистрируется на русловых и мелководных участках водохранилищ практически на всех типах грунта с частотой встречаемости до 24%. В 2009 г. локально в верхних плёсах Куйбышевского вдхр. его биомасса превышала 2.0 г/м².

Изучение динамики структуры популяции *P. robustoides* в различных частях Куйбышевско-

го и Саратовского водохранилищ свидетельствует о поливольтинном жизненном цикле с 3 генерациями в год. Индивидуальная плодовитость самок для особей с длиной тела 9.0–19.2 мм варьирует от 7 до 122 яиц, достигая максимальных величин в первых пометах (май-июнь). Полученные величины в целом ниже отмеченных для популяций *P. robustoides* в южных местообитаниях (бассейнах рек Дон и Днепр), а также реках Рейн и Висла [Дедю, 1980; Dick, Platvoet, 2000; Vaçela, Копораска, 2005] и согласуются с данными, полученными для популяций бокоплава из эстуария р. - Нева [Березина, 2009]. Половозрелые самцы встречались в водохранилищах круглогодично, половой зрелости самцы достигают при длине тела около 9.0 мм, максимальный размер самцов составил 20.0 мм в июле.

Плодовитость самок относится к основным репродуктивным показателям, по которым судят о воспроизводительной способности амфипод. Установленное нами изменение плодовитости самок *P. robustoides* непосредственно связано с их размерами (рис. 4) и выражается уравнением регрессии: $E=0.0051 \cdot L^{3.3886}$, где E – количество яиц, шт; L – длина тела самки, мм.

Отметим, что для других видов амфипод достоверной зависимости плодовитости самок от линейных размеров тела не выявлено.

Pontogammarus maeoticus в Саратовском вдхр. освоил как прибрежные, так и глубоководные песчаные биотопы, в отличие от его обитания в Северном Каспии, где в летний период рачки распространены на литорали с чистыми кварцевыми или ракушечными песками [Гусейнов, 2004]. Установлено, что ценоз с доминированием *P. maeoticus* зачастую отличается бедностью видового состава и высокими количественными показателями доминанта. Так, в районе с. Ширяево в 2011 г. на чистых песках на глубине 11 м отмечен максимум биомассы *P. maeoticus* – 1.35 г/м², что составило 92% от общей биомассы бентоса. Помимо бокоплава на станции было обнаружено всего 3 вида: олигохеты *Propappus volki* Michaelsen, 1915, личинки хирономид *Cryptochironomus* gr. *defectus* и амфиподы *S. dzjubani*, совместное обитание с которыми в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах отмечено в 70% проб.

В Куйбышевском и Саратовском водохранилищах наступление половозрелости у самок *P. maeoticus* летом наблюдается при длине тела 6.5 мм, а у самцов – 7.5–8.0 мм. Наиболее крупные экземпляры отмечены в начале июня до 11.4 мм – у самцов и 11.0 мм – у самок. Размножение рачков *P. maeoticus* продолжается с мая-июня по сентябрь и даёт 2–3 генерации в

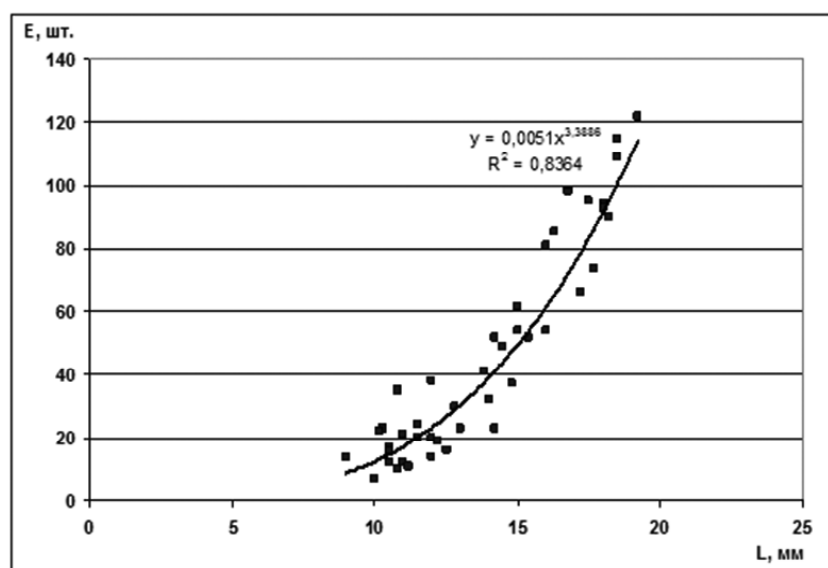


Рис. 4. Зависимость плодовитости (E, шт.) от длины тела *P. robustoides* в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах.

год. Максимальная индивидуальная плодовитость (31 яйцо) наблюдалась в летних пробах. Минимум яиц (6 яиц) в марсупиальных сумках отмечено осенью. Плодовитость самок *P. maoticus* в водохранилищах Средней и Нижней Волги в 1.7 раза ниже, чем в Каспийском море, где размножение бокоплава происходит круглогодично и даёт 4 генерации [Гусейнов, 2004].

Мелкие рачки *Pontogammarus obesus* в водохранилищах встречаются относительно редко (частота встречаемости не превышает 24%), в основном на песчаных биотопах. *P. obesus* обитает на глубинах до 16 м в условиях сильного течения (до 1.3 м/с), а также на заиленных песках и гальке у уреза воды, где его биомасса достигала 2.5 г/м².

В водохранилищах Средней и Нижней Волги самцы *P. obesus* достигают половозрелости при длине тела 7.5 мм, максимальный размер самцов составил 11.8 мм в июле. Длина тела самок составляла от 5.5 до 11.0 мм, максимальная индивидуальная плодовитость (45 яиц) наблюдалась в июле, минимальная (3 яйца) – в начале июня. Период размножения длится с мая по октябрь.

Обращаем внимание на распространение бокоплава *Stenogammarus dzjubani*. Вид оби-

тает на песчаных мелководьях водохранилищ в летний период. На русловых и пойменных участках водохранилищ *S. dzjubani* встречается крайне редко.

Половозрелые самцы *S. dzjubani* в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах имели размеры 5.0–7.0 мм. Нами установлено, что яйценосные самки в водохранилищах оказались крупнее самцов примерно в 1.2 раза ($L_{sr}=6.5$ мм). Максимальный размер самок в водохранилище – 8.5 мм.

Половой зрелости самки достигают при длине тела 3.5 мм, однако большинство яйценосных самок относились к размерной группе 6.0–7.0 мм. Максимальное количество яиц у самок (25) отмечено в июне, минимальное (2) – в августе. Отметим, что Ф.Д. Мордухай-Болтовской и С.М. Ляхов при описании *S. dzjubani* в Саратовском вдхр. приводят данные, что максимальное количество яиц у самок этого вида составляло не более 6 [Мордухай-Болтовской, Ляхов, 1972]. Вероятно, за последние 50 лет при натурализации и адаптации к условиям среды произошло увеличение плодовитости бокоплава при тех же средних размерах тела самцов и самок. Период размножения длится с мая по сентябрь. В этот период отмечено значительное преобладание самок (рис. 5).

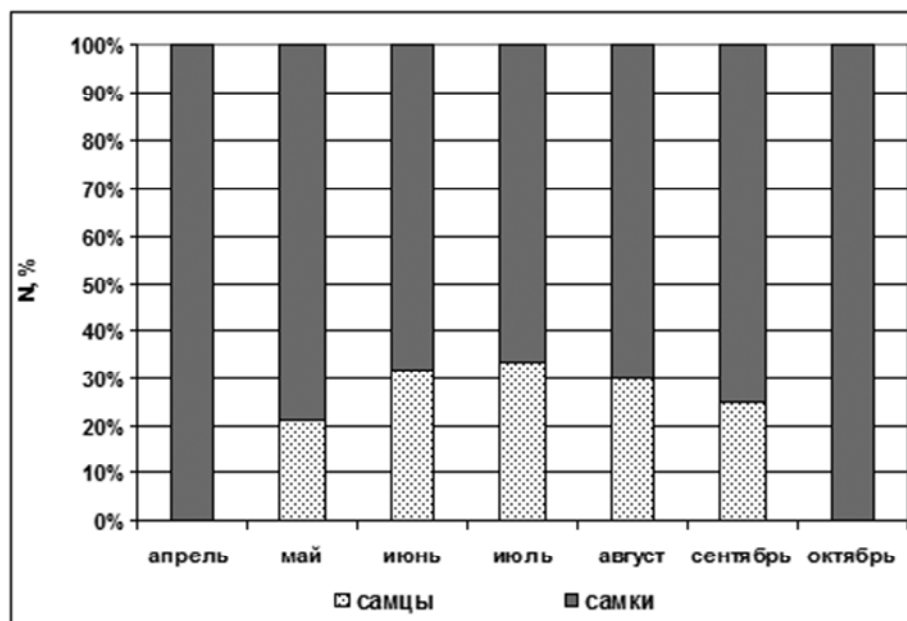


Рис. 5. Половая структура (по численности N, %) популяции *S. dzjubani* в Саратовском водохранилище в 2012 г.

Бокоплав *Chaetogammarus warpachowskyi* к 2009–2011 гг. распространился по всему Саратовскому вдхр.; в открытых мелководьях стал массовым, однако из-за мелких размеров средняя биомасса его в водохранилище невелика (рис. 1). Массовое развитие бокоплава отмечено также и в Волгоградском вдхр. [собственные данные; Филинова и др., 2008], из чего можно заключить, что амфипод *C. warpachowskyi*, видимо, следует отнести к видам, расширяющим ареал в системе нижневолжских водохранилищ. Нами установлено совместное обитание бокоплава *C. warpachowskyi* и каспийских мизид *Katamysis warpachowskyi* на заиленных грунтах.

В Саратовском вдхр. половой зрелости самцы *C. warpachowskyi* достигают при длине тела 5.0 мм, самки – 3.5 мм. С мая по июль наблюдалось относительно равномерное размерное распределение самцов и самок (L ср. самок – 4.8 мм, L ср. самцов – 5.6 мм), в августе – сентябре преобладали мелкие особи самок 3.5–4.0 мм. Максимальная индивидуальная плодовитость (11 яиц) наблюдалась в июле, а минимальная (2 яйца) – в сентябре.

Понто-Азовский бокоплав *Shablogammarus chablensis* в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах встречается относительно редко (частота встречаемости 9–17%), его обитание приурочено к пойменным и устьевым участкам рек Самара и Сок.

S. chablensis – самый мелкий из изученных видов амфипод. Длина тела самцов составляла 3.8–5.0 мм, самок – 3.0–5.0 мм. В марсупиальной сумке самок отмечалось не более 2 яиц; период размножения длится с июня по сентябрь.

Chelicorophium curvispinum в Саратовском вдхр. отмечается преимущественно в консорциях моллюсков рода *Dreissena* (в 75% проб), а также в незначительных количествах в прибрежье на сильно заиленных грунтах. В Куйбышевском вдхр. совместное обитание *C. curvispinum* и дрейссен регистрировалось в 43% проб. Отмеченное нами в водохранилищах многолетнее снижение биомассы *C. curvispinum* более чем в 20 раз (2002–2009 гг.), по сравнению с 1980–1990 гг., связано, по-види-

мому, с известными из литературы отрицательными взаимодействиями между полихетой *Hupania invalida* (Grube, 1860) и чужеродными корофидами [Динамика..., 2012].

C. curvispinum – единственный представитель семейства Corophiidae, отличается относительно мелкими размерами и невысокой плодовитостью. Половозрелые самцы в Саратовском вдхр. имели размеры 4.0–6.0 мм, самки – 3.8–5.5 мм. Индивидуальная плодовитость самок варьирует от 2 до 15 яиц, достигая максимальных величин в первые месяцы размножения (май-июнь). Осенью отмечено сокращение размеров самцов и самок и уменьшение количества яиц в помёте.

Известно, что репродуктивный потенциал вида зависит от плодовитости самок, времени эмбрионального развития, времени достижения половозрелости, смертности ювенильных особей и других факторов [Costello, 1993; Roeschl, 1993; Kley, Maier, 2003]. Для оценки репродуктивной способности амфипод нами выделено 8 основных характеристик жизненного цикла [Grabowski et al., 2007]. Полученные результаты были сведены в таблицу 2/

Кластеризация видов амфипод по восьми характеристикам жизненного цикла по методу Уорда (мера связи переменных – Евклидово расстояние), позволила разделить виды на две основные группы (рис. 6), состоящие из крупных (*D. haemobaphes*, *D. caspius*, *P. obesus*, *P. robustoides*) и мелких (*S. dzjubani*, *C. warpachowskyi*, *C. curvispinum*, *S. shablensis*) видов амфипод.

Анализ полученных данных показал, что крупные чужеродные виды амфипод *P. robustoides*, *D. haemobaphes* и *D. caspius* имеют самый высокий репродуктивный потенциал в водохранилищах Средней и Нижней Волги, который выражается в высокой плодовитости (индекс относительной плодовитости более 2), раннем созревании самок, коротком времени для производства одной генерации. Быстрому наращиванию численности амфипод способствует и тот факт, что в период размножения в популяции преобладают самки (для разных видов доля самок составляла от 55 до 78%).

Таблица 2. Основные характеристики жизненного цикла массовых чужеродных видов амфипод в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах

Виды	L ср. самки, мм	N max	N ср.	Индекс относительной плодовитости (ИОП)	Период размножения, месяц	Индекс зрелости самок (ИЗС)	Соотношение самцов и самок ♂♂:♀♀	Число генераций в год
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i>	10.7	44	22	2.06	6	0.73	1:1.6	3
<i>D. caspius</i>	9.8	34	21	2.18	5	0.77	1:1.2	2
<i>Pontogammarus robustoides</i>	12.6	122	33	2.59	7	0.71	1:1.5	3
<i>P.maeoticus</i>	8.4	31	13	1.61	5	0.78	1:1.2	3
<i>P. obesus</i>	9.6	45	19	1.95	5	0.83	1:3.6	2
<i>Stenogammarus dzjubani</i>	6.5	25	9	1.30	5.5	0.54	1:2.7	3
<i>Chaetogammarus warpachowskyi</i>	4.8	11	5	0.97	6	0.73	1:1.8	2
<i>Shablogammarus chablensis</i>	4.3	2	1.7	0.40	4	0.81	1:1.2	2
<i>Chelicorophium curvispinum</i>	4.8	15	6	1.29	5	0.80	1:1.4	2

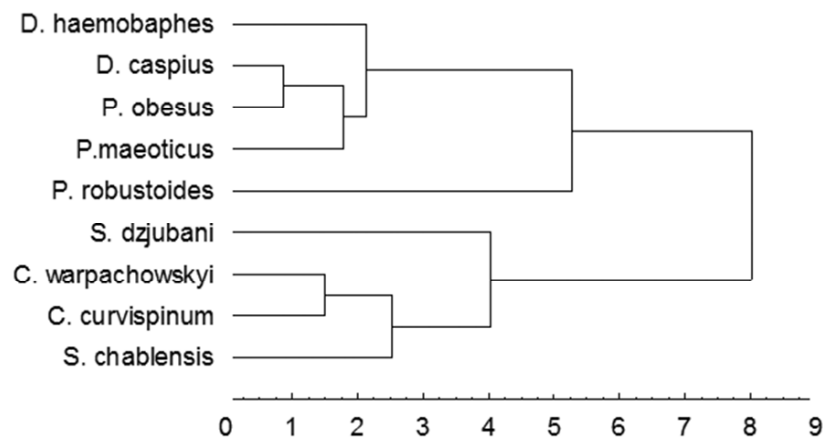


Рис. 6. Выделение групп амфипод по основным характеристикам жизненного цикла методом кластерного анализа

Наименее плодовитыми оказались мелкие амфиподы *C. warpachowskyi* и *S. chablensis*, самки которых не могут производить большое количество яиц из-за незначительных размеров выводковых сумок, что было показано и при исследовании видов *Pontogammarus crassus*, *Gammarus tigrinus* и *Chaetogammarus ischnus* [Grabowski et al., 2007]. Однако, за счёт длительного периода размножения, а также быстрого роста и раннего созревания самок численность *C. warpachowskyi* в Саратовском вдхр. в последние годы увеличивается.

Все массовые чужеродные виды амфипод, отмеченные в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах, Понто-Каспийского происхождения. Единственный представитель Понто-Азовской фауны – бокоплав *S. chablensis* имеет относительно низкую численность и биомассу по сравнению с каспийскими видами и менее успешную стратегию размножения (табл. 2). Исторически сложившиеся повышения и понижения уровня Каспия вследствие таяния ледников (трансгрессии) явились причиной частого изменения гидрологическо-

го режима и солёности в Каспийском море [Биологические..., 2004]. Вследствие этого практически все виды амфипод обладают широкой степенью эвригалинности и способностью переносить сильные колебания температуры [Musky, 1992; Bij de Vaate, Klink, 1995]. Широкое распространение чужеродных видов амфипод в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах, а также их притоках, обусловлено значительным воздействием человека на водоёмы (эвтрофирование, загрязнение), которое привело к сокращению численности и биомассы аборигенной фауны [Зинченко и др., 2007] и повышению уровня минерализации. Так, в Куйбышевском вдхр. величина минерализации увеличилась с 167.9 мг/л (май, 1960 г.) до 278.0 мг/л (май, 2005 г.) [Куйбышевское..., 1983, Куйбышевское..., 2008], что, вероятно, способствовало вселению чужеродных видов Понто-Каспийского комплекса. Значительная инвазионная активность амфипод объясняется также их всеядностью [Дедю, 1980; Devin et al., 2004] и способностью колонизировать различные типы субстратов.

Выводы

По данным за период исследований 2009–2012 гг. в Куйбышевском вдхр. зарегистрировано 9 видов амфипод, в Саратовском – 13 видов. Большинство отмеченных видов получили широкое распространение, за исключением редко встречающихся ракообразных *D. villosus*, *S. similis*, *S. compressus* и *C. ischnus*.

Массовые чужеродные виды амфипод (*D. haemobaphes*, *D. caspius*, *P. robustoides* и др.) по характеристикам (эврибионтность, эврифагия, время развития генерации, высокая плодовитость, быстрый рост и раннее созревание, преобладание самок в период размножения) близки к г-стратегам, то есть способны значительно увеличивать свою численность за короткий промежуток времени, становясь доминирующими в водоёмах-реципиентах (водохранилищах). Низкая плодовитость амфипод *C. warchowskyi* нивелируется стратегией освоения водоёма-реципиента, направленной на длительность периода размножения и раннее созревание самок, что обуславливает их

высокую численность на пойменных участках Саратовского водохранилища.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ № 16-34-00108 и № 15-04-03341.

Литература

- Баканов А.И. Использование зообентоса для мониторинга пресноводных водоёмов // Биология внутренних вод. 2000. № 1. С. 68–83.
- Бенинг А.Л. К изучению придонной жизни реки Волги // Труды Волжской биол. станции. Саратов, 1924. 398 с.
- Березина Н.А. Понто-Каспийский бокоплав *Pontogammarus robustoides* в эстуарии р. Нева: биологические особенности и значение в зооценозах // Отчётная научная сессия по итогам работ 2008 г. / ЗИН РАН. СПб.: 2009. С. 10–12.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Под ред. А.Ф. Алимова, Н.Г. Богущкой. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.
- Бородич Н.Д., Лавров В.Л. О донной фауне реки Большой Иргиз // Биология внутренних вод: Инф. бюлл. 1983. № 59. С. 22–26.
- Волга и её жизнь. Л.: Наука, 1978. 348 с.
- Гусейнов К.М. Биолого-экологическая характеристика рачка *Pontogammarus maeoticus* (Sow.) дагестанского района Каспийского моря / Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Махачкала, 2004. 21 с.
- Дедю И.И. Амфиподы пресных и солоноватых вод Юго-Запада СССР. Кишинев: Штиинца, 1980. 223 с.
- Динамика биологического разнообразия и биоресурсов континентальных водоёмов / Под ред. А.Ф. Алимова, С.М. Голубкова. СПб.: Наука, 2012. 369 с.
- Жадин В.И. Методы гидробиологического исследования. М.: Высшая школа, 1960. 190 с.
- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Загорская Е.П., Антонов П.И. Распределение инвазионных видов в составе донных сообществ Куйбышевского водохранилища: анализ многолетних исследований // Известия СНИЦ РАН. 2007. Т. 10, № 2. С. 547–558.
- Калайда М.Л. Современная роль видов-вселенцев Понто-Каспийского комплекса в экосистеме Куйбышевского водохранилища // Материалы рос.-амер. симпозиума по инвазийным видам. Борок: ИБВВ РАН, 2003. С. 165–173.
- Куйбышевское водохранилище. Л.: Наука, 1983. 213 с.
- Куйбышевское водохранилище: Научно-информационный справочник / Отв. ред. Г.С. Розенберг, Л.А. Выхристюк. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2008. 123 с.
- Курандина Д.П. Некоторые данные о размножении и плодовитости каспийских гаммарид в Кременчугском водохранилище // Гидробиологический журнал. 1975. Т. 11, № 5. С. 35–41.

- Курина Е.М. Распространение чужеродных видов макрозообентоса в притоках Куйбышевского и Саратовского водохранилищ // Известия СНЦ РАН. 2014. Т. 16. № 1. С. 236–242.
- Любина О.С., Саяпин В.В. Амфиподы (Amphipoda, Gammaridea) из различных географических районов: видовой состав, распределение, экология / Отв. ред. Г.Г. Матишов. Апатиты: КНЦ РАН, 2008. 182 с.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоёмов. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Ляхов С.М. Новый вид амфипод рода *Stenogammarus* (Gammaridae) в бассейне Волги // Зоологический журнал. 1972. Т. 51, вып. 1. С. 21–27.
- Нечваленко С.П. Донная фауна в первые четыре года после заполнения водохранилища // В сб.: Саратовское водохранилище: Труды Саратовского отделения ГосНИОРХ/ Под ред. А.Н. Яковлева, В.П. Вьюшкова, Т.К. Небольсина. Саратов: Приволжское книжное изд-во, 1973. С. 94–103.
- Пухнаревич Д.А., Есипёнок А.Ю. Таксономический состав и структурные характеристики зообентоса Чебоксарского водохранилища // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. Серия «Биология». 2014. № 4 (1). С. 233–240.
- Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб.: Гидрометеоздат, 1992. 318 с.
- Филинова Е.И., Малинина Ю.А., Шляхтин Г.В. Биоинвазии в макрозообентосе Волгоградского водохранилища // Экология. 2008. № 3. С. 206–210.
- Яковлев В.А., Яковлева А.В. Фауна, размерные и весовые характеристики высших ракообразных (Malacostraca: Crustacea) верхних плёсов Куйбышевского водохранилища // Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных вод: Сборник лекций и докладов Международной школы-конф. ИБВВ им. И.Д. Папанина РАН. Кострома: ООО «Костромской печатный дом», 2012. С. 327–330.
- Вацела К., Конопачка А. The life history of *Pontogammarus robustoides* (G.O. Sars, 1894) – an alien amphipod species in Polish waters // Journal of Crustacean Biology. 2005. No 25. P. 190–195.
- Bij de Vaate A., Jazdzewski K., Ketelaars H.A.M. et al. Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrates species in Europe // Can. Journal Fish Aquat Sci. 2002. Vol. 59. P. 1159–1174.
- Bij de Vaate A., Klink A.G. *Dikerogammarus villosus* Sowinsky (Crustacea: Gammaridae) a new immigrant in the Dutch part of the lower Rhine // Lauterbornia. 1995. Vol. 20. P. 51–54.
- Costello M. J. Biogeography of alien amphipods occurring in Ireland, and interactions with native species // Crustaceana. 1993. No 65. P. 287–299.
- Devin S., Piscart C., Beisel J.N., Moreteau J.C. Ecological traits of the amphipod invader *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda) in the Mossele River, France // Internat. Rev. Hydrobiol. 2004. Vol. 89, No 1. P. 21–34.
- Dick J.T.A., Platvoet D. Invading predatory crustacean *Dikerogammarus villosus* eliminates both native and exotic species // Proceedings of the Royal Society, Series B: Biological Sciences. 2000. Vol. 267. P. 977–983.
- Grabowski M., Bñcela K., Konopacka A. How to be an invasive gammarid (Amphipoda: Gammaroidea) – comparison of life history traits // Hydrobiologia. 2007. Vol. 590. P. 75–84.
- Holdich D.M., Puckl M. Invasive crustaceans in European inland waters // Biol. invaders in inland waters: Profiles, distribution and threats. Springer, 2007. P. 29–75.
- Kelleher B., bij de Vaate A., Swarte M., Klink A.G., van der Velde G. Identification, invasion and population development of the Ponto-caspian isopod *Jaera istri* Veuille (Janiridae) in the lower Rhine, The Netherlands // Beaufortia. 2000. Vol. 50. P. 89–94.
- Kley A., Maier G. Life history characteristics of the invasive freshwater gammarid *Dikerogammarus villosus* and *Echinogammarus ischnus* in the Main and Main-Danau canal // Archiv fur Hydrobiologie. 2003. Vol. 156. P. 457–469.
- Konopacka A., Jazdzewski K. *Obesogammarus crassus* (G.O. Sars, 1894) – one more Ponto-Caspian gammarid species in Polich waters // Fragmenta faunistica. 2002. Vol. 45. P. 19–26.
- Kostrzewa, J., Grabowski M. Opportunistic feeding strategy as a factor promoting the expansion of racer goby (*Neogobius gymnotrachelus* Kessler, 1857) in the Vistula basin // Lauterbornia. 2003. Vol. 48. P. 91–100.
- Musky IB. Amphipoda species found in Lake Balaton since 1987 // Miscnea. Zoology Hungary. 1992. Vol. 7. P. 59–64.
- Pinkster S., Smit H., Brandse-De Jong N. The introduction of the alien amphipod *Gammarus tigrinus* Sexton, 1939, in The Netherlands and its competition with indigenous species // Crustaceana. 1977. Supplement 4. P. 91–105.
- Poeckl M. Reproductive potential and lifetime potential fecundity of the freshwater amphipods *Gammarus fossarum* and *G. roeseli* in Austrian streams and rivers // Freshwater Biology. 1993. No 30. P. 73–91.

ALIEN SPECIES OF AMPHIPODS (AMPHIPODA, GAMMARIDEA) IN THE BOTTOM COMMUNITIES OF KUIBYSHEV AND SARATOV RESERVOIRS: FEATURES OF DISTRIBUTION AND LIFECYCLES STRATEGIES

© 2016 Kurina E.M.

Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS,
4445003, Togliatti, Komzina st., 10.
e-mail: ekaterina_kurina@mail.ru

Analysis of the composition, distribution of alien species of amphipods, quantitative evaluation of macrozoobenthos communities based on the results of studies of 2009–2012 in the Saratov and Kuibyshev reservoirs is given. It is shown that amphipods *Pontogammarus robustoides* and *Dikerogammarus haemobaphes* have the highest invasiveness in comparison with other species in the reservoirs as well as in its tributaries. The features of the life cycle of common amphipod species that contribute to their distribution in the reservoirs of the Middle and Lower Volga are revealed.

Keywords: amphipods, alien species, reproduction, life cycle, Kuibyshev Reservoir, Saratov Reservoir, distribution.