

УДК 595.36 (282.247.41+282.247.415)

## ВЫСШИЕ РАКООБРАЗНЫЕ (Malacostraca, Arthropoda) В РЕКАХ ВОЛГЕ И КАМЕ

© 2025 г. Е. М. Курина<sup>а</sup>, \*

<sup>а</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва, Россия

\*e-mail: [ekaterina\\_kurina@mail.ru](mailto:ekaterina_kurina@mail.ru)

Поступила в редакцию 17.03.2024 г.

После доработки 20.05.2024 г.

Принята к публикации 24.05.2024 г.

Дан анализ современного видового состава, а также основных количественных характеристик высших ракообразных водных объектов Средней и Нижней Волги и водохранилищ р. Камы. Выявлено доминирование амфипод во всех изученных водных объектах, среди них наиболее часто и массово встречаются *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841), *Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894), *Chelicorophium curvispinum* Sars, 1895. Зарегистрированные амфиподы с учетом морфологии и типа субстрата, на котором они обитают, отнесены к трем экоморфам: цепляющиеся, ползающие и роющие. Причем ползающие экоморфы доминируют в большинстве изученных водоемов. Роющие амфиподы живут преимущественно обособленно, их совместное обитание с другими представителями класса Malacostraca единично. Отмечено, что, несмотря на относительно редкую встречаемость мизид и кумовых ракообразных, они формируют максимальное количество статистически достоверных ценотических связей с другими видами ракообразных.

**Ключевые слова:** высшие ракообразные, водохранилища р. Волги, водохранилища р. Камы, экоморфы амфипод, ценотические связи

**DOI:** 10.31857/S0320965225010105, **EDN:** CESVGB

### ВВЕДЕНИЕ

В экосистемах водохранилищ и устьевых участках рек ракообразные играют важную роль. Это обусловлено большим числом их видов, часто формирующих высокую численностью и биомассу и обитающих фактически во всех биотопах (Мордухай-Болтовской, 1960; Грезе, 1977). Кроме того, большинство представителей амфипод, мизид и кумовых ракообразных вовлечены в пищевые цепи рыб и других беспозвоночных. Исследование таксономического состава фауны высших ракообразных имеет большое значение для экологического мониторинга состояния биоразнообразия водных экосистем (Дедю, 1980).

Высших ракообразных регистрировали в р. Волге еще до сооружения каскада водохранилищ. Так, амфиподы *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841), *Pontogammarus sarsi* (Sowinsky, 1898) и корофииды *Chelicorophium curvispinum* Sars, 1895 проникали вверх по р. Волге на расстояние 2780–2830 км от Каспийского моря. Виды *Stenogammarus macrurus* (Sars, 1894), *Pontogammarus abbreviatus* (Sars, 1894) и, вероятно, *Wolgagammarus dzjubani* (Mordukhay-Boltovskoy et Ljakhov, 1972) отмечали в Средней Волге и р. Каме (~2 тыс. км от моря). Виды *Chaetogammarus ischnus* (Stebbing,

1898) и *Obesogammarus obesus* (Sars, 1896) найдены выше г. Ульяновска, другие виды амфипод не поднимались выше г. Саратова (Волга..., 1978). Также были широко распространены мизиды *Paramysis ullskyi* Czerniavsky, 1882, обнаруженные в крупных притоках р. Волги и некоторых пойменных озерах (Бенинг, 1924). В результате акклиматизационных работ в водохранилищах Средней и Нижней Волги натурализовались мизиды *Paramysis lacustris* (Czerniavsky, 1882) и *P. intermedia* (Czerniavsky, 1882). В нижнем участке Саратовского водохранилища также обнаружены мизиды *Limnomysis benedeni* (Czerniavsky, 1882), вероятно, попавшие в водохранилище вместе с отмеченными выше интродуцированными мизидами (Бородич, 1978).

Сооружение каскада водохранилищ и связанные с этим трансформации экосистем (заиление грунтов, эвтрофирование, накопление токсических веществ) привело к исчезновению некоторых в основном псаммофильных видов амфипод, однако уменьшение скорости течения облегчило расселение гидробионтов вверх по р. Волге и привело к увеличению числа видов высших ракообразных (Волга..., 1978). Ф.Д. Мордухай-Болтовской отмечает (Волга..., 1978), что в русле р. Волги, где обитают понто-каспийские гаммариды, отсутствуют широко распространенные

в Палеарктике виды *Gammarus pulex* (L., 1758) и *G. lacustris* G.O. Sars, 1863. В связи с этим он предположил, что понто-каспийские виды – вселенцы вытесняют аборигенную фауну. Подобное описано и для других водных экосистем Европы (Haas et al., 2002; Josens et al., 2005; Bernauer, Jansen, 2006).

Цель настоящей работы – изучить современный видовой состав, частоту встречаемости, численность и биомассу высших ракообразных, статистически значимые ценоотические связи между ними, а также выявить различные морфы амфипод в водохранилищах рек Волги и Камы и на незарегулированном участке р. Волги от г. Волгограда до г. Астрахани.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом послужили пробы высших ракообразных, полученные в ходе экспедиционных исследований 2009–2023 гг. макро- и нектозообентоса глубоководных участков (>8 м), свала глубин (3–8 м) и мелководной зоны водоемов (<3.0 м). Обследованы незарегулированный участок р. Волги от г. Волгограда до г. Астрахани (2016 г., 17 проб), Волгоградское водохранилище (2010–2016 гг., 40 проб), Саратовское водохранилище (2009–2023 гг., 108 проб), Куйбышевское водохранилище (2009–2016 гг., 148 проб), Чебоксарское водохранилище (2016 г., 20 проб), Горьковское водохранилище (2016 г., 35 проб) водохранилища (всего 368 проб). Летом 2016 г. исследованы высшие ракообразные в трех водохранилищах Камского каскада (Нижекамское, Воткинское и Камское) (55 проб). Согласно (Волга..., 1978), Горьковское и Куйбышевское водохранилища относили к Средней Волге, Саратовское и Волгоградское водохранилища с незарегулированным участком реки ниже Волжской ГЭС – к Нижней Волге.

Количественные пробы отбирали дночерпателем Экмана–Берджа с площадью захвата дна 1/40 м<sup>2</sup> и 1/25 м<sup>2</sup> по два подъема на станции и дночерпателем ДАК-100 с площадью захвата дна 1/100 м<sup>2</sup> по восемь подъемов на станции.

Качественные пробы отбирали гидробиологическим скребком с длиной ножа 20 см и драгой с длиной ножа 40 см (размер ячеек 0.23 мм). Сбор и обработка материала проведены с применением стандартных гидробиологических методов (Руководство..., 1992; Баканов, 2000).

При установлении видовой принадлежности высших ракообразных использовали описания и ключи в работах (Сагауэ и др., 1955; Атлас..., 1968; Определитель..., 1995; Урюпова, 2008; Copilaș-Ciocianu, Sidorov, 2022).

В 2023 г. для уточнения видовой принадлежности некоторых видов ракообразных, отловленных в Саратовском водохранилище, использовали

молекулярно-генетический анализ. Геномную ДНК выделяли из мышечной ткани с помощью набора innuPREP DNA Micro Kit (AnalytikJena, Германия). Маркер гена митохондриальной цитохромоксидазы мтДНК COI амплифицировали с использованием универсальных праймеров LCO1490 (5'-GGTCAACAATCATAAAGATATTGG-3') и HC02198 (5'-TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA-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).

Для определения взаимно приуроченных видов в изученных водоемах применяли биномиальное распределение с пороговым значением вероятности 0.01. Граф ценоотических комплексов чужеродных видов строили по алгоритму Kamada-Kawai, группировку вершин осуществляли способом многоуровневой оптимизации модулярности. Вычисления проводили в среде статистического анализа R 4.2 с использованием пакетов vegan, permuco, randomForest. Подробное описание методики дано в работе Куриной и др. (2021). Видовые ассоциации анализировали с помощью специализированного веб-приложения, разработанного Д.Г. Селезевым (2023).<sup>1</sup>

Встречаемость выражали в процентах и рассчитывали как отношение числа проб, в которых вид обнаружен, к общему числу проб в изученном водоеме.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В изученных водных объектах в составе макро- и нектозообентоса нами зарегистрировано 32 вида высших ракообразных, из них 5 видов – представители отряда Mysidacea, 6 – Cumacea, 19 – Amphipoda, 2 – Isopoda (табл. 1). Максимальное количество видов (26) отмечено в Саратовском и Волгоградском водохранилищах, минимальное (2) – в Горьковском. Большинство обнаруженных видов (25) – представители понто-каспийского фаунистического комплекса, также выявлены представители понто-азовской (3), байкальской (1) и широко распространенной в Палеарктике (1) фауны. Наиболее часто встречались и были массовыми крупные амфиподы *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841) и представители сем. Corophiidae – *Chelicorophium curvispinum* Sars, 1895 и *Ch. sowinskyi* Martynov, 1924 (табл. 2).

<sup>1</sup> <http://apps.ibiw.ru/coobs>

**Таблица 1.** Видовой состав и частота встречаемости (%) высших ракообразных в водных объектах рек Волги и Камы в 2009–2023 гг.

Виды	Пр	Водоемы								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Paramysis ullskyi</i> Czerniavsky, 1882	ПК	0	0	3	10	3	6	7	0	0
<i>P. lacustris</i> (Czerniavsky, 1882)	ПК	0	0	6	12	3	0	14	0	0
<i>P. intermedia</i> (Czerniavsky, 1882)	ПК	0	0	1	1	1	0	0	0	0
<i>Katamysis warpachowskyi</i> Sars, 1893	ПК	0	0	3	13	3	0	0	0	0
<i>Limnomysis benedeni</i> Czerniavsky, 1882	ПК	0	0	0	3	1	0	0	0	0
<i>Pterocuma rostrata</i> (Sars, 1894)	ПК	0	0	0	14	25	0	0	0	0
<i>P. sowinskyi</i> (Sars, 1894)	ПК	0	0	14	17	13	0	7	0	0
<i>P. pectinata</i> Sowinsky, 1893	ПК	0	0	0	0	3	0	0	0	0
<i>Pseudocuma cercaroides</i> Sars, 1894	ПК	0	0	8	10	3	0	7	0	0
<i>Caspiocuma campylaspoides</i> (Sars, 1897)	ПК	0	0	1	1	0	0	7	0	0
<i>Schizorhynchus bilamellatus</i> Sars, 1900	ПК	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Dikergammarus haemobaphes</i> (Eichwald, 1841)	ПК	0	30	20	20	13	0	29	50	17
<i>D. villosus</i> (Sowinsky, 1894)	ПА	0	15	13	10	3	0	64	0	0
<i>D. caspius</i> (Pallas, 1771)	ПК	0	0	1	8	10	6	0	0	0
<i>Pontogammarus robustoides</i> (Sars, 1894)	ПК	0	10	11	15	20	13	43	17	0
<i>P. maeoticus</i> (Sowinsky, 1894)	ПК	0	5	4	16	3	0	14	0	0
<i>Obesogammarus obesus</i> (Sars, 1896)	ПК	0	10	4	17	15	0	29	0	0
<i>Uroniphargoides spinicaudatus</i> (Cărașu, 1943)	ПК	0	0	0	0	0	6	0	0	0
<i>Wolgagammarus dzjubani</i> (Mordukhay-Boltovskoy et Ljakhov, 1972)	ПК	0	0	8	24	15	6	7	0	0
<i>Stenogammarus similis</i> (Sars, 1894)	ПК	0	0	0	1	10	0	0	0	0
<i>S. deminutus</i> (Stebbing, 1906)	ПК	0	0	0	0	3	0	0	0	0
<i>S. karausui</i> Derzhavin & Pjatakova, 1962	ПК	0	0	0	0	0	6	0	0	0
<i>Pandorites platycheir</i> (Sars, 1896)	ПК	0	0	1	0	25	44	7	0	0
<i>Shablogammarus chablensis</i> (Carausu, 1943)	ПА	0	0	13	8	3	0	0	0	0
<i>Chaetogammarus warpachowskyi</i> (Sars, 1894)	ПК	0	0	1	24	15	6	0	0	0
<i>Ch. ischnus</i> (Stebbing, 1898)	ПК	0	0	0	2	0	0	0	0	0
<i>Gmelinoides fasciatus</i> (Stebbing, 1899)	Б	31	10	3	0	3	0	0	33	25
<i>Chelicerophium curvispinum</i> Sars, 1895	ПК	0	40	17	11	8	6	86	67	8
<i>Ch. sowinskyi</i> Martynov, 1924	ПА	0	35	9	7	5	0	36	50	8
<i>Ch. maeoticum</i> Sowinsky, 1898	ПК	0	0	3	5	5	0	0	0	0
<i>Asellus aquaticus</i> (L., 1758)	П	13	3	1	1	0	0	7	8	25
<i>Jaera sarsi</i> Valkanov, 1936	ПК	0	0	0	7	5	0	0	0	0
Всего видов		2	9	22	26	26	9	15	6	5

Примечание. Происхождение (Пр): ПК – понто-каспийский, ПА – понто-азовский, Б – байкальский, П – палеарктический. Водные объекты: 1 – Горьковское водохранилище, 2 – Чебоксарское водохранилище, 3 – Куйбышевское водохранилище, 4 – Саратовское водохранилище, 5 – Волгоградское водохранилище, 6 – незарегулированный участок р. Волги от г. Волгограда до г. Астрахани, 7 – Нижнекамское водохранилище, 8 – Воткинское водохранилище, 9 – Камское водохранилище.

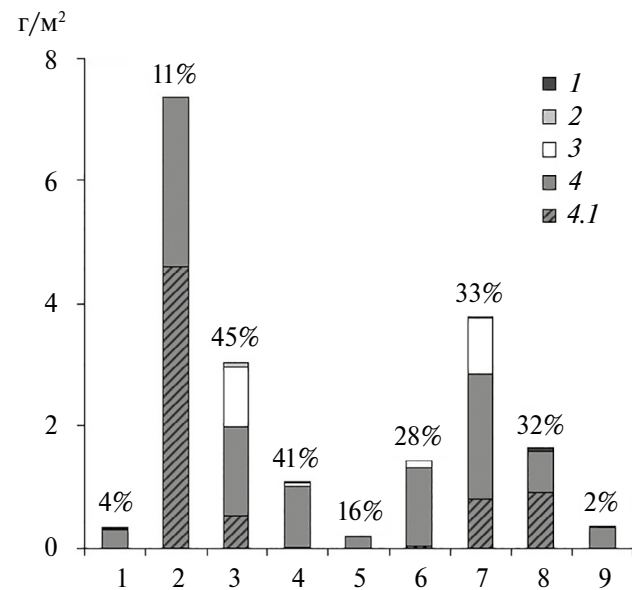
Сравнение полученных нами последовательностей фрагмента гена COI ряда видов из Саратовского водохранилища с таковыми из GeneBank показало следующие совпадения: *Chaetogammarus warpachowskyi* совпадает на >94% с

последовательностям ON258146.1 и ON258046.1 из Каспийского моря, *Paramysis lacustris* – с последовательностями DQ779824.1 и DQ779823.1 из дельты р. Волги, *Pontogammarus robustoides* – с последовательностями гаплотипа “е” AY189509.1

**Таблица 2.** Средняя численность и биомасса наиболее распространенных видов высших ракообразных в реках Волга и Камы в 2009–2023 гг.

Виды	Средняя Волга		Нижняя Волга		Река Кама	
	$N_{\text{ср}}$	$B_{\text{ср}}$	$N_{\text{ср}}$	$B_{\text{ср}}$	$N_{\text{ср}}$	$B_{\text{ср}}$
<i>Chelicorophium curvispinum</i>	1097	2.746	49	0.085	411	0.416
<i>C. sowinskyi</i>	72	0.061	6	0.037	201	0.156
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i>	59	1.750	29	0.194	23	0.352
<i>Gmelinoides fasciatus</i>	6	0.037	—	—	52	0.140
<i>Pontogammarus robustoides</i>	1	0.009	7	0.096	13	0.117
<i>Pandorites platycheir</i>	5	0.050	31	0.441	—	—
<i>Shablogammarus chablensis</i>	46	0.057	26	0.019	—	—

Примечание.  $N_{\text{ср}}$  — средняя численность вида, экз./м<sup>2</sup>,  $B_{\text{ср}}$  — средняя биомасса вида, г/м<sup>2</sup>; “—” — данные отсутствуют.



**Рис. 1.** Биомасса (г/м<sup>2</sup>) отрядов высших ракообразных в водных объектах рек Волги и Камы. Доля ракообразных в биомассе “мягкого” бентоса дана в %. Здесь и на рис. 2, водные объекты: 1 – Горьковское водохранилище, 2 – Чебоксарское водохранилище, 3 – Куйбышевское водохранилище, 4 – Саратовское водохранилище, 5 – Волгоградское водохранилище, 6 – незарегулированный участок р. Волги от г. Волгограда до г. Астрахани, 7 – Нижнекамское водохранилище, 8 – Воткинское водохранилище, 9 – Камское водохранилище. Группы ракообразных: 1 – Isopoda, 2 – Cumacea, 3 – Mysidacea, 4 – Amphipoda, из них 4.1 – представители сем. Corophiidae.

из Каспийского моря и AY529046.1 из дельты р. Волги, *Dikerogammarus villosus* — с последовательностями KF478533.1 из р. Дуная (г. Бабабдаг, Румыния) и KM208866.1 из Дуругельского лимана (Турция), *Wolgagammarus dzjubani* — с последовательностью ON257989.1 из низовьев р. Волги (с. Замьяны, Россия), *Chelicorophium maeoticum* — с последовательностями ON258148.1 из р. Иловля, притока р. Дон (Россия), OR736065.1 из Ван Харинксма Канала (Кистерзейл, Гидерландия),

*Chelicorophium sowinskyi* — с последовательностями ON258039.1 из оз. Катлабух (с. Утконосовка, Украина) и ON258028.1 из Езерецкого озера (Болгария).

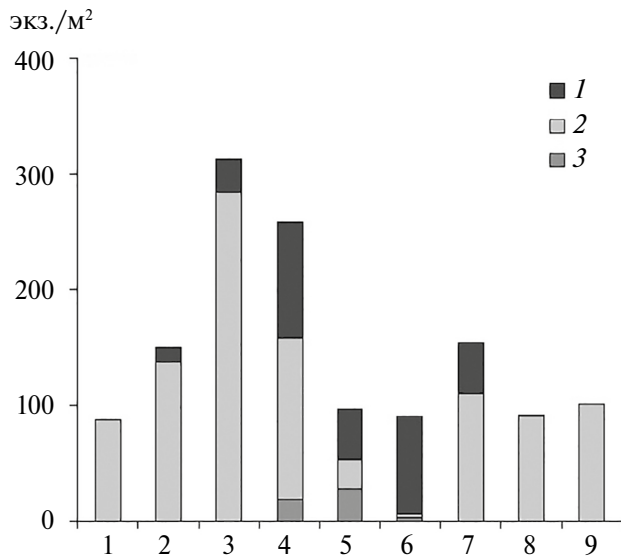
Доля высших ракообразных в биомассе “мягкого” макрозообентоса в изученных водоемах различна (рис. 1). В самых северных водохранилищах (Горьковском и Камском) она минимальна (2–4%), в Куйбышевском водохранилище — максимальна (45%).

Среди высших ракообразных амфиподы преобладали во всех изученных водоемах и по численности (83–99% в разных водохранилищах), и по биомассе (66–99%) (рис. 1). Наиболее высокой биомассы амфиподы достигали в Чебоксарском (7.34 г/м<sup>2</sup>), Нижнекамском (2.82 г/м<sup>2</sup>) и Куйбышевском водохранилищах (1.98 г/м<sup>2</sup>). Мизиды играли важную роль только в Куйбышевском (0.97 г/м<sup>2</sup>, или 32% биомассы ракообразных) и Нижнекамском водохранилищах (0.94 г/м<sup>2</sup>, 25%). Изоподы и кумовые раки во всех водоемах встречались единично (рис. 1).

Обнаруженные в водохранилищах амфиподы с учетом их морфологии и типа субстрата, на котором они обитают, могут быть отнесены к трем экоморфам (Copilas-Ciocianu, Sidorov, 2022): “цепляющиеся” (clingers: *Chaetogammarus warpachowskyi*), “ползающие” (crawlers: *Dikerogammarus caspius*, *D. haemobaphes*, *D. villosus*, *Shablogammarus chablensis*, *Gmelinoides fasciatus*) и “роющие” (diggers: *Wolgagammarus dzjubani*, *Stenogammarus similis*, *S. deminutus*, *Pontogammarus robustoides*, *P. maeoticus*, *Obesogammarus obesus*, *Pandorites platycheir*). Симбионты (symbionts) в изученных водоемах не обнаружены.

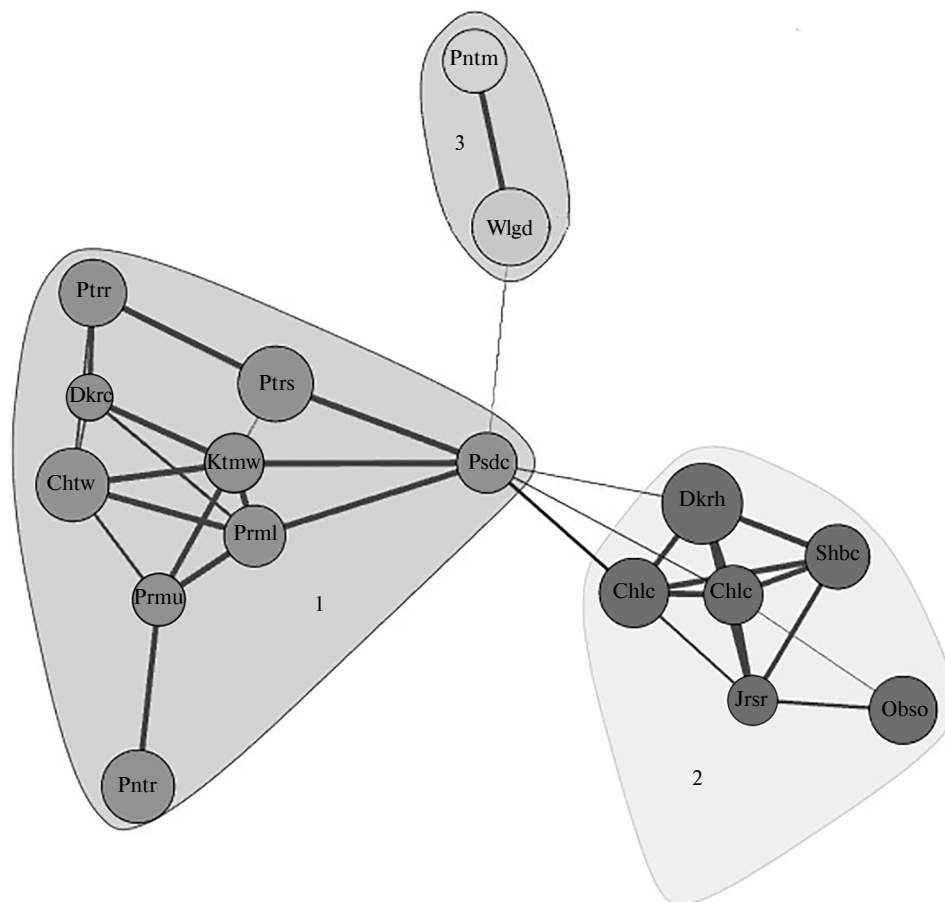
В большинстве водных объектов преобладали ползающие амфиподы (рис. 2), за исключением Волгоградского водохранилища и незарегулированного участка р. Волги, где преимущественное развитие получили роющие экоморфы.

Максимальное количество (7) статистически достоверных ценотических связей с другими



**Рис. 2.** Соотношение экоморф амфипод в водных объектах рек Волги и Камы. Экоморфы: 1 – роющие, 2 – ползающие, 3 – цепляющиеся.

видами ракообразных зарегистрировано для кумовых раков *Pseudocuma cercaroides* (рис. 3), которые немногочисленны в изученных водоемах. Также относительно редкие представители мизид *Paramysis ullskyi*, *P. lacustris* и *Katamysis warpachowskyi* встречались совместно с другими видами ракообразных (по 5, 5 и 6 связей соответственно). Несмотря на доминирование амфипод по числу видов, численности и биомассе, в водохранилищах Средней Волги и р. Камы большинство из них живут обособленно. Многочисленные связи с другими видами ракообразных зарегистрированы только для *Chaetogammarus warpachowskyi*, *Dikerogammarus haemobaphes* (по 5 связей), *Dikerogammarus caspius*, *Shablogammarus chablensis* (по 4), а также для представителей семейства корофид *Chelicorophium curvispinum* (5 связей) и *C. sowinskyi* (6). Эти гаммариды относятся либо к цепляющимся экоморфам, либо к ползающим. Таким образом, характеризующиеся роющим поведением амфиподы в большинстве случаев не формируют ценоотические связи с другими видами ракообразных.



**Рис. 3.** Граф межвидовых связей высших ракообразных в водных объектах Средней и Нижней Волги. Chlc – *Chelicorophium curvispinum*, Chls – *C. sowinskyi*, Chtw – *Chaetogammarus warpachowskyi*, Dkrc – *D. caspius*, Dkrh – *Dikerogammarus haemobaphes*, Jrsr – *Jaera sarsi*, Ktmw – *Katamysis warpachowskyi*, Obso – *Obsogammarus obesus*, Pntm – *P. maeoticus*, Pntr – *Pontogammarus robustoides*, Prml – *Paramysis lacustris*, Pmu – *P. ullskyi*, Psdc – *Pseudocuma cercaroides*, Ptrr – *P. rostrata*, Ptrs – *Pterocuma sowinskyi*, Shbc – *Shablogammarus chablensis*, Wlgs – *Wolgagammarus dzjubani*; 1–3 – кластеры; толщина ребра – сила связи, размер маркера – частота встречаемости видов.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

За период исследований в изученных водных объектах выявлено 32 вида высших ракообразных. Однако приведенный список для незарегулированного участка р. Волги от г. Волгограда до г. Астрахани далеко не полон из-за недостаточной его изученности в рамках проведенных нами экспедиционных исследований. Для этого участка в литературе указывают 30 видов высших ракообразных (Чуйков и др., 1996; Даирова, 2004; Даирова, Тарасова, 2017). В 2023 г. в Саратовском водохранилище обнаружены два редких вида ракообразных. Это кумовый рак *Schizorhynchus bilamellatus* Sars, 1900, которого в 1995 г. находили на заиленных песках устьевого участка р. Сок — притока Саратовского водохранилища (Головатюк, 2003), а также *Chelicorophium maeoticum* Sowinsky, 1898, которого в 1980 г. отмечали на серых илах в притоке Волгоградского водохранилища р. Большой Иргиз (Бородич, Лавров, 1983) и в Волгоградском водохранилище (Филинова и др., 2008).

Несмотря на высокую инвазионную активность высших понто-каспийских и понто-азовских ракообразных, в р. Волге наибольшую численность и встречаемость формируют виды, обитавшие в реке еще до сооружения каскада водохранилищ: *Dikerogammarus haemobaphes*, *Pontogammarus robustoides*, а также корофииды *Chelicorophium curvispinum*. Успешность расселения этих видов и ее причины (эврифагия, эврибионтность, высокая плодовитость, быстрый рост, раннее созревание самок, устойчивость к антропогенному загрязнению) широко освещена в литературе, посвященной инвазиям амфипод в реки Западной Европы, а также их расселению в водоемах Европейской части России, в том числе в континентальных водоемах Северо-Запада (Дедю, 1980; Jażdżewski, Konopacka, 2002; Биологические..., 2004; Grabowskyi et al., 2007; Holdich, Röckl, 2007; Курина, 2017; Son et al., 2020; Березина, 2023). Вместе с тем относительно недавно обнаруженные в изученных водоемах виды *Pseudocuma cercaroides*, *Chaetogammarus warpachowskyi*, *Katamysis warpachowskyi*, *Shablogammarus chablensis* быстро стали важными компонентами донных сообществ водохранилищ.

Наибольшее число видов нами зарегистрировано в Нижней Волге, однако максимальные значения численности и биомассы характерны для водоемов Средней Волги (Чебоксарское водохранилище, верхние плесы Куйбышевского водохранилища), а также для Нижнекамского водохранилища (рис. 1). Здесь сформировались условия для массового развития амфипод и мизид: песчаные побережья и каменисто-галечные биотопы с зарослями высших водных растений. Ранее установлено, что ракообразные формируют

ценотические комплексы с моллюсками рода *Dreissena* (Greenwood et al., 2001; Яковлева, 2010; Курина, Селезнев, 2019). Однако не выявлено статистически значимой зависимости между обилием дрейссены и количеством ракообразных.

Роющие амфиподы (роды *Stenogammarus*, *Pontogammarus* и *Pandorites*) приспособлены преимущественно к зарыванию в мелкодисперсные субстраты. Считают (Copilaș-Ciocianu, Sidorov, 2022), что их местообитания частично перекрываются с цепляющимися амфиподами (*Chaetogammarus warpachowskyi*), приспособленными прикрепляться к водорослям и растительным субстратам на прибрежных участках водоемов. Однако в изученных водных объектах *Ch. warpachowskyi* не формирует ценотических связей с роющими амфиподами, которые в большинстве случаев живут обособленно (рис. 3). Это связано с тем, что в водохранилищах рек Волги и Камы подвижные роющие амфиподы способны перемещаться на значительные расстояния (Josens et al., 2005). Они занимают биотопы, которые трудно освоить другим амфиподам и прочим ракообразным. Например, песчаные побережья, подверженные воздействию ветра и волн, а также глубоководные песчаные участки водоемов, бедные органическими веществами. Ползающие морфы амфипод (роды *Dikerogammarus*, *Shablogammarus* и *Gmelinoides*) обычно прячутся в каменистых субстратах, а также в колониях моллюсков рода *Dreissena*, локально они образуют массовые поселения.

Роющие экоморфы амфипод распространены и доминируют в водоемах Нижней Волги, где преобладают песчаные и илистые грунты (Шашуловский, Мосияш, 2010). Ползающие экоморфы преобладают в водохранилищах Средней Волги и р. Камы, а также в Саратовском водохранилище. Эти водоемы характеризуются значительным разнообразием биотопов (рис. 2). Байкальские гаммариды *Gmelinoides fasciatus* по морфологии и преобладающему типу заселяемого грунта отнесены нами к ползающим экоморфам. Однако известно, что они способны также закапываться в грунт (Барков, 2006). Такой способностью можно объяснить сравнительно высокие значения их численности и биомассы не только в зарослях высших водных растений и каменистых грунтах, но и на песчаных русловых и прибрежных биотопах Горьковского, Воткинского и Камского водохранилищ (табл. 2).

Ранее установлено (Курина, Селезнев, 2019), что наиболее распространенные в реках Волге и Каме кумовые ракообразные *Pseudocuma cercaroides* и *Pterocuma sowinskyi* формируют ценотические связи с видами, предпочитающими песчаные биотопы: двустворчатыми моллюсками *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) и *Monodacna colorata* (Eichwald, 1829). Также показано в работе



В.А. Яковлева и А.В. Яковлевой (2012). Кроме того, в исследованных водных объектах эти ракообразные образовывали ценотические связи с брюхоногим моллюском *Lithoglyphus naticoides* (Preiffer, 1828). Максимальное количество связей формирует *Pseudocuma cercaroides* (рис. 3), которая отнесена нами к пелофильным видам. Однако вид обнаружен и на песчаных грунтах (Курина и др., 2023). Из-за значительной экологической пластичности *P. cercaroides* формирует ценотические связи как с видами, обитающими на илах с растительными остатками (кластер 1), так и с видами из преимущественно глубоководных биотопов, связанными с моллюсками *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) (кластер 2), а также с типично псаммофильными видами мелководной зоны водоемов (кластер 3).

Все выявленные мизиды относятся к кластеру 2 (рис. 3) и образуют относительно многочисленные связи с кумовыми ракообразными и некоторыми амфиподами, приуроченными к зарослям высших водных растений (*Chaetogammarus warpachowskyi*, *Dikerogammarus caspius*, *Pontogammarus robustoides*). Этот ценоз ракообразных характерен для илистых биотопов на свале глубин речного русла, и он не связан с консорциями, образуемыми моллюсками рода *Dreissena*.

Вероятно, при расселении видов понто-каспийского и понто-азовского происхождения имеют место так называемые сопряженные инвазии, когда натурализация одного вида в донные сообщества водоемов способствует натурализации других видов одного с ним биогеографического комплекса или даже различного происхождения, но преадаптированных к межвидовым отношениям друг с другом (Орлова, 2011).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В реках Волге и Каме в период 2009–2023 гг. зарегистрировано 32 вида высших ракообразных, из них 5 видов мизид, 6 видов кумовых ракообразных, 19 видов амфипод и 2 вида изопод. Наиболее часто встречаются амфиподы *Dikerogammarus haemobaphes*, *Pontogammarus robustoides*, *Chelicorophium curvispinum*, заселившие водные объекты Средней и Нижней Волги до сооружения каскада водохранилищ. Доля высших ракообразных в биомассе “мягкого” макрозообентоса минимальна в Горьковском (2%) и Камском (4) водохранилищах, максимальна — в Куйбышевском водохранилище (45). Сравнительный анализ последовательностей фрагмента гена COI подтвердил видовую принадлежность амфипод *Chaetogammarus warpachowskyi*, *Pontogammarus robustoides*, *Dikerogammarus villosus*, *Wolgagammarus dzjubani*, *Chelicorophium maeoticum*, *Ch. sowinskyi* и мизид *Paramysis lacustris*. Последовательности образцов этих видов из Саратовского водохранилища идентичны

таковым из Каспийского моря, дельты р. Волги и водоемов Европы. Среди высших ракообразных амфиподы значительно преобладают во всех изученных водоемах и по численности, и по биомассе, изоподы и кумовые ракообразные встречаются единично. Отмеченные амфиподы с учетом их морфологии и типа субстрата, на котором они обитают, отнесены к трем экоморфам: “цепляющиеся”, “ползающие” и “роющие”. В большинстве изученных водоемов доминируют ползающие экоморфы. Максимальное количество статистически достоверных ценотических связей с другими видами ракообразных зарегистрировано у кумовых ракообразных и мизид. Амфиподы, отнесенные к роющим экоморфам, в большинстве случаев не формируют ценотических связей с другими ракообразными.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

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

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас беспозвоночных Каспийского моря. 1968. М.: Пищ. пром-ть.
- Баканов А.И. 2000. Использование зообентоса для мониторинга пресноводных водоемов // Биология внутр. вод. № 1. С. 68.
- Барков Д.В. 2006. Экология и биология байкальского вселенца *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) и его роль в экосистеме Ладожского озера: Дис. ... канд. биол. наук. 224 с.
- Бенинг А.Л. 1924. К изучению придонной жизни реки Волги. Саратов: Тр. Волжск. биол. ст.
- Березина Н.А. 2023. Анализ фауны амфипод континентальных водоемов Северо-Запада европейской части России // Зоол. журн. Т. 102. № 10. С. 1104. <https://doi.org/10.31857/S0044513423090039>
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. 2004. СПб.: Тов-во науч. изданий КМК.
- Бородич Н.Д. 1978. Каспийские Peracarida (Crustacea) в Саратовском водохранилище // Зоол. журн. Т. 57. Вып. 5. С. 783.
- Бородич Н.Д., Лавров В.Л. 1983. О донной фауне р. Большой Иргиз // Биология внутр. вод: Информ. бюл. № 59. С. 22.
- Волга и ее жизнь. 1978. Л.: Наука.
- Головатюк Л.В. 2003. Макрозообентос р. Сок: состав, распределение, структурные показатели // Изв. Самар. науч. центра РАН. Вып. 1. С. 102.
- Грезе И.И. 1977. Амфиподы Черного моря и их биология. Киев: Наук. думка.
- Даурова Д.С. 2004. Современное состояние макрозообентоса в мониторинге водотоков дельты р. Волги и Волго-Ахтубинской поймы: Дис. ... канд. биол. наук. Тольятти. 218 с.

- Даирова Д.С., Тарасова О.Г. 2017. Биоразнообразие и пространственное распределение макрозообентоса в водотоках Волго-Ахтубинской поймы как объекта особо охраняемых природных территорий России // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 26. № 3. С. 137.
- Дедю И.И. 1980. Амфиподы пресных и солоноватых вод Юго-Запада СССР. Кишинев: Штиинца.
- Курина Е.М. 2017. Чужеродные виды амфипод (Amphipoda, Gammaridea) в составе донных сообществ Куйбышевского и Саратовского водохранилищ: особенности распространения и стратегий жизненных циклов // Рос. журн. биол. инвазий. Т. 10. № 2. С. 69.  
<https://doi.org/10.1134/S2075111717030080>
- Курина Е.М., Селезнев Д.Г. 2019. Анализ закономерностей организации комплексов видов макрозообентоса понто-каспийского и понто-азовского происхождения в водохранилищах Средней и Нижней Волги // Экология. № 1. С. 62.  
<https://doi.org/10.1134/S0367059719010050>
- Курина Е.М., Селезнев Д.Г., Шерышева Н.Г. 2023. Зависимость распространения чужеродных видов макрозообентоса от типа и состава грунта в Волжских и Камских водохранилищах // Биология внутр. вод. № 2. С. 243.  
<https://doi.org/10.1134/S1995082923020141>
- Курина Е.М., Селезнев Д.Г., Шерышева Н.Г. 2021. Распространение чужеродных видов макрозообентоса и их ценоотические комплексы в камских водохранилищах // Рос. журн. биол. инвазий. Т. 14. № 4. С. 85.  
<https://doi.org/10.35885/1996-1499-2021-14-4-85-96>
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. 1960. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М.: Изд-во АН СССР.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Ракообразные. 1995. СПб.: Наука. Т. 2.
- Орлова М.И. 2011. Биологическая инвазия — горнило для эволюции // Экологическая генетика человека. Т. 9. № 3. С.33.
- Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. 1992. СПб.: Гидрометеоиздат.
- Селезнев Д.Г. 2023. Программа определения и анализа ассоциированности видов в экологических сообществах // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 32. Вып. 3. С. 50.  
<https://doi.org/10.24412/2073-1035-2023-10498>
- Урюпова Е.Ф. 2008. Морфологический, филогенетический и экологический обзор Понто-Каспийских корофиид (Corophiinae, Corophiidae, Amphipoda): Дис. ... канд. биол. наук. Москва. 191 с.
- Филинова Е.И., Малинина Ю.А., Шляхтин Г.В. 2008. Биоинвазии в макрозообентосе Волгоградского водохранилища // Экология. № 3. С. 206.  
<https://doi.org/10.1134/S1067413608030077>
- Чуйков Ю.С., Бухарицын П.И., Киселева Л.А. и др. 1996. Гидролого-гидробиологический режим Нижней Волги // Экология Астраханской области. Вып. 4. Астрахань: ИТА "Интерпресс".
- Шашуловский В.А., Мосияш С.С. 2010. Формирование биологических ресурсов Волгоградского водохранилища в ходе сукцессии его экосистемы. М.: Тов-во науч. изданий КМК.
- Яковлев В.А., Яковлева А.В. 2012. Кумовые ракообразные (Crustacea: Cumacea) в верхних плесах Куйбышевского водохранилища // Уч. зап. Казанск. ун-та. Т. 154. Кн. 2. Естественные науки. С. 216.
- Яковлева А.В. 2010. Фауна и экология бентосных вселенцев верхней части Куйбышевского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань.
- Bernauer D., Jansen W. 2006. Recent invasions of alien macroinvertebrates and loss of native species in the upper Rhine River, Germany // Aquat. Invasions. V. 1. № 2. P. 55.  
<https://doi.org/10.3391/ai.2006.1.2.2>
- Carasu S., Dobreanu E., Manolache C. 1955. Fauna Republicii Populare Romini. V. 4: Crustacea fasc. 4: Amphipoda forme salmastre si de apa dulce. Academia Republicii Populare Romine.
- Copilaş-Ciocianu D., Sidorov D. 2022. Taxonomic, ecological and morphological diversity of Ponto-Caspian gammaroid amphipods: A review // Organisms Divers. and Evol. V. 22. Iss. 2. P. 285.  
<https://doi.org/10.1007/s13127-021-00536-6>
- Folmer O., Black M., Hoeh W. et al. 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit 1 from diverse metazoan // Mol. Mar. Biol. Biotech. V. 3. P. 294.
- Greenwood K.S., Thorp J.H., Summers R.B., Guelda D.L. 2001. Effects of an exotic bivalve mollusc on benthic invertebrates and food quality in the Ohio River // Hydrobiologia. V. 462. P. 169.  
<https://doi.org/10.1023/A:1013190301967>
- Grabowskyi M., Băcela K., Konopacka A. 2007. How to be an invasive gammarid (Amphipoda: Gammaroidea) — comparison of life history traits // Hydrobiologia. V. 590. P. 75.  
<https://dx.doi.org/10.1007/s10750-007-0759-6>
- Haas G., Brunke M., Streit B. 2002. Fast turnover in dominance of exotic species in the Rhine River determines biodiversity and ecosystem function: an affair between amphipods and mussels // Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and man management. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ. P. 426.
- Holdich D.M., Pöckl M. 2007. Invasive crustaceans in European inland waters // Biological invaders in inland waters: profiles, distribution and threats. Dordrecht: Springer. P. 29.
- Jazdzewski K., Konopacka A. 2002. Invasive Ponto-Caspian species in waters of the Vistula and Oder Basins and the Southern Baltic Sea // Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ. P. 384.
- Josens G., Bij de Vaate A., Usseglio-Polatera P. et al. 2005. Native and exotic Amphipoda and other Pericarida in the River Meuse: new assemblages emerge from a fast changing fauna // Hydrobiologia. V. 542. P. 203.  
<https://doi.org/10.1007/s10750-004-8930-9>



Son M.O., Prokin A.A., Dubov P.G. et al. 2020. Caspian invaders vs Ponto-Caspian locals – range expansion of invasive macroinvertebrates from Volga Basin results

in high biological pollution of the Lower Don River // Manage. Biol. Invasions. V. 11. Iss. 2. P. 178.  
<https://doi.org/10.3391/mbi.2020.11.2.02>

## Higher Crustaceans (Malacostraca, Arthropoda) in the Volga and Kama Rivers

E. M. Kurina<sup>1, \*</sup>

<sup>1</sup>Severtsov Institute of Ecology and Evolution Russian Academy of Science, Moscow, Russia

\*e-mail: [ekaterina\\_kurina@mail.ru](mailto:ekaterina_kurina@mail.ru)

The study presents an analysis of the current species composition and the main quantitative characteristics of higher crustaceans of water bodies of the Middle and Lower Volga River and of the Kama River. The dominance of amphipods in all studied water bodies was revealed, among which *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841), *Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894), *Chelicorophium curvispinum* Sars, 1895 occur most frequently and in mass. According to morphology and the type of inhabited substrate, the recorded amphipods are categorized into three ecomorphs: “clingers”, “crawlers” and “diggers”, with crawlers dominating in most of the studied water bodies. It was noted that the diggers live predominantly isolated, and cohabitation with other members of the class Malacostraca is sporadically. It is also noted that despite the relatively rare occurrence of mysids and cumaceans, they form the maximum number of statistically reliable stable price relationships with other crustacean species.

**Keywords:** higher crustaceans, Volga River reservoirs, Kama River reservoirs, amphipod ecomorphs, cenotic relationships