

УДК 574.587 : 591.9 (210.5) : 591.65 : 595.371.13/15 (476)

БИОТОПИЧЕСКАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ ЧУЖЕРОДНЫХ И НАТИВНЫХ ВИДОВ РАЗНОНОГИХ РАКООБРАЗНЫХ (AMPHIPODA, CRUSTACEA) В УСЛОВИЯХ ВОДОЕМОВ БЕЛАРУСИ

А. И. МАКАРЕНКО¹⁾, В. В. ВЕЖНОВЕЦ¹⁾

¹⁾Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по биоресурсам,
ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Беларусь

Впервые для аборигенных и чужеродных видов разноногих ракообразных определены величины их встречаемости в бассейнах основных рек Беларуси. Наиболее заселен чужеродными видами бассейн реки Припять, наименее – Немана. В р. Западная Двина на территории Беларуси чужеродные виды не найдены. По встречаемости аборигенных видов на первом месте бассейн р. Припять, а затем Западная Двина и Неман. Определено, что наиболее встречаемым из чужеродных видов является *Dikergammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841), а из нативных – *Gammarus varsoviensis* (Jazdzewski, 1975). В пределах Беларуси все чужеродные виды приурочены к текущим водам, а нативные встречаются как лентических, так и лотических экосистемах. Выделены основные типы биотопов, в которых обитают равноногие ракообразные. Количество местообитаний, заселяемое чужеродными видами амфипод, разнообразнее, чем у аборигенных видов (представители нативной фауны отмечены только в 4-х, а чужеродные в 10-ти биотопах). Большая эвритопность инвазивных видов может служить предпосылкой успешности колонизации новых местообитаний. Установлено, что биотопическая приуроченность зависит от возрастной структуры популяции в конкретном местообитании. Наибольшая разница в средних размерах тела чужеродных видов наблюдается между растительными и твердо-субстратными биотопами. Вне зависимости от происхождения видов для молодежи предпочитаемыми биотопами являются заросли высшей водной растительности.

Ключевые слова: амфиподы; ракообразные; нативные виды; чужеродные виды; встречаемость; размеры особей; биотопы; биотопическая приуроченность.

Благодарность. Работа частично поддержана грантами БРФФИ № Б18М-094 и Б18МС-16.

BIOTOPIC CONFINEMENT OF ALIEN AND NATIVE SPECIES OF DIFFERENT-LEGGED CRUSTACEANS (AMPHIPODA, CRUSTACEA) IN THE CONDITIONS OF WATERBODIES OF BELARUS

A. I. MAKARANKA^a, V. V. VEZHNAVETS^a

^aScientific and Practical Center of the National Academy of Sciences for Bioresources,
Academicheskaya street, 27, 220072, Minsk, Belarus

Corresponding author: A. I. Makaranka (amakarenko198989@mail.ru)

For the first time, for aboriginal and alien species of different-legged crustaceans, the values of their occurrence in the basins of the main rivers of Belarus were determined. The most inhabited by alien species is the Pripyat River Basin, the

Образец цитирования:

Макаренко А. И., Вежновец В. В. Биотопическая приуроченность чужеродных и нативных видов разноногих ракообразных (Amphipoda, Crustacea) в условиях водоемов Беларуси // Журн. Белорус. гос. ун-та. Экология. 2018. № 4. С. 29–41.

For citation:

Makaranka A. I., Vezhnavecs V. V. Biotopic confinement of alien and native species of different-legged crustaceans (Amphipoda, Crustacea) in the conditions of waterbodies of Belarus. *State Univ. Ecol.* 2018. No. 4. P. 29–41 (in Russ.).

Авторы:

Андрей Игоревич Макаренко – магистр биологических наук, научный сотрудник.

Василий Васильевич Вежновец – кандидат биологических наук, доцент; ведущий научный сотрудник.

Authors:

Andrei I. Makaranka, master of biological sciences, researcher. amakarenko198989@mail.ru

Vasil V. Vezhnavecs, PhD (biology) associate professor, leading researcher.

vezhn47@mail.ru

aboriginal species in the first place is the basin of the r. Pripyat, and then Zap. Dvina and Neman. It was determined that the most common of alien species is *Dikerogammarus haemobaphes* [Eichwald, 1841], and of the native species – *Gammarus* least – the Neman River. In r. Western Dvina on the territory of Belarus alien species were not found. The occurrence of *varsoviensis* [Jazdzewski, 1975]. Within Belarus, all alien species are confined to flowing waters, and native species are found as lentic, and they are found as lent sets, as well as those that are found in the same way that they are found in lectures, and they are found as lent sets. The main types of biotopes in which isopod crustaceans are found. The number of habitats inhabited by alien species of amphipods is more diverse than that of native species: representatives of the native fauna are noted only in 4, and alien species in 10 biotopes. The large eurytopic character of invasive species may be a prerequisite for the success of the colonization of new habitats. It was established that the biotopic confinement depends on the age structure of the population in a specific habitat. The greatest difference in the average body size of alien species is mainly observed between plant and solid-substrate biotopes. Regardless of the origin of species for juveniles, preferred habitats are overgrown with higher aquatic vegetation.

Key words: amphipods; crustaceans; native species; alien species; frequency; size of individuals; biotopes; biotopic confinement.

Acknowledgment. Research work was partly supported by Belarusian Republican Fund of Fundamental Research No. B18M-094 and No. B18MC-16.

Введение

Пространственная структура видовых популяций является одной из характеристик их экологических ниш. Известно, что в каждом конкретном водоеме и даже местообитании создается ряд абиотических и биотических условий, способных влиять на размещение животных. Особенности некоторых видов является оседлость, а других – активное перемещение в водоеме между различными биотопами в поисках пищи или оптимальных абиотических условий. Кроме того, разные возрастные группы могут иметь разную пространственную структуру в водоеме, то есть менять свою биотопическую приуроченность в процессе роста и развития и в течение вегетационного сезона. Все это влияет на размерный состав животных в тех или иных местообитаниях. Благодаря пространственному разделению ниш и различных условий обитания иногда наблюдается сосуществование между близкими видами в одном местообитании.

Конкурентные взаимодействия между аборигенными и чужеродными видами обычно рассматриваются с позиций теории экологической ниши, трофической интерференции или вытеснения за счет более высоких скоростей воспроизводства. Известно, что понто-каспийские вселенцы часто занимают уже нарушенную природные экосистемы, где в силу произошедших изменений параметров среды обитания появляются свободные экологические ниши, которые уже не могут заполнить аборигенные виды. Есть и противоположная точка зрения, согласно которой в процессе колонизации чужеродные виды вступают в конкурентные отношения с нативной фауной, что является причиной трансформации экологических ниш аборигенных видов [1].

Цель исследования: установить частоту встречаемости и степень биотопической приуроченности нативных и чужеродных видов амфипод в условиях белорусских лотических и лентических экосистем.

Материал и методы исследования

В 2011–2017 гг. обследованы речные бассейны Днепра, Припяти, Немана, Западной Двины и Западного Буга, которые находились во всех областях Республики Беларусь. Отобраны пробы в основных водотоках и водоемах страны: реках (Мухавец, Пина, Припять, Днепр ниже, Неман, Сож, Западная Двина, Западный Буг), канале Днепро-Бугский и др., а также в озерных комплексах Браславского, Ушачского, Верхнедвинского и других р-нов Витебской обл. Наряду с крупными водотоками и водоемами включались притоки второстепенного значения и канализированные системы, имеющие прямую или косвенную связь с ними.

В общей сложности исследовано 342 места отбора проб, среди которых 156 характеризовались отсутствием как чужеродных, так и нативных видов амфипод, либо численностью особей, низкой для их обнаружения при разовых сборах. На 138 обнаружены нативные виды, 48 характеризовались присутствием чужеродных видов амфипод.

При отборе проб использовались следующие способы:

1. Основным или стандартным биотопом было определено заросшее высшей водной растительностью побережье, где производили отбор как количественных, так и качественных проб гидробиологическим сачком по стандарту ISO 7828 (в прибрежной зоне 5–10 м вдоль береговой линии, на глубине 0,2–0,7 м).

2. Ручной сбор материала производился вдоль берега водоема, в основном в прибрежной растительности и на открытых участках. Особи собирались с различного рода погруженных твердых субстратов со стороны дна или в расщелинах (камней, коряг, моллюсков, комьев грунта и др.), которые они использовали в качестве убежища.

3. Лов тралом салазочного типа (размер створа трала 50×30 см) использовался для взятия качественных проб с больших глубин, либо на достаточно удаленных от береговой линии местах.

4. Отбор проб дночерпателем Петерсена производили на больших глубинах и русловых частях рек. Штанговый дночерпатель с площадью облова 1/40 м² использовался в тех местах, где отсутствовала возможность количественного или качественного отбора сачком, в основном, на гравийно-булыжниковом субстрате, а также на мелководьях с плотными грунтами.

Отобранный грунт промывали через сито из мельничного газа с ячейей не более 500 мкм. Образцы исследуемого материала помещали в герметичные пластиковые емкости, после чего производилась их предварительная фиксация 10 %-ным раствором формалина или 70 %-ным раствором этилового спирта.

Отобранные пробы обрабатывали в лабораторных условиях с помощью бинокулярного микроскопа МБС-10 при увеличении от х8 до х56, доработанного автором согласно запатентованному образцу [2; 3]. Таксономическая идентификация чужеродных видов проводилась при помощи «Определителя фауны Черного и Азовского морей» [4], нативных – «A key to the freshwater Amphipoda (Crustacea) of Germany» [5] и «Remarks on *Gammarus lacustris* G.O. Sars, 1863, with description of *Gammarus varsoviensis* n. sp. (Crustacea, Amphipoda)» [6].

Общая длина амфипод особей измерялась по методике, предложенной А. А. Асочаковым, как расстояние вдоль дорзальной стороны тела, от дистального конца рострума до основания тельсона [7]. Авторами данной работы использовался оригинальный, не описанный ранее в литературе метод [8], который позволяет проводить измерения на ПЭВМ, без выпрямления объекта [7].

Все виды были встречены в разных местообитаниях, которые разделены на 10 условных биотопов: 1) губка (ГУБ), 2) заросли высшей водной растительности (ВВР), 3) каменистый (КАМ), 4) комья глины (ГЛИ), 5) корни трав и прибрежных деревьев (КТД), 6) коряжный (КОР), 7) песчаный (ПЕС), 8) живые моллюски и их раковины (МОЛ), 9) роголистник (РОГ), 10) комья торфа (ТРФ). Для некоторых из этих местообитаний требуются уточнения расположения животных. В губке животные обитали в полостях тела. В комьях глины и торфа в прибрежье они встречались в трещинах, внутренних полостях и ходах, сделанных минирующими формами зообентоса. В песке и мелких камнях до 2–5 см были в интерстициали, в более крупных камнях, на поверхностях обращенных ко дну и расщелинах. В большинстве случаев поселения встречались среди отмерших двустворчатых моллюсков (беззубка обыкновенная (*Anodonta cygnea* L.) и перловица обыкновенная (*Unio pictorum* L.)), реже в обрастаниях на створках крупных форм, иногда в плотных поселениях брюхоногих моллюсков (прудовик обыкновенный (*Limnaea stagnalis* L.), живородка речная (*Viviparus viviparus* L.), катушка окаймленная (*Planorbis planorbis* L.)) и даже под крышечкой их раковины. Зарослевые биотопы характеризовались набором прибрежной погруженной и полупогруженной растительности, отдельно выделены моновидовые заросли роголистника. Корни трав и прибрежных деревьев как отдельный биотоп образуется после понижения уровня воды за счет нагонных явлений в стоячих водоемах и течения в текущих водах при вымывании из корней почвы. В корягах (затопленные останки деревьев разной степени разложения) животные в больших количествах встречаются под корой и в повреждениях ствола.

Встречаемость вида в биотопах определяли как отношение числа конкретных биотопов, в которых вид встретился, к общему числу биотопов для данного вида.

Показатель степени биотопической приуроченности рассчитывался по формуле 1, предложенной Ю. А. Песенко в 1982 г. [9]. Этот показатель учитывает долю вида в структуре сообщества разных мест обитания и не требует равного объема исследований. Рассчитанная таким образом величина показывает относительную биотопическую приуроченность и изменяется от минус 1 (вид отсутствует) до плюс 1 (вид встречается только здесь), отрицательные величины указывают на избегание, а положительные предпочтение, нулевые и близкие к нему значения свидетельствуют о «безразличности»:

$$F_j = \frac{n_j \times N - n_i \times N_j}{n_j \times N + n_i \times N_j - 2n_j \times N_j}, \quad (1)$$

где n_{ij} – число особей i -го вида в j -ой выборке (биотопе) общей численностью N_j ; n_i – число особей этого вида во всех сборах общей численностью N .

При сравнении двух независимых выборок применяли тест Стьюдента для независимых выборок, а при классификации данных применялся кластерный анализ (Эвклидово расстояние). Статистическая обработка осуществлялась с помощью Microsoft Office Excel и пакета статистического анализа Statistica.

Результаты исследований и их обсуждение

В водоемах и водотоках Республики Беларусь зарегистрировано 9 чужеродных видов [10] и 6 аборигенных видов разноногих ракообразных [10; 11]. Чужеродными являются: *Echinogammarus ischnus* (Stebbing, 1899), *Echinogammarus trichiatus* (Martynov, 1932), *Chelicorophium curvispinum* (G. O. Sars, 1895), *Chelicorophium robustum* (G. O. Sars, 1895), *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841), *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894), *Obesogammarus crassus* (G. O. Sars, 1894), *Obesogammarus obesus* (G. O. Sars, 1896) и *Pontogammarus robustoides* (G. O. Sars, 1894) [10; 12]. Среди аборигенных видов наиболее распространены *Gammarus lacustris* Sars, 1863 и *Gammarus varsoviensis* Jazdzewski, 1975 [10; 11]. Вид *Gammarus pulex* (Linnaeus, 1758) в исследованиях нами не отмечен. Виды реликтового происхождения *Pallaseopsis quadrispinosa* (G. O. Sars, 1867) и *Monoporeia affinis* (Lindström, 1855) относятся к холодолюбивой фауне и заселяют профундаль чистых мезотрофных озер [11], а *Stygobromus ambulans* (F. Müller, 1846) [11; 13] относится к редким видам, населяет в основном холодные воды и чаще встречается в природных водоемах, ручьях и реках с родниковым питанием. Поскольку, они занимают специфические местообитания и нами в данном сообщении не рассматриваются.

Встречаемость нативных и чужеродных видов бокоплавов в основных речных бассейнах. Нативные виды амфипод отличаются по обитанию в лимнических и лотических экосистемах (табл. 1). По встречаемости *G. varsoviensis* относится к речным видам, а *G. lacustris*, хотя и может жить в реках, но в большинстве случаев найден в озерах. Исходя из литературных сведений и неопубликованных данных В. В. Вежновца, о находке *G. pulex* в маленьком родниковом притоке р. Западная Двина, его следует считать обитателем малых рек и ручьев и придаточных водоемов.

Таблица 1

Частота встречаемости (%) нативных видов в текущих и стоячих водах бассейнов основных рек Беларуси

Table 1

Frequency of occurrence (%) of native species in flowing and standing waters of the basins of the main rivers of Belarus

Экосистемы	Речной бассейн	Вид	
		<i>G. varsoviensis</i>	<i>G. lacustris</i>
Озерные экосистемы (n = 30)	р. Неман	–	3,5
	р. Припять	–	0,7
	р. Западный Буг	–	0,7
	р. Западная Двина	–	16,3
Среднее		–	5,3
Речные экосистемы (n = 141)	р. Неман	17,1	4,4
	р. Сож	8,5	2,1
	р. Днепр	4,9	2,1
	р. Припять	21,3	5,7
	р. Западный Буг	7,1	1,4
р. Западная Двина	2,8	1,4	
Среднее		10,3	2,8

Частота находок *G. lacustris* почти в два раза выше в стоячих водоемах, в основном это озера бассейна р. Западная Двина. Из рек он чаще встречался в притоках второстепенного порядка и канализированных системах бассейна реки Припять и Западный Буг, вероятно, за счет более тщательного обследования. *G. varsoviensis* не найден в лотических экосистемах, в текущих водах его встречаемость в три раза выше, чем у предыдущего вида. Обращает на себя внимание высокая величина встречаемости *G. lacustris* в бассейне Припяти, основное русло которой заселили чужеродные виды. Это обуславливается обнаружением его в многочисленных обследованных притоках, куда еще не проникла чужеродная фауна.

В пределах Беларуси все чужеродные виды приурочены к текущим водам (табл. 2). Наиболее заселен ими Днепр, где найдены все виды, потом Припять, где не обнаруживается только *E. trichiatus*. В Соже из имеющихся видов не найдено два – к указанному *E. trichiatus* добавляется еще и *C. robustum*. В бассейне Западного Буга регистрируются только 4 вида, а в Немане только *C. curvispinum*.

Частота встречаемости чужеродных видов (%) в различных речных бассейнах

Table 2

Frequency of occurrence of alien species (%) in various river basins

Вид	Речной бассейн (n = 151)					Среднее
	р. Припять	р. Днепр	р. Сож	р. Западный Буг	р. Неман	
<i>C. curvispinum</i>	8,6	3,9	1,9	1,4	0,7	3,3
<i>C. robustum</i>	1,9	0,8	–	–	–	1,4
<i>D. haemobaphes</i>	9,9	13,9	3,3	1,3	–	7,1
<i>D. villosus</i>	6,6	3,9	3,3	0,8	–	3,7
<i>E. ischnus</i>	7,3	3,3	1,9	1,4	–	3,5
<i>E. trichiatus</i>	–	0,8	–	–	–	0,8
<i>O. crassus</i>	7,3	3,3	1,9	–	–	4,2
<i>O. obesus</i>	2,6	1,9	1,9	–	–	2,1
<i>P. robustoides</i>	1,4	1,4	1,4	–	–	1,4
Среднее	5,7	3,7	2,2	1,2	0,7	–

Наиболее распространенный во всех водотоках вид *D. haemobaphes*, затем следуют *O. crassus*, *C. curvispinum*, *D. villosus* и *E. ischnus*, которые имеют близкие величины встречаемости. С малой вероятностью в бассейнах наших рек можно встретить *C. robustum* и *P. robustoides*. Чаше чужеродные виды обнаруживаются в Припяти и совсем редко в Немане.

Встречаемость в биотопах и степень биотопической приуроченности аборигенных видов. Поскольку *G. varsoviensis* и *G. lacustris* достаточно близки по биологии, то в основном, при выборе местобитания, они отдают свое предпочтение в речных экосистемах 4 обособленным биотопам: 1) КАМ; 2) КОР; 3) КТД; 4) ВВР. В связи с отсутствием в озерных экосистемах течения, обнажение корней растений иногда наблюдается в прибойной зоне. Однако в период основных сборов в летнюю межень эти обнажения, как правило, не заливаются водой, поэтому для *G. lacustris* они нами не приняты во внимание при рассмотрении его основных биотопов. Таким образом, для этих видов выделены 4 основных биотопа для речных и 3 в озерных экосистемах.

Встречаемость нативных видов в различных экосистемах выражена следующими рядами (нижний индекс – процент встречаемости в биотопе):

<i>G. varsoviensis</i>	ВВР _{61,5%} > КАМ _{18,5%} > КОР _{12,9%} > КТД _{7,1%}
<i>G. lacustris</i> (речные экосистемы)	ВВР _{43,8%} > КОР _{29,8%} > КТД _{21,4%} > КАМ _{5,0%}
<i>G. lacustris</i> (озерные экосистемы)	ВВР _{49,1%} > КАМ _{39,2%} > КОР _{11,7%}
<i>G. lacustris</i> (общее)	ВВР _{47,0%} > КАМ _{25,9%} > КОР _{18,8%} > КТД _{8,3%}

В речных экосистемах *G. lacustris* в основном предпочитает селиться в зарослях водной растительности и затопленных корягах, реже встречается в корнях трав. Единичные особи отмечаются на каменистом субстрате. В озерных экосистемах ситуация иная: особи встречаются в сходных количествах как на каменистом субстрате, так и в прибрежной растительности. Наименьшее их количество обитает в корягах.

Наиболее характерным биотопом для *G. varsoviensis* также являются заросли высшей водной растительности, предпочтительно с наименее заиленным, песчаным дном, либо твердым субстратом. Однако как укрытие он может часто использовать каменистые участки дна либо насыпи техногенных камней (в основном находятся на месте автомобильных и железнодорожных мостов) и углубления в затопленных корягах, реже в этом качестве использует обнаженные в прибрежье, свободные от почвы, омываемые корни трав и кустарников [14]. По обобщенным данным оба вида имеют одинаковый порядок заселения изученных субстратов от наибольшего распространения в зарослях высшей водной растительности до редких находок в корнях трав и кустарников.

Степень биотопической приуроченности рассчитанная для нативных видов *G. varsoviensis* и *G. lacustris* показывает (табл. 3), что первый вид предпочитает селиться в прибрежной растительности, в равной степени избегая каменистый и коряжные биотопы. К корням трав относится нейтрально. У *G. lacustris*, ситуация противоположная. Наиболее предпочтительней он относится к каменистому и коряжному биотопам, избегая при этом растительный. Корням трав, как и у предыдущего вида, не отдает каких-либо предпочтений.

Таблица 3

Степень биотопической приуроченности нативных видов амфипод

Table 3

The degree of biotopic confinement of native amphipod species

Вид	Биотоп			
	КАМ	КОР	КТД	ВВР
<i>G. varsoviensis</i>	-0,08	-0,08	-0,03	0,11
<i>G. lacustris</i>	0,14	0,14	0,06	-0,19

Несовпадение по встречаемости и степени биотопической приуроченности могут свидетельствовать о неполном совпадении экологических ниш для этих видов.

Для *G. pulex* известны только литературные данные, где указывается, что в основном [15] он встречается в каменистых и растительных биотопах среди таких зарослей, как *Ranunculus penicillatus* var. *vertumnus* (R.W. Butcher) C. D. K. Cook, 1888 [16], *Callitriche stagnalis* Scop, 1831, *Rorippa nasturtium-aquaticum* (L.) Hayek, 1905. Приводимые сведения указывают на обитание этого вида большей частью в быстрых реках и ручьях [15].

Встречаемость в биотопах и степень биотопической приуроченности чужеродных видов. Чужеродные виды предпочитают селиться в биотопах, которые наиболее подходят им по пищевой обеспеченности, либо служат надежными укрытиями. В табл. 4, приведены показатели встречаемости чужеродных видов в различных видах биотопов.

Во всех видах указанных биотопах, за исключением песка, встречается только самый распространенный *D. haemobaphes*. Если исключить и губку, то на оставшихся 8 биотопах можно встретить *D. villosus* и *E. ischnus*. Затем по количеству заселяемых биотопов следуют *O. obesus* – 7, *C. curvispinum* и *O. crassus* – 6. Другие виды встречены менее чем в 5-ти биотопах, что может быть связано еще и с их малой распространенностью.

Таблица 4

Встречаемость (%) чужеродных видов амфипод в разных биотопах

Table 4

Occurrence (%) in biotopes of alien amphipod species

Биотоп	Вид									Количество видов
	<i>C. curvispinum</i>	<i>C. robustum</i>	<i>E. ischnus</i>	<i>E. trichiatus</i>	<i>D. villosus</i>	<i>D. haemobaphes</i>	<i>O. crassus</i>	<i>O. obesus</i>	<i>P. robustoides</i>	
ГУБ	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
ВВР	18	2	15	0	12	17	43	14	9	8
КАМ	26	87	20	0	16	29	3	29	45	8
ГЛИ	0	0	>0,1	0	>0,1	>0,1	0	4	0	4
КТД	11	0	25	0	12	2	6	3	37	7
КОР	2	0	15	100	21	23	2	2	0	7
ПЕС	0	0	0	0	0	0	0	0	>0,1	1
МОЛ	0	0	3	0	3	4	0	4	0	4
РОГ	42	10	21	0	32	22	45	43	9	8
ТРФ	2	0	2	0	5	1	1	0	0	5
Количество биотопов	6	3	8	1	8	9	6	7	5	–

Как видно из таблицы, *C. curvispinum* имеет большие величины встречаемости (42 %) в роголистнике, четверть животных встречена на камнях, еще меньше в зарослях (18 %). Остальные биотопы заселены в меньшей мере. По рассчитанным величинам приуроченности отдает свое предпочтение роголистнику и корням трав, избегая при этом биотопов коряжного типа (табл. 5). По литературным данным,

C. curvispinum селится на участках с каменистым субстратом, который покрыт слоем детрита и является излюбленным местообитанием для этого вида [17].

Особь *C. robustum* (табл. 4) предпочитает селиться на камнях с детритом и зарослях роголистника, что подтверждается и данными по биотопической приуроченности (табл. 5), совсем мало встречается в полупогруженных прибрежных зарослях макрофитов.

E. ischnus больше отмечается в корнях прибрежных растений, роголистнике и каменистых грунтах. Исходя из показателей приуроченности, предпочитает корни трав и комья торфа (табл. 5).

Особенности биотопической приуроченности *E. trichiatus* в водотоках Беларуси недостаточно известны [12] (табл. 4–5) ввиду его небольшого распространения [4]. Согласно литературным данным, вне исторических мест обитания предпочитает селиться в богатых кислородом участках рек с быстрым течением, используя в качестве укрытий каменистый и галечный субстрат [12; 18], где он обитает совместно с *E. ischnus*, *D. haemobaphes*, *D. villosus*, *D. bispinosus* и *O. obesus*, либо песчано-гравийный субстрат [14; 18], а также заросли камыша [12; 14; 18]. Считается, что *E. trichiatus* и *D. villosus* занимают сходные местообитания [19; 18].

D. villosus обитает на широком спектре субстратов: крупные камни, гравий, глина с друзами дрейсены, коряги, корни трав и макрофиты (табл. 4), что подтверждается и литературными сведениями [20]. По расчетным данным, в сравнении с другими амфиподами, он имеет максимальные величины приуроченности в торфяных комьях, с равномерным распределением между остальными биотопами (табл. 5). По другим источникам, в основном предпочитает твердые субстраты [14] и селится среди каменистого, гравийного либо галечного субстрата с низким содержанием песка и крупных камней, реже зарослей макрофитов [21], избегая при этом комьев глины.

Закономерностей по относительной встречаемости *D. haemobaphes* в разных биотопах не наблюдается, хотя и отмечается преобладание его в роголистнике, затопленных корягах и каменистом субстрате. Известно предпочтение им крупных булыжников и на искусственных субстратах [22]. Малые величины встречаемости отмечены в корнях трав (табл. 4–5), что согласуется с литературными данными [22]. Из всех представленных видов чужеродных амфипод, только этот вид найден в колониях речной губки *Ephydatia fluviatilis* (Linnaeus, 1759), причем это специфичное местообитание обнаружено в р. Сож (аг. Вознесенский) и р. Днепр, (д. Нижние Жары). По показателям биотопической приуроченности, избегает торфяных комьев и корней трав, но предпочитает селиться в корягах, камнях и среди моллюсков, как это показано в [22].

Наибольшее количество особей *O. crassus* встречено в зарослях макрофитов и роголистнике, в сравнении с ничтожно малым количеством в других биотопах (табл. 4). По степени биотопической приуроченности, предпочитаемые особями биотопы совпадают с их встречаемостью: животные концентрируются в макрофитах и роголистнике (табл. 5), избегая иных биотопов, за исключением корней трав.

O. obesus предпочитает селиться на каменистых участках, что совпадает с литературными данными [23], вторым по встречаемости является роголистник (табл. 4). Полупогруженные заросли макрофитов для него остаются менее предпочтительными укрытиями. По коэффициентам биотопической приуроченности чаще встречается в комьях глины, на каменистом субстрате, в моллюсках и роголистнике (табл. 5). Согласно литературным сведениям, этот чужеродный вид встречается на всех типах грунтов [14] и может находиться и в перифитоне [24].

Большинство особей *P. robustoides* встречено в камнях, в роголистнике и прибрежных корнях трав, чем в остальных местообитаниях. Степень биотопической приуроченности показывает (табл. 5), что вид также предпочитает каменистые биотопы и состоящие из корней трав. Этот редкий вид характерен для больших рек с медленно текущей или стоячей водой, которые богаты питательными веществами где, как правило, он обнаруживается с более высокими плотностями [14], на мелководных участках (не глубже 3 м) [14; 24], чем в водотоках со стремительным течением [14]. Многие авторы указывают его большее обилие в прибрежных зарослях высшей водной растительности [14; 19; 24].

По нашим наблюдениям, это единственный вид, имеющий способность зарываться в песчаный субстрат и использовать его как убежище. При отборе проб в прибрежных зарослях часть животных активно избегает орудий лова, быстро перемещается в «чистое» побережье и зарывается в песок на минимальной глубине (5–20 см). В силу малочисленности наблюдений (4 самки) этот факт мало отразился в приведенных таблицах и требует дальнейшего изучения.

Считается, что большая часть амфипод встречается на плотных грунтах с высшей водной растительностью [25]. По нашим наблюдениям, наибольшие значения встречаемости были в трех биотопах: каменистом, роголистнике и затопленных останках деревьев. Но если объединить полупогруженные заросли высшей водной растительности и роголистник, то заросшее побережье будет стоять на первом месте по встречаемости чужеродных разноногих ракообразных.

При детальном обследовании биотопов отдельное внимание следует уделять роголистнику, погруженному *Ceratophyllum demersum* L., 1753, который является излюбленным местообитанием и своеобразным убежищем для амфипод [26]. В его зарослях встречаются 8 из 9 обнаруженных в Беларуси чужеродных видов, не найден только *E. trichiatus*, что объясняется недавней колонизацией водоемов и недостаточной распространенностью и изученностью в пределах Беларуси. В этом биотопе присутствуют животные с наиболее широким размерным диапазоном, начиная от ювенильных, недавно вышедших из марсупиальной сумки самки, до взрослых особей. По мнению Н. П. Жемаевой [27], этот вид макрофитов считается наиболее эффективным убежищем от выедания рыбами в сравнении с зарослями семейства злаковых и чистым побережьем.

Необходимо отметить что *C. curvispinum*, *C. robustum*, *D. villosus*, *E. trichiatus* и *E. ischnus* чаще встречались нами в текучих водотоках, что подтверждается литературными данными [19], в то время как *O. crassus* и *P. robustoides* могут, хоть и реже, обнаруживаться в затонах и заводях [14; 19; 26]. При этом *D. haemobaphes*, *O. obesus* (характерно для р. Днепр и некоторых участков р. Припять) и *P. robustoides* отмечаются на заиленных и сильно заиленных грунтах [24; 25].

Схожесть в биотопической приуроченности *D. villosus* и *E. ischnus* объясняют их сходным спектром хищнического питания: они потребляют в пищу значительное количество личинок *Chironomidae sp.* Jacobs, 1900 и *Hydropsyche sp.* Curtis, 1835, а также водяных осликов *Asellus aquaticus* (Linnaeus, 1758) [28].

Комья глины, которые встречаются в основном в р. Днепр вблизи г. Речица, заселяют (табл. 4) *E. ischnus*, *D. villosus*, *D. haemobaphes* и *O. obesus*. Совместно с ними обитают: *Chironomidae sp.* и *Trichoptera sp.* Kirby, 1813, они минируют грунт и прокладывают ходы, которые используют как укрытия. Считается, что разноногие ракообразные занимают и используют эти убежища, а самих хирономид и ручейников потребляют в пищу [28].

Таблица 5

Степень биотопической приуроченности чужеродных видов амфипод

Table 5

The degree of biotopic confinement of alien amphipod species

Биотоп	Вид								
	<i>C. curvispinum</i>	<i>C. robustum</i>	<i>E. ischnus</i>	<i>E. trichiatus</i>	<i>D. villosus</i>	<i>D. haemobaphes</i>	<i>O. crassus</i>	<i>O. obesus</i>	<i>P. robustoides</i>
ГУБ	-1,00	-1,00	-1,00	-1,00	-1,00	0,37	-1,00	-1,00	-1,00
ВВР	-0,01	-0,81	-0,11	-1,00	-0,25	-0,06	0,55	-0,16	-0,38
КАМ	0,08	0,92	-0,11	-1,00	-0,25	0,16	-0,81	0,15	0,47
ГЛИ	-1,00	-1,00	-0,15	-1,00	0,07	0,08	-1,00	0,86	-1,00
КТД	0,18	-1,00	0,60	-1,00	0,23	-0,53	-0,14	-0,45	0,75
КОР	-0,85	-1,00	-0,11	1,00	0,09	0,16	-0,84	-0,79	-1,00
ПЕС	-1,00	-1,00	-1,00	-1,00	-1,00	-1,00	-1,00	-1,00	-0,81
МОЛ	-1,00	-1,00	0,02	-1,00	0,08	0,23	-1,00	0,23	-1,00
РОГ	0,29	-0,55	-0,20	-1,00	0,09	-0,16	0,35	0,31	-0,59
ТРФ	0,05	-1,00	0,18	-1,00	0,56	-0,25	-0,44	-1,00	-1,00

В отличие от аборигенных видов, чужеродные виды имеют более широкий спектр населяемых биотопов и обитают в некоторых из них совместно. Наблюдаемая существенная разница в величинах встречаемости и степени биотопической приуроченности обуславливается малыми значениями встречаемости для некоторых видов.

Размерные характеристики нативных и чужеродных видов амфипод в основных биотопах. Известно, что в каждом конкретном водоеме и даже местообитании создается ряд абиотических и биотических условий, способных влиять на рост и развитие животных. Кроме того, разные возрастные группы могут иметь различную биотопическую приуроченность. Все это влияет на состав животных в тех или иных местообитаниях и, с другой стороны, размерная и половая структура в конкретных местообитаниях может определять общую биотопическую приуроченность.

При проведении анализа различий средних размеров особей *G. varsoviensis* из речных экосистем были выявлены статистически значимые отличия между всеми выше описанными местообитаниями

($t_{1,98} = 2,25 - 11,81$; $p \leq 0,05$). Самые крупные чаще встречаются в корягах, мелкие – в камнях (здесь и ниже по тексту: нижний индекс – средний размер тела для биотопа в мм):

$$G. \textit{varsoviensis}: \text{КОР}_{12,4} > \text{КТД}_{11,0} > \text{ВВР}_{9,2} > \text{КАМ}_{7,9}$$

Схожесть размеров в разных биотопах речных экосистем подтверждается кластерным анализом. Для *G. varsoviensis* четко выделяется 2 обособленных друг от друга кластера, которые включают наиболее близкие между собой биотопы (рис. 1).

Биотопы каменистого и коряжного типов с более крупными животными были отнесены к I кластеру, которые достаточно близки между собой. Вероятно, эти биотопы как укрытия наиболее привлекательны для крупных животных из-за множества пространственных ниш между камнями, которые являются надежным убежищем от хищников и в которых концентрируется достаточное количество пищевых ресурсов за счет осадконакопления [15]. В останках затопленной древесины животные распределяются в расщелинах и многочисленных ходах, сделанных минирующими формами бентоса. Часто скопления этого вида наблюдались в затопленной древесине со слабой степенью трансформации, под уже отставшей от ствола корой, другими словами, на месте бывшего луба. В недавно затопленных корягах животные не встречались. Первые 2 биотопа характеризовались наличием множества других животных: пиявки, личинки хирономид, личинки насекомых, которые могли служить пищей этим полифагам.

G. lacustris в речных и озерных экосистемах в основном имеют разные средние размеры тела (табл. 3, 5), различия эти были менее выражены, чем у предыдущего вида, при этом самые крупные животные населяют прибрежную растительность, а мелкие предпочитают коряги и камни [29]:

$$G. \textit{lacustris} \text{ (речные экосистемы): } \text{ВВР}_{13,6} > \text{КТД}_{12,1} > (\text{КОР}_{9,7} > \text{КАМ}_{8,6})_{9,2}$$

$$G. \textit{lacustris} \text{ (озерные экосистемы): } \text{ВВР}_{8,9} > (\text{КАМ}_{8,3} > \text{КОР}_{8,1})_{8,2}$$

Результаты кластерного анализа для размеров озерного гаммаруса по отдельным биотопам представлены на рис. 1. Первый биотопический кластер *G. lacustris* объединяет в основном все биотопы речной экосистемы, за исключением растительного. Во втором объединены все озерные биотопы с включением в него речной растительности. Отдельным элементом является, коряжный биотоп озерных экосистем, который, как видно из рис. 1, по результатам анализа наиболее близок к речному типу.

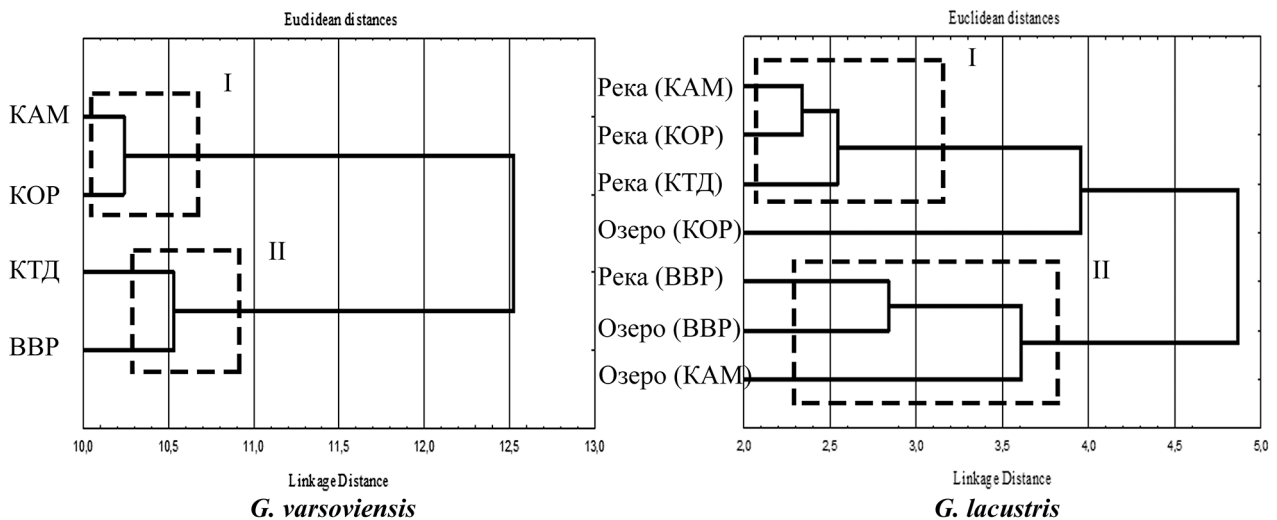


Рис. 1. Кластерный анализ размеров особей *G. varsoviensis* и *G. lacustris* в разных местообитаниях

Fig. 1. Cluster analysis of the sizes of individuals of *G. varsoviensis* and *G. lacustris* in different habitats

В основном различия размеров в биотопах *G. lacustris*, могут подтверждаться экологией (ведет донный образ жизни, фито-литофил [30]) и полифагией [30, 31]. С другой стороны, этот вид имеет яркое примерам избирательное питание. В таких озерах как Ладога и Севан, в рационе на первом месте стоит мох *Hygroamblystegium irrigium* (Hook. et Wils.) [31]. По мнению В. Г. Стройкиной [31], для нормальной жизнедеятельности этого вида недостаточно только растительной пищи. Известно, что молодь гаммарид способна потреблять не только бентосных животных, но и зоопланктон. У *G. lacustris* из оз. Шира, по результатам анализа содержимого желудков, установлено, что ювенильные особи отдадут свое предпочтение в большей степени диаптомусам, чем коловраткам [32].

Размерные характеристики из разных биотопов определены для наиболее распространённых чужеродных видов: *C. curvispinum*, *E. ischnus*, *D. villosus*, *D. haemobaphes*, *O. crassus*. У перечисленных выше видов по убыванию средних размеров тела построены ряды (табл. 6), исходя из полученных размеров, при которых возможна их надежная видовая идентификация.

Таблица 6

Средние размеры особей чужеродных видов амфипод в различных биотопах (индекс внизу – средний размер, мм)

Table 6

The average sizes of individuals of alien amphipod species in various biotopes (the index at the bottom is the average size, mm)

Вид	Биотоп
<i>C. curvispinum</i>	КТД _{4,8} > ТРФ _{4,4} ≈ КОР _{4,4} > КАМ _{4,1} > ВВР _{3,8} > РОГ _{3,4}
<i>E. ischnus</i>	МОЛ _{7,2} ≈ ТРФ _{7,2} > КТД _{6,4} > КОР _{6,2} > РОГ _{5,9} > КАМ _{5,5} ≈ ВВР _{5,5}
<i>D. villosus</i>	КОР _{13,2} > КАМ _{12,5} > ТРФ _{11,7} > КТД _{11,6} > ВВР _{10,0} > МОЛ _{9,1} > РОГ _{8,9}
<i>D. haemobaphes</i>	КОР _{10,4} > КАМ _{10,3} > КТД _{9,9} > ТРФ _{9,7} > МОЛ _{9,2} > ВВР _{8,8} > РОГ _{6,4}
<i>O. crassus</i>	КОР _{10,7} > ПЕС _{10,4} > КАМ _{9,6} > КТД _{8,7} > РОГ _{7,5} > ВВР _{6,3}

Виды имеют разные последовательности убывания размеров, но в целом, за исключением *C. curvispinum*, более крупные животные располагаются в твердых субстратах, а мелкие – в растительности.

Результаты кластерного анализа (рис. 2) показывают, что все биотопы разделены между собой на 2 обособленных кластера, исключение, как и в первом случае, составляет корофиум. У этого вида не выделено размерных кластеров. В состав кластеров у разных видов включены разные биотопы и не наблюдается никакой закономерности при таком анализе данных. Обращает на себя внимание, что для большинства видов биотопы растительного происхождения (макрофиты и корни трав) объединяются в один кластер, тогда как биотопы техногенного происхождения либо неживой природы (каменистый и коряжный) включаются во второй кластер. Роголистник как местообитание часто обособляется или не входит в выделенные кластеры.

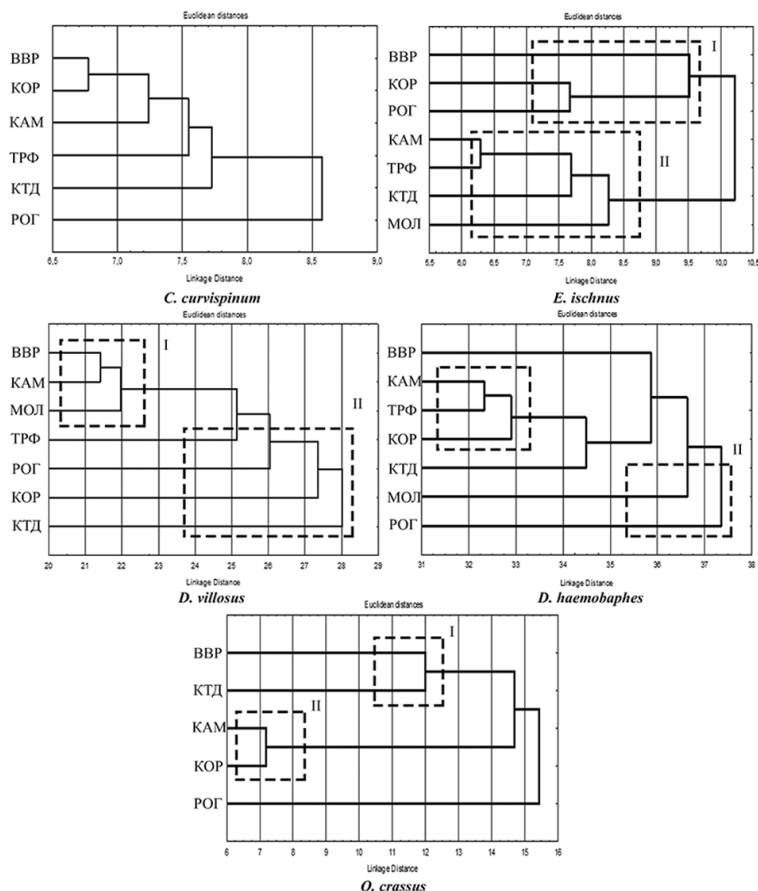


Рис. 2. Кластерный анализ размеров чужеродных особей в разных местообитаниях

Fig. 2. Cluster analysis of the size of alien individuals in different habitats

Более четкая картина наблюдается при анализе размеров для наиболее заселяемых биотопов чужеродными видами амфипод (рис. 3), где выделено 2 обособленных кластера. Так, в первый кластер вошли твердо-субстратные биотопы, а во второй – растительные, между которыми наблюдается наибольшая и достоверная разница ($t_{1,96} = 4,12$; $p \leq 0,05$) в средних размерах тела.

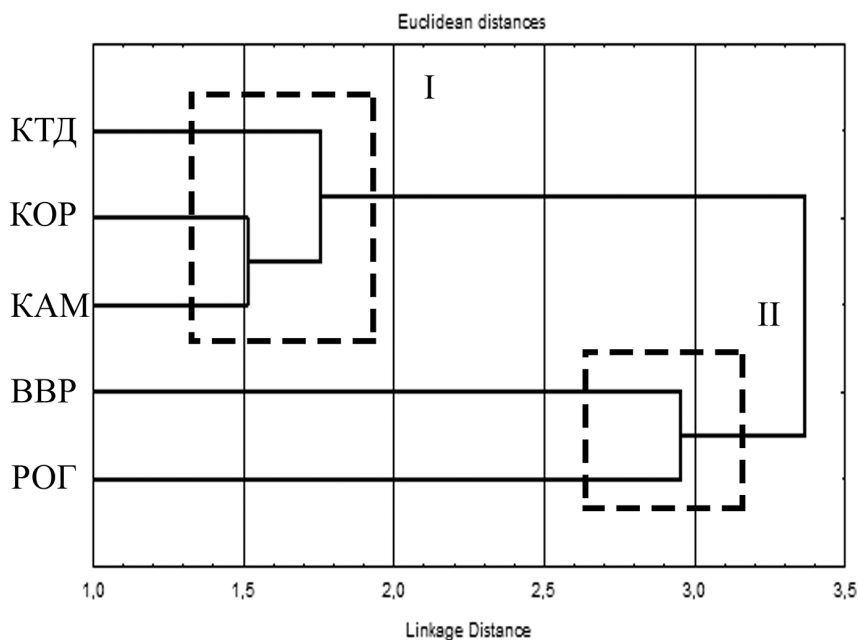


Рис. 3. Анализ сходства и различий биотопов в зависимости от длины тела чужеродных видов амфипод

Fig. 3. Analysis of similarities and differences in biotopes depending on the body length of alien species of amphipods

Предположительно, причинами этих различий является предпочтение ювенильными особями растительных биотопов и перемещение крупных животных в более надежные убежища, которые представлены твердыми субстратами. Не исключено, что такие перемещения связаны с изменением рациона питания разных возрастов. В целом, различия по длине тела в разных местообитаниях показывают, что в течение развития амфиподы могут изменять биотопическую приуроченность.

Заключение

Таким образом, впервые для аборигенных и чужеродных видов разноногих ракообразных установлены величины их встречаемости в бассейнах основных рек Беларуси. По встречаемости реки и придаточные водоемы бассейна Припяти наиболее заселены как аборигенными, так и чужеродными видами амфипод. Менее подвержен биологическому загрязнению Неман, а территория бассейна Западной Двины на настоящее время чужеродными видами не заселена. Аборигенные виды заселяют текущие и стоячие водоемы (озера), а чужеродные встречаются только в лентических водоемах. Из нативных видов *G. lacustris* найден в речных и озерных, а *G. varsoviensis* встречается только в речных биотопах. Наиболее встречаемыми видами на территории Беларуси являются аборигенный *G. varsoviensis* и чужеродный *D. haemobaphes*.

Определены основные биотопы, в которых встречаются виды, причем аборигенные отмечены только в 4, а чужеродные в 10 биотопах. Заселяемость чужеродными видами разных типов местообитаний неодинакова: *D. haemobaphes* встречается в 9 типах биотопов. *D. villosus* и *E. ischnus* – в 8, *O. obesus* – в 7, *C. curvispinum* и *O. crassus* – в 6, *P. robustoides* – в 5, *C. robustum* – в 3 и *E. trichiatus* – 1. Хотя степень приуроченности к тем или иным местообитаниям видоспецифична, но для всех 9 чужеродных видов амфипод (в летний период) предпочитаемыми местообитаниями являются каменистый тип биотопа и роголистник, в коряжном и прибрежных зарослях растительности встречаемость ниже.

Установлены различия в размерах тела от характера биотопа как у нативных, так и чужеродных видов, что свидетельствует о смене характера биотопа в течение жизненного цикла.

Библиографические ссылки

1. Курашов Е. А., Барбашова М. А., Барков Д. В. и др. Инвазивные амфиподы как фактор трансформации экосистемы Ладожского озера // Рос. журн. биол. инвазий. 2012. № 2. С. 87–104.
2. Осветительная установка для микроскопа бинокулярного стереоскопического : полез. модель ВУ 10705 / А. И. Макаренко, В. В. Вежновец, Т. В. Макаренко; опубл. 30.06.2015.
3. Светодиодное устройство освещения микроскопической техники с изменяемым спектром свечения : полез. модель ВУ 10668 / А. И. Макаренко, Т. В. Макаренко; опубл. 30.06.2015
4. Определитель фауны Чёрного и Азовского морей / под общ. ред. Ф. М. Мордухай-Болтовского. Киев, 1969. Т. 2.
5. Eggers, T., Martens A. Additions and Corrections to «A key to the freshwater Amphipoda (Crustacea) of Germany» // Lauterbornia. 2004. № 50. P. 1–13.
6. Jażdżewski K. Remarks on *Gammarus lacustris* G. O. Sars, 1863, with description of *Gammarus varsoviensis* n. sp. (Crustacea, Amphipoda) // Bijdragen tot de dierkunde. 1975. Vol. 45, № 1. P. 71–86.
7. Асочаков А. А. К методике измерения длины тела амфипод // Гидробиол. журнал. 1993. Т. 29, № 2. С. 90–94.
8. Способ определения длины криволинейного биологического микрообъекта : пат. ВУ 21556 / А. И. Макаренко, В. В. Вежновец; опубл. 28.02.2018.
9. Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М., 1982.
10. Семенченко В. П., Вежновец В. В., Липинская Т. П. Чужеродные виды понто-каспийских амфипод (Crustacea, Amphipoda) в бассейне реки Днепр (Беларусь) // Рос. журн. биол. инвазий. 2013. № 3. С. 88–97.
11. Суценья Л. М., Семенченко В. П., Вежновец В. В. Биология и продукция ледниковых реликтовых ракообразных. Минск, 1986.
12. Borza P. First record of the Ponto-Caspian amphipod *Echinogammarus trichiatus* (Martynov, 1932) (= *Chaetogammarus trichiatus*) (Crustacea: Amphipoda) for the Middle-Danube (Slovakia and Hungary) // Aquatic Invasions. 2009. Vol. 4, issue 4. P. 693–696.
13. Гигиняк Ю. Г., Мороз М. Д. Экологические и биотопические особенности реликтовой амфиподы *Synurella ambulans* из родников Беларуси // Доклады Национальной академии наук Беларуси. 2000. Т. 44, № 5. С. 81–83.
14. Иоффе Ц. И. Обогащение кормовой базы для рыб в водохранилищах СССР путем акклиматизации беспозвоночных // Известия гос. НИИ озерного и речного рыб. хоз-ва. 1974. Т. 100. С. 3–226.
15. Elliott J. M. The drift distances and time spent in the drift by freshwater shrimps, *Gammarus pulex*, in a small stony stream, and their implications for the interpretation of downstream dispersal // Freshwat. Biol. 2002. Vol. 47, issue 8. P. 1403–1417.
16. Welton J. S. Life-history and production of the amphipod *Gammarus pulex* in a Dorset chalk stream // Freshwat. Biol. 1979. Vol. 9, issue 3. P. 263–285.
17. Борткевич Л. В. Экология и продукция *Corophium curvispinum* G.O. Sars из устьевых областей рек северо-западного Причерноморья // Гидробиол. журнал. 1987. Т. 23, № 6. С. 91–93.
18. Rachalewski M., Kononaska A., Grabowski M., et al. *Echinogammarus trichiatus* (Martynov, 1932) – a new ponto-caspian amphipod invader in poland with remarks on other alien amphipods from the oder river // Crustaceana. 2013. Vol. 86, issue 10. P. 1224–1233.
19. Eggers T., Martens A. Neozoische Amphipoda in Deutschland: eine aktuelle Übersicht // Erweiterte Zusammenfassungen der Jahrestagung 2007 (Münster) / Deutsche Gesellschaft für Limnologie (DGL). Werder, 2008. P. 176–180.
20. Kinzler W., Kley A., Maier G., et al. Mutual predation between and cannibalism within several freshwater gammarids: *Dikerogammarus villosus* versus one native and three invasives // Aquatic Ecology. 2009. Vol. 43, issue 2. P. 457–464.
21. Kley A., Maier G. An example of niche partitioning between *Dikerogammarus villosus* and other invasive and native gammarids: a field study // J. Limnol. 2005. Vol. 64, issue 1. P. 85–88.
22. Clinton K. E., Mathers K. L., Constable D., et al. Substrate preferences of coexisting invasive amphipods, *Dikerogammarus villosus* and *Dikerogammarus haemobaphes*, under field and laboratory conditions // Biological Invasions. 2018. Vol. 20, issue 8. P. 2187–2196.
23. Nehring S. The Ponto-Caspian amphipod *Obesogammarus obesus* (Sars, 1894) arrived the Rhine River via the Main-Danube Canal // Aquatic Invasions. 2006. Vol. 1, issue 3. P. 148–153.
24. Саягин В. В. Боклопавы (Crustacea, Amphipoda), как составляющий компонент биологических ресурсов Нижнего Дона : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.32. Краснодар, 2003.
25. Курина Е. М. Высшие ракообразные (Malacostraca) Саратовского водохранилища // Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных вод: сб. лекций и докл. Междунар. шк.-конф. Борок, 5–9 нояб. Борок, 2012. С. 213–216.
26. Ковальчук Т. В. К экологии боклопавы *Pontogammarus crassus* (G. O. Sars) в Киевском водохранилище // Гидробиол. журнал. 1974. Т. 10, № 3. С. 82–84.
27. Жемаева Н. П. *Asellus aquaticus* L. и *Gammarus pulex* L. как объекты интродукции в рыбоводные пруды : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.10 ; 03.00. М., 1988.
28. Krisp H., Maier G. Consumption of macroinvertebrates by invasive and native gammarids: a comparison // Limnol. J. 2005. Vol. 64, issue 1. P. 55–59.
29. Макаренко А. И. Размерно-весовые характеристики и биотопическая приуроченность нативной амфиподофауны Беларуси // Зоологические чтения – 2017: сб. ст. Междунар. науч.-практ. конф. (Гродно, 15–17 марта 2017 г.). Гродно, 2017.
30. Хмелева Н. Н. Закономерности размножения ракообразных. Минск, 1988.
31. Барков Д. В., Курашов Е. А. Особенности экологии и биологии байкальской эндемичной амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) в Ладожском озере. Обсуждение полученных результатов по питанию *G. fasciatus* // Литоральная зона Ладожского озера. СПб., 2011. С. 294–350.
32. Емельянова А. Ю. Некоторые аспекты экологии и питания боклопавы *Gammarus lacustris* Sars из озера Шира (Хакасия) : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.18. Борок, 2003.

References

1. Kurashov E. A., Barbashova M. A., Barkov D. V., et al. [Invasive amphipods as a factor of Ladoga lake ecosystem transformation]. *Russian J. of Biological Invasions*. 2012. No. 2, P. 87–104. (in Russ.).
2. [Lighting system for a binocular stereoscopic microscope] : utilite model 10705 BY / A. I. Makarenko, V. V. Vezhnovets, T. V. Makarenko; publ. 30.06.2015 (in Russ.).
3. [LED lighting device for microscopic technology with variable spectrum of luminescence] : utilite model 10668 BY / A. I. Makarenko, T. V. Makarenko; publ. 30.06.2015 (in Russ.).
4. Mordukhai-Boltovskii F. M. (ed.). [The determinant of the fauna of the Black and Azov Seas]. Vol. 2. Kiev, 1969 (in Russ.).
5. Eggers T. O., Martens A. Bestimmungsschlüssel der Süßwasser-Amphipoda (Crustacea) Deutschlands. Additions and Corrections to «A key to the freshwater Amphipoda (Crustacea) of Germany». *Lauterbornia*. 2004. No. 50. P. 1–13 (in Germany).
6. Jazdzewski K. Remarks on *Gammarus lacustris* G. O. Sars, 1863, with description of *Gammarus varsoviensis* n. sp. (Crustacea, Amphipoda). *Bijdragen tot de dierkunde*. 1975. Vol. 45, No. 1. P. 71–86.
7. Asochakov A. A. [To the method of measuring the length of the amphipod body]. *Hydrobiological J.* 1993. Vol. 29, No. 2. P. 90–94 (in Russ.).
8. [Method for determining the length of a curvilinear biological microobject] : pat. 21556 BY / A. I. Makarenko, V. V. Vezhnovets; publ. 28.02.2018 (in Russ.).
9. Pesenko Yu. A. [Principles and methods of quantitative analysis in faunistic studies]. Moscow, 1982 (in Russ.).
10. Semenchenko V. P., Vezhnovets V. V., Lipinskaya T. P. [Alien species of the Ponto-Caspian amphipods (Crustacea, Amphipoda) in the Dnipro river basin (Belarus)]. *Russian J. of Biological Invasions*, 2013. No. 3. P. 88–97 (in Russ.).
11. Sushchenya L. M., Semenchenko, V. P., Vezhnovets V. V. [Biology and production of glacial relic crustaceans]. Minsk, 1986 (in Russ.).
12. Borza P. First record of the Ponto-Caspian amphipod *Echinogammarus trichiatus* (Martynov, 1932) (= *Chaetogammarus trichiatus*) (Crustacea: Amphipoda) for the Middle-Danube (Slovakia and Hungary). *Aquatic Invasions*. 2009. Vol. 4, No 4. P. 693–696. DOI: 10.3391/ai.2009.4.4.17
13. Giginyak Yu. G., Moroz M. D. [Ecological and biotopic features of the relict amphipod *Synurella ambulans* from the springs of Belarus]. *Reports of the National Academy of Sciences of Belarus*. 2000. Vol. 44, No. 5. P. 81–83 (in Russ.).
14. Ioffe C. I. [Enrichment of the fodder base for fish in the reservoirs of the USSR by acclimatization of invertebrates]. *Proceedings of the State Research Institute of Lake and River Fisheries*. 1974. Vol. 100. P. 3–226 (in Russ.).
15. Elliott J. M. The drift distances and time spent in the drift by freshwater shrimps, *Gammarus pulex*, in a small stony stream, and their implications for the interpretation of downstream dispersal. *Freshwater Biology*. 2002. Vol. 47, No 8. P. 1403–1417. DOI: 10.1046/j.1365-2427.2002.00874.x.
16. Welton J. S. Life-history and production of the amphipod *Gammarus pulex* in a Dorset chalk stream. *Freshwater Biology*. 1979. Vol. 9, No 3. P. 263–285. DOI: 10.1111/j.1365-2427.1979.tb01508.x.
17. Bortkevich L. V. [Ecology and products *Corophium curvispinum* G.O. Sars from the estuarine regions of the rivers of the north-western Black Sea coast]. *Hydrobiological J.* 1987. Vol. 23, No 6. P. 91–93 (in Russ.).
18. Rachalewski M., Konopacka A., Grabowski M., et al. *Echinogammarus trichiatus* (Martynov, 1932) – a new ponto-caspian amphipod invader in poland with remarks on other alien amphipods from the oder river. *Crustaceana*. 2013. Vol. 86, No 10. P. 1224–1233. DOI: 10.1163/15685403-00003228.
19. Eggers T. O., Martens A. Neozoic Amphipoda in Germany: a current overview. *Erweiterte Zusammenfassungen der Jahrestagung* [Extended summaries of the annual conference]. Werder, 2008. P. 176–180 (in German).
20. Kinzler W., Kley A., Mayer G., et al. Mutual predation between and cannibalism within several freshwater gammarids: *Dikerogammarus villosus* versus one native and three invasives. *Aquatic Ecology*. 2009. Vol. 43, issue 2. P. 457–464. DOI: 10.1007/s10452-008-9206-7.
21. Kley A., Maier G. An example of niche partitioning between *Dikerogammarus villosus* and other invasive and native gammarids: a field study. *J. of Limnology*. 2005. Vol. 64, No 1. P. 85–88. DOI: 10.4081/jlimnol.2005.85.
22. Clinton K. E., Mathers K. L., Constable D., et al. Substrate preferences of coexisting invasive amphipods, *Dikerogammarus villosus* and *Dikerogammarus haemobaphes*, under field and laboratory conditions. *Biological Invasions*. 2018. Vol. 20, issue 8. P. 2187–2196. DOI: 10.1007/s10530-018-1695-2.
23. Nehring S. The Ponto-Caspian amphipod *Obesogammarus obesus* (Sars, 1894) arrived the Rhine River via the Main-Danube Canal. *Aquatic Invasions*. 2006. Vol. 1, No 3. P. 148–153. DOI: 10.3391/ai.2006.1.3.9.
24. Sayapin V. V. [Bokoplavy (Crustacea, Amphipoda), as a component of the biological resources of the Lower Don]: avtoref. diss. ... kand. biol. nauk. Krasnodar, 2003 (in Russ.).
25. Kurina E. M. [Higher crustaceans (Malacostraca) of the Saratov reservoir]. *Actual problems of studying crustacean continental waters. Collection of lectures and reports of the International School-Conference Borok*, Nov. 5–9. Borok, 2012. P. 213–216 (in Russ.).
26. Kovalchuk T. V. [On the ecology of the *Pontogammarus crassus* (G. O. Sars) in the Kiev reservoir]. *Hydrobiological J.* 1974. Vol. 10. No. 3. P. 82–84 (in Russ.).
27. Zhemaeva N. P. [Asellus aquaticus L. and Gammarus pulex L. as objects of introduction into fish ponds]: avtoref. diss. ... kand. biol. nauk. Moscow, 1988 (in Russ.).
28. Krisp H., Maier G. Consumption of macroinvertebrates by invasive and native gammarids: a comparison. *J. of Limnology*. 2005. Vol. 64. No 1. P. 55–59. DOI: 10.4081/jlimnol.2005.55.
29. Makarenko A. I. [Dimensional weight characteristics and biotopic timing of the native amphipodofauna of Belarus]. *Zoological readings – 2017: collection of articles of the International Scientific and Practical Conference (Grodno, March 15–17, 2017)*. Grodno, 2017. P. 149–152 (in Russ.).
30. Khmeleva N. N. [Patterns of breeding crustaceans]. Minsk, 1988 (in Russ.).
31. Barkov D. V., Kurashov E. A. [The littoral zone of Lake Ladoga]. St. Petersburg, 2011 (in Russ.).
32. Yemelyanova A. Yu. [Some aspects of the ecology and nutrition of the *Gammarus lacustris* Sars boom from Lake Shira (Kha-kassia)]: avtoref. d-ra biol. nauk. Borok, 2003 (in Russ.).