

ЧУЖЕРОДНЫЕ И НАТИВНЫЕ ВИДЫ ВЫСШИХ РАКООБРАЗНЫХ В УСТЬЕВЫХ УЧАСТКАХ ПРИТОКОВ ВОДОХРАНИЛИЩ СРЕДНЕЙ И НИЖНЕЙ ВОЛГИ

© 2026 Курина Е.М.

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071, Россия
e-mail: ekaterina_kurina@mail.ru

Поступила в редакцию 20.05.2026. После доработки 16.08.2026. Принята к публикации 23.08.2026

В работе дан анализ современного видового состава, а также основных количественных характеристик высших ракообразных устьевых зон притоков водохранилищ Средней и Нижней Волги. Наиболее часто и массово встречались амфиподы *Pontogammarus maeoticus* (Sowinsky, 1894) в притоках водохранилищ Средней Волги и *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841) – в притоках водохранилищ Нижней Волги. Единственные представители пресноводной фауны изоподы *Asellus aquaticus* (L., 1758) в изученных устьях рек встречались единично. Комплекс доминирующих видов в реках представлен мизидами и изоподами, а в устьях рек и водохранилищах – амфиподами. В устьях рек мизиды и кумовые ракообразные формируют максимальное количество статистически достоверных ценотических связей с другими видами ракообразных. Показано, что в притоках водохранилищ Средней Волги снижается биомасса амфипод, ассоциированных с моллюсками рода *Dreissena*.

Ключевые слова: устья рек, Средняя Волга, Нижняя Волга, понто-каспийские виды, ценотические связи, инвазии.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-3-102-113

Введение

С созданием системы водохранилищ на р. Волга произошла перестройка речных сообществ, связанная прежде всего с изменением скоростей течения и с заилением биотопов [Волга..., 1978]. Широко расселились моллюски рода *Dreissena*, которые изменили и впоследствии определили структуру донных сообществ [Дрейссена..., 1994]. Расселение моллюска *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) в волжских водохранилищах сопровождалось рядом сопряжённых инвазий каспийских высших ракообразных [Зинченко и др., 2007], в результате чего сформировался псаммопелофильный тип сообществ, включавший вид-эдификатор, корофид *Chelicorophium curvispinum* Sars, 1895, а впоследствии некоторые виды кумовых ракообразных и мизид [Курина, Селезнёв, 2019]. Позднее произошло вселение и натурализация моллюска *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897), изменившего абиотические и биотические условия в системе-реципиент так, что они стали благоприятными для массового развития других видов, связанных с ним консорционными

отношениями: в первую очередь полихет *Hypania invalida* (Grube, 1860), некоторых видов пиявок и амфипод понто-каспийской и понто-азовской фауны [Филинова и др., 2008; Курина, Селезнёв, 2019; Мельникова, Пряничникова, 2025]. В последнее десятилетие особую роль на песчаных мелководьях водохранилищ играют чужеродные брюхоногие моллюски *Lithoglyphus naticoides* (Preiffer, 1828), связанные биотопическими предпочтениями с каспийскими ракообразными [Яковлев и др., 2009; Курина, 2017].

Устья рек – важные экосистемные зоны, характеризующиеся изменчивыми абиотическими условиями и большим разнообразием биотопов, что создаёт условия для вселения и обитания высших ракообразных, в том числе чужеродных. В литературе основное внимание уделяется изучению зон слияния речных и морских вод, а исследований зон впадения рек в водохранилища или озёра крайне мало. Для водоёмов Верхней и Средней Волги исследования А.В. Крылова, С.Э. Болотова, В.С. Жихарева и соавторов [Болотов и др., 2014; Гидроэкология..., 2015; Жихарев,

2023] на сегодняшний день являются наиболее полными. В работах вышеуказанных авторов для зоопланктона Верхней и Средней Волги установлено, что в период гидрологической стабильности во всех типах устьевых областей выделялось экотонное сообщество, в котором отмечалось заметное увеличение численности, биомассы, разнообразия, видового и функционального богатства. Для Рыбинского водохранилища отмечено, что биомасса макрозообентоса в местах впадения притоков значительно выше, чем в открытых участках водоёма, однако наибольшее видовое богатство макрозообентоса характерно не для устьевых областей рек, а для зон их свободного течения [Гидроэкология..., 2015]. Отдельные сведения о расселении инвазивных видов высших ракообразных в устьевых участках рек Европы известны из многочисленных публикаций [Jażdżewski, 1980; Invasive..., 2002; Holdich, Pöckl, 2007 и др.], однако целенаправленное изучение распространения понто-каспийских и понто-азовских видов в устьях притоков водохранилищ Средней и Нижней Волги проводилось нами впервые.

Целью настоящей работы являлось определение видового состава и количественных характеристик высших ракообразных в зонах слияния речных вод и водохранилищных, выявление ключевых особенностей структурной организации, отличающих ценозы высших ракообразных устьевых участков от таковых в водохранилищах и реках Средней и Нижней Волги.

Материалы и методы исследования

Материалом исследования послужили пробы высших ракообразных, полученные в ходе экспедиционных исследований 2009–2024 гг. Обследованы устьевые участки рек: Майна ($n = 4$), Утка ($n = 4$), Свияга ($n = 4$) (Куйбышевское водохранилище), Сок ($n = 11$), Чапаевка ($n = 4$), Самара ($n = 11$), Чагра ($n = 4$), Безенчук ($n = 4$), Малый Иргиз ($n = 4$) (Саратовское водохранилище), Оленья ($n = 4$) (Волгоградское водохранилище) (всего 54 пробы). Пробы отбирались в прибрежной зоне участков (< 3.0 м) и с лодки на глубине 3.0–7.0 м. Схема станций отбора проб

представлена на рис. 1, координаты станций отбора проб – в табл. 1.

В исследовании не учитывались реки, при впадении которых в водохранилища образуются обширные заливы (реки Уса, Черемшан, Еруслан и др.). Также проанализирован материал проб макро- и нектозообентоса, отобранный в водохранилищах Средней и Нижней Волги (Куйбышевском, Саратовском и Волгоградском) в 2009–2024 гг. (всего 275 проб), а также в реках-притоках разного порядка Волгоградского водохранилища (Большой Иргиз, Еруслан, Торгун, Бизюк, Водянка, Гашон, Горькая, Жидкая Солянка, Куба, Отрожина, Солёная Куба, Солянка 1, Солянка 2, Солянка 3, Яма, Яма 1, Тарлык, Кочетная) в 2015–2017 гг. (всего 186 проб). Схема станций отбора проб и характеристика районов исследований этих водоёмов и водотоков представлены в работах [Курина Селезнёв, 2019; Головатюк, Михайлов, 2021 а, б].

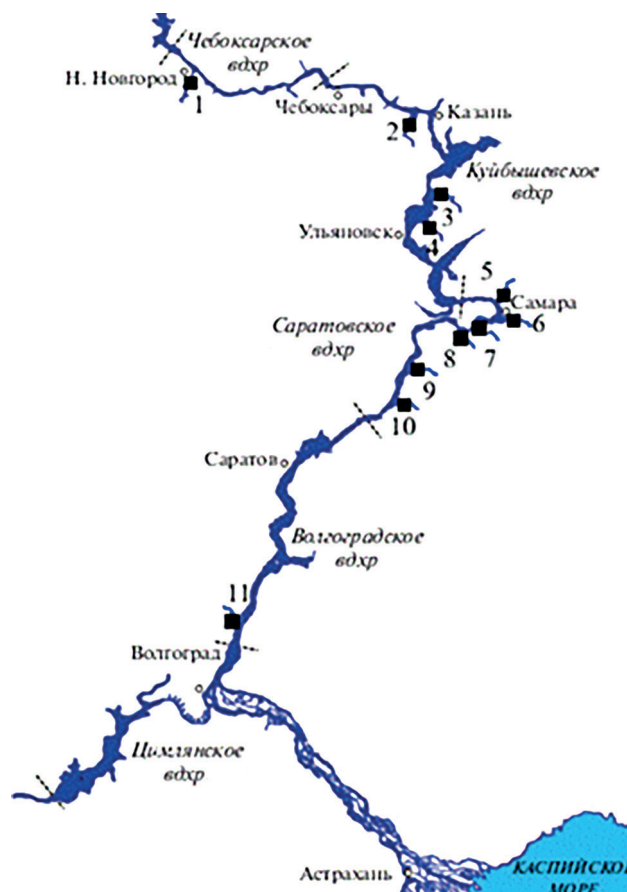


Рис. 1. Схема станций отбора проб высших ракообразных в устьевых участках рек Средней и Нижней Волги: квадратным маркером отмечены станции отбора проб в устьевых участках рек: 1 – Ока; 2 – Свияга; 3 – Утка; 4 – Майна; 5 – Сок; 6 – Самара; 7 – Чапаевка; 8 – Безенчук; 9 – Чагра; 10 – Малый Иргиз; 11 – Оленья.

Таблица 1. Географические координаты мест взятия проб в исследованных водных объектах

Станции отбора проб	Координаты, с.ш., в.д.
<i>Притоки Куйбышевского водохранилища</i>	
Устье р. Свияга	55.736113, 48.617498 55.729759, 48.581289
Устье р. Майна	54.609206, 49.024569 54.615321, 49.045907
Устье р. Утка	54.792781, 49.097991 54.794204, 49.106566
<i>Притоки Саратовского водохранилища</i>	
Устье р. Безенчук	53.085345, 49.473478 53.087070, 49.466122
Устье р. Чагра	52.680622, 48.516829 52.670584, 48.512506
Устье р. Сок	53.417183, 50.140471 53.417935, 50.151472
Устье р. Малый Иргиз	52.215970, 48.168302 52.215970, 48.168302
Устье р. Самара	53.174388, 50.100992 53.170393, 50.107931
Устье р. Чапаевка	53.098705, 49.806432 53.098741, 49.807988
<i>Притоки Волгоградского водохранилища</i>	
Устье р. Оленья	49.182187, 44.870324 49.185557, 44.858291

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. Так как дночерпательные сборы не всегда позволяют оценить реальное видовое богатство нектобентических высших ракообразных на различных биотопах, во время экспедиционных исследований также отбирали качественные пробы гидробиологическим скребком с длиной ножа 20 см на глубине до 1.0 м и драгой с длиной ножа 40 см (размер ячеей 0.23 мм) на глубине 1.0–7.0 м. Сбор и обработка материала проведены с применением стандартных гидробиологических методов [Руководство..., 1992; Баканов, 2000; Методы..., 2024].

Во время экспедиционных исследований определялись также некоторые гидрологические показатели участков водоёмов (глубина, скорость течения), описывался состав грунта и определялся тип биотопа. Большинство биотопов представлены заиленными песчаными грунтами (67%) и илистыми грунтами с растительными остатками (28%). Остальные типы грунтов (каменистые и глинистые) составляли около 5% исследованных биотопов.

При установлении видовой принадлежности высших ракообразных использовали описания и ключи, представленные в работах [Carausu et al., 1955; Атлас..., 1968; Определитель..., 1995; Урюпова, 2008; Copilaş-Ciocianu, Sidorov, 2022].

Для анализа видовых ассоциаций высших ракообразных использовался объединённый массив данных по совместной встречаемости видов:

1) в водохранилищах Средней и Нижней Волги (Куйбышевское, Саратовское, Волгоградское);

2) устьевых участках рек, впадающих в водохранилища (реки Майна, Утка, Свияга, Сок, Чапаевка, Самара, Чагра, Безенчук, Малый Иргиз, Оленья);

3) притоках разного порядка водохранилищ Средней и Нижней Волги (реки Уса, Чапаевка, Большой Иргиз, Еруслан, Торгун, Бизюк, Куба, Отрожина, Солёная Куба, Солянка 2, Солянка 3, Яма 1, Тарлык, Кочетная).

Для определения взаимно приуроченных видов высших ракообразных в изученных водоёмах применяли биномиальное распределение с пороговым значением вероятности 0.01. Граф ценогических комплексов высших

Таблица 2. Биомасса высших ракообразных в водохранилищах и устьевых участках рек Средней и Нижней Волги

Виды	Код	Средняя Волга		Нижняя Волга	
		В _{ср} * в устьевых участках рек, г/м ²	В _{ср} * в во- дохранили- щах, г/м ²	В _{ср} * в устьевых участках рек, г/м ²	В _{ср} * в водо- хранилищах, г/м ²
Mysidacea					
Paramysis ullskyi Czerniavsky, 1882**	Prmu	<0.001	<0.001	0.008 ±0,008	0.016 ±0.010
Paramysis lacustris (Czerniavsky, 1882)**	Prml	0.001 ±0.001	0.005 ±0.000	0.010 ±0.010	0.013 ±0.005
Katamysis warpachowskyi Sars, 1893**	Ktmw	0.001 ±0.001	<0.001	0.003 ±0.002	0.021 ±0.010
Cumacea					
Pterocuma rostrata (Sars, 1894)**	Ptrr	<0.001	<0.001	0.003 ±0.002	0.007 ±0.004
Pterocuma sowinskyi (Sars, 1894)**	Ptrs	0.005 ±0.003	0.041 ±0.002	0.010 ±0.008	0.009 ±0.003
Pseudocuma cercaroides Sars, 1894**	Psdc	0.006 ±0.004	<0.001	0.001 ±0.001	0.002 ±0.001
Caspiocuma campylaspoides (Sars, 1897)**	Casc	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
Amphipoda					
Dikerogammarus haemobaphes (Eichwald, 1841)**	Dkrh	0.013 ±0.012	0.940 0.028	0.575 ±0.461	0.387 ±0.210
Dikerogammarus caspius (Pallas, 1771)	Dkrc	<0.001	<0.001	0.100 ±0.086	0.031 ±0.023
Dikerogammarus villosus (Sowinsky, 1894)	Dkrv	0.011 ±0.011	0.109 ±0.006	0.023 ±0.017	<0.001
Pontogammarus robustoides (Sars, 1894)	Pntr	0.005 ±0.005	0.051 ±0.002	0.012 ±0.009	0.029 ±0.010
Obesogammarus obesus (Sars, 1896)**	Obso	0.074 ±0.064	0.007 ±0.000	0.013 ±0.010	0.097 ±0.056
Pontogammarus maeoticus (Sowinsky, 1894)	Pntm	0.241 ±0.155	0.008 ±0.000	0.067 ±0.034	0.077 ±0.029
Wolgagammarus dzjubani (Mordukhay-Boltovskoy et Ljakhov, 1972)	Wlgd	0.004 ±0.002	0.001 ±0.000	0.018 ±0.009	0.015 ±0.004
Chaetogammarus warpachowskyi (Sars, 1894)**	Chtw	<0.001	<0.001	0.015 ±0.007	0.018 ±0.007
Shablogammarus chablensis (Carausu, 1943)**	Shbc	<0.001	0.047 ±0.002	<0.001	0.028 ±0.014
Chelicorophium maeoticum Sowinsky, 1898**	Chlm	<0.001	<0.001	0.013 ±0.012	<0.001
Chelicorophium curvispinum Sars, 1895**	Chlc	0.019 ±0.017	0.910 ±0.070	0.076 ±0.059	0.025 ±0.016
Isopoda					
Jaera sarsi Valkanov, 1936**	Jrsr	<0.001	<0.001	<0.001	0.004 ±0.002
Asellus aquaticus (L., 1758)***	Asla	<0.001	<0.001	0.002 ±0.002	<0.001
Другие виды		—	0.070 ±0.022	—	0.044 ±0.021
Биомасса ракообразных, г/м ²		0.378	2.190	0.949	0.823

* Средняя биомасса и ошибка среднего вида высших ракообразных. ** Виды, ассоциированные с моллюсками *Dreissena* sp. [по: Курина, Селезнёв, 2019]. *** Аборигенный вид.

ракообразных строили по алгоритму Kamada-Kawai, группировку вершин осуществляли способом многоуровневой оптимизации модулярности. Видовые ассоциации анализировали с помощью специализированного веб-приложения, разработанного Д.Г. Селезнёвым [2023].

При расчёте средних значений биомассы гидробионтов для оценки вариабельности выборки определяли значения стандартной ошибки средней и медиану при помощи программы Microsoft Excel 2021.

Результаты

В изученных устьевых участках рек в составе макро- и нектозообентоса зарегистрировано 20 видов высших ракообразных, из них 3 вида – представители отряда Mysidacea, 4 – Cumacea, 11 – Amphipoda, 2 – Isopoda (табл. 2). Большинство обнаруженных видов (19) являются чужеродными для исследованных водоёмов: 17 видов – представители понто-каспийского фаунистического комплекса, 2 – понто-азовского. Изоподы *Asellus aquaticus* (L., 1758) относятся к аборигенной и широко распространённой в Палеарктике фауне. В устьях рек наиболее часто встречались и были массовыми крупные амфиподы *Pontogammarus maoticus* (Sowinsky, 1894) в притоках водохранилищ Средней Волги и *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841) – в притоках водохранилищ Нижней Волги. Наименьшая средняя биомасса характерна для устьевых участков рек Сред-

ней Волги, наибольшая – для водохранилищ Средней Волги, где массовое развитие получили амфиподы рода *Chelicorophium* (см. табл. 2).

Сравнительные количественные характеристики высших ракообразных в реках, устьях рек и водохранилищах Средней и Нижней Волги представлены в табл. 3. В системе приток – устьевая область – водохранилище число видов, средняя общая биомасса, биомасса на русле и биомасса в прибрежье нелинейно возрастают. В то же время встречаемость высших ракообразных в устьевых участках рек значительно выше, чем в реках и водохранилищах. Комплекс доминирующих видов в реках представлен мизидами и изоподами, а в устьях рек и водохранилищах – амфиподами родов *Dikerogammarus*, *Pontogammarus* и *Chelicorophium*.

В изученных устьевых участках рек отмечено 12 статистически достоверных ценотических связей (рис. 2, а) между видами высших ракообразных, что в 2.2 раза меньше, чем их обнаружено в водохранилищах, и в 3 раза больше, чем в реках (рис. 2, б). Максимальное количество связей (4) в устьевых зонах зарегистрировано для кумовых раков *Pseudocuma cercaroides*, которые здесь немногочисленны. Также представители мизид *Katamysis warpachowskyi*, кумовых ракообразных *Pterocuma sowinskyi* и амфипод *Dikerogammarus haemobaphes* встречались совместно с другими видами ракообразных (по 3 связи соответственно). Несмотря на

Таблица 3. Характеристики высших ракообразных в реках, устьях рек и водохранилищах Средней и Нижней Волги

Показатели	Реки	Устья рек	Водохранилища
Число видов	14	20	32
Средняя биомасса, г/м ²	0.219±0.119/0	0.771±0.336/0.151	1.337±0.439/0.043
Средняя биомасса, г/м ² , глубоководные участки	0.285±0.199/0.148	1.283±0.68/0.355	1.511±0.556/0.023
Средняя биомасса, г/м ² , прибрежье	0.206±0.083/0	0.332±0.135/0.07	0.708±0.23/0.076
Встречаемость, %	19	93	63
Доминирующие виды	<i>Paramysis lacustris</i> , <i>Limnomysis benedeni</i> , <i>Asellus aquaticus</i>	<i>Dikerogammarus haemobaphes</i> ; <i>Pontogammarus maoticus</i> ; <i>Chelicorophium curvispinum</i>	<i>Dikerogammarus haemobaphes</i> ; <i>Pontogammarus robustoides</i> ; <i>Chelicorophium curvispinum</i>

* Средняя биомасса±ошибка среднего/медиана высших ракообразных в исследованных водных объектах.

озера [Барышев, 2021]. Обитатели песчаных грунтов водохранилищ *P. platycheir* наиболее часто встречаются в Волгоградском водохранилище, *Ch. sowinskyi* – в Чебоксарском [Курина, 2025]. Биотопы изученных устьевых участков рек сильно заилены, что, возможно, является лимитирующим фактором для распространения отмеченных выше видов.

Известно, устьевые области рек могут выступать в качестве рефугиумов для пресноводной фауны гидробионтов [Гидроэкология..., 2015]. Пресноводные изоподы *Asellus aquaticus* расселились по всей акватории рек-притоков Волгоградского водохранилища в широком диапазоне минерализации, однако обитают обособленно от понто-каспийских и понто-азовских видов [Курина, Головатюк, 2022]. В водохранилищах и устьях рек вид встречался единично, как и другие понто-каспийские представители отряда равноногих ракообразных *Jaera sarsi* (см. табл. 2). Известно, что чужеродные амфиподы могут оказывать негативное влияние на распространение изопод [Dick et al., 2002; Arbačiauskas, 2005; Pankova, Berezina, 2007]. Так, в Ладожском озере после вселения байкальской амфиподы *Gmelinoides fasciatus* заметно сократилась зона обитания *Asellus aquaticus* и снизились его количественные показатели [Барбашова и др., 2021].

Представители рода *Dikerogammarus*, являющиеся одними из самых инвазионно активных амфипод в водоёмах Европы, в устьевых участках составляли основу биомассы высших ракообразных (около 75% в устьях рек Средней Волги и Нижней Волги). В литературе широко обсуждается вопрос о взаимоотношениях близкородственных видов: так, во многих европейских странах *D. haemobaphes* стал первым представителем рода *Dikerogammarus*, вселившимся в водоёмы, однако после появления *D. villosus* он был вытеснен, и теперь *D. villosus* доминирует в популяциях амфипод [Kley, Maier, 2006; Gruszka, Woźniczka, 2008]. В р. Волга *Dikerogammarus haemobaphes* был неоднократно отмечен задолго до её зарегулирования, так в 1920-х годах граница ареала вида проходила у г. Ярославль [Бенинг, 1924], в XXI веке вид остаётся одним из самых мас-

совых представителей нектозообентоса в р. Волга [Зинченко и др., 2007; Курина, 2025; Филинова и др., 2008]. *D. villosus* впервые отмечен в Куйбышевском водохранилище в 2000-х годах [Яковлева, 2010], в 2006–2012 гг. встречался единично [Курина, 2017]. В настоящее время вид стал широко распространённым в водохранилищах Средней Волги (см. табл. 2). Вместе с тем в устьевых участках рек эти близкородственные виды вместе не встречаются; *D. villosus* предпочитал устьевые участки притоков Нижнекамского водохранилища (так, в устье р. Белая вид стал массовым), а *D. haemobaphes* – притоков водохранилищ Нижней Волги. Известно, что бокоплавы *D. haemobaphes* и, особенно, *D. villosus* считаются одними из наиболее агрессивных хищных амфипод-вселенцев в водоёмах Европы [Devin et al., 2004; Mastitsky, Makarevich, 2007; Grabowski et al., 2007 и др.]. По литературным данным, инвазивные амфиподы *D. villosus* и *D. haemobaphes* демонстрируют ярко выраженное предпочтение крупногалечным субстратам [Hesselschwerdt et al., 2008; Kley et al., 2009; Van Riel et al., 2009; Clinton et al., 2018], однако в условиях водохранилищ такие биотопы практически не встречаются, а виды обитают как на илистых, так и на песчаных грунтах, а также в зарослях макрофитов. Такие биотопы могут служить убежищем от хищных амфипод для более мелких видов макрозообентоса [MacNeil et al., 2008]. Значительно менее распространённый вид *D. caspius* впервые для волжских водохранилищ был найден в зообентосе заросших мелководий нижней зоны Волгоградского водохранилища в начале 1980-х годов [Нечваленко, Филинова, 1983]. Гаммариды обитают в основном в зарослях высших водной растительности (элодеи, валлиснерия, роголистника). Вероятно, по мере расширения популяции *D. villosus* в новых местах обитания происходит пространственная сегрегация между особями одного рода в ответ на межвидовое хищничество и конкуренцию за пищевые ресурсы.

Выявлено, что высшие ракообразные заселяют устьевые участки рек Нижней Волги значительно чаще, чем Средней Волги (см. табл. 2). Так как изученные биотопы в этих

участках отличаются незначительно, можно предположить, что большое влияние на распространение высших ракообразных оказывают межвидовые отношения. Ранее было установлено, что многие ракообразные формируют ценотические комплексы с моллюсками *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) и *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771); так с дрейссенидами ассоциированы амфиподы *Dikerogammarus haemobaphes*, *Chelicorophium curvispinum*, *Shablogammarus chablensis* [Курина, Селезнёв, 2019]. Для того чтобы оценить средообразующую роль отмеченных моллюсков для гидробионтов, были проанализированы их количественные характеристики в устьях рек. Оказалось, что биомасса *Dreissena* sp. была в 10 раз выше в Чебоксарском и Куйбышевском водохранилищах по сравнению с их биомассой в устьевых зонах рек, впадающих в эти водохранилища. Причины такого пространственного расселения остаются дискуссионными, однако можно предположить, что именно снижение роли дрейссен в устьях рек Средней Волги способствовало сокращению здесь биомассы многих видов ракообразных, особенно ассоциированных с ними амфипод (см. табл. 2). В водоёмах Средней Волги такой сегрегации гидробионтов между устьями рек и водохранилищами не происходит: биомасса дрейссен лишь в 1.4 раза выше в Саратовском и Волгоградском водохранилищах по сравнению с их биомассой в устьях рек, а биомассы высших ракообразных сопоставимы (см. табл. 2). Это ещё раз подтверждает значительную роль моллюсков рода *Dreissena* как вида-эдификатора для донных сообществ, определяющих распространение в том числе и высших ракообразных. Отметим также, что величины средней биомассы видов высших ракообразных, не входящих в консорции с дрейссенидами, в Средней и Нижней Волге практически не отличались (0.261 и 0.222 г/м² соответственно).

Как было отмечено, видовое богатство, средняя общая биомасса, биомасса на русле и биомасса в прибрежье в системе река – устьевая область – водохранилище нелинейно возрастают (см. табл. 3). Можно предположить, что это связано с увеличением количества биотопов, пригодных для обитания высших ракообразных разных экологических групп в

этой системе. Так, минимальное их количество в реках [Курина, Головатюк, 2022], а максимальное – в водохранилищах [Курина, Селезнёв, 2019]. В устьевых зонах рек высшие ракообразные в массе обитают на заиленных песчаных и илистых грунтах с растительными остатками (95% всех изученных биотопов), однако литофильные, аргилофильные и типично псаммофильные виды могут не находить на этих участках подходящих условий для обитания.

Сравнение графа ценотических комплексов высших ракообразных из водохранилищ Средней и Нижней Волги и устьевых участков рек, впадающих в них, выявило, что во всех типах водоёмов кумовые раки *Pseudocuma cercaroides* имеют связующую роль между тремя различными кластерами, что объясняется обитанием вида как на илистых, так и на песчаных грунтах глубоководных и прибрежных участков водоёмов (см. рис. 2). В устьевых участках рек регистрируется меньшее количество ценотических связей между видами по сравнению с водохранилищами, что может объясняться как особыми биотопическими условиями, так и меньшим количеством видов, которые зарегистрированы в этих зонах. Виды, обитающие на песчанистых илах с растительными остатками зачастую в зарослях высших водных растений, объединены в водохранилищах в кластер 1 (см. рис. 2, а), в устьях рек – в кластеры I, III и IV (см. рис. 2, б). Виды из преимущественно глубоководных биотопов, связанные с моллюсками *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897), представлены в кластере 2 (водохранилища, см. рис. 2, а) и кластере II (устья рек, см. рис. 2, б). В устьях рек типично псаммофильные виды амфипод *Pontogammarus maeoticus* и *Obesogammarus obesus*, а также широко распространённый вид *Pontogammarus robustoides*, обитающий на различных типах биотопов, в том числе в зарослях макрофитов, не формируют ценотические связи с другими видами. Отметим, что эти виды в водохранилищах также в большинстве случаев обитают обособленно или их обитание с другими видами случайно; так, для них характерно минимальное количество связей с высшими ракообразными (см. рис. 2).

Комплексы видов высших ракообразных в реках имеют существенные отличия по сравнению с таковыми в устьевых участках рек: здесь отмечено минимальное количество видов, формирующих ценотические связи друг с другом, и кластеров, в которые они объединяются. Аналогичные результаты были получены нами при исследовании заливов водохранилищ, которые образованы в устьевых участках впадающих притоков [Курина, 2020]. Таким образом, в устьевых участках рек, находящихся в зоне подпора плотин и формирующих заливы, а также в реках высшие ракообразные живут преимущественно обособленно. Простые устьевые зоны рек, наоборот, имеют характерные особенности, свойственные водохранилищам, в которые они впадают: большое количество видов мизид и кумовых раков, формирующих между собой ценотические связи, обусловленные, вероятно, биотопическими предпочтениями.

Выводы

Из 32 видов высших ракообразных, регистрировавшихся в водохранилищах Средней и Нижней Волги в последнее десятилетие, в устьевых зонах их притоков зарегистрировано 20 видов, 19 из которых виды-вселенцы. Большинство из обнаруженных видов – представители отряда Amphipoda. Встречаемость высших ракообразных в устьевых участках рек значительно выше, чем в реках и водохранилищах, что, вероятно, подтверждает уязвимость устьевых областей и возможность их становиться естественными рефугиумами для чужеродных видов. Для устьевых зон водохранилищ Нижней Волги характерны относительно высокие количественные показатели высших ракообразных, особенно амфипод *Dikerogammarus haemobaphes*. Одним из факторов, ограничивающих распространение высших ракообразных в устьях водохранилищ Средней Волги, является регистрирующееся снижение обилия моллюсков рода *Dreissena* в этих зонах. В отличие от зон свободного течения рек, где ценотические связи высших ракообразных немногочисленны, в устьях рек мизиды, кумовые ракообразные, а также некоторые виды амфипод формируют ценозы в зарослях макрофитов и в друзах

моллюсков *Dreissena bugensis*. Таким образом, устьевые участки рек можно охарактеризовать как специфические биотопы водохранилищ, где на песчаных и илистых грунтах создаются условия для массового развития высших ракообразных и в которых сохраняется зависимость обилия чужеродных амфипод, мизид и кумовых раков от видов-эдификаторов.

Финансирование

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда 23-14-00128-П.

Соблюдение этических стандартов

Все манипуляции с объектами исследований соответствовали этическим стандартам, утвержденным правовыми актами РФ, и принципам Базельской декларации, что подтверждено протоколом Комиссии по биоэтике ИПЭЭ РАН № 90 «Трансформации экосистем малых водоёмов в условиях современных климатических и антропогенных изменений» от 15.04.2024.

Конфликт интересов

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Литература

- Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М.: Пищ. пром-ть. 1968. 416 с.
- Баканов А.И. Использование зообентоса для мониторинга пресноводных водоёмов // Биология внутренних вод. 2000. № 1. С. 68–83.
- Барбашова М.А., Трифонова М.С., Курашов Е.А. Особенности пространственного распределения инвазивных видов амфипод в литорали Ладожского озера // Российский журнал биологических инвазий. 2021. № 1. С. 13–26. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-2021-14-1-13-26>
- Барышев И.А. О нахождении инвазивной амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) в водотоках бассейна Онежского озера // Российский журнал биологических инвазий. 2021. № 3. С. 2–6. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-2021-14-3-02-06>
- Бенинг А.Л. К изучению придонной жизни реки Волги. Монографии Волжской биологической станции Саратовского общества естествоиспытателей. Саратов, 1924. 398 с.
- Болотов С.Э., Крылов А.В., Еськин В.М., Козлова

- В.В., Мухортова О.В. Сравнительный анализ экологической структуры и параметров хаотической организации зоопланктона устьевой области притока равнинного водохранилища // Известия Самарского научного центра РАН. 2014. Т. 16, № 1. С. 223–226.
- Волга и её жизнь. Л.: Наука, 1978. 348 с.
- Гидроэкология устьевых областей притоков равнинного водохранилища / ред. А.В. Крылов; Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. Ярославль: Филигрань, 2015. 466 с.
- Головатюк Л.В., Михайлов Р.А. Анализ пространственного распределения сообществ макрозообентоса в равнинной реке полупустынной зоны // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 2021а. № 53. С. 131–150.
- Головатюк Л.В., Михайлов Р.А. Гидрохимическое состояние рек полупустынной области русской равнины (бассейн р. Еруслан, Нижняя Волга) // Метеорология и гидрология. 2021б. № 8. С. 75–87.
- Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология и практическое значение. М.: Наука, 1994. 240 с.
- Жихарев В.С. Структурная организация сообществ зоопланктона разнотипных устьевых областей притоков водохранилищ Средней Волги: дис. ... канд. биол. наук. Нижний Новгород, 2023. 148 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. 2007. Т. 10, № 2. С. 547–558.
- Курина Е.М. Высшие ракообразные (Malacostraca, Arthropoda) в реках Волге и Каме // Биология внутренних вод. 2025. Т. 18, № 1. С. 113–121. <https://doi.org/10.31857/S0320965225010105>
- Курина Е.М. Моллюски понто-каспийского и понто-азовского комплексов в водохранилищах Средней и Нижней Волги и их притоках // Вода: химия и экология. 2017. № 8(110). С. 56–63.
- Курина Е.М. Особенности распределения чужеродных видов макрозообентоса в заливах водохранилищ (на примере водоёмов Средней и Нижней Волги) // Российский журнал биологических инвазий. 2020. Т. 13, № 1. С. 20–29.
- Курина Е.М., Головатюк Л.В. Распространение высших ракообразных (Malacostraca, Arthropoda) в реках полупустынной зоны (на примере притоков Волгоградского водохранилища) // Поволжский экологический журнал. 2022. № 4. С. 415–430. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-4-415-430>
- Курина Е.М., Селезнёв Д.Г. Анализ закономерностей организации комплексов видов макрозообентоса понто-каспийского и понто-азовского происхождения в водохранилищах Средней и Нижней Волги // Экология. 2019. № 1. С. 62–71. <https://doi.org/10.1134/S0367059719010050>
- Мельникова А.В., Пряничникова Е.Г. Двустворчатые моллюски рода *Dreissena* Куйбышевского водохранилища // Биология внутренних вод. 2025. Т. 18, № 1. С. 168–181. <https://doi.org/10.31857/S0320965225010154>
- Методы гидробиологических исследований внутренних вод. Ярославль: Филигрань, 2024. 592 с.
- Нечваленко С.П., Филинова Е.И. Зообентос мелководной зоны Волгоградского водохранилища // Характеристика мелководной зоны Волгоградского водохранилища и её использование в рыболовных целях. Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Л., 1983. Вып. 199. С. 59–75.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Ракообразные. СПб.: Наука, 1995. Т. 2. 628 с.
- Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 318 с.
- Селезнёв Д.Г. Программа определения и анализа ассоциированности видов в экологических сообществах // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2023. Т. 32. Вып. 3. С. 50–53. <https://doi.org/10.24412/2073-1035-2023-10498>
- Урюпова Е.Ф. Морфологический, филогенетический и экологический обзор Понто-Каспийских корофиид (Corophiinae, Corophiidae, Amphipoda): дис. ... канд. биол. наук. М., 2008. 191 с.
- Филинова Е.И., Малинина Ю.А., Шляхтин Г.В. Биоинвазии в макрозообентосе Волгоградского водохранилища // Экология. 2008. № 3. С. 206–210. <https://doi.org/10.1134/S1067413608030077>
- Яковлев В.А., Ахметзянова Н.Ш., Яковлева А.В. Встречаемость, распределение и размерно-весовые характеристики *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda: Hydrobiidae) в верхней части Куйбышевского водохранилища // Российский журнал биологических инвазий. 2009. Т. 2, № 1. С. 50–65.
- Яковлева А.В. Фауна и экология бентосных вселенцев верхней части Куйбышевского водохранилища: дис. ... канд. биол. наук. Казань, 2010. 200 с.
- 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.
- Carausu S., Dobreanu E., Manolache C. Fauna Republicii Populare Romini. Vol. 4: Crustacea fasc. 4: Amphipoda forme salmastre si de apa dulce. Academia Republicii Populare Romine. 1955. 407 p.
- Clinton K.E., Mathers K.L., Constable D., Gerrard C., Wood P.J. Substrate preferences of coexisting invasive amphipods, *Dikerogammarus villosus* and *Dikerogammarus haemobaphes*, under field and laboratory conditions // Biological Invasions. 2018. Vol. 20. P. 2187–2196. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1695-2>
- Copilaș-Ciocianu D., Sidorov D. Taxonomic, ecological and morphological diversity of Ponto-Caspian gamma-roidean amphipods: A review // Organisms Diversity and Evolution. 2022. Vol. 22, no. 2. P. 285–315. <https://doi.org/10.1007/s13127-021-00536-6>
- 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 //

- International Review of Hydrobiology. 2004. Vol. 89, no. 1. P. 21–34.
- Dick J.T.A., Platvoet D., Kelly D.W. Predatory impact of the freshwater invader *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda) // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2002. Vol. 59, no. 6. P. 1078–1084. <https://doi.org/10.1139/f02-074>
- Grabowski M., Jazdzewski K., Konopacka A. Alien Crustacea in Polish waters – Amphipoda // Aquatic Invasions. 2007. Vol. 2, no. 1. P. 25–38.
- Gruszka P., Woźniczka A. *Dikerogammarus villosus* (Sowinski, 1894) in the River Odra estuary – another invader threatening Baltic Sea coastal lagoons // Aquatic Invasions. 2008. Vol. 3. P. 395–403. <https://doi.org/10.3391/ai.2008.3.4.5>
- Hesselschwerdt J., Necker J., Wantzen K.M. Gammarids in Lake Constance: habitat segregation between the invasive *Dikerogammarus villosus* and the indigenous *Gammarus roeselii* // Fundamental and Applied Limnology. 2008. Vol. 173. P. 177–186. <https://doi.org/10.1127/1863-9135/2008/0173-0177>
- Holdich D.M., Pöckl M. Invasive crustaceans in European inland waters // Biological invaders in inland waters: Profiles, distribution and threats. Springer, 2007. P. 29–75.
- Invasive aquatic species of Europe. Distribution, Impacts and Management / Eds. E. Lappäkoski, S. Gollasch, S. Olenin. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002. 608 p.
- Jazdzewski K. Range extensions of some gammaridean species in European inland waters caused by human activity // Crustaceana. 1980. Suppl. 6. P. 84–107.
- Kley A., Kinzler W., Schank Y., Mayer G., Waloszek D., Maier G. Influence of substrate preference and complexity on co-existence of two non-native gammarideans (Crustacea: Amphipoda) // Aquatic Ecology. 2009. Vol. 43. P. 1047–1059. <https://doi.org/10.1007/s10452-009-9242-y>
- Kley A., Maier G. Reproductive characteristics of invasive gammarids in the Rhine-Main-Danube catchment, South Germany // Limnology. 2006. Vol. 36. P. 79–90. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2006.01.002>
- MacNeil C., Platvoet D., Dick J.T. Potential roles for differential body size and microhabitat complexity in mediating biotic interactions within invasive freshwater amphipod assemblages // Fundamental and Applied Limnology. 2008. Vol. 172. P. 175–182. <https://doi.org/10.1127/1863-9135/2008/0172-0175>
- Mastitsky S., Makarevich O. 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.
- Pankova E.S., Berezina N.A., Predation rate and size selectivity of the invasive amphipod *Gmelinoides fasciatus* preying upon the native isopod *Asellus aquaticus* // Acta Zoologica Lituanica. 2007. Vol. 17, no. 2. P. 144–150. <https://doi.org/10.1080/13921657.2007.10512826>
- Van Riel M.C., Van der Velde G., Bij de Vaate A. Interference competition between alien invasive gammaridean species // Biological Invasions. 2009. Vol. 11. P. 2119–2132. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9486-4>

ALIEN AND NATIVE SPECIES OF HIGHER CRUSTACEANS IN THE RIVER MOUTHS - TRIBUTARIES OF RESERVOIRS OF THE MIDDLE AND LOWER VOLGA

© 2026 Kurina E.M.

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the RAS, Russia

e-mail: ekaterina_kurina@mail.ru

The study presents an analysis of the current species composition and key quantitative characteristics of higher crustaceans in the river mouth of tributaries of the Middle and Lower Volga reservoirs. The most common and abundant amphipods were *Pontogammarus maeoticus* (Sowinsky, 1894) in the tributaries of the Middle Volga reservoirs and *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841) in the tributaries of the Lower Volga reservoirs. The only representatives of freshwater fauna, the isopod *Asellus aquaticus* (L., 1758), were encountered sporadically in the studied river mouths. The dominant species complex in the rivers is represented by mysids and isopods, and in the river mouths and reservoirs by amphipods. Despite the relatively rare occurrence of mysids and cumaceans, they form the maximal number of statistically significant cenotic relationships with other crustacean species in the river mouths. It is shown that the biomass of amphipods associated with mollusks of the genus *Dreissena* decreases in the tributaries of the Middle Volga reservoirs.

Key words: river mouths, Middle Volga, Lower Volga, Ponto-Caspian species, cenotic connections, invasions.