

УДК 595.3:591.53

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ХИЩНОГО ПОВЕДЕНИЯ ИНВАЗИВНОГО *DIKEROGAMMARUS VILLOSUS* (SOWINSKY, 1894) И АБОРИГЕННОГО *GAMMARUS* *VARSOVIENSIS* JAZDZEWSKI, 1975 ВИДОВ АМФИПОД

© 2019 Липинская Т.П.*, Макаренко А.И.**

Государственное научно-производственное объединение «Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам», Минск 220072, Республика Беларусь;
e-mail: *tatsiana.lipinskaya@gmail.com, **amakarenko198989@mail.ru

Поступила в редакцию 19.03.2019. После доработки 02.08.2019. Принята к публикации 19.08.2019

Чужеродные виды амфипод были обнаружены в Беларуси в начале 2000-х гг. На протяжении многолетних наблюдений за структурой сообщества макрозообентоса рек было отмечено снижение встречаемости аборигенных амфипод в южной части Беларуси. Чтобы найти объяснение происходящему процессу, был проведён лабораторный эксперимент по хищническому влиянию инвазивного (*Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894)) и аборигенного (*Gammarus varsoviensis* Jazdzewski, 1975) видов амфипод на некоторые группы макрозообентоса, чтобы сравнить величины экологических рационов амфипод, а также эксперименты по межвидовому взаимодействию двух видов амфипод. В экспериментах по избирательности питания было установлено, что инвазивный и аборигенный виды амфипод потребляли одинаковое количество групп макрозообентоса. Определены максимальные величины экологических рационов амфипод при потреблении водяного ослика и личинок подёнок, которые не имели статистически значимых различий. Средние величины экологического рациона инвазивного вида были ниже при питании взрослыми особями *G. varsoviensis*, чем при питании молодью *G. varsoviensis*. На основании данных эксперимента можно предположить, что одной из главных причин исчезновения *G. varsoviensis* с участков рек, где он ранее был обнаружен, является прямой хищнический пресс *D. villosus* или другого схожего чужеродного вида амфипод (к примеру, *D. haemobaphes* (Eichwald, 1841)) на данный вид.

Ключевые слова: аборигенные и инвазивные амфиподы, лабораторный эксперимент, питание амфипод, избирательность питания, хищничество.

Введение

Чужеродные виды являются одной из причин снижения биоразнообразия аборигенных видов особенно в водных экосистемах [Sala et al., 2000]. Вселение чужеродных видов водных беспозвоночных в новые экосистемы увеличилось в последнее столетие из-за хозяйственной деятельности человека, построения каналов, соединяющих крупные реки [Kinzelbach, 1995; Krisp, Maier, 2005], и увеличения судоходства по ним [Bij de Vaate et al., 2002; Karatayev et al., 2008]. В последние десятилетия стали наблюдать изменения в структуре макробеспозвоночных пресноводных и солоноватоводных экосистем из-за биологических инвазий [Bij

de Vaate et al., 2002; Leppakoski et al., 2002]. Кроме этого, новые чужеродные виды обнаруживаются в новых местах обитания ежегодно [Šidagytė et al., 2017; Copilaş-Ciocianu, Arbačiauskas, 2018; Dumnicka et al., 2018], и территория Беларуси не исключение [Lipinskaya et al., 2018]. Многочисленные работы были выполнены для определения угроз от вселения чужеродных видов в новые места обитания, что сопровождалось исследованием их инвазионной способности, включающей высокую плодовитость, быстрое эмбриональное развитие, относительно короткое время жизни генераций [Van der Velde et al., 2000; Bij de Vaate et al., 2002; Kley, Maier, 2003, 2005; Devin, Beisel, 2007].

Механизм влияния чужеродных видов амфипод на аборигенное сообщество макрозообентоса, в том числе и на аборигенные виды амфипод, может проявляться в виде конкуренции, хищничества, гибридизации и переносе различных заболеваний [Dick, Platvoet, 2000]. Установление связи между вселением чужеродных видов и межвидовыми процессами всегда является сложным, но такая информация необходима для прогноза влияния видов-вселенцев на биоразнообразие в их новых местах обитания.

Наиболее изученным из амфипод инвазивным видом является *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894), имеющий Понто-Каспийское происхождение. Данный вид в настоящее время широко распространён в Европе, населяет главные реки Западной и Центральной Европы, а также встречается в реках Восточной Европы [Grabowski et al., 2007; Mastitsky, Makarevich, 2007; Karataev et al., 2008; Semenchenko et al., 2009; Arbačiauskas et al., 2011; Semenchenko et al., 2013; Semenchenko et al., 2016; Lipinskaya, Radulovici, 2017; Šidagytė et al., 2017] населяет некоторые Альпийские озёра [Bollache et al., 2004] и был найден в Великобритании в 2010 г. [MacNeil et al., 2010]. Подробное описание распространения данного вида по рекам Европы было сделано различными учёными [Bij de Vaate, Klink, 1995; Bij de Vaate et al., 2002] и подтверждено молекулярными методами Rewicz и соавторами [2015].

Анализ стабильных изотопов показал, что *D. villosus* занимает такой же трофический уровень, как и некоторые виды хищных рыб [Koester, Gergs, 2014; Koester et al., 2018], тогда как, по данным трофической экологии, представители этого рода относятся к детритофагам [MacNeil et al., 1997; Monakov, 2003], а на ранних стадиях развития к активным фильтраторам [Монаков, 1998]. Имеются многочисленные работы по хищническому поведению *D. villosus* [Dick, Platvoet, 2000; Dick et al., 2002; Krisp, Maier, 2005; Van Riel et al., 2006; Van der Velde et al., 2009; Stoffels et al., 2011; Dodd et al., 2014]. По многочисленным данным, при вселении *D. villosus* значительно снижается разнообразие фауны макробеспозвоночных,

что обычно объясняется конкурентными отношениями между видами или хищничеством.

Gammarus varsoviensis Jazdzewski, 1975 был впервые описан польским учёным в 1975 г. [Jazdzewski, 1975], а его жизненный цикл был изучен в 1988 г. [Конораска, 1988]. Данный вид широко распространён в реках Центральной и Восточной Европы [Karataev et al., 2008; Arbačiauskas, 2008; Grabowski et al., 2012a; Semenchenko et al., 2013]. По данным Grabowski et al. [2007], *G. varsoviensis* наиболее плодовитый вид по сравнению с аборигенными *Gammarus fossarum* Koch, 1836, *Gammarus pulex* (Linnaeus, 1758) и *Gammarus lacustris* Sars, 1863. Кроме этого, данный вид имеет короткий репродуктивный период (5 месяцев) и даёт только одно поколение в сезон [Конораска, 1988]. В литературе отсутствуют экспериментальные данные по питанию *G. varsoviensis*.

В последнее время некоторые авторы [Grabowski et al., 2012a, 2012b] стали считать, что *G. varsoviensis* является ранним вселенцем Понто-Каспийского происхождения, который заселил реки территории Польши в XVIII – XIX вв., а также указывают в своей работе [Grabowski et al., 2012b], что данный вид может быть отнесён к инвазивным на основании определений Международного союза охраны природы и природных ресурсов [IUCN, 2000]. Следует отметить, что авторами сделано заключение о необходимости дополнительных исследований экологии и распространения данного вида. В более поздних работах белорусских и литовских учёных [Semenchenko et al., 2013; Arbačiauskas, 2015], *G. varsoviensis* рассматривается как аборигенный вид Беларуси и Литвы, соответственно. Также он не был включён в список чужеродных видов рек бассейна р. Днепр [Semenchenko et al., 2016], хотя широко распространён на отдельных участках рек Припять, Сож, Березина и других притоках [Макаренко, Вежновец, 2014]. В связи с этим, в данной работе *G. varsoviensis* также был принят аборигенным видом.

На протяжении многолетних наблюдений за структурой сообщества макрозообентоса рек было отмечено снижение встречаемости

аборигенных видов амфипод (*G. varsoviensis* и *G. lacustris*) в южной части Беларуси [Макаренко, Вежновец, 2014]. Чтобы найти объяснение происходящему процессу, были проведены лабораторные эксперименты по межвидовому взаимодействию двух видов амфипод, а также эксперименты по хищническому влиянию инвазивного (*D. villosus*) и аборигенного (*G. varsoviensis*) видов амфипод на некоторые группы макрозообентоса.

Материал и методы

Амфиподы были отловлены с помощью ручного гидробиологического сачка, а также путём ручного сбора с камней и погружённых предметов на створах р. Сож в окрестностях п. Чёнки (*D. villosus*) и на р. Терюха в окрестностях д. Терюха (*G. varsoviensis*) Гомельской области. Ракообразных доставляли в лабораторию и содержали при комнатной температуре (19–20 °С) в отдельных аэрируемых пластиковых контейнерах (34×19×12 см), наполненных отстоянной водой (около 5 л). Световой режим выдерживали «день» : «ночь» (12 ч : 12 ч; искусственный свет, белый; люминесцентная лампа Osram L36 W/25). Субстратом для мест укрытия служили пустые высушенные раковины моллюсков рода *Unio* и полуразложившийся листовой опад. В контейнеры с *D. villosus* были также добавлены стебли роголистника. В таких условиях гаммарид содержали до двух недель.

Было проведено 84 повторности (с учётом контроля) экспериментов со смешанной пищей (несколько групп макрозообентоса) для выявления избирательности питания, с монопищей для определения максимальных величин экологического рациона инвазивного и аборигенного видов амфипод, а также в условиях гетерогенности среды (наличие/отсутствие укрытий).

Все эксперименты проводились в одинаковых температурных и световых условиях, в пластиковых контейнерах (34×19×12 см, высота воды в контейнере 2 см) и чашках Петри (диаметр – 6 см, высота воды – 2 см). Перед началом любого эксперимента необходимое количество амфипод отсаживали в отдельный контейнер с чистой водой и содержали

24 часа без питания. В качестве хищника в экспериментах по избирательности питания и определению величин потребления пищи использовались только взрослые особи *D. villosus* и *G. varsoviensis* размером от 1.0 до 1.2 см. Данный размерный ряд выбрали для сопоставления полученных результатов, так как средний размер взрослых особей *G. varsoviensis* колеблется в пределах 1.0–1.2 см на территории Беларуси [Макаренко, 2015], хотя некоторые особи *D. villosus* достигают размера 1.3–1.4 см, с максимальной длиной тела самца до 2.1 см, а самки до 1.6 см, по данным для Беларуси за 2011–2013 гг. с учётом коллекционных сборов начиная с 2007 г. [Макаренко, 2015]. Все эксперименты проводили в трёхкратной повторности для каждого вида хищников, а также был поставлен контроль (без хищника). Для каждой повторности использовали одного хищника. Время экспозиции во всех экспериментах равнялось 24 часам. Для удобства изложения материала описание жертв приведено ниже отдельно для каждого эксперимента.

Экологический рацион (число убиваемых за сутки жертв) рассчитывали, как разницу между количеством живых беспозвоночных в контроле и в экспериментальном контейнере в конце эксперимента.

Эксперименты по определению избирательности питания инвазивного и аборигенного видов амфипод

По результатам установочных экспериментов были отработаны схемы основных экспериментов по питанию амфипод. Количество экземпляров макробеспозвоночных в эксперименте соответствовало пропорциям данных групп в природных условиях. Для определения избирательности питания амфипод использовали 6 групп макробеспозвоночных в качестве жертв (табл. 1). В контрольном контейнере содержалась смесь макрозообентоса для того, чтобы выявить взаимодействие различных видов макрозообентоса в отсутствие хищников (амфипод).

Для количественной оценки избирательности по отношению к *i*-му виду жертв исполь-

Таблица 1. Схема основного эксперимента по избирательности питания инвазивного и аборигенного видов амфипод

Вид амфиподы	Группа макрозообентоса и количество экземпляров (жертва)
Контроль (без гаммарид)	Culicidae (личинка) – 2
<i>G. varsoviensis</i>	Baetidae (личинка) – 8
<i>D. villosus</i>	<i>Asellus aquaticus</i> – 5
	Ручейник (<i>Neureclipsis bimaculata</i> (Linnaeus, 1758) – 2
	Chironomidae (личинка) – 8
	Lestidae (личинка) – 2

зовали индекс Чессона (α_i) [Chesson, 1983, цит. по Барков, Курашов, 2011]:

$$\alpha_i = \frac{c_i/q_i}{\sum c_i/q_i} \alpha_i = \frac{c_i/q_i}{\sum c_i/q_i},$$

где C_i и q_i – средние значения скорости потребления и соответствующей ей концентрации i -го вида жертв.

Эксперименты по определению максимальных величин потребления пищи инвазивным и аборигенным видами амфипод

Для эксперимента с монопищей (одна группа макрозообентоса) были выбраны личинки подёнок семейства Baetidae и изопода *A. aquaticus*, так как данные группы были удобны для ведения эксперимента (доступность материала и лёгкость в манипуляциях

с ним) и являлись наиболее потребляемыми группами макрозообентоса в эксперименте со смешанной (различные группы макрозообентоса) пищей.

Для определения максимальных величин потребления пищи были использованы высокие концентрации пищи – 15 экземпляров на 1 чашку Петри, что соответствовало плотности 2644 экз./м².

Эксперименты по определению величины потребления пищи в зависимости от гетерогенности среды

Для определения величины потребления пищи в зависимости от гетерогенности среды проводили лабораторные эксперименты с наличием/отсутствием укрытий и разной концентрацией пищи (табл. 2). Контрольные чашки Петри без хищника ставили для того,

Таблица 2. Схема основного эксперимента по определению величины потребления пищи в зависимости от гетерогенности среды

Эксперимент	Укрытие	Хищник	Жертва
Контроль	Есть/Отсутствует	нет	<i>A. aquaticus</i> – 10 <i>A. aquaticus</i> – 15 <i>A. aquaticus</i> – 20
Хищник-жертва	Есть/Отсутствует	<i>D. villosus</i> – 1	<i>A. aquaticus</i> – 10
Хищник-жертва	Есть/Отсутствует	<i>D. villosus</i> – 1	<i>A. aquaticus</i> – 15
Хищник-жертва	Есть/Отсутствует	<i>D. villosus</i> – 1	<i>A. aquaticus</i> – 20
Хищник-жертва	Есть/Отсутствует	<i>G. varsoviensis</i> – 1	<i>A. aquaticus</i> – 10
Хищник-жертва	Есть/Отсутствует	<i>G. varsoviensis</i> – 1	<i>A. aquaticus</i> – 15
Хищник-жертва	Есть/Отсутствует	<i>G. varsoviensis</i> – 1	<i>A. aquaticus</i> – 20

чтобы уточнить внутривидовое взаимодействие *A. aquaticus* и исключить каннибализм.

Количество 10/15/20 экземпляров в одной чашке Петри соответствовало плотности 1763/2644/3526 экз./м².

Эксперименты по межвидовому взаимодействию *D. villosus* и *G. varsoviensis*

Для эксперимента по межвидовому взаимодействию, взрослые особи *D. villosus* (1.0–1.2 см) использовались в качестве хищника. В качестве жертвы использовали взрослых (1.0–1.2 см) и ювенильных (0.5–0.7 см) особей *G. varsoviensis*.

Статистическая обработка данных

Данные, полученные в экспериментах, были проверены на нормальное распределение (тест Шапиро – Уилка, $p > 0.05$ – нормальное распределение) и на гомогенность дисперсии (тест Левена, $p > 0.05$ – дисперсия гомогенна). Для сравнения различий между величинами потребления разной пищи аборигенными и инвазивными гаммаридами использовали тест параметрической (ANOVA, t-тест с предварительной коррекцией при помощи метода Холма) и непараметрической статистики (тест Крускала – Уоллиса, $p < 0.05$ – различия между группами значимы) в зависимости от нормального

или ненормального распределения данных. Вся статистическая обработка была проведена с использованием программы R (R Core Team, 2014). Все величины суточных экологических рационов и индекса Чессона приведены со стандартным отклонением (\pm SD).

Результаты экспериментов по определению избирательности питания инвазивного и аборигенного видов амфипод

Каннибализм между гаммаридами не был обнаружен. Количество беспозвоночных в контроле не изменялось за 24 часа проведения эксперимента. Было предложено 6 различных типов пищи (табл. 1; рис. 1), из которых 4 были использованы в качестве пищи как аборигенным, так и инвазивным видами амфипод, тогда как личинки Culicidae и Lestidae не были съедены гаммаридами.

Различия в величинах суточных экологических рационов у аборигенного и инвазивного видов гаммарид не были статистически значимыми (тест Крускала – Уоллиса: $p = ns$). В экспериментах по избирательности хищного питания амфипод наиболее высокими значениями коэффициентов избирательности характеризовалось потребление рачками ручейников (α (DV) = 0.31 ± 0.01 ; α (GV) = 0.30 ± 0.02), а

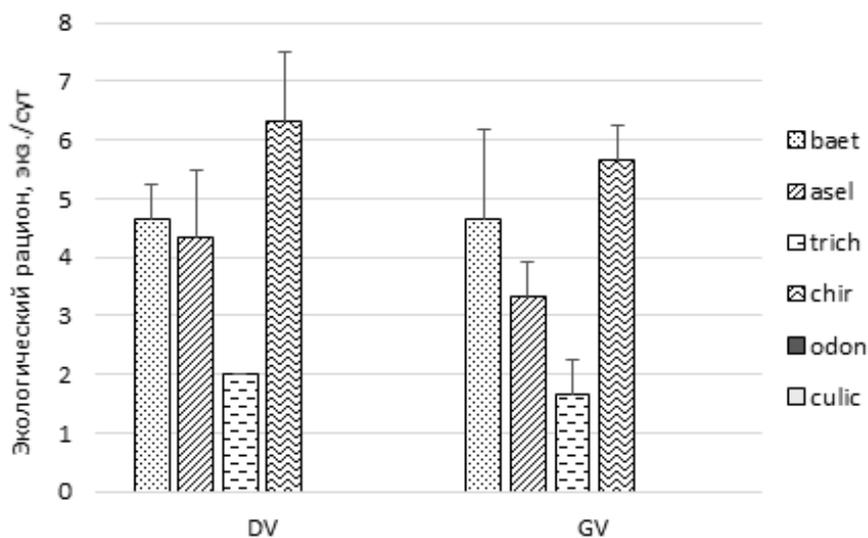


Рис. 1. Средние величины суточных экологических рационов (\pm SD) в эксперименте по избирательности питания *D. villosus* (DV) и *G. varsoviensis* (GV). Baet – личинки подёнок, asel – водяной ослик, trich – личинки ручейников, chir – личинки комаров, odon – личинки стрекоз, culic – личинки кровососущих комаров.

наименьшими значениями – подёнок (α (DV) = 0.18 ± 0.02 ; α (GV) = 0.21 ± 0.02).

Результаты экспериментов по определению максимальных величин экологических рационов инвазивного и аборигенного видов амфипод

Одну особь амфипод содержали в чашках Петри вместе с монопищей: личинками подёнок семейства Baetidae или водяным осликом с высокой концентрацией жертвы без добавления субстрата. Количество беспозвоночных в контрольной чашке не изменялось за 24 часа проведения эксперимента. Средние величины потребления водяных осликов при их высокой концентрации (15 особей на 1 чашку Петри) не различались статистически значимо у аборигенного (5.7 ± 1.75) и инвазивного вида (6.8 ± 0.84), как и средние величины потребления амфиподами личинок подёнок семейства Baetidae: 7.67 ± 1.75 и 7.67 ± 2.08 , соответственно (one-way ANOVA: $p = ns$) (рис. 2). Попарное сравнение величин потребления различной пищи в эксперименте с высокой концентрацией монопищи показало статистически незначительные различия для двух амфипод (t-тест с предварительной коррекцией при помощи метода Холма: $p = ns$).

Дополнительно был проведён эксперимент с совместным содержанием гаммарид, чтобы посмотреть разницу в экологических рационах, когда 2 хищника питаются совместно. Наблюдали большие величины экологического рациона при совместном содержании двух амфипод по сравнению с таковым у аборигенного вида, но меньшие величины – по сравнению с величинами экологического рациона инвазивного вида. Следует отметить, что данные различия были статистически незначительны (тест Крускала – Уоллиса: $p = ns$).

Результаты экспериментов по определению величины экологических рационов в зависимости от гетерогенности среды

В контрольных пробах (без хищника) не было обнаружено гибели аборигенных видов и каннибализма. Эксперименты по определению скорости потребления пищи при наличии или отсутствии субстрата проводили для аборигенного и инвазивного видов, а также в условиях различной концентрации пищи (*Asellus aquaticus*: 10/15/20 экз. в одной чашке Петри или 1763/2644/3526 экз./м²). Величины экологических рационов (рис. 3) не различались статистически значимо у амфипод (two-way

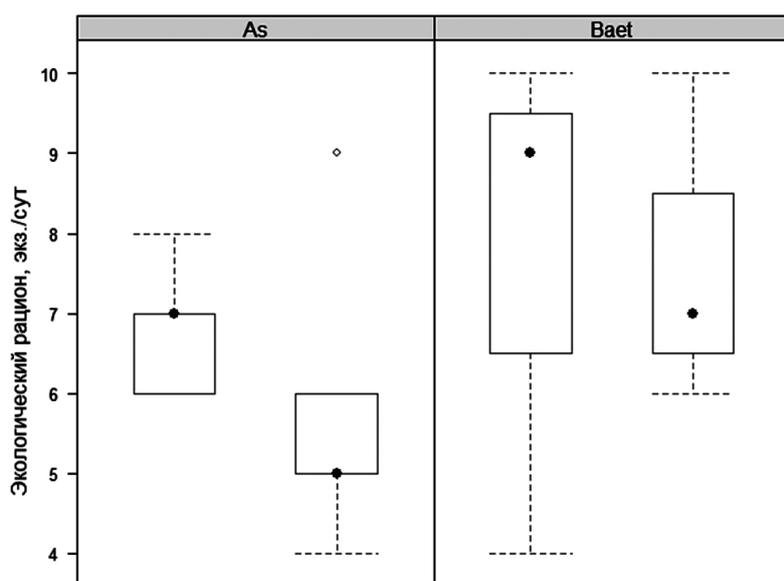


Рис. 2. Величины максимального экологического рациона инвазивного (DV) и аборигенного (GV) видов амфипод при питании водяным осликом (As) и личинками подёнок (Baet). Тёмная точка на графике – медиана, прямоугольник – нижняя и верхняя квартиль, усы – диапазон данных, светлая точка – выброс.

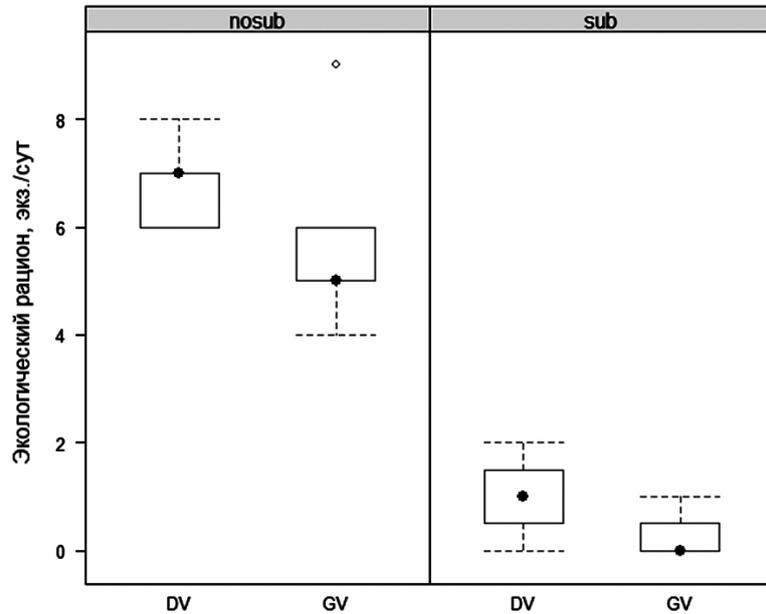


Рис. 3. Величины экологических рационов инвазивного (DV) и аборигенного (GV) видов амфипод в условиях отсутствия и наличия субстрата при питании водяным осликом. Тёмная точка на графике – медиана, прямоугольник – нижняя и верхняя квартиль, усы – диапазон данных, светлая точка – выброс.

ANOVA: $F = 1.434$; $p = ns$), но различались статистически значимо (two-way ANOVA: $F = 74.846$; $p < 0.001$) и были ниже в эксперименте с укрытиями, чем в эксперименте без субстрата. При рассмотрении совместного влияния двух факторов (вид гаммариды и наличие/отсутствие укрытий) не было разницы в величинах экологических рационов гаммарид (two-way ANOVA: $F = 0.132$; $p = ns$). Средняя величина потребления пищи аборигенного вида в контейнере без укрытий была 5.67 ± 1.75 ($\pm SD$), тогда как в контейнере с укрытиями равнялась нулю; для инвазивного вида средние величины равнялись 6.8 ± 0.84 и 0.6 ± 0.89 , соответственно. Установлено, что величины потребления пищи аборигенного и инвазивного видов амфипод в экспериментах с укрытиями были ниже в почти 6 и 11 раз, соответственно, чем без них.

Были проведены эксперименты с различной концентрацией пищи для аборигенного и инвазивного видов амфипод без использования укрытий для жертв. Следует отметить, что средние экологические рационы в данном эксперименте различались статистически значимо для двух видов амфипод (two-way ANOVA: $F = 6.53$; $p < 0.05$), а также в зависимости от

концентрации пищи (two-way ANOVA: $F = 11.999$; $p < 0.001$).

Экологические рационы были максимальными для двух амфипод, когда количество особей *A. aquaticus* было равным 10–15 экз. на чашку Петри, что соответствует 1763–2644 экз./м².

Результаты экспериментов по межвидовому взаимодействию *D. villosus* и *G. varsoviensis*

В контрольных пробах не было обнаружено гибели аборигенных видов и каннибализма. Эксперименты по межвидовому взаимодействию инвазивных и аборигенных гаммарид проводили с двумя типами жертвы: взрослые особи и молодь *G. varsoviensis* (рис. 4).

Средняя величина потребления одной особью *D. villosus* взрослых особей аборигенного вида составляла 0.27 ± 0.46 экземпляра, а молоди аборигенного вида – 2.6 ± 1.12 экземпляра. Величина потребления *D. villosus* молоди аборигенного вида в 10 раз выше, чем взрослых особей аборигенного вида (тест Крускала – Уоллиса: $p < 0.05$). Эксперименты по потреблению аборигенным видом молоди вселенца не проводились.

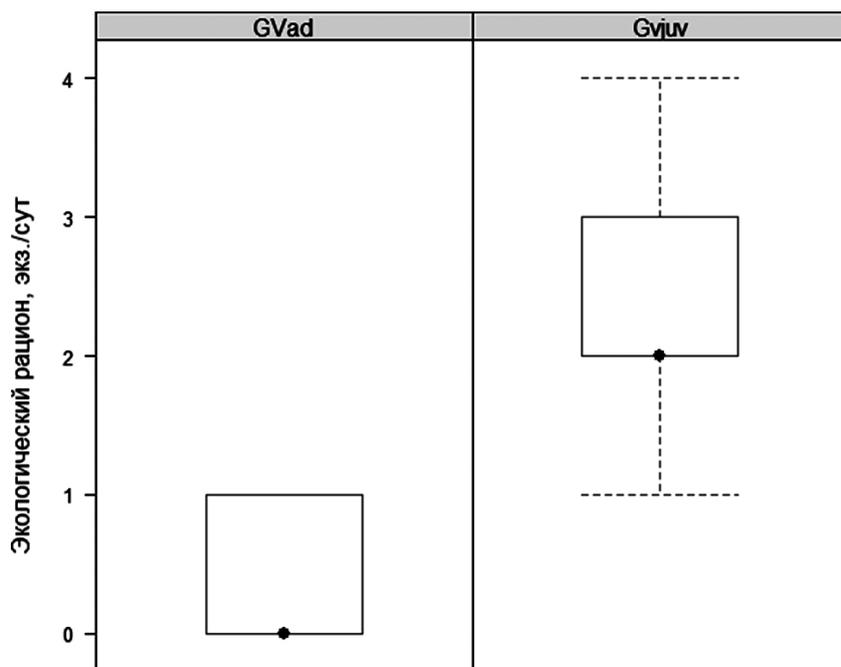


Рис. 4. Величины экологических рационов *D. villosus* при питании аборигенным видом *G. varsoviensis* (ad – взрослая особь, juv – молодь) в условиях отсутствия укрытий. Тёмная точка на графике – медиана, прямоугольник – нижняя и верхняя квартиль, усы – диапазон данных.

Обсуждение результатов

На данный момент проведено достаточно много различных экспериментов по питанию чужеродных видов амфипод по сравнению с аборигенными как в лабораторных условиях, так и в мезокосмах [Dick, Platvoet, 2000; Dick et al., 2002; Krisp, Maier, 2005; Van Riel et al., 2006; Van der Velde et al., 2009; Stoffels et al., 2011], но однозначных данных по их влиянию на аборигенное сообщество так и не получено. Так в экспериментах Dick и соавторы [2002] показали, что *D. villosus* потреблял всю предложенную пищу (пиявка *Piscicola geometra* L.; ракообразные: *Eurycercus lamellatus* O.F. Müller, *Neomysis integer* Leach, *A. aquaticus*; личинки водных насекомых: *Ischnura elegans* Van der Linde, *Caenis robusta* Eaton, *Chironomus* sp., *Chaoborus* sp. и взрослые особи водных клопов *Sigara* sp.) в отличие от аборигенного вида *Gammarus duebeni* Lilljeborg, 1852. Подобные результаты были получены Krisp и Maier [2005] для *D. villosus* в сравнении с другими чужеродными и аборигенными амфиподами, и было показано, что *D. villosus* потреблял большинство предложенных в эксперименте

жертв, за исключением клопа *Corixa* sp., личинок стрекозы *Calopteryx splendens* и пиявки *Glossifonia heteroclita*. Наши результаты также показали, что *D. villosus* потреблял большинство предложенной пищи за исключением быстро перемещающихся личинок насекомых семейств Culicidae и Lestidae, но такие же результаты по селективности питания были получены и для аборигенного вида *G. varsoviensis*. Кроме этого, стоит отметить, что величины потребления пищи в эксперименте по селективности питания на первый взгляд были выше у инвазивного вида по сравнению с аборигенным, но данные различия были статистически недостоверны при $p = 0.05$.

Стоит отметить, что величины потребления водяного ослика и личинок подёнок для обоих видов гаммарид также были высоки, но статистически достоверной разницы для инвазивного и аборигенного видов не было обнаружено. В эксперименте по питанию с высокой концентрацией монопищи как с субстратом, так и без него, величины потребления личинок подёнок и водяного ослика также не отличались статистически достоверно у двух видов гаммарид,

что указывает на одинаковый хищный пресс чужеродного и аборигенного вида амфипод в условиях эксперимента. Наши данные существенно отличались от экспериментальных данных по питанию аборигенных и чужеродных амфипод, приведённых в литературе [Krisp, Maier, 2005], но это может быть связано с условиями проведения эксперимента (температура) и с видовым составом гаммарид. Наши эксперименты были проведены при комнатной температуре, и температура воды колебалась в пределах 19–20 °С, тогда как в большинстве работ была указана температура 17–18 °С. Повышенная температура воды могла влиять на более активный обмен веществ у гаммарид, что могло способствовать повышению величин потребления пищи у аборигенных гаммарид. В литературе [Elliott, 2002] приводятся данные о том, что аборигенные виды амфипод питаются поодиночке, тогда как чужеродные особи обычно питаются группами, что могло бы послужить объяснением практически одинаковых величин потребления пищи чужеродного и аборигенного вида в экспериментах с одной особью хищника. Нами были проведены несколько дополнительных экспериментов по групповому питанию амфипод, которые показали схожие величины потребления пищи чужеродным и аборигенным видом.

Учитывая полученные экспериментальные данные и данные по поведению амфипод, следует отметить: полученные результаты недостаточны, чтобы с уверенностью сделать вывод о том, что чужеродный вид гаммарид является главной причиной снижения количества макробеспозвоночных в реках и тем самым является конкурентом за пищу для аборигенного вида амфипод. Но, беря в расчёт тот факт, что количество чужеродных амфипод может достигать нескольких сотен и даже тысяч особей на 1 м², можно полагать, что хищническое поведение данных видов могло способствовать в какой-то степени уменьшению численности некоторых таксонов макробеспозвоночных.

Проведённые эксперименты по межвидовому взаимодействию 2 видов гаммарид, показали, что средняя величина потребления одной особью *D. villosus* взрослых особей

аборигенного вида была в 10 раз меньше, чем его средняя величина потребления молоди *G. varsoviensis* (тест Крускала – Уоллиса: $p < 0.05$). Следует отметить, что *D. villosus* потреблял ювенильных особей *G. varsoviensis* с такой же интенсивностью, как и водяного ослика, и личинок подёнок (t-тест с предварительной коррекцией при помощи метода Холма: $p = ns$). Подобные результаты были получены Dick и Platvoet [2000], которые доказывали хищническое поведение *D. villosus* по отношению к взрослым особям других видов амфипод, а также в большей степени по отношению к самкам. Данные экспериментов показывали, что благодаря хищническому поведению, инвазивный вид *D. villosus* может снижать численность как ранее вселившихся чужеродных видов, так и аборигенных видов гаммарид. Этим были объяснены данные Van der Velde и соавторов [2000], описывавших снижение численности *Gammarus tigrinus* Sexton, 1939 после вселения *D. villosus*, который смог заселить места обитания как аборигенных, так и чужеродных амфипод. К такому же выводу пришли Dick и Platvoet [2000] при исследовании сообщества макрозообентоса и популяций аборигенных и чужеродных амфипод в р. Эйссел (правом притоке р. Рейн) и в экспериментальных микрокосмах, где *D. villosus*, вселившись в новое местообитание, стал вытеснять оба вида *G. duebeni* и *G. tigrinus*, причём, в статье указывают на очень быструю смену (1 год) доминирующего вида амфипод в точках мониторинга. Таким образом, потребляя взрослых особей аборигенных гаммарид, в особенности самок, чужеродный вид оказывает негативное влияние на популяцию аборигенного вида и тем самым происходит замещение видов.

D. villosus встречается в различных местах обитания (крупные камни, гравий, глина с друзами дрейссены, коряги, корни трав и высшая водная растительность) [Kinzler et al., 2009; Макаренко, Вежновец, 2018], но при этом предпочитает твёрдые субстраты на территории Беларуси [Макаренко, Вежновец, 2018] в отличие от *G. varsoviensis*, который обитает в зарослях прибрежной высшей водной растительности. Учитывая способность *D. villosus*

иметь 2–3 генерации за сезон, что обеспечивает поддержание высокой численности, способность заселять различные субстраты и встречаться в местах обитания аборигенных видов, поедать молодь и взрослых особей аборигенных видов, а также учитывая одинаковые величины потребления бентосных беспозвоночных в экспериментах, можно предположить, что одной из главных причин исчезновения *G. varsoviensis* с участков рек, где он ранее был обнаружен, является прямой хищнический пресс *D. villosus* или другого похожего чужеродного вида амфипод (к примеру, *D. haetobaphes* (Eichwald, 1841)) на данный вид, а не конкуренция за пищевые ресурсы.

Заключение

Результаты проведённых экспериментов нельзя экстраполировать на все водные экосистемы, так как трофический статус и поведенческая стратегия *D. villosus* может меняться в разных реках [Hellmann et al., 2015]. Учитывая противоречивые результаты исследований в данной области за последнее десятилетие [Van der Velde et al., 2009; Hellmann et al., 2015, 2017; Borza et al., 2018], собственные наблюдения и результаты проведённых экспериментов в лабораторных условиях, можно сделать заключение о необходимости выполнения дальнейших работ по влиянию инвазивных видов на аборигенные сообщества речных экосистем.

Благодарности

Авторы выражают благодарность чл.-корр., д. б. н. Семенченко В.П. (заведующий лабораторией гидробиологии ГНПО «Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам») за ценные советы в ходе планирования эксперимента и написания статьи, а также рецензенту за ценные комментарии, которые позволили улучшить текст статьи.

Финансирование работы

Работа выполнена при финансовой поддержке Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований (проект № Б17М-019 от 18.04.2017 г.).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Все экспериментальные протоколы были выполнены в соответствии с руководящими принципами ЕС по использованию лабораторных животных и уходу за ними (86/609 / СЕЕ) и при соблюдении правил, утверждённых распоряжением Президиума АН СССР от 2 апреля 1980 N 12000-496 и приказом Минвуза СССР от 13 сентября 1984 N 22. Все усилия были предприняты, чтобы использовать только минимальное количество животных, необходимое для получения надёжных научных данных.

Литература

- Барков Д.В., Курашов Е.А. Избирательность питания, усвояемость пищи и пищевые потребности байкальского вселенца *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) в Ладожском озере // Биология внутренних вод. 2011. № 4. С. 58–63.
- Макаренко А.И. Размерные характеристики чужеродных и аборигенных видов амфипод Беларуси // Вести НАН Беларуси. 2015. № 1. С. 100–105.
- Макаренко А.И., Вежновец В.В. Современное распределение чужеродных и аборигенных видов отряда Amphipoda Latreille, 1816 на территории Беларуси // Вести НАН Беларуси. 2014. № 4. С. 95–99.
- Макаренко А.И., Вежновец В.В. Биотопическая приуроченность чужеродных и нативных видов разноногих ракообразных (Amphipoda, Crustacea) в условиях водоёмов Беларуси // Журн. Белорус. гос. ун-та. Экология. 2018. № 4. С. 29–41.
- Монаков В.А. Питание пресноводных беспозвоночных // Бокоплавы (Amphipoda) / В.А. Монаков; отв. ред. А.А. Стрелков. М., 1998. С. 188–193.
- Arbaciauskas K. Amphipods of the Nemunas River and the Curonian Lagoon, the Baltic Sea basin: where and which native freshwater amphipods persist? // Acta Zoologica Lituonica. 2008. No. 18. P. 10–16. <http://dx.doi.org/10.2478/v10043-008-0002-3>.
- Arbaciauskas K. Ataskaita «Europos bendrijos svarbos rūšių būklės ir invazinių augalų ir gyvūnų rūšių tyrimų atlikimo paslaugos. Techninės specifikacijos XI dallies 2014–2015 metais įvertinti ir prognozuoti šių invazinių bestuburių gyvūnų rūšių – kietašarvės šoniplaukos (*Pontogammarus robustoides*), ežerinės mizidės (*Paramysis lacustris*) – paplitimo ir gausumo parametras bei jų pokyčius». Sutartis Nr. 28TP-2014-90-ES (2014.10.29). 2015. 53 p.
- Arbačiauskas K., Višinskienė G., Smilgevičienė S. Non-indigenous macroinvertebrate species in Lith-

- uanian fresh waters, Part 1: Distributions, dispersal and future // Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems. 2011. No. 402, 12. <https://doi.org/10.1051/kmae/2011075>.
- Bij de Vaate A., Jazdzewski K., Ketelaars H.A.M. et al. Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2002. No. 59. P. 1159–1174.
- Bij de Vaate A., Klink A. *Dikerogammarus villosus* Sowinski (Crustacea: Gammaridae) a new immigrant in the Dutch part of the Lower Rhine // Lauterbornia. 1995. No. 20. P. 51–54.
- Bollache L., Devin S., Wattier R.A. et al. Rapid range extension of the Ponto-Caspian amphipod *Dikerogammarus villosus* (Crustacea, Amphipoda) in France: potential consequences // Archiv für Hydrobiologie. 2004. No. 160. P. 57–66.
- Borza P., Huber T., Leitner P. et al. How to coexist with the ‘killer shrimp’ *Dikerogammarus villosus*? Lessons from other invasive Ponto-Caspian peracarids // Aquatic Conserv: Mar Freshw Ecosyst. 2018. No. 28. P. 1441–1450. <https://doi.org/10.1002/aqc.2985>.
- Chesson J. The estimation and analysis of preference and its relationship to foraging models // Ecology. 1983. Vol. 64. No. 5. P. 1297–1304.
- Copilaș-Ciocianu D., Arbačiauskas K. First record of *Dikerogammarus bispinosus* Martynov, 1925 in Kazakhstan: invasive or overlooked native in the Caspian Sea basin? // BioInvasions Records. 2018. No. 7(3). P. 285–291. DOI:<https://doi.org/10.3391/bir.2018.7.3.09>.
- Devin S., Beisel J.-N. Biological and ecological characteristics of invasive species: a gammarid study // Biological Invasions. 2007. No. 9. P. 13–24.
- Dick J.T.A., Platvoet D. Invading predatory crustacean *Dikerogammarus villosus* eliminates both native and exotic species // Proc. R. Soc. Lond. 2000. No. 267. P. 977–983. doi: 10.1098/rspb.2000.1099.
- Dick J.T.A., Platvoet D., Kelly D.W. Predatory impact of the freshwater invader *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2002. No. 59. P. 1078–1084.
- Dodd J.A., Dick J.T.A., Alexander M.E. et al. Predicting the ecological impacts of a new freshwater invader: functional responses and prey selectivity of the “killer shrimp”, *Dikerogammarus villosus*, compared to the native *Gammarus pulex* // Freshw Biol. 2014. No. 59. P. 337–352. doi:10.1111/fwb.12268
- Dumnicka E., Konopacka A., Żurek R. Changes in the benthic fauna composition in the Upper Vistula over the last 50 years – the consequences of the water pollution reduction and alien species invasion // International Journal of Oceanography and Hydrobiology. 2018. Vol. 47. Issue 3. P. 303–312.
- Elliott J.M. The drift distances and time spent in the drift by freshwater shrimps, *Gammarus pulex*, in a small stony stream, and their implications for the interpretation of downstream dispersal // Freshwat. Biol. 2002. Vol. 47. Is. 8. P. 1403–1417.
- Grabowski M., Bączela K., Konopacka A. How to be an invasive gammarid (Amphipoda: Gammaroidea) – comparison of life history traits // Hydrobiologia. 2007. No. 590. P. 75–84.
- Grabowski M., Jazdzewski K., Konopacka A. Alien Crustacea in Polish waters – Amphipoda // Aquatic Invasions. 2007. No. 2(1). P. 25–38 // (<http://www.academia.edu/396529>).
- Grabowski M., Mamos T., Rewicz T. et al. *Gammarus varsoviensis* Jazdzewski, 1975 (Amphipoda, Gammaridae): a long overlooked species in Ukrainian rivers // North-Western journal of zoology. 2012a. No. 8 (1): 121201.
- Grabowski M., Rewicz T., Konopacka A. et al. Cryptic invasion of Baltic lowlands by freshwater amphipod of Pontic origin // Aquatic Invasions. 2012b. Vol. 7. Is. 3. P. 337–346. DOI: <http://dx.doi.org/10.3391/ai.2012.7.3.005>
- Hellmann C., Schöll F., Worischka S., Becker J., Winkelmann C. River-specific effects of the invasive amphipod *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda) on benthic communities // Biological Invasions. 2017. No. 19. P. 381–398. DOI 10.1007/s10530-016-1286-z
- Hellmann C., Worischka S., Mehler E. et al. The trophic function of *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) in invaded rivers: a case study in the Elbe and Rhine / C. Hellmann, J. Becker, R. Gergs, C. Winkelmann // Aquat. Invasions. 2015. No. 10. P. 385–397.
- IUCN, 2000. IUCN guidelines for the prevention of biodiversity loss caused by alien invasive species. Prepared by the Species Survival Commission, approved by the 51st meeting of the IUCN council. 24 pp.
- Jazdzewski K. Remarks on *Gammarus lacustris* G. O. Sars, 1863, with description of *Gammarus varsoviensis* n. sp. (Crustacea, Amphipoda) // Bijdragen tot de Dierkunde. 1975. No. 45. P. 71–86.
- Karatayev A.Y., Mastitsky S.E., Burlakova L.E. et al. Past, current, and future of the central European corridor for aquatic invasions in Belarus // Biological Invasions. 2008. No. 10. P. 215–232.
- Kinzelbach R. Neozoans in European waters – Exemplifying the worldwide process of invasion and species mixing // Experientia. 1995. No. 51. P. 526–538.
- Kinzler W., Kley A., Maier G. et al. Mutual predation between and cannibalism within several freshwater gammarids: *Dikerogammarus villosus* versus one native and three invasives // Aquatic Ecology. 2009. Vol. 43. No. 2. P. 457–464.
- Kley A., Maier G. An example of niche partitioning between *Dikerogammarus villosus* and other invasive and native gammarids: a field study // Journal of Limnology. 2005. No. 64. P. 85–88.
- Kley A., Maier G. Life history characteristics of the invasive freshwater gammarids *Dikerogammarus villosus* and *Echinogammarus ischnus* in the river Main and the Main-Donau canal // Archiv für Hydrobiologie. 2003. No. 156. P. 457–469.
- Koester M., Gergs R. No evidence for intraguild predation of *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) at an in-

- vasion front in the Untere Lorze, Switzerland // Aquatic Invasions. 2014. Vol. 9. Issue 4. P. 489–497. doi: <http://dx.doi.org/10.3391/ai.2014.9.4.07>
- Koester M., Schneider M., Hellmann C. et al. Is the invasive amphipod *Dikerogammarus villosus* the main factor structuring the benthic community across different types of water bodies in the River Rhine system? // Limnologica. 2018. No. 71. P. 44–50. doi.org/10.1016/j.limno.2018.06.001.
- Konopacka A. Life history of *Gammarus varsoviensis* Jazdzewski, 1975 from Kampinoski National Park (Central Poland) // Zoologica Poloniae. 1988. No. 35. P. 165–177.
- Krisp H., Maier G. Consumption of macroinvertebrates by invasive and native gammarids: a comparison // Journal of Limnology. 2005. No. 64(1). P. 55–59.
- Leppakoski E., Gollasch S., Olenin S. Invasive Aquatic Species of Europe Distribution, Impacts and Management // Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 2002. 584 p. doi: 10.1007/978-94-015-9956-6
- Lipinskaya T., Radulovici A. DNA barcoding of alien Ponto-Caspian amphipods from the Belarusian part of the Central European invasion corridor // Genome. 2017. No. 60(11). P. 963–964. <https://doi.org/10.1139/gen-2017-0178>.
- Lipinskaya T., Radulovici A., Makaranka A. First DNA-barcoding based record of *Echinogammarus trichiatus* (Martynov, 1932) (Crustacea, Gammaridae) in Belarus // BioInvasions Records. 2018. Vol. 7. No. 1. P. 55–60.
- MacNeil C., Dick J.T.A., Elwood R.W. et al. The trophic ecology of freshwater Gammarus (Crustacea: Amphipoda); problems and perspectives concerning the functional feeding group concept // Biol. Rev. 1997. No. 72. P. 349–364.
- MacNeil C., Platvoet D., Dick J.T.A. et al. The Ponto-Caspian ‘killer shrimp’, *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894), invades the British Isles // Aquatic Invasions. 2010. No. 5. P. 441–444.
- Mastitsky S.E., Makarevich O.A. Distribution and abundance of Ponto-Caspian amphipods in the Belarusian section of the Dnieper River // Aquatic Invasions. 2007. Vol. 2. No. 1. P. 39–44.
- Monakov A.V. Feeding of Freshwater Invertebrates. Ghent, Belgium: Kenobi Productions, 2003.
- Rewicz T., Wattier R., Grabowski M. et al. Out of the Black Sea: Phylogeography of the Invasive Killer Shrimp *Dikerogammarus villosus* across Europe // PLOS One. 2015. 10(2): e0118121. doi:10.1371/journal.pone.0118121
- Sala O.E., Chapin F.S., Armesto J.J. et al. Global biodiversity scenarios for the year 2100 // Science. 2000. No. 287. P. 1770–1774. <http://dx.doi.org/10.1126/science.287.54.59.1770>
- Semenchenko V., Son M.O., Novitski R. et al. Checklist of non-native benthic macroinvertebrates and fish in the Dnieper River basin // BioInvasions Records. 2016. Volume 5. Issue 3. P. 185–187. DOI: <http://dx.doi.org/10.3391/bir.2016.5.3.10>.
- Semenchenko V.P., Rizevsky V.K., Mastitsky S.E. et al. Checklist of aquatic alien species established in large river basins of Belarus // Aquatic Invasions. 2009. Vol. 4. Is. 2. P. 337–347.
- Semenchenko V.P., Vezhnovets V.V., Lipinskaya T.P. Alien species of Ponto-Caspian amphipods (Crustacea, Amphipoda) in the Dnieper River basin (Belarus) // Russian Journal of Biological Invasions. 2013. No. 4. p. 269–275. DOI: 10.1134/S2075111713040097.
- Šidagytė E., Solovjova S., Šniaukštaitė V. et al. The killer shrimp *Dikerogammarus villosus* (Crustacea, Amphipoda) invades Lithuanian waters, South-Eastern Baltic Sea // Oceanologia. 2017. No. 59. P. 85–91. <http://dx.doi.org/10.1016/j.oceano.2016.08.004>
- Stoffels B.E.M.W., Tummars J.G., Van der Velde G. et al. Assessment of predatory ability of native and non-native freshwater gammarideans: a rapid test with water fleas as prey // Current Zoology. 2011. No. 57. P. 836–843.
- Van der Velde G., Leuven R.S.E.W., Platvoet D. et al. Factors influencing predatory behaviour in an invasive gammaridean species, *Dikerogammarus villosus* and some related species // Biological Invasions. 2009. No. 11. P. 2043–2054.
- Van der Velde G., Rajagopal S., Kelleher B. et al. Ecological impact of crustacean invaders: general considerations and examples from the Rhine river // In *Proceedings of the Fourth International Crustacean Congress* (ed. J. C. von Vaupel Klein & F.R. Schram). Rotterdam, The Netherlands: Balkema, 2000. P. 3–34.
- Van Riel M.C., Van der Velde G., Rajagopal S. et al. Trophic relationships in the Rhine food web during invasion and after establishment of the Ponto-Caspian invader *Dikerogammarus villosus* // Hydrobiologia. 2006. No. 565. P. 39–58.

COMPARATIVE ANALYSIS OF PREDATORY BEHAVIOR OF INVASIVE ALIEN *DIKEROGAMMARUS VILLOSUS* (SOWINSKY, 1894) AND NATIVE *GAMMARUS VARSOVIENSIS* JAZDZEWSKI, 1975 AMPHIPODS

© 2019 Lipinskaya T.P.*, Makarenko A.I.**

Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources;
Minsk 220072, Belarus;

e-mail: *tatsiana.lipinskaya@gmail.com, **amakarenko198989@mail.ru

Alien amphipods were found in Belarus in the early 2000-s.

During long-term macrozoobenthos community observations in the rivers, a decrease of native amphipods occurrence was revealed in the southern part of Belarus.

To find an explanation of the process, a laboratory experiment was conducted to reveal the predatory effects of invasive alien (*Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894)) and native (*Gammarus varsoviensis* Jazdzewski, 1975) species on some macrozoobenthic groups and to compare predation rate of amphipods. In addition, experiments on interspecies interaction of two species of amphipods were done. It was found that native and invasive alien amphipods consumed the same number of macrozoobenthic groups. Maximal predation rates of gammarids were determined and there was no significant difference between invasive alien and native species. Mean predation rate for invasive alien species that consumed adults was lower than mean predation rate for invasive alien species that consumed juveniles. On the basis of experimental data it could be suggested that one of the main factors of the disappearance of *G. varsoviensis* in some parts of the rivers where it was previously found, was a direct predatory pressure of *D. villosus* or other similar alien amphipod species (e.g. *D. haemobaphes* (Eichwald, 1841)) on this species.

Key words: native and invasive alien amphipods, laboratory experiment, amphipods feeding, prey preference, predation.