

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПОНТО-КАСПИЙСКИХ АМФИПОД *PONTOGAMMARUS ROBUSTOIDES* (SARS, 1894) В ВОДНЫХ ОБЪЕКТАХ ВОЛГИ, КАМЫ И ДОНА

© 2025 г. Курина Е.М.

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва, 119071,
Россия

e-mail: ekaterina_kurina@mail.ru

Поступила в редакцию 29.01.2025. После доработки 23.03.2025. Принята к публикации 11.05.2025

В статье представлены результаты исследований 2009–2023 гг. экологических характеристик чужеродного вида амфипод *Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894) в водных объектах Волги, Камы и Дона. Показано, что *P. robustoides* распространён по волжскому и камскому каскаду водохранилищ, регистрируется в Воронежском водохранилище, а также расселился в притоки Куйбышевского, Саратовского и Волгоградского водохранилищ. Частота встречаемости *P. robustoides* в отмеченных водоёмах составляет в среднем 10–20%, в реках встречается единично в основном в нижнем течении. Средняя биомасса *P. robustoides* в водохранилищах не превышала 0.2 г/м², местами вид образует массовые скопления до 10.3 г/м². Установлено, что в условиях водохранилищ Волги и Камы вид демонстрирует высокую экологическую пластичность, чтобы освоить разные местообитания: пески и илы с растительными остатками и глиной, заросли высших водных растений, углубления погруженных в воду предметов. В работе рассмотрено воздействие природных факторов среды (температура придонного слоя воды, pH, глубина, прозрачность, растворённый кислород) на встречаемость *P. robustoides*. Также показано, что в водохранилищах вид чаще всего встречается с некоторыми (в том числе чужеродными) видами брюхоногих моллюсков, а также всеядными более мелкими видами амфипод и мизидами. В обследованных реках три самых крупных вида амфипод *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894), *D. haemobaphes* (Eichwald, 1841) и *P. robustoides* часто встречались вместе, а их взаимодействие является примером сопряжённой инвазии.

Ключевые слова: амфиподы, *Pontogammarus robustoides*, р. Волга, р. Кама, экологические характеристики, экоморфы.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-2-096-105

Введение

Pontogammarus robustoides (Sars, 1894) – широко распространённый вид амфипод в водоёмах Палеартики, начиная с 60-х годов XX века был отмечен в устьевых участках многих крупных рек: Волга, Терек, Кура, Кубань, Дон, Днепр, Днестр, Дунай, а также в озёрах бассейна Чёрного моря [Дедю, 1980; Jazdzewski, 1980]. К концу XX в. *P. robustoides* расселилась по течению крупных европейских рек (Висла, Одра, Неман, Эльба), проникнув и во многие озёра и водохранилища в их бассейне [Bij de Vaate et al., 2002]. С начала XXI века бокоплав продолжает распространение на север и запад, обнаружен в бассейне Балтийского моря [Arbačiauskas, 2002; Berezina, Panov, 2003; Grabowskyi et al., 2007, и др.] и в Ладожском озере [Kurashov, Barbashova, 2008; Курашов и др., 2012].

Распространение *P. robustoides* вверх по р. Волга впервые зарегистрировано в верхнем участке Куйбышевского водохранилища в 2001 г. [Яковлев, Яковлева, 2007], позднее вид распространился по всему бассейну Средней и Нижней Волги [Зинченко и др., 2008; Яковлева, Яковлев, 2010; Курина, 2014; 2025; Филинова, 2021, и др.], в 2019 г. впервые отмечен в Рыбинском водохранилище (Верхняя Волга) [Перова, 2022]. В литературе указывается на негативное влияние *P. robustoides* на аборигенные виды макрозообентоса, а также на более мелкие виды амфипод Понто-Каспийского комплекса [Gumuliauskaite, Arbačiauskas, 2008; Bij de Vaate et al., 2002]. В результате он определён как вид с высоким уровнем воздействия и занесён в «чёрный список» видов для внутренних водоёмов и водотоков Европы [Panov et al., 2009].

Амфиподы играют значительную роль в процессах самоочищения водоёмов, могут составлять основу питания некоторых ценных промысловых рыб и водоплавающих птиц [Дедю, 1980; Любина, Саяпин, 2008]. Массовое развитие амфипод в прибрежных биоценозах способствует переработке труднодоступного детрита и обогащению грунтов органическими веществами, доступными для других консументов, что может увеличивать продуктивность донных сообществ и запасов рыб [Березина, Максимов, 2016].

Среди биологических характеристик, способствующих успешному вселению амфипод *P. robustoides* в континентальные водоёмы Европы, отмечают раннее половое созревание, очень высокую плодовитость, эврифагию [Van der Velde et al., 2000; Grabowskyi et al., 2007; Курина, 2014]. Так, отмечено, что самки *P. robustoides* откладывают большее количество яиц, чем самки других видов того же размера [Bacela, Конораска, 2005; Курина, 2017]. *P. robustoides* отнесены к всеядным-собираателям+хватателям, меняющим свой способ и объекты питания в процессе развития. Взрослые особи этих видов активные хищники, способные снижать численность сосуществующих с ними видов бентоса, а молодь и особи среднего размера потребляют водоросли и детрит [Березина, Максимов, 2016]. Среди взрослых особей отмечены также случаи каннибализма [Абдулмеджидов, Исрапов, 2009]. Также отмечено, что при вселении в новые местообитания *P. robustoides* становятся менее хищны, чем в водоёме-доноре [Corilaş-Ciocianu, 2024].

Целью настоящей работы являлось выявление обилия амфипод *P. robustoides* (Sars, 1894), а также его экологических характеристик: предпочитаемые биотопы, встречаемость с другими видами, отношение к глубине, минерализации, температуре воды, содержанию растворённого кислорода, pH и другим факторам среды в водных объектах Волги и Камы.

Материалы и методы

Материалом послужили пробы амфипод, полученные в ходе экспедиционных исследований 2009–2023 гг. макро- и нектозообентоса

глубоководных участков (> 8 м), свала глубин (3–8 м) и мелководной зоны водоёмов (< 3 м). Обследованы незарегулированный участок р. Волга от г. Волгоград до г. Астрахань (2016 г., 17 проб), вся акватория Волгоградского (2010–2016 гг., 40 проб), Саратовского (2009–2023 гг., 108 проб), Куйбышевского (2009–2016 гг., 148 проб), Чебоксарского (2016 г., 20 проб), Горьковского (2016 г., 35 проб) водохранилищ.

Всего в водных объектах волжского каскада отобрано 368 проб. Летом 2016 г. исследованы амфиподы по всей акватории водохранилищ камского каскада (Нижекамское, Воткинское и Камское) (55 проб). В 2018 г. обследована прибрежная зона Воронежского водохранилища в районе г. Воронеж (Средний Дон) на 10 станциях. Отбор проб амфипод проведён также на 50 станциях средних рек полупустынной зоны Еруслан и Торгун (впадают в Ерусланский залив Волгоградского водохранилища) и малых водотоков бассейна р. Еруслан от истока до устья в июне – июле 2015–2017 гг. Сбор амфипод в реках лесостепной и степной зоны Большой Черемшан, Уса, Сок, Байтуган, Самара, Чапаевка, Большой Иргиз производили от истока до устья в период мониторинговых исследований 2009–2018 гг. (всего 77 проб). Также проанализирован обширный архивный материал лаборатории экологии малых рек по встречаемости амфипод в реках Волжского бассейна. Координаты станций, на которых обнаружены амфиподы *P. robustoides*, представлены в табл. 1.

Также включены данные ежемесячных круглогодичных сборов ракообразных в 2012 г. на стационарной станции в районе с. Мордово Саратовского водохранилища на песчаном мелководье (ст. 1, глубина до 1 м) и свале глубин на песках с растительными остатками (4–6 м) (ст. 2, общее число проб 30).

Количественные пробы отбирали дночерпателем Экмана–Берджа с площадью захвата дна 1/40 м² и 1/25 м² по два подъёма на станции и дночерпателем ДАК-100 с площадью захвата дна 1/100 м² по восемь подъёмов на станции.

Качественные пробы отбирали гидробиологическим скребком с длиной ножа 20 см и

Таблица 1. Местоположение станций обнаружения *P. robustoides* в исследованных водных объектах

Станция отбора пробы	Дата	Координаты
<i>Чебоксарское водохранилище</i>		
Остров Сомовский	06.06.2016	56.150982, 45.741220
с. Емангаши	07.08.2016	56.250080, 46.226370
<i>Куйбышевское водохранилище</i>		
г. Зеленодольск	04.09.2016	55.831021, 48.621850
с. Васильево	08.08.2009	55.812589, 48.756553
Устье р. Свияга	25.08.2015	55.736113, 48.617498
с. Камские Поляны	02.09.2016	55.462680, 51.408350
	11.06.2024	55.464682, 51.431837
г. Чистополь	19.08.2016	55.377400, 50.585700
г. Лаишево	10.08.2009	55.291855, 49.631896
Устье р. Большой Черемшан (Черемшанский залив)	18.07.2011	54.005311, 49.180340
Убежище Сенгилей	14.08.2009	53.960911, 48.797040
с. Подвалье	14.08.2009	53.711492, 48.965071
	05.09.2015	53.686056, 48.839953
с. Ягодное	14.08.2009	53.653647, 49.024386
	24.07.2010	53.585277, 49.004394
	06.09.2015	53.620894, 49.023065
г. Тольятти	08.06.2009	53.472187, 49.332005
	29.06.2012	53.472179, 49.332426
	20.08.2015	53.472393, 53.332764
Устье р. Уса, правый берег	17.08.2012	53.340340, 49.371691
д/о Голубая Гавань (Усинский залив)	16.08.2012	53.282612, 49.016640
	16.08.2012	53.271435, 49.018438
<i>Саратовское водохранилище и притоки</i>		
с. Бахилова Поляна	15.06.2009	53.455646, 49.675450
	08.04.2016	53.439089, 49.659770
Устье р. Сок	27.06.2011	53.417183, 50.140471
	27.06.2011	53.417700, 50.143042
Напротив с. Брусяны	23.06.2010	53.188731, 49.379545
р. Самара (12 км от устья)	19.06.2013	53.179796, 50.302391
р. Самара у г. Самара	19.06.2013	53.166883, 50.201179
г. Октябрьск	18.06.2009	53.146568, 48.669774
	26.06.2011	53.146403, 48.652622
с. Мордово	23.09.2009	53.132419, 49.519580
	29.07.2011	53.131658, 49.509548
	22.08.2015	53.139587, 49.427118
г. Сызрань	18.06.2009	53.119047, 48.549750
	23.06.2010	53.128820, 48.561840
	26.06.2011	53.080060, 48.482884
Устье р. Чапаевка	17.06.2013	53.102079, 49.760318
с. Приволжье	26.06.2011	52.847651, 48.549203
с. Ивановка	21.06.2009	52.427540, 48.129569
Устье р. Малый Иргиз	23.09.2023	52.237404, 47.999064
с. Богородское	21.06.2009	52.190607, 47.865635
г. Балаково	22.06.2009	52.078547, 47.838110
	29.06.2010	52.114330, 47.898030
	25.06.2011	52.139580, 47.951888
<i>Волгоградское водохранилище и притоки</i>		
р. Большой Иргиз у г. Пугачёв	23.07.2014	51.988615, 48.855386
Остров Воскресенский	24.06.2011	51.787733, 46.881070
г. Саратов	24.06.2011	51.515422, 46.050611

с. Ровное	23.06.2011	50.755899, 46.018903
Устье р. Еруслан (Ерусланский залив)	21.06.2015 25.06.2016	50.301676, 46.224566 50.299121, 46.239127
р. Торгун	21.06.2015	50.022367, 46.781904
Устье р. Оленья	22.06.2011	49.171428, 44.889400
Незарегулированный участок р. Волга от г. Волгоград до г. Астрахань		
с. Ветлянка	15.06.2016	47.619200, 46.671420
п. Стрелецкое	17.06.2016	46.458681, 47.972563
Нижнекамское водохранилище		
с. Никола-Березовка	31.08.2016	56.127443, 54.142421
с. Красный Бор	01.09.2016	55.879223, 53.083491
р. Белая	21.08.2016	55.914803, 53.538404
Воткинское водохранилище		
г. Оса	23.08.2016	57.330103, 55.551714
г. Чайковский	22.08.2016	56.870204, 54.090901
Воронежское водохранилище		
п. Рыбачий (г. Воронеж)	10.06.2018	51.753214, 39.232620

драгой с длиной ножа 40 см (размер ячеи 0.23 мм). Сбор и обработка материала проведены с применением стандартных гидробиологических методов [Руководство..., 1992; Баканов, 2000].

Во время экспедиционных исследований определялись также некоторые гидрологические показатели участков водохранилищ (глубина, скорость течения), описывался состав грунта и определялся тип биотопа. Для измерения физико-химических показателей использовали полевые аналитические приборы: температуры и pH воды – Hanna pH Tester 98127, содержания растворённого кислорода – Hanna Oximeter HI 9146, общего содержания солей – Kelilong RHS-28ATC.

В 2023–2024 гг. для уточнения видовой принадлежности амфипод *P. robustoides*, отловленных в Саратовском водохранилище, использовали молекулярно-генетический анализ. Геномную ДНК выделяли из мышечной ткани с помощью набора innuPREP DNA Micro Kit (AnalitikJena, Германия). Маркер гена митохондриальной цитохромоксидазы мтДНК COI амплифицировали с использованием универсальных праймеров LCO1490 (5'-GGTCAACAATCATAAAGATATTGG-3') и HC02198 (5'-TAAACTTCAGGGTGACCAAAAATCA-3') в стандартных условиях протокола [Folmer et al., 1994]. Продукты ПЦР секвенировали с помощью генетического анализатора ABI 3500 (Applied Biosystems, Waltham, MA, USA) и BigDye 3.1 (Applied

Biosystems, Waltham, MA, USA) с прямым и обратным праймерами. Набор данных выровненных последовательностей маркеров гена мтДНК COI длиной ~620 пар оснований, использованных в исследовании, были получены из базы данных GenBank (NCBI).

Результаты исследований и обсуждение

Сравнительный анализ с последовательностями фрагмента гена COI, размещёнными в GeneBank, показал, что последовательности, принадлежащие *Pontogammarus robustoides*, из Саратовского водохранилища идентичны последовательностям гаплотипа e AY189509.1 из Каспийского моря на 98.2% и AY529046.1 из дельты Волги на 96%.

Чужеродные амфиподы *P. robustoides* отмечены во всех изученных нами Волжских и Камских водохранилищах, а также в Воронежском водохранилище (Средний Дон), за исключением Камского и Горьковского (см. табл. 1). Однако из литературы известно о его находках в Рыбинском водохранилище (Верхняя Волга) [Перова, 2022], что, вероятно, говорит об успешном расселении вида по всему каскаду водохранилищ Средней и Нижней Волги. *P. robustoides* отмечен также на значительном расстоянии от устьевых участков обследованных притоков р. Волга – рек Большой Черемшан, Уса, Сок, Самара, Чапаевка, Большой Иргиз, Еруслан, Торгун (рис. 1). Частота встречаемости *P. robustoides* в Волжских и Камских водохранилищах со-

ставляет 10–20%, наибольшего развития амфиподы достигают в Нижнекамском водохранилище – 43%. В изученных реках вид встречается единично в основном в нижнем течении. Средняя биомасса *P. robustoides* в водохранилищах не превышала 0.2 г/м², местами вид образует массовые скопления до 1.7 г/м² в Нижнекамском водохранилище и 3.4 г/м² в нижнем течении р. Волга. В реках степной зоны биомасса достигала 10.3 г/м², в реках полупустынной зоны – 7.4 г/м².

В Каспийском море *P. robustoides* описан как обитатель жёстких грунтов [Атлас..., 1968]. Однако в условиях водохранилищ Волги и Камы амфиподы демонстрируют высокую экологическую пластичность, чтобы освоить разные (в том числе малонаселённые глинистые) типы грунта. Так, вид обитает на песках (индекс биотопической приуроченности 0.4), на илах с растительными остатками (0.4) и глиной (0.3), практически не встречается на камнях с гравием (–0.8) и чистых илах (–1.0). В Каспийском море вид обитает в зоне заплёска воды, где способен зарываться в грунт для защиты от хищников [Сейдалиева и др., 2016]. Такая стратегия поведения позволила отнести *P. robustoides* к роющим экоморфам [Copilaş-Ciocianu, Sidorov, 2022]. Вместе с тем в водохранилищах частота встречаемости *P. robustoides* в зарослях высших водных растений, а также в углублениях погруженных в воду дерновинах и других предметах достигает 50%, в реках – 85%. Использование в качестве убежищ коряг и погруженных дерновин также наблюдалось в водотоках Белоруссии [Pontogammarus..., 2025]. Такой тип поведения характерен для ползающих и цепляющихся экоморф амфипод.

Как было отмечено, *P. robustoides* в Каспийском море обитает в прибрежье, в ев-

ропейских реках наиболее многочислен в верхней литоральной зоне на глубине более 3 м [Arbačiauskas, 2005], однако, когда температура воды опускается ниже 5 °С, этот вид мигрирует в более глубокие воды [Berezina et al., 2005]. В волжских и камских водохранилищах вид обитает как на мелководьях, так и на различных глубинах до 26 м, в реках преимущественно в прибрежье, где скорость течения значительно ниже, чем в русловой части реки. В лабораторных экспериментах было показано, что *P. robustoides* никогда не предпочитал течение стоячей воде, но мог оставаться в потоке 10 см/с без поведенческих изменений [Kobak et al., 2017]. Это объясняет также отсутствие *P. robustoides* в малых реках.

Максимальная переносимость температуры воды вида составляет > 24 °С [Bacela, Koporacka, 2005], в наших исследованиях встречен до 24.7 °С, однако, вероятно, способен выдерживать и более высокие температуры. Так, в аномально жаркий 2010 г. на прибрежных станциях Саратовского водохранилища, где температура воды достигала 28 °С, встречались другие амфиподы и мизиды.

P. robustoides описывается как вид, обитающий в солоноватой воде [Grabowski, Bacela, 2005], и как эвригалинный пресноводный вид [Дедю, 1980]. Уровень минерализации в изученных водоёмах и водотоках характеризуется большим разбросом значений и высокими максимумами (122–16000 мг/л), однако *P. robustoides* не встречается при минерализации выше 371 мг/л (табл. 2). Вместе с тем из литературы известно о способности вида выживать в водах с гораздо более высокой солёностью – до 17 г/л в Балтийском море [Dobrzycka-Krahel, Surowiec, 2011].

Таблица 2. Гидрологические и гидрохимические характеристики мест обитания *Pontogammarus robustoides*

Показатель	Водоохранилища	Реки
рН	7.7–8.6	6.6–8.3
Температура воды у дна, °С	7.0–23.3	7.0–24.7
Глубина, м	0.5–26.0	0.2–4.0
Прозрачность, м	0.5–2.4	0.2–2.7
Растворённый кислород у дна, мг/л	5.2–12.8	4.1–9.8
Минерализация, мг/л	122–300	270–371

Летальная минимальная концентрация кислорода для *P. robustoides* была определена как 0.2–0.4 мг/л, самый низкий уровень кислорода, переносимый любым из понто-каспийских амфипод-вселенцев в Балтийском море [Дедю 1980; Berezina et al., 2005]. В наших исследованиях *P. robustoides* (как и другие виды амфипод) не отмечен при концентрации кислорода ниже 4.1 мг/л. Ранее было показано, что плотность популяции *P. robustoides* положительно коррелирует с площадью поверхности водоёма [Arbačiauskas, 2005], что может быть объяснено также возможностью миграции из гипоксических зон в зоны с более высоким содержанием кислорода.

P. robustoides отмечен в водах с максимальными и минимальными значениями pH и прозрачности, характерными для изученных водоёмов и водотоков, таким образом эти факторы не являются лимитирующими при распространении амфипод.

Как и большинство амфипод Понто-Каспийского и Понто-Азовского комплекса, *P. robustoides* в большинстве случаев не образует ценологических связей с другими видами [Курина, 2025]. В изученных водохранилищах в прибрежье в зарослях высших водных растений вид встречается с брюхоногими *Bithynia tentaculata* (Linné, 1758) и *Lithoglyphus naticoides* (Preiffer, 1828), с которыми, вероятно, связан только общностью занимаемых ими биотопов. На песчаных грун-

тах *P. robustoides* регистрировался чаще всего в бассейне Волгоградского водохранилища с более мелкими псаммофильными амфиподами *Stenogammarus dzjubani* Mordukhay-Boltovskoy et Ljakhov, 1972, и *Obesogammarus obesus* (Sars, 1896), а на свале глубин – с *Chaetogammarus warpachowskyi* (Sars, 1894) и *Paramysis ullskyi* Czerniavsky, 1882. Все эти виды относят к эврифагам, использующим в пищу детрит поверхностного слоя грунта, неорганические частицы, фитопланктон и зоопланктон, а также отмерших животных и растения [Максимова, 1958; Монаков, 1998].

Несмотря на то что более мелкие виды амфипод сосуществуют с *P. robustoides* на обширных песчаных участках Волгоградского водохранилища и его притоков, исследования, проведённые на постоянных станциях Саратовского водохранилища в районе с. Мордово, показали, что численность видов амфипод *P. robustoides* и *S. dzjubani*, а также *P. robustoides* и *Ch. warpachowskyi* отрицательно коррелирует (коэффициент корреляции Пирсона $r = -0.06$ и -0.19 соответственно). Так, за весь период наблюдений с апреля по ноябрь на двух станциях с разными условиями (глубина, грунты) *P. robustoides* и *S. dzjubani* не встречались вместе ни в одной из проб, а с *Ch. warpachowskyi* – лишь в 15% проб только в летний период (рис. 1, 2). Ранее также было показано, что *Chaetogammarus ishnus* избегает совместных обитаний с крупными

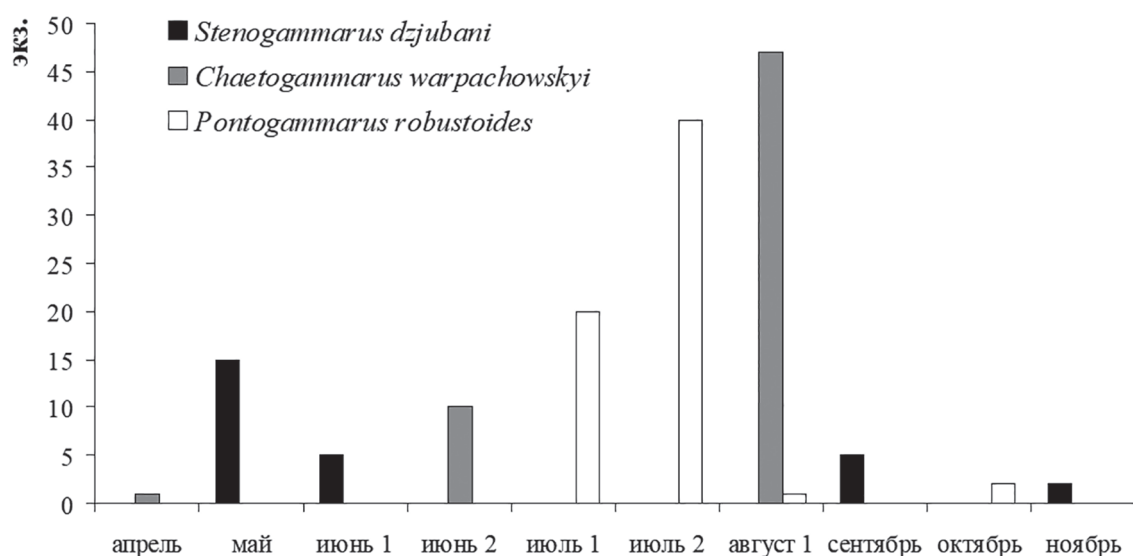


Рис. 1. Сезонная динамика численности амфипод *Stenogammarus dzjubani*, *Chaetogammarus warpachowskyi* и *Pontogammarus robustoides* на песчаном прибрежье (глубина до 1 м) в Саратовском водохранилище в районе с. Мордово в 2012 г. Пустые пробы (без особей какого-либо вида отмеченных амфипод) были исключены из рисунка.

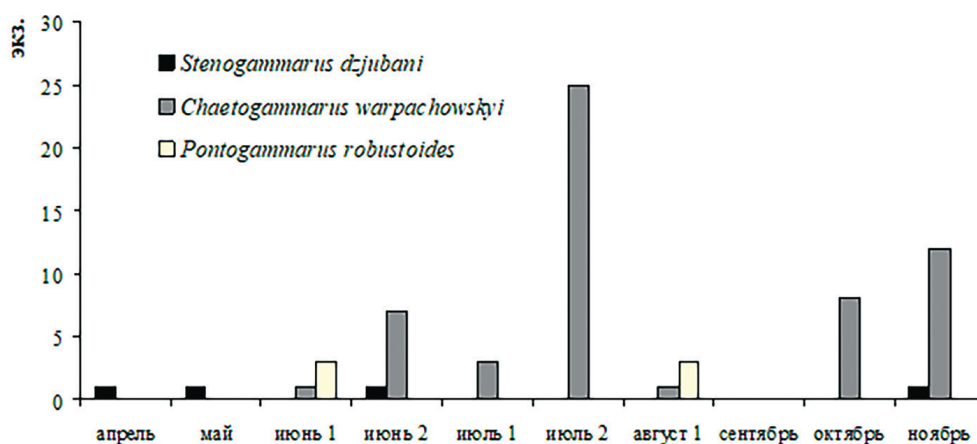


Рис. 2. Сезонная динамика численности амфипод *Stenogammarus dzjubani*, *Chaetogammarus warpachowskyi* и *Pontogammarus robustoides* на свале глубин (4–6 м) в Саратовском водохранилище в районе с. Мордово в 2012 г. Пустые пробы (без особей какого-либо вида отмеченных амфипод) были исключены из рисунка.

экземплярами особей *P. robustoides*, однако сосуществует с более мелкими экземплярами, размер тела которых не превышает максимальный размер тела *Ch. ishnus* [Żytkowicz, Kobak, 2008]. В наших исследованиях зависимости совместной встречаемости *P. robustoides* с *Ch. warpachowskyi* и *S. dzjubani* от размеров тела не выявлено.

В обследованных реках три самых крупных вида амфипод *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894), *D. haemobaphes* (Eichwald, 1841) и *Pontogammarus robustoides* часто встречались вместе. Ранее было показано, что эти виды (наряду с *Pandorites platycheir* (Sars, 1896) и амфиподами сем. Corophiidae) являются наиболее массовыми по численности и биомассе видами в изученных водоёмах и водотоках [Курина, 2025]. Из литературы известно, что в реках Европы *P. robustoides* вытесняет *D. haemobaphes* в условиях отсутствия течения, но при наличии течения *D. haemobaphes* восстанавливает своё доминирование [Jazdzewski et al., 2002]. Расселение этих видов в водоёмах Европы является примером сопряжённой инвазии, а их конкурентные взаимодействия оказывают существенное воздействие на скорость распространения инвазионных видов гаммарид [Kobak et al., 2016].

Вывода

Понто-Каспийские амфиподы *Pontogammarus robustoides* широко распространены в водоёмах и водотоках Европейской части

России: они расселились по всему каскаду водохранилищ Средней и Нижней Волги, проникли в их притоки, в Нижнекамское и Воткинское водохранилища, в р. Дон распространились, по крайней мере, до Воронежского водохранилища. Частота встречаемости *P. robustoides* в водохранилищах составляет в среднем 10–20%, в реках встречается единично в основном в нижнем течении. Средняя биомасса *P. robustoides* в водохранилищах не превышает 0.2 г/м², местами вид образует массовые скопления до 10.3 г/м². Вид расширил распространение по глубинам акватории водохранилищ по сравнению с водоёмом-донором; обитает на различных грунтах: песках, илах с растительными остатками и глиной, практически не встречается на камнях с гравием и в чистых илах. Чаще всего *P. robustoides* обитает в зоне заплёска воды на песках, в зарослях высших водных растений, а также в углублениях погруженных в воду предметов. Таким образом, вид демонстрирует разные типы поведения, характерные для роющих, ползающих и цепляющихся экроморф амфипод.

В водохранилищах *P. robustoides* чаще всего обитает обособленно от других видов ракообразных, однако в прибрежье и на свале глубин может встречаться с некоторыми (в том числе чужеродными) видами брюхоногих, а также всеядными более мелкими видами амфипод и мизидами. Вместе с тем выявлено, что численность видов амфипод *P. robustoides* и *S. dzjubani*, а также *P. robustoides*

и *Ch. warpachowskyi* коррелирует отрицательно. В обследованных реках три самых крупных вида амфипод *Dikerogammarus villosus*, *D. haemobaphes* и *P. robustoides* часто встречались вместе, а их взаимодействие является примером сопряжённой инвазии.

P. robustoides обитает в широком градиенте экологических факторов, таких как минерализация, глубина, растворённый кислород у дна, температура придонного слоя воды. Наравне с биологическими характеристиками такая экологическая пластичность делает вид одним из самых инвазионно активных Понто-Каспийских видов в водоёмах и водотоках Палеартики.

Финансирование

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РНФ 23-14-00128.

Конфликт интересов

Автор подтверждает отсутствие конфликта интересов и то, что в работе были использованы животные в качестве объектов исследования с соблюдением применимых этических норм.

Литература

Абдулмеджидов А.А., Исрапов И.М. Высшие ракообразные пресных вод Дагестана. Махачкала, 2009. 112 с.

Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М.: Пищ. пром-ть, 1968. 416 с.

Баканов А.И. Использование зообентоса для мониторинга пресноводных водоёмов // Биол. внутр. вод. 2000. № 1. С. 68–83.

Березина Н.А., Максимов А.А. Количественные характеристики и пищевые предпочтения бокоплавов (Crustacea: Amphipoda) в восточной части Финского залива Балтийского моря // Журнал СФУ. Биология. 2016. № 4. С. 409–426. <https://doi.org/10.17516/1997-1389-2016-9-4-409-426>

Дедю И.И. Амфиподы пресных и солоноватых вод Юго-Запада СССР. Кишинев: Штиинца, 1980. 223 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 СНЦ РАН. 2008. Т. 10, № 2. С. 547–558.

Курашов Е.А., Барбашова М.А., Барков Д.В., Русанов А.Г., Лаврова М.С. Инвазивные амфиподы как фактор трансформации экосистемы Ладожского озера // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 2. С. 87–104.

Курина Е.М. Высшие ракообразные (Malacostraca, Arthropoda) в реках Волга и Кама // Биол. внутр. вод. 2025. Т. 17, № 1. С. 113–121.

Курина Е.М. Чужеродные виды амфипод (Amphipoda, Gammaridea) в составе донных сообществ Куйбышевского и Саратовского водохранилищ: особенности распространения и стратегий жизненных циклов // Российский журнал биологических инвазий. 2017. Т. 10, № 2. С. 69–80.

Курина Е.М. Чужеродные виды донных сообществ Куйбышевского и Саратовского водохранилищ: состав, распространение и биология массовых видов: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти, 2014. 24 с.

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.

Максимова Л.П. Питание беспозвоночных, вселённых в Цимлянское водохранилище из низовьев Дона // Изв. ВНИОРХ. 1958. № 45. С. 317–326.

Монаков А. В. Питание пресноводных беспозвоночных. М., 1998. 319 с.

Перова С. Н. Первая находка *Pontogammarus robustoides* в Рыбинском водохранилище // Биология внутренних вод. 2022. № 5. С. 604–607. <https://doi.org/10.31857/S0320965222050205>

Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 318 с.

Сейдалиева Л.К., Волкова И.В., Егорова В.И., Сокольский А.Ф. Солёность и характер грунта как факторы, определяющие состояние бентоса Северного Каспия // Современные проблемы науки и образования. 2016. № 5. С. 300.

Филинова Е.И. Вселенцы в макрозообентосе Саратовского водохранилища Изучение водных и наземных экосистем: история и современность: тез. докл. Междунар. науч. конф. Севастополь: Изд-во ФИЦ ИнБЮМ РАН, 2021. С. 193–194.

Яковлев В.А., Яковлева А.В. Современные инвазии бентосных вселенцев в Куйбышевском и Нижнекамском водохранилищах // Естественные и инвазийные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем: тез. докл. Междунар. науч. конф. Ростов н/Д: Изд-во ЮНЦ РАН, 2007. С. 342–343.

Яковлева А.В., Яковлев В.А. Современная фауна и количественные показатели инвазионных беспозвоночных в зообентосе верхних плёсов Куйбышевского водохранилища // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 2. С. 97–111.

Arbačiauskas K. Ponto-Caspian amphipods and mysids in the inland waters of Lithuania: history of introductions, current distribution and relations with native malacostracans // Invasive Aquatic Species of Europe. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London, 2002. P. 104–115.

Arbačiauskas K. The distribution and local dispersal of Ponto-Caspian Peracarida in Lithuanian fresh waters with

- notes on *Pontogammarus robustoides* population establishment, abundance and impact // Oceanological and Hydrobiological Studies. 2005. Vol. 34, No 1. P. 93–111.
- Bacela K., Konopacka A. The life history of *Pontogammarus robustoides*, an alien amphipod species in Polish waters // Journal of Crustacean Biology. 2005. Vol. 25, No 2. P. 190–195.
- Berezina N.A., Panov V.E. Establishment of new gammarid species in the eastern Gulf of Finland (Baltic Sea) and their effects on littoral communities // Proceedings of the Estonian Academy of Sciences Biology Ecology. 2003. Vol. 52, No 3. P. 284–304.
- Berezina N., Golubkov S., Gubelit J. Grazing effects of alien amphipods on macroalgae in the littoral zone of the Neva Estuary (Eastern Gulf of Finland, Baltic Sea) // Oceanological and Hydrobiological Studies. 2005. Vol. 34, No 1. P. 63–82.
- Bij de Vaate A., Jazdzewski K., Ketelaars H.A.M, Gollasch S., Van der Velde. G. Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrates species in Europe // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2002. Vol. 59. P. 1159–1174. <https://doi.org/10.1139/f02-098>
- Copilaș-Ciocianu D., Sidorov D. Taxonomic, ecological and morphological diversity of Ponto-Caspian gammaroidean amphipods: A review // Organisms Diversity and Evolution. 2022. Vol. 22, No 2. P. 285. <https://doi.org/10.1007/s13127-021-00536-6>
- Copilaș-Ciocianu, D., Garbaras, A., Šidagytė-Copilas E. Invasive Ponto-Caspian amphipods are less carnivorous outside their native range // Limnology and Oceanography. 2024. Vol. 69. P. 1984–1996. <https://doi.org/10.1002/lno.12638>
- Dobrzycka-Krahel A., Surowiec J. Osmoregulation in *Pontogammarus robustoides* (G.O. Sars, 1894) (Amphipoda) and its distribution in the brackish waters of northern Poland // Crustaceana. 2011. Vol. 84, No 14. P. 1755–1767.
- Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R, Vrijenhoek R. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit 1 from diverse metazoan // Molecular marine biology and biotechnology. 1994. Vol. 3. P. 294.
- Grabowski M., Bacela K. First finding of the Ponto-Caspian gammarid species *Pontogammarus robustoides* and *Dikerogammarus haemobaphes* (Crustacea: Amphipoda) in the post-glacial lake of the Vistula valley // Lauterbornia. 2005. Vol. 55. P. 107–111.
- Grabowskyi M., Bącela K., Konopacka A. How to be an invasive gammarid (Amphipoda: Gammaroidea) – comparison of life history traits // Hydrobiologia. 2007. Vol. 590. P. 75–84.
- Gumuliauskaite S., Arbačiauskas K. The impact of the invasive Ponto-Caspian amphipod *Pontogammarus robustoides* on littoral communities in Lithuanian lakes // Hydrobiologia. 2008. Vol. 599. P. 127–134. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9209-8>
- Jazdzewski K. Range extensions of some gammaridean species in European inland waters caused by human activity // Crustaceana. 1980. Suppl. 6. P. 84–107.
- Jazdzewski K., Konopacka A., Grabowski M. Four Ponto-Caspian and one American gammarid species (Crustacea. Amphipoda) recently invading Polish water // Contributions to Zoology. 2002. 71. P. 115–122.
- Kobak J., Jermacz Ł., Marcińczyk J. Bartoszyńska E., Rutkowska D., Pawłowska K. Abiotic factors affecting habitat selection by two invasive gammarids *Dikerogammarus villosus* and *Pontogammarus robustoides* // Hydrobiologia. 2017. Vol. 797. P. 247–263 <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3185-4>
- Kobak J., Rachalewski M., Bącela-Spychalska K. Conquerors or exiles? Impact of interference competition among invasive Ponto-Caspian gammarideans on their dispersal rates // Biological Invasions. 2016. Vol. 18. P. 1953–1965. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1140-3>
- Kurashov E.A., Barbashova M.A. First record of the invasive Ponto-Caspian amphipod *Pontogammarus robustoides* G.O. Sars, 1894 from Lake Ladoga, Russia // Aquatic Invasions. 2008. Vol. 3, No 2. P. 253–256. <https://doi.org/10.3391/ai.2008.3.2.18>
- Panov V.E., Alexandrov B., Arbaciauskas K., Binimelis R., Copp G.H., Grabowski M., Lucy F., Leuven R.S., Nehring S., Paunović M., Semenchenko V., Son M.O. Assessing the risks of aquatic species invasions via European inland waterways: from concepts to environmental indicators // Integrated Environmental Assessment and Management. 2009. Vol. 5 (1). P. 110–126. https://doi.org/10.1897/ieam_2008-034.1
- Pontogammarus robustoides* G. O. Sars, 1894. Available online: <https://crustacea-g2n.mozello.com/amphipoda/pontogammarus-robustoides>. Accessed on 27.01.2025.
- Van der Velde G., Rajagopal S., Kelleher B., Musko I.B., Bij de Vaate A. Ecological impact of crustacean invaders: General considerations and examples from the Rhine River // In: The Biodiversity Crisis and Crustacea. Proceedings of the fourth International Crustacean congress. Eds.: I. C. Von Vaupel Klein, F. R. Schram. Crustacean Issues 3. Brookfield. Balkema. Rotterdam. 2000. P. 3–33.
- Żytkowicz J., Kobak J. Relationships between the occurrence of *Chaetogammarus ischnus* (Stebbing, 1898) and *Pontogammarus robustoides* (G.O. Sars, 1894) (Crustacea, Amphipoda) in a lowland Polish dam reservoir // Oceanological and Hydrobiological Studies. 2008. Vol. 37, No 2. P. 39–50. <https://doi.org/10.2478/v10009-007-0050-1>

ECOLOGICAL FEATURES OF PONTO-CASPIAN AMPHIPODS *PONTOGAMMARUS ROBUSTOIDES* (SARS, 1894) IN WATER BODIES OF THE VOLGA, KAMA AND DON RIVERS

© 2025 Kurina E.M.

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia 119071
e-mail: ekaterina_kurina@mail.ru

The paper presents the results of 2009–2023 studies of ecological characteristics of the amphipod *Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894) in water bodies of the Volga, Kama and Don rivers. It is shown that *P. robustoides* is distributed throughout the Volga and Kama cascade of reservoirs, is registered in the Voronezh reservoir, and has also dispersed into tributaries of the Kuibyshev, Saratov and Volgograd reservoirs. The frequency of occurrence of *P. robustoides* in reservoirs averages to 10–20%; in rivers it occurs sporadically, mainly in their lower reaches. The average biomass of *P. robustoides* in reservoirs did not exceed 0.2 g/m², in some places the species forms mass accumulations up to 10.3 g/m². It was found that in the conditions of the Volga and Kama reservoirs the species demonstrates high ecological plasticity to master different habitats: sands and silts with plant remains and clay, thickets of higher aquatic plants, depressions of objects submerged in water.

The paper considers the impact of natural environmental factors (bottom water temperature, pH, depth, transparency, dissolved oxygen) on the occurrence of *P. robustoides*. It is also shown that in reservoirs the species is most often found with some (including alien) species of gastropod mollusks, as well as omnivorous smaller species of amphipods and mysids. In the surveyed rivers, the three largest amphipod species *Dikerogammarus villosus*, *D. haemobaphes* and *P. robustoides* often occurred together, and their interaction is an example of conjugate invasion.

Key words: amphipods, *Pontogammarus robustoides*, Volga River, Kama River, ecological characteristics, ectomorphs.