

Оригинальная статья

УДК 595.36(470.44/.47)

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-4-415-430>

## РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВЫСШИХ РАКООБРАЗНЫХ (MALACOSTRACA, ARTHROPODA) В РЕКАХ ПОЛУПУСТЫННОЙ ЗОНЫ (НА ПРИМЕРЕ ПРИТОКОВ ВОЛГОГРАДСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА)

Е. М. Курина <sup>1✉</sup>, Л. В. Головатюк <sup>2,3</sup>

<sup>1</sup> Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН  
Россия, 119071, г. Москва, Ленинский просп., д. 33

<sup>2</sup> Самарский федеральный исследовательский центр РАН,  
Институт экологии Волжского бассейна РАН  
Россия, 445003, г. Тольятти, ул. Комзина, д. 10

<sup>3</sup> Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН  
Россия, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок

Поступила в редакцию 16.09.2022 г., после доработки 27.10.2022 г., принята 10.11.2022 г.

**Аннотация.** В результате исследований макро- и нектозообентоса рек полупустынной зоны (бассейн Волгоградского водохранилища) зарегистрировано 16 видов высших ракообразных, большинство из которых – представители понто-каспийского комплекса. По сравнению с Волгоградским водохранилищем в реках полупустынной зоны происходит увеличение количественных показателей мизид и изопод и снижение числа видов, численности и биомассы амфипод и кумовых ракообразных. Средняя численность и биомасса ракообразных в изученных реках примерно в 2.5 раза ниже, чем в Волгоградском водохранилище. Ракообразные понто-каспийского и понто-азовского комплексов, а также изоподы *Asellus aquaticus* (Linné, 1758) обитают в пресных и олигогалинных водах, гаммариды *Gammarus lacustris* (Sars, 1863) – олигогалинных и полигалинных. Наибольшим количеством видов характеризуются амфиподы, которые с учетом их морфологии и типа субстрата, на котором они обитают, отнесены к трем экоморфам: «цепляющиеся» (clingers), «ползающие» (crawlers) и «копающие» (diggers). Симбионты (symbionts) в реках бассейна р. Еруслан не обнаружены. Отмеченные экоморфы амфипод распространены относительно равномерно с незначительным доминированием «ползающих» (45%). Выявлено, что в изученных реках образуется два типа ценозов ракообразных. Первый тип образован в основном консорционными взаимодействиями моллюсков-эдификаторов р. *Dreissena* с амфиподами *Chelicorophium curvispinum* Sars, 1895, *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841), мизидами *Paramysis ullskyi* Czerniavsky, 1882, *P. lacustris* (Czerniavsky, 1882) и ассоциированных с ними видами. Второй ценоз в реках представлен комплексом мелких прибрежных видов мизид *Katamysis warpachowskyi* Czerniavsky, 1882 и *Limnomysis benedeni* Sars, 1893 и амфипод *Chaetogammarus warpachowskyi* (Sars, 1894), связи в котором основаны на общности биотопических условий и характере питания.

**Ключевые слова:** высшие ракообразные, реки полупустынной зоны, Волгоградское водохранилище, ценотические комплексы, распространение

✉ Для корреспонденции. Лаборатория экологии водных сообществ и инвазий Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН.

ORCID и e-mail адреса: Курина Екатерина Михайловна: <https://orcid.org/0000-0001-5484-2949>, [ekaterina\\_kurina@mail.ru](mailto:ekaterina_kurina@mail.ru); Головатюк Лариса Владимировна: <https://orcid.org/0000-0003-4773-5277>, [gollarisa@mail.ru](mailto:gollarisa@mail.ru).

**Финансирование.** Работа выполнена в рамках разделов государственного задания Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН (№ 0109-2019-0005), Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанова РАН (№ 121051100109-1) и Института экологии Волжского бассейна РАН – филиала Самарского научного центра РАН (№ 1021060107217-0-1.6.19).

**Для цитирования.** 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>

## ВВЕДЕНИЕ

С середины XX столетия отмечено массовое распространение понто-каспийских и понто-азовских видов высших ракообразных в водохранилища Волжского каскада (Зинченко и др., 2007; Филинова и др., 2008; Яковлева, 2010; Курина, Селезнев, 2018 и др.). Являясь важным источником питания для рыб, некоторые виды ракообразных (в основном мизид) были акклиматизированы за пределами естественного ареала (Бородич, 1978). Большинство из вселившихся видов успешно основали жизнеспособные популяции и продолжили расселение в притоки водохранилищ, где раньше естественным образом не встречались (Курина, 2014).

Реки полупустынной зоны (бассейн Волгоградского водохранилища), наряду с низкой проточностью, характеризуются большим диапазоном значений минерализации: от пресных до мезогалинных. Пресноводные ракообразные, осуществляющие осморегуляцию по четко выраженному гипотоническому типу, являются наиболее устойчивой по отношению к солености группой донных беспозвоночных (Bunn, Davies, 1992; Kefford et al., 2003). Вместе с тем ракообразные играют существенную роль в процессах самоочищения водоёмов (Дедю, 1980), что имеет большое значение в настоящий период антропогенного эвтрофирования и загрязнения водоёмов.

Целью настоящей статьи являлась оценка распространения высших ракообразных в реках полупустынной зоны, выявление отличий их основных количественных характеристик и формирующихся ценологических комплексов с таковыми в Волгоградском водохранилище, а также сравнение видового богатства рек разных климатических зон.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Отбор проб высших ракообразных в составе макро- и нектозообентоса проведен на 50 станциях средних рек: Еруслан и Торгун (впадают в Ерусланский залив Волгоградского водохранилища) и малых водотоков бассейна р. Еруслан: Бизюк, Водянка, Гашон, Горькая, Жидкая Солянка, Куба, Отрожина, Соленая Куба, Солянка 1, Солянка 2, Солянка 3, Яма, Яма 1, а также Тарлык и Кочетная (притоки Волгоградского водохранилища) в июне – июле 2015 – 2017 гг. Схема станций отбора проб представлена на рис. 1. Подробная характеристика района исследований приведена в работах (Головатюк, Михайлов, 2021а, б). Отметим лишь, что реки бассейна р. Еруслан отличаются равнинным характером, их долины не имеют

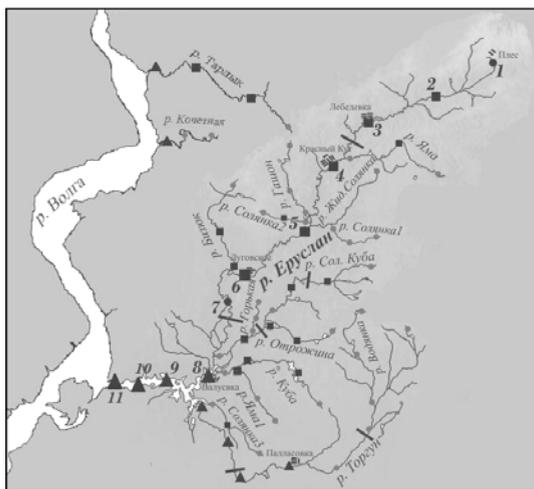
развитых склонов. Преобладают преимущественно песчано-глинистые отложения акчагыла, засоленность которых обуславливает повышенное содержание хлоридных ионов в речных водах (Ресурсы поверхностных вод..., 1971). Уровень минерализации в реках полупустынной зоны характеризуется большим разбросом значений и высокими максимумами (183 – 16000 мг/л). Преобладающим типом грунта являются заиленные биотопы с растительными остатками (до 52 – 62%).

Всего за весь период исследований в реках полупустынной зоны было собрано и обработано 170 проб макрозообентоса на 68 станциях. Представители класса Malacostraca зарегистрированы в 44 пробах (33 станциях) и не найдены в реках Водянка, Гашон, Горькая, Жидкая Солянка, Солянка 1. Также в работе используются данные о количественных

характеристиках ракообразных, полученные в ходе экспедиционных исследований макрозообентоса Волгоградского водохранилища в летний период 2011 и 2016 гг. (общее количество проб – 40). Образцы грунта в рипали отбирали штанговым дночерпателем с площадью захвата 1/400 м<sup>2</sup> по 8 повторностей на станции и гидробиологическим скребком с длиной ножа 40 см (размер ячее 0.23). На глубоководных участках для сбора бентоса использован дночерпатель Экмана – Берджи с площадью захвата 250 см<sup>2</sup> по два подъема на станции. Грунт промывали через газ с размером ячее 300 – 310 мкм и фиксировали 4%-ным раствором формальдегида. Сбор и обработка материала проведены с использованием стандартных гидробиологических методов (Руководство..., 1992; Баканов, 2000).

При установлении видовой принадлежности ракообразных пользовались следующими определителями: Атлас беспозвоночных Каспийского моря (1968), Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий (1995), также для определения амфипод использовались ключи, представленные в работе (Copila-Ciocianu, Sidorov, 2022), для определения корофид – (Урюпова, 2008).

Границы природно-климатических зон проведены в соответствии с (Национальный атлас..., 2004 – 2008).



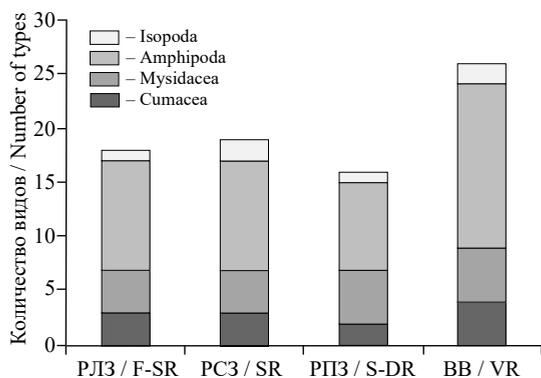
**Рис. 1.** Схема станций отбора проб в реках полупустынной зоны в 2015 – 2017 гг. (● – станции без ракообразных, ■ – станции с пресноводными ракообразными, ▲ – станции с понто-каспийскими и понто-азовскими ракообразными)

**Fig. 1.** Scheme of the sampling stations in the semi-desert zone rivers in 2015–2017 (● – stations without crustaceans, ■ – stations with freshwater crustaceans, ▲ – stations with Ponto-Caspian and Ponto-Azov crustaceans)

Для определения взаимно приуроченных видов в изученных реках использовалось гипергеометрическое распределение, формула которого приведена в работе (Курина и др., 2021). Пороговое значение вероятности принималось равным 0.05. Графы ценотических комплексов видов строили алгоритмом Kamada – Kawai (Kamada, Kawai, 1989), группировку вершин осуществляли алгоритмом многоуровневой оптимизации модулярности (Blondel et al., 2008). Вычисления выполнены в среде статистического анализа R 3.6 с использованием пакетов igraph и lmPerm.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Во всех изученных водохранилищах р. Волги и их притоках 1-го порядка лесостепной, степной и полупустынной зон зарегистрировано проникновение представителей класса Malacostraca понто-каспийского и понто-азовского комплексов (Курина, 2014; 2020). Высшие ракообразные, заселяющие в основном устьевые участки рек и прибрежную зону, адаптированы к изменениям расходов воды, проточности, гидрохимического режима и эрозионной активности грунтов (Биологические..., 2004). В водохранилищах Волжского каскада наибольшее число высших ракообразных (26, рис. 2) зарегистрировано в Волгоградском водохранилище, что объясняется как географической близостью водоема-донора (Каспийского моря), так и особыми морфометрическими и гидрологическими характеристиками: относительно низкими скоростями течения на русле и высокой степенью зарастаемости



**Рис. 2.** Соотношение числа видов амфипод, мизид, кумовых ракообразных и изопод в реках разных природно-климатических зон и в Волгоградском водохранилище: РЛЗ – реки лесостепной зоны, РСЗ – реки степной зоны, РПЗ – реки полупустынной зоны, ВВ – Волгоградское водохранилище

**Fig. 2.** Ratio of the numbers of species of amphipods, mysids, cumaceans and isopods in rivers of various climatic zones and in the Volgograd reservoir: F-SR – forest-steppe rivers, SR – steppe rivers, S-DR – semi-desert rivers, VR – Volgograd reservoir

(40%) пойм верхнего и среднего участков (Шашуловский, Мосияш, 2010). В реках всех природно-климатических зон отмечены представители четырех отрядов высших ракообразных, соотношение которых относительно одинаково (см. рис. 2), а число видов, распространившихся в притоки волжских водохранилищ, составляет 62 – 73% от видового богатства Волгоградского водохранилища.

В реках полупустынной зоны большинство видов встречаются единично (частота встречаемости 1 – 4%), однако местами могут образовывать значительные скопления (таблица). Всего в изученных реках обнаружено 16 видов высших ракообразных – представителей отрядов Amphipoda (8 видов), Mysidacea (5), Cumacea (2),

Численность, биомасса и частота встречаемости ракообразных в реках полупустынной зоны и в Волгоградском водохранилище  
**Table.** Abundance, biomass and occurrence frequency of crustaceans in the rivers of the semi-desert zone and in the Volgograd Reservoir

Таксоны / Taxa	Реки полупустынной зоны / Semi-desert zone rivers						Волгоградское водохранилище / Volgograd Reservoir					
	$N_{cp}$	$N_{max}$	$B_{cp}$	$B_{max}$	$R, \%$	$R, \%$	$N_{cp}$	$N_{max}$	$B_{cp}$	$B_{max}$	$R, \%$	$R, \%$
1	2	3	4	5	6	6	7	8	9	10	11	11
<i>Asellus aquaticus</i> (Linné, 1758)	20	1600	0.045	2.4	18	18	0	8	0	0.001	1	1
<i>Jaera sarsi</i> Valkanov, 1936	0	0	0	0	0	0	1	40	0	0.008	3	3
Всего изопод / Total isopods	20		0.045				1		0			
<i>Shablogammarus chablensis</i> (Carausu, 1943)	1	21	0.001	0.029	1	1	1	50	0.003	0.1	3	3
<i>Stenogammarus dzhubani</i> Mordukhay-Boltovskoy et Ljakhov, 1972	1	160	0.001	0.110	1	1	15	360	0.011	0.248	15	15
<i>Stenogammarus similis</i> (Sars, 1894)	0	0	0	0	0	0	10	140	0.056	1.6	10	10
<i>Stenogammarus deminutus</i> (Stebbing, 1906)	0	0	0	0	0	0	1	40	0	0.01	3	3
<i>Chaetogammarus wargachowskyi</i> (Sars, 1894)	6	710	0.004	0.340	2	2	109	2800	0.070	1.46	15	15
<i>Dikerogammarus caspius</i> (Pallas, 1771)	3	100	0.017	0.164	3	3	1	40	0.005	0.01	10	10
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i> (Eichwald, 1841)	2	200	0.029	0.360	1	1	60	1160	0.338	7.72	13	13
<i>Dikerogammarus villosus</i> (Sowinsky, 1894)	0	0	0	0	0	0	1	38	0.004	0.157	5	5
<i>Pontogammarus robustoides</i> (Sars, 1894)	9	860	0.081	7.40	1	1	12	240	0.049	0.733	20	20
<i>Pontogammarus macoticus</i> (Sowinsky, 1894)	0	0	0	0	0	0	0	13	0.003	0.138	3	3
<i>Gammarus lacustris</i> (Sars, 1863)	12	1640	0.021	2.68	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Chelicorophium curvispinum</i> Sars, 1895	4	400	0.004	0.45	2	2	9	220	0.008	0.160	8	8
<i>Chelicorophium sowinskyi</i> Martynov, 1924							1	40	0	0.005	5	5
<i>Obesogammarus obesus</i> (Sars, 1896)	0	0	0	0	0	0	8	140	0.005	0.112	15	15
<i>Pandorites platycheir</i> (Sars, 1896)	0	0	0	0	0	0	18	220	0.208	1.95	25	25
<i>Gmelinoidea fasciatus</i> (Stebbing, 1899)	0	0	0	0	0	0	1	40	0	0.002	3	3
Всего амфипод / Total amphipods:	38		0.158				247		0.760			
<i>Katamyxis wargachowskyi</i> Sars, 1893	26	3900	0.046	5.960	1	1	+	+	+	+	+	+
<i>Limnomyxis benedeni</i> Czerniavsky, 1882	19	2200	0.052	5.890	4	4	+	+	+	+	+	+
<i>Paramyxis intermedia</i> (Czerniavsky, 1882)	1	100	0.001	0.2	1	1	0	+	+	+	+	+
<i>Paramyxis lacustris</i> (Czerniavsky, 1882)	9	345	0.044	2.03	4	4	0	5	0	0.013	3	3
<i>Paramyxis ulitskyi</i> Czerniavsky, 1882	1	50	0.001	0.05	1	1	1	40	0.006	0.22	3	3
Всего мизид / Total mysids:	56		0.144				1		0.006			

Окончание таблицы  
Table. Continuation

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Pterostoma rostrata</i> (Sars, 1894)		1	50	0,001	0,10	1	13	140	0,014	0,128	25
<i>Pterostoma sowsinskyi</i> (Sars, 1894)		1	80	0,002	0,150	1	27	560	0,091	3,18	13
<i>Pterostoma rectinata</i> Sowsinsky, 1893		0	0	0	0	0	1	40	0	0,004	3
<i>Pseudostoma sergatoides</i> Sars, 1894		0	0	0	0	0	+	+	+	+	+
Всего кумовых ракообразных / Total cumaceans		2		0,003			41		0,105		
Всего ракообразных / Total crustaceans		116		0,350			287	740	0,867		

*Примечание.*  $N_{cp}$  – средняя численность, экз./м<sup>2</sup>;  $N_{max}$  – максимальная численность, экз./м<sup>2</sup>;  $V_{cp}$  – средняя биомасса, г/м<sup>2</sup>;  $V_{max}$  – максимальная биомасса, г/м<sup>2</sup>;  $R$  – частота встречаемости, %; + – вид отмечен для водоема по литературным данным (Филинова и др., 2008).

*Note.*  $N_{av}$  – the average abundance, ind./m<sup>2</sup>;  $N_{max}$  – maximum abundance, ind./m<sup>2</sup>;  $V_{av}$  – average biomass, g/m<sup>2</sup>;  $V_{max}$  – maximum biomass, g/m<sup>2</sup>;  $R$  – the occurrence frequency, %; + – the species was noted for the reservoir according to the literature data (Filinova et al., 2008)

Isopoda (1). Большинство из них (13) имеют понто-каспийское происхождение, 1 вид (*Shablogammarus chablensis* (Carausu, 1943)) – понто-азовское и 2 вида (*Asellus aquaticus* (Linné, 1758) и *Gammarus lacustris* (Sars, 1863)) – типичные представители пресноводной фауны.

В реках полупустынной зоны происходит увеличение количественных показателей мизид и изопод по сравнению с Волгоградским водохранилищем и снижение числа видов, численности и биомассы амфипод и кумовых (см. таблицу). Средняя численность и биомасса ракообразных в изученных реках примерно в 2.5 раза ниже, чем в Волгоградском водохранилище.

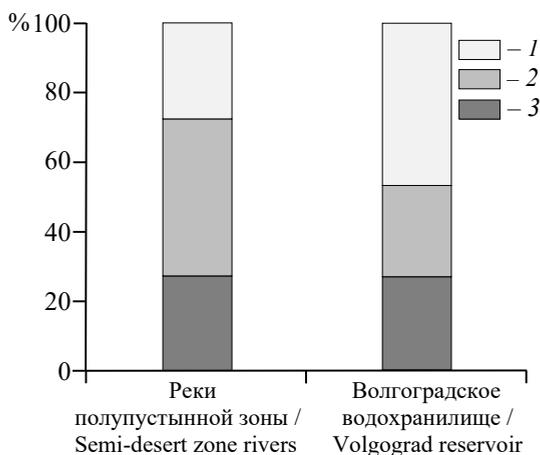
Пресноводные ракообразные (в основном это относится к представителям отряда Isopoda *Asellus aquaticus*) расселились по всей акватории изученных рек в широком диапазоне минерализации (279 – 3960 мг/л, согласно Венецианской системе – воды пресные и олигогалинные). Эврибионтные *Gammarus lacustris* в реках полупустынной зоны встречались исключительно на участках рек с относительно высокой минерализацией (3960 – 16000 мг/л, воды олигогалинные и мезогалинные). В высокоминерализованных реках бассейна оз. Эльтон *Gammarus lacustris* также обитал в широком диапазоне солености (6550 – 13110 мг/л) (Golovatyuk, Shitikov, 2016) на илисто-песчаных биотопах с малыми глубинами, высокой зарастаемостью макрофитами и содержанием биогенных веществ, однако достоверной зависимости встречаемости и численности амфипод от уровня минерализации выявлено не было (Зинченко и др., 2020).

В р. Волге до сооружения каскада водохранилищ *G. lacustris* был обычным представителем пресноводной фауны, однако после расселения каспийских гаммарид вид практически отсутствовал, в связи с чем было сделано предположение о вытеснении видами-вселенцами пресноводной аборигенной фауны (Волга..., 1978). В изученных нами реках полупустынной зоны пресноводные и чужеродные виды не встречались совместно, что может свидетельствовать как о разных биотопических предпочтениях, так и об избегании одних видов другими.

Большинство ракообразных понто-каспийского и понто-азовского комплексов обитают в основном в нижнем течении притоков Волгоградского водохранилища в диапазоне минерализации 320 – 1160 мг/л (воды пресные и олигогалинные).

Наибольшим видовым богатством среди высших ракообразных в реках полупустынной зоны характеризуются амфиподы, несмотря на отмеченное выше снижение числа видов этого отряда по сравнению с Волгоградским водохранилищем. Отмеченные в реках и водохранилище понто-каспийские амфиподы с учетом их морфологии и типа субстрата, на котором они обитают, могут быть отнесены к трем экоморфам: «цепляющиеся» (clingers: *Chaetogammarus warpachowskyi*), «ползающие» (crawlers: *Dikerogammarus caspius*, *D. haemobaphes*, *D. villosus*, *Shablogammarus chablensis*) и «копающие» (diggers: *Stenogammarus dzjubani*, *S. similis*, *S. deminutus*, *Pontogammarus robustoides*, *P. maeoticus*, *Obesogammarus obesus*, *Pandorites platycheir*) (Copila-Ciocianu, Sidorov, 2022). Симбионты (symbionts) в изученных реках не обнаружены.

В связи со значительным разнообразием биотопов в изученных водоемах отмеченные экоморфы амфипод распространены относительно равномерно с незна-



**Рис. 3.** Соотношение численности экоморф амфипод в реках полупустынной зоны и Волгоградском водохранилище: 1 – копающие, 2 – ползающие, 3 – цепляющиеся

**Fig. 3.** Ratio of the abundance of amphipod ecomorphs in the semi-desert zone rivers and the Volgograd reservoir: 1 – diggers, 2 – crawlers, 3 – clingers

чительным доминированием ползающих (45%) в реках и копающих (46%) в водохранилище (рис. 3). Такое распределение амфипод в основном зависит от типа биотопа. Так, в реках полупустынной зоны из-за высокой зарастаемости береговой, а нередко и русловой зоны доминирующим типом грунта являются заиленные биотопы с растительными остатками (52 – 62%). На подобных субстратах селятся представители рр. *Dikerogammarus* и *Shablogammarus*. В Волгоградском водохранилище значительные площади заняты песчаными биотопами (Шашуловский, Мосияш, 2010), на которых обитают амфиподы родов *Stenogammarus*, *Pontogammarus* и *Pandorites*, характеризующиеся роющим поведением.

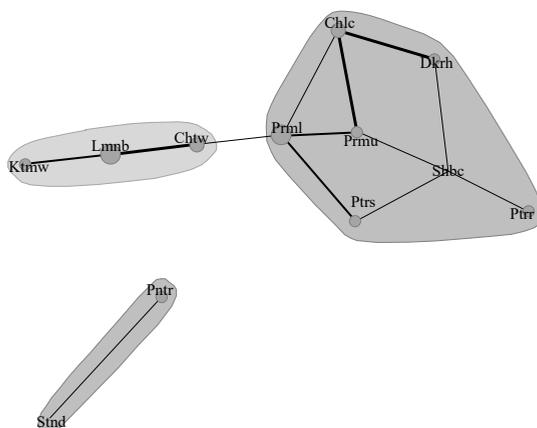
На большинстве изученных биотопов амфиподы разного типа экоморф не встречаются вместе, и лишь в устьевом участке р. Еруслан (Ерусланский залив) обнаружены совместные поселения «копающих» и «ползающих», что в целом характерно для представителей амфипод понто-каспийского комплекса, распространившихся в водоемах Европы (Corila-Ciocianu, Sidorov, 2022).

При анализе графа ценотических комплексов чужеродных видов (рис. 4) выявлено, что в изученных реках образуется два типа ценозов. Первый тип образован в основном консорционными взаимодействиями моллюсков-эдификаторов рода *Dreissena* с амфиподами *Chelicorophium curvispinum* ( $p = 0.002$ ), *Dikerogammarus haemobaphes* ( $p = 0.01$ ), мизидами *Paramysis ullskyi* ( $p = 0.01$ ), *Paramysis lacustris* ( $p = 0.03$ ) и ассоциированных с ними видами (см. рис. 4). Отметим, что в отличие от рек в водохранилищах Волжского каскада мизиды не приурочены к скоплению дрейссенид (рис. 5), а относятся к прибрежному комплексу видов, обитающих на песчаных биотопах, где особую роль играют брюхоногие моллюски понто-азовского комплекса *Lithoglyphus naticoides* (Курина, Селезнев, 2019). Второй ценоз в реках представлен комплексом мелких прибрежных видов, связи в котором основаны на непрямых межвидовых отношениях (общности биотопических условий и характере питания). *Chaetogammarus warpachowskyi* – единственный представитель экоморфы «цепляющиеся» (clingers) и обитающий преимущественно на грунтах с растительными остатками, ассоциирован с мелкими видами мизид *Katamysis warpachowskyi* и *Limnomysis benedeni*, по способу питания относящихся к де-

триитофагам (Бондаренко, 1991). В целом для водохранилищ Волжского каскада характерно большее количество связей между видами, а в реках полупустынной зоны такие связи слабы и немногочисленны (см. рис. 4, 5). Это может объясняться как непродолжительным периодом инвазионного процесса в реках, так и конкуренцией с аборигенными видами макрозообентоса, которые за длительное время сформировали устойчивые ценозы и сообщества.

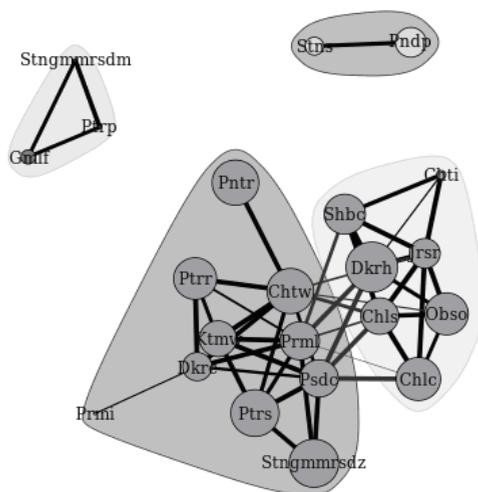
Большинство видов высших ракообразных, отмеченных в изученных реках, расселились также в водоемы Европы (Invasive..., 2002; Wittmann, Ariani, 2009; Daneliya, Petryashev, 2011; Copila-Ciucianu, Sidorov, 2022 и др.), а инвазии некоторых из них (например, *Pontogammarus robustoides* и амфипод рода *Dikerogammarus*) привели к вытеснению аборигенной фауны, в том числе более мелких видов ракообразных (Bernauer, Jansen, 2006; Haas et al., 2002; Van Riel et al., 2006). Влияние понто-каспийских и понто-азовских видов на местную фауну в реках полупустынной зоны еще предстоит изучить.

Среди причин, обусловивших проникновение высших ракообразных в реки, можно отметить, прежде всего, саморасселение (подвижные амфиподы родов *Pontogammarus* и *Dikerogammarus*), а также сопряженные инвазии (амфиподы сем. Corophiidae в другах моллюсков рода *Dreissena*). Вместе с тем, нахождение на значительном расстоянии от устьевых участков рек массовых скоплений малоактивных раков *Limnomysis benedeni* и *Katamysis warpachowskyi* может свидетельствовать о том, что часть понто-каспийских и понто-азовских видов обитает в притоках Нижней Волги со времен одной из трансгрессий Каспия.



**Рис. 4.** Граф ценотических комплексов ракообразных рек полупустынной зоны (бассейн Волгоградского водохранилища): Ptrs – *Pterocuma sowinskyi*, Prr – *P. rostrata*, Chtw – *Chaetogammarus warpachowskyi*, Dkrh – *Dikerogammarus haemobaphes*, Pntr – *Pontogammarus robustoides*, Shbc – *Shablogammarus chablensis*, Stnd – *Stenogammarus dzjubani*, Chlc – *Cheliorophium curvispinum*, Prml – *Paramysis lacustris*, Prmu – *P. ullskyi*, Ktmw – *Katamysis warpachowskyi*, Lmnb – *Limnomysis benedeni*. Толщина ребра – сила связи, размер маркера – частота встречаемости видов

**Fig. 4.** Graph of coenotic complexes of crustacean in the semi-desert zone rivers (the Volgograd reservoir basin): Ptrs – *Pterocuma sowinskyi*, Prr – *P. rostrata*, Chtw – *Chaetogammarus warpachowskyi*, Dkrh – *Dikerogammarus haemobaphes*, Pntr – *Pontogammarus robustoides*, Shbc – *Shablogammarus chablensis*, Stnd – *Stenogammarus dzjubani*, Chlc – *Cheliorophium curvispinum*, Prml – *Paramysis lacustris*, Prmu – *P. ullskyi*, Ktmw – *Katamysis warpachowskyi*, Lmnb – *Limnomysis benedeni*. The edge thickness is connection strength, the marker size is the species frequency



**Рис. 5.** Граф ценотических комплексов ракообразных водохранилищ Средней и Нижней Волги: Ptrs – *Pterocuma sowinskyi*, Pscd – *Pseudocuma cercaroides*, Chtw – *Chaetogammarus warpachowskyi*, Chti – *C. ischnus*, Dkrh – *Dikerogammarus haemobaphes*, Dkrv – *D. villosus*, Dkrc – *D. caspius*, Pntr – *Pontogammarus robustoides*, Pntm – *P. maeoticus*, Obso – *Obesogammarus obesus*, Shbc – *Shablogammarus chab-lensis*, Stngmmsrdz – *Stenogammarus dzjubani*, Stngmmsrdm – *S. deminutus*, Stns – *S. similis*, Pndp – *Pandorites platycheir*, Gmlf – *Gmelinoides fasciatus*, Chlc – *Cheliorophium curvispinum*, Chls – *C. sowinskyi*, Prml – *Paramysis lacustris*, Prmi – *P. intermedia*, Prmu – *P. ullskyi*, Ktmw – *Katamysis warpachowskyi*, Jrst – *Jaera sarsi*. Толщина ребра – сила связи, размер маркера – частота встречаемости видов

**Fig. 5.** Graph of coenotic complexes of crustaceans in the reservoirs of the Middle and Lower Volga: Ptrs – *Pterocuma sowinskyi*, Pscd – *Pseudocuma cercaroides*, Chtw – *Chaetogammarus warpachowskyi*, Chti – *C. ischnus*, Dkrh – *Dikerogammarus haemobaphes*, Dkrv – *D. villosus*, Dkrc – *D. caspius*, Pntr – *Pontogammarus robustoides*, Pntm – *P. maeoticus*, Obso – *Obesogammarus obesus*, Shbc – *Shablogammarus chablensis*, Stngmmsrdz – *Stenogammarus dzjubani*, Stngmmsrdm – *S. deminutus*, Stns – *S. similis*, Pndp – *Pandorites platycheir*, Gmlf – *Gmelinoides fasciatus*, Chlc – *Cheliorophium curvispinum*, Chls – *C. sowinskyi*, Prml – *Paramysis lacustris*, Prmi – *P. intermedia*, Prmu – *P. ullskyi*, Ktmw – *Katamysis warpachowskyi*, Jrst – *Jaera sarsi*. The edge thickness is the connection strength, the marker size is the species frequency

## ВЫВОДЫ

1. В реках полупустынной зоны отмечено наименьшее количество видов ракообразных (16) по сравнению как с водохранилищами Средней и Нижней Волги, так и с реками лесостепной и степной зоны, впадающими в волжские водохранилища.

2. В изученных реках зарегистрировано увеличение количественных показателей мизид и изопод по сравнению с Волгоградским водохранилищем и снижение числа видов, численности и биомассы амфипод и кумовых ракообразных.

3. Ракообразные понто-каспийского и понто-азовского комплексов, а также изоподы *Asellus aquaticus* обитают в пресных и олигогалинных водах, *Gammarus lacustris* – олигогалинных и мезогалинных.

4. Отмеченные в реках понто-каспийские амфиподы с учетом их морфологии и типа субстрата относятся к трем экоморфам: «цепляющиеся», «ползающие» и «копающие». В отличие от Волгоградского водохранилища, где незначительно доминировали «копающие» амфиподы (46%), в реках преобладают «ползающие» (45%).

5. В реках бассейна р. Еруслан образуется два типа ценозов: 1) образованный консорционными взаимодействиями моллюсков-эдификаторов рода *Dreissena* с

некоторыми видами амфипод и мизид; 2) объединяющий фитофильных амфипод *Chaetogammarus warpachowsky* и мизид *Katamysis warpachowskyi* и *Limnomysis benedeni*.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас беспозвоночных / под ред. В. Я. Бирштейна, Л. Г. Виноградова, Н. Н. Кондакова. М. : Пищевая промышленность, 1968. 416 с.
- Баканов А. И. Использование зообентоса для мониторинга пресноводных водоемов // Биология внутренних вод. 2000. № 1. С. 68 – 83.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / под ред. А. Ф. Алимова, Н. Г. Богущкой. СПб. ; М. : Т-во науч. изд. КМК, 2004. 436 с.
- Бондаренко М. В. Мизиды Каспия и их роль в экосистемах моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 25 с.
- Бородич Н. Д. Каспийские Peracarida (Crustacea) в Саратовском водохранилище // Зоологический журнал. 1978. Т. 57, вып. 5. С. 783 – 785.
- Волга и ее жизнь. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1978. 348 с.
- Головатюк Л. В., Михайлов Р. А. Анализ пространственного распределения сообществ макрозообентоса в равнинной реке полупустынной зоны // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2021 а. № 53. С. 131 – 150. <https://doi.org/10.17223/19988591/53/7>
- Головатюк Л. В., Михайлов Р. А. Гидрохимическое состояние рек полупустынной области русской равнины (бассейн р. Еруслан, Нижняя Волга) // Метеорология и гидрология. 2021 б. № 8. С. 75 – 87. <https://doi.org/10.52002/0130-2906-2021-8-75-87>
- Дедю И. И. Амфиподы пресных и солоноватых вод Юго-Запада СССР. Кишинев : Штиинца, 1980. 223 с.
- Зинченко Т. Д., Головатюк Л. В., Загорская Е. П., Антонов П. И. Распределение инвазионных видов в составе донных сообществ Куйбышевского водохранилища: анализ многолетних исследований // Известия Самарского научного центра РАН. 2007. Т. 10, № 2. С. 547 – 558.
- Зинченко Т. Д., Головатюк Л. В., Абросимова Э. В., Попченко Т. В. Сообщества макрозообентоса соленых рек бассейна гипергалинного озера Эльтон: многолетние исследования // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии 2020. Т. 29, № 4. С. 17 – 22. <https://doi.org/10.24411/2073-1035-2020-10351>
- Курина Е. М. Распространение чужеродных видов макрозообентоса в притоках Куйбышевского и Саратовского водохранилищ // Известия Самарского научного центра РАН. 2014. Т. 16, № 1. С. 236 – 242.
- 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., Селезнев 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>
- Курина Е. М., Селезнев Д. Г., Шерышева Н. Г. Распространение чужеродных видов макрозообентоса и их ценоотические комплексы в камских водохранилищах // Российский журнал биологических инвазий. 2021. Т. 14, № 4. С. 85 – 96. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-2021-14-4-85-96>
- Национальный атлас России : в 4 т. М. : Роскартография, 2004 – 2008.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2. Ракообразные / под ред. В. Р. Алексеева. СПб. : ЗИН РАН, 1995. 628 с.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 12. Нижнее Поволжье и Западный Казахстан Вып. 1. Бассейн р. Волги ниже г. Чебоксары / под ред. В. Е. Водогрещкого. Л. : Гидрометеоздат, 1971. 412 с.

Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем / под ред. В. А. Абакумова. СПб. : Гидрометеоздат, 1992. 318 с.

Урюпова Е. Ф. Морфологический, филогенетический и экологический обзор Понто-Каспийских корофид: Corophiinae, Corophiidae, Amphipoda: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2008. 23 с.

Филинова Е. И., Малинина Ю. А., Шляхтин Г. В. Биоинвазии в макрозообентосе Волгоградского водохранилища // Экология. 2008. № 3. С. 206 – 210.

Шапуловский В. А., Мосияш С. С. Формирование биологических ресурсов Волгоградского водохранилища в ходе сукцессии его экосистемы. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2010. 250 с.

Яковлева А. В. Фауна и экология бентосных вселенцев верхней части Куйбышевского водохранилища : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 2010. 27 с.

Bernaer D., Jansen W. Recent invasions of alien macroinvertebrates and loss of native species in the upper Rhine River, Germany // Aquatic Invasions. 2006. Vol. 1, iss. 2. P. 55 – 71. <https://doi.org/10.3391/ai.2006.1.2.2>

Blondel V. D., Guillaume J.-L., Lambiotte R., Lefebvre E. Fast unfolding of communities in large networks // Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiment. 2008. № 10. Article number P10008. <https://doi.org/10.1088/1742-5468/2008/10/P10008>

Bunn S. E., Davies P. M. Community structure of the macroinvertebrate fauna and water quality of a saline river system in south-western Australia // Hydrobiologia. 1992. Vol. 248, № 2. P. 143 – 160.

Copila-Ciocianu D., Sidorov D. Taxonomic, ecological and morphological diversity of Ponto-Caspian gammaroidean amphipods: A review // Organisms Diversity & Evolution. 2022. Vol. 22, iss. 2. P. 285 – 315. <https://doi.org/10.1007/s13127-021-00536-6>

Daneliya M. E., Petryashev V. V. Redescription of three species and a subspecies of the mysid genus *Paramysis* (Mysida, Mysidae) from the Ponto-Caspian basin // Crustaceana. 2011. Vol. 84, № 7. P. 797 – 829.

Golovatyuk L. V., Shitikov V. K. Salinity tolerance of macrozoobenthic taxa in small rivers of the Lake Elton basin // Russian Journal of Ecology. 2016. Vol. 47, iss. 6. P. 540 – 545. <https://doi.org/10.1134/S1067413616060059>

Haas G., Brunke M., Streit B. 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 / eds. E. Lappäkoski, S. Gollasch, S. Olenin. Dordrecht : Springer, 2002. P. 426 – 432.

Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management / eds. E. Lappäkoski, S. Gollasch, S. Olenin. Dordrecht : Springer, 2002. 608 p.

Kamada T., Kawai S. An algorithm for drawing general undirected graphs // Information Processing Letters. 1989. Vol. 31, № 1. P. 7 – 15.

Kefford B. J., Papas P. J., Nuggeoda D. Relative salinity tolerance of macroinvertebrates from the Barwon River, Victoria, Australia // Marine and Freshwater Research. 2003. Vol. 54, № 6. P. 755 – 765. <https://doi.org/10.1071/MF02081>

Van Riel M. C., Van der Velde G., Rajagopal S., Marguillier S., Dehairs F., Bij de Vaate A. Trophic relationships in the Rhine food web during invasion and after establishment of the Ponto-Caspian invader *Dikerogammarus villosus* // Hydrobiologia. 2006. Vol. 565. P. 39 – 58. <https://doi.org/10.1007/s10750-005-1904-8>

Wittmann K. J., Ariani A. Reappraisal and range extension of non-indigenous Mysidae (Crustacea, Mysida) in continental and coastal waters of eastern France // Biological Invasions. 2009. Vol. 11, iss. 2. P. 401 – 407. <https://doi.org/10.1007/s10530-008-9257-7>

## Distribution of crustaceans (Malacostraca, Arthropoda) in rivers of the semi-desert zone (with the example of the Volgograd reservoir tributates)

E. M. Kurina <sup>1✉</sup>, L. V. Golovatyuk <sup>2,3</sup>

<sup>1</sup> A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences  
33 Leninsky Prosp., Moscow 119071, Russia

<sup>2</sup> Samara Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences,  
Institute of Ecology of the Volga River Basin of Russian Academy of Sciences  
10 Komzina St., Togiatti 445003, Russia

<sup>3</sup> I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences  
Borok, Nekouzsky district, Yaroslavl oblast 152742, Russia

Received: 16 September 2022 / revised: 27 October 2022 / accepted: 10 November 2022

**Abstract.** As a result of our studies of the macro- and nectozoobenthos of the rivers of the semi-desert zone (the Volgograd reservoir basin), 16 Malacostraca species were recorded, most of which are representatives of the Ponto-Caspian complex. Compared to the Volgograd reservoir, there is an increase in the quantitative indicators of mysids and isopods and a decrease in the number of species, abundance and biomass of amphipods and cumaceans in the semi-desert zone rivers. The average abundance and biomass of crustaceans in the surveyed rivers are approximately 2.5 times lower than in the Volgograd Reservoir. Crustaceans of the Ponto-Caspian and Ponto-Azov complexes, as well as the isopods *Asellus aquaticus* (Linné, 1758) inhabit fresh and oligohaline waters, while the gammarids *Gammarus lacustris* (Sars, 1863) live in oligohaline and polyhaline waters. Amphipods are characterized by the largest number of species, which, taking into account their morphology and the type of substrate which they live on, are assigned to three ecomorphs, namely: clingers, crawlers, and diggers. No symbionts in the Yeruslan basin rivers were found. The noted amphipod ecomorphs are distributed relatively evenly with a slight dominance of crawlers (45%). It has been revealed that two types of crustacean cenoses are formed in the surveyed rivers. The first type is formed mainly by consortium interactions of the edificatory mollusks *Dreissena* with amphipods *Chelicorophium curvispinum* Sars, 1895, *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841), mysids *Paramysis ullskyi* Czerniavsky, 1882, *P. lacustris* (Czerniavsky, 1882), and associated species. The second cenosis in the rivers is represented by a complex of small coastal mysid species *Katamysis warpachowskyi* Czerniavsky, 1882, *Limnomysis benedeni* Sars, 1893, and amphipods *Chaetogammarus warpachowskyi* (Sars, 1894), the relationships within which are based on common biotopic conditions and feeding patterns.

**Keywords:** crustaceans, semi-desert zone rivers, Volgograd Reservoir, coenotic complexes, distribution

**Funding.** The work was carried out within the framework of the sections of the state task A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Science (no. 0109-2019-0005), Papanin Institute for Biology of Inland Waters of Russian Academy of Science (no. 121051100109-1) and Institute of Ecology of the Volga River Basin – the Branch of the Samara Scientific Center of Russian Academy of Science (no. 1021060107217-0-1.6.19).

---

✉ *Corresponding author.* Laboratory of Ecology of Aquatic Communities and Invasions, A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Russia.

*ORCID and e-mail addresses:* Ekaterina M. Kurina: <https://orcid.org/0000-0001-5484-2949>, [ekaterina\\_kurina@mail.ru](mailto:ekaterina_kurina@mail.ru); Larisa V. Golovatyuk: <https://orcid.org/0000-0003-4773-5277>, [gollarisa@mail.ru](mailto:gollarisa@mail.ru).

**For citation:** Kurina E. M., Golovatyuk L. V. Distribution of crustaceans (Malacostraca, Arthropoda) in rivers of the semi-desert zone (with the example of the Volgograd reservoir tributaries). *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2022, no. 4, pp. 415–430 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-4-415-430>

## REFERENCES

- Atlas bespozvonochnykh. Pod red. V. Ia. Birshteina, L. G. Vinogradova, N. N. Kondakova* [V. Ya. Birshtein, L. G. Vinogradov, N. N. Kondakov, eds. Atlas of Invertebrates]. Moscow, Pishchevaia promyshlennost' Publ., 1968. 416 p. (in Russian).
- Bakanov A. I. The use of zoobenthos for monitoring freshwater reservoirs. *Inland Water Biology*, 2000, no. 1, pp. 68–83 (in Russian).
- Alimov A. F., Bogutskaya N. G., eds. *Biological Invasions in Aquatic and Terrestrial Ecosystems*. Saint Petersburg, Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2004. 436 p. (in Russian).
- Bondarenko M. V. *Mysids of the Caspian Sea and Their Role in the Ecosystems of the Sea*. Thesis Diss. Cand. Sci. (Biol.). Moscow, 1991. 25 p. (in Russian).
- Borodich N. D. Caspian Peracarida (Crustacea) in the Saratov reservoir. *Zoologicheskii zhurnal*, 1978, vol. 57, iss. 5, pp. 783–785 (in Russian).
- Volga i ee zhizn'* [Volga and Its Life]. Leningrad, Nauka Publ., 1978. 348 p. (in Russian).
- Golovatyuk L. V., Mikhailov R. A. Analysis of the spatial distribution of macrozoobenthos communities in a flat river of a semi-desert zone. *Bulletin of the Tomsk State University. Biology*, 2021 a, no. 53, pp. 131–150 (in Russian). <https://doi.org/10.17223/19988591/53/7>
- Golovatyuk L. V., Mikhailov R. A. Hydrochemical state of the rivers of the semi-desert region of the Russian plain (Eruslan river basin, Lower Volga). *Meteorology and Hydrology*, 2021 b, no. 8, pp. 75–87 (in Russian). <https://doi.org/10.52002/0130-2906-2021-8-75-87>
- Dedyu I. I. *Amfipody presnykh i solonovatykh vod Yugo-Zapada SSSR* [Amphipods of Fresh and Brackish Waters of the South-West of the USSR]. Kishinev, Shtiintsa Publ., 1980. 223 p. (in Russian).
- Zinchenko T. D., Golovatyuk L. V., Zagorskaya E. P., Antonov P. I. Distribution of invasive species in the benthic communities of the Kuibyshev reservoir: analysis of long-term studies. *Proceedings of the Samara Scientific Center of Russian Academy of Science*, 2007, vol. 10, no. 2, pp. 547–558 (in Russian).
- Zinchenko T. D., Golovatyuk L. V., Abrosimova E. V., Popchenko T. V. Macrozoobenthos communities of saline rivers in the Elton hypersaline lake basin: long-term studies. *Samarskaya Luka: Problems of Regional and Global Ecology*, 2020, vol. 29, no. 4, pp. 17–22 (in Russian). <https://doi.org/10.24411/2073-1035-2020-10351>
- Kurina E. M. Specific features of distribution of alien species of macrozoobenthos in the bays of reservoirs (by example of water bodies of the Middle and Lower Volga basins). *Russian Journal of Biological Invasions*, 2020, vol. 11, no. 2, pp. 118–125. <https://doi.org/10.1134/S2075111720020058>
- Kurina E. M. Distribution of alien species of macrozoobenthos in the tributaries of the Kuibyshev and Saratov Reservoirs. *Proceedings of the Samara Scientific Center of Russian Academy of Science*, 2014, vol. 16, no. 1, pp. 236–242 (in Russian).
- Kurina E. M., Seleznev D. G. Analysis of the patterns of organization of species complexes of Ponto-Caspian and Ponto-Azovian macrozoobenthos in the Middle and Lower Volga reservoirs. *Russian Journal of Ecology*, 2019, vol. 50, no. 1, pp. 65–74. <https://doi.org/10.1134/S1067413619010053>

Kurina E. M., Seleznev D. G., Sherysheva N. G. Distribution of alien species of macrozoobenthos and the species cenotic complexes in the Kama Reservoirs. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2022, vol. 13, no. 1, pp. 64–73. <https://doi.org/10.1134/S2075111722010088>

*Natsional'nyi atlas Rossii: v 4 t.* [National Atlas of Russia: in 4 volumes]. Moscow, Roskartografiya Publ., 2004–2008 (in Russian).

Alekseev V. R., ed. *Key to Freshwater Invertebrates in Russia and Adjacent Territories. Vol. 2. Crustaceans*. Saint Petersburg, Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences Publ., 1995. 628 p. (in Russian).

*Resursy poverkhnostnykh vod SSSR. T. 12. Nizhnee Povolzh'e i Zapadnyi Kazakhstan Vyp. 1. Bassein r. Volgi nizhe g. Cheboksary. Pod red. V. E. Vodogretskogo* [V. E. Vodogretsky, ed. Resources of surface waters of the USSR. Vol. 12. Lower Volga and Western Kazakhstan. Iss. 1. Volga River Basin Below Cheboksary]. Leningrad, Gidrometeoizdat Publ., 1971. 411 p. (in Russian).

*Rukovodstvo po gidrobiologicheskomu monitoringu presnovodnykh ekosistem. Pod red. V. A. Abakumova* [Abakumov V. A., ed. Guidelines for Hydrobiological Monitoring of Freshwater Ecosystems]. Saint Petersburg, Gidrometeoizdat Publ., 1992. 318 p. (in Russian).

Uryupova E. F. *Morphological, Phylogenetic and Ecological Review of the Ponto-Caspian Corophyids: Corophiinae, Corophiidae, Amphipoda*. Thesis Diss. Cand. Sci. (Biol.). Moscow, 2008. 23 p. (in Russian).

Filinova E. I., Malinina Yu. A., Shlyakhtin G. V. Bioinvasions in macrozoobenthos of the Volgograd Reservoir. *Russian Journal of Ecology*, 2008, vol. 39, no. 3, pp. 193–197.

Shashulovsky V. A., Mosiyash S. S. *Formation of Biological Resources of the Volgograd Reservoir During the Succession of Its Ecosystem*. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2010. 250 p. (in Russian).

Yakovleva A. V. *Fauna and Ecology of Benthic Invaders in the Upper Part of the Kuibyshev Reservoir*. Thesis Diss. Cand. Sci. (Biol.). Kazan, 2010. 27 p. (in Russian).

Bernauer D., Jansen W. Recent invasions of alien macroinvertebrates and loss of native species in the upper Rhine River, Germany. *Aquatic Invasions*, 2006, vol. 1, iss. 2, pp. 55–71. <https://doi.org/10.3391/ai.2006.1.2.2>

Blondel V. D., Guillaume J.-L., Lambiotte R., Lefebvre E. Fast unfolding of communities in large networks. *Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiment*, 2008, no. 10, article number P10008. <https://doi.org/10.1088/1742-5468/2008/10/P10008>

Bunn S. E., Davies P. M. Community structure of the macroinvertebrate fauna and water quality of a saline river system in south-western Australia. *Hydrobiologia*, 1992, vol. 248, no. 2, pp. 143–160.

Copila-Ciocianu D., Sidorov D. Taxonomic, ecological and morphological diversity of Ponto-Caspian gammaroidean amphipods: A review. *Organisms Diversity & Evolution*, 2022, vol. 22, iss. 2, pp. 285–315. <https://doi.org/10.1007/s13127-021-00536-6>

Daneliya M. E., Petryashev V. V. Redescription of three species and a subspecies of the mysid genus *Paramysis* (Mysida, Mysidae) from the Ponto-Caspian basin. *Crustaceana*, 2011, vol. 84, no. 7, pp. 797–829.

Golovatyuk L. V., Shitikov V. K. Salinity tolerance of macrozoobenthic taxa in small rivers of the Lake Elton basin. *Russian Journal of Ecology*, 2016, vol. 47, iss. 6, pp. 540–545. <https://doi.org/10.1134/S1067413616060059>

Haas G., Brunke M., Streit B. Fast turnover in dominance of exotic species in the Rhine river determines biodiversity and ecosystem function: An affair between amphipods and mussels. In: Lappäkoski E., Gollasch S., Olenin S., eds. *Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management*. Dordrecht, Springer, 2002, pp. 426–432.

Lappäkoski E., Gollasch S., Olenin S., eds. *Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management*. Dordrecht, Springer, 2002. 608 p.

Kamada T., Kawai S. An algorithm for drawing general undirected graphs. *Information Processing Letters*, 1989, vol. 31, no. 1, pp. 7–15.

Kefford B. J., Papas P. J., Nuggeoda D. Relative salinity tolerance of macroinvertebrates from the Barwon River, Victoria, Australia. *Marine and Freshwater Research*, 2003, vol. 54, no. 6, pp. 755–765. <https://doi.org/10.1071/MF02081>

Van Riel M. C., Van der Velde G., Rajagopal S., Marguillier S., Dehairs F., Bij de Vaate A. Trophic relationships in the Rhine food web during invasion and after establishment of the Ponto-Caspian invader *Dikerogammarus villosus*. *Hydrobiologia*, 2006, vol. 565, pp. 39–58. <https://doi.org/10.1007/s10750-005-1904-8>

Wittmann K. J., Ariani A. Reappraisal and range extension of non-indigenous Mysidae (Crustacea, Mysida) in continental and coastal waters of eastern France. *Biological Invasions*, 2009, vol. 11, iss. 2, pp. 401–407. <https://doi.org/10.1007/s10530-008-9257-7>