

ISSN 1029-8940 (Print)  
ISSN 2524-230X (Online)

УДК 591.363:595.371.13/15(476.2/.7)  
<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2019-64-1-72-81>

Поступила в редакцию 26.09.2018  
Received 26.09.2018

**А. И. Макаренко**

*Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам, Минск, Республика Беларусь*

## **ОСОБЕННОСТИ ПРОЦЕССА РАЗМНОЖЕНИЯ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ АМФИПОД (CRUSTACEA, AMPHIPODA) В УСЛОВИЯХ ВОДОТОКОВ БЕЛАРУСИ**

**Аннотация.** Впервые для территории Беларуси установлены особенности размножения 6 массовых чужеродных видов амфипод: *C. curvispinum*, *D. villosus*, *O. crassus*, *O. obesus*, *E. ischnus* и *D. haemobaphes*. Приведены данные о ежемесячных изменениях их плотности и биомассы, а также указаны виды, у которых эти изменения наиболее выражены. Определен диапазон температурных условий, при котором наблюдаются процессы размножения. В основном эти условия приурочены к теплomu времени года: все виды приступают к размножению весной при температуре 7,3–11,9 °С и заканчивают его осенью при температуре 9,7 °С. На основании изменений возрастного состава определены основные параметры жизненного цикла. Установлена продолжительность периода размножения для 5 изученных чужеродных видов, отмечено наличие 2–3 генераций в течение года, определено соотношение полов (превалирование самок у представленных видов свидетельствует о стабильности популяций). Полученные результаты исследований в сравнении с литературными данными для других частей ареала со сходными климатическими условиями в целом совпадают, различия определяются в основном температурными и экологическими условиями водотоков. В сравнении с популяциями других частей ареала, имеющими большую продолжительность периода размножения, в условиях Беларуси при более коротком репродуктивном периоде для 5 видов гаммарид соблюдается такое же число генераций, что указывает на широкие адаптивные возможности этих видов.

**Ключевые слова:** понто-каспийские виды, амфиподы, чужеродные виды, жизненный цикл, период размножения, ювенильные особи, соотношение полов, плотность, биомасса

**Для цитирования:** Макаренко, А. И. Особенности процесса размножения чужеродных видов амфипод (Crustacea, Amphipoda) в условиях водотоков Беларуси / А. И. Макаренко // Вест. Нац. акад. наук Беларуси. Сер. биол. наук. – 2019. – Т. 64, № 1. – С. 72–81. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2019-64-1-72-81>

**A. I. Makaranka**

*Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences for Bioresources, Minsk, Republic of Belarus*

## **FEATURES OF THE REPRODUCTION PROCESSES OF AMPHIPODS (CRUSTACEA, AMPHIPODA) ALIEN SPECIES IN THE CONDITIONS OF BELARUS WATERCOURSES**

**Abstract.** For the first time in Belarus, reproduction features of 6 mass alien Amphipodae species have been established: *C. curvispinum*, *D. villosus*, *O. crassus*, *O. obesus*, *E. ischnus*, and *D. haemobaphes*. The data on the monthly changes in their density and biomass have been given, as well as the species these changes are most pronounced in. The range in temperature conditions, the reproduction processes are observed under, is determined. These conditions are mostly confined to the warm season: all species start reproduction in spring at a temperature of 7.9–11.9 °C and end it in autumn at a temperature of 9.7 °C. Based on changes in the age composition, the main parameters of the life cycle are determined. The reproduction period was established for 5 studied alien species, 2 to 3 generations were observed during a year, the sex ration is determined (the prevalence of females in the species represented indicates the populations stability). The obtained research results, in comparison with the literature data for other parts of the area with similar climatic conditions, mostly coincide, the differences are mainly determined by the temperature and environmental conditions of watercourses. Compared with populations from other parts of the species distribution that have a longer reproduction period, the same number of generations with a shorter reproductive period is observed in Belarus conditions for 5 species of Gammaridae, which indicates the wide adaptive capabilities of these species.

**Keywords:** ponto-caspian species, amphipods, alien species, life cycle, breeding season, juveniles, sex ratio, density, biomass

**For citation:** Makaranka A. I. Features of the reproduction processes of amphipods (Crustacea, Amphipoda) alien species in the conditions of Belarus watercourses. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryyya biyalagichnych navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2019, vol. 64, no. 1, pp. 72–81 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2019-64-1-72-81>

**Введение.** Способность в подходящих экологических условиях к расширению своего жизненного пространства присуща всем организмам. Географические ареалы многих видов животных хотя и консервативны, но исторически постоянно претерпевают какие-либо изменения. Принято считать, что до неолита формирование фауны шло естественным путем, а ареалы того времени и фаунистические комплексы являлись исходными [1, с. 31]. В результате человеческой деятельности [1, с. 26] значительно ускорились изменения ареалов путем трансформации среды обитания, устранения некоторых биогеографических барьеров, преднамеренных акклиматизаций и случайных интродукций. Наблюдаемая активизация процесса расселения в XX–XXI вв. связана с ростом товарооборота между странами [2–6]. Многие виды оказались далеко за пределами своего исходного ареала и натурализовались в новых, несвойственных им местообитаниях, где они считаются чужеродными.

Исходным ареалом для большинства чужеродных видов амфипод, представленных в Европе и Беларуси, являются солоноватоводные устья рек Каспийского и Азово-Черноморского бассейнов [7, 8]. Вселенцы из этой области, эврибионты, склонны к активной миграции на значительные расстояния, благодаря чему смогли проникнуть в пресные воды северных регионов [1, 9, 10].

В Беларуси зарегистрировано 9 чужеродных видов разноногих ракообразных: *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) [11].

Жизненные циклы некоторых чужеродных для различных частей современного ареала видов известны [12–16]. Однако в каждом новом регионе с совершенно иными экологическими условиями жизненная стратегия может существенно отличаться [16]. Параметры жизненного цикла чужеродного вида в новых условиях и его особенности имеют решающее значение как для оценки рисков, связанных с его вторжением, так и для прогноза колонизации новых водоемов [17].

Биология размножения чужеродных видов амфипод в новых для них экологических условиях Беларуси мало изучена ввиду их недавней экспансии [18]. Не освещены сроки размножения, половая структура, число генераций за год.

Цель работы – установить особенности жизненных циклов наиболее распространенных чужеродных видов амфипод в условиях южных водотоков Беларуси.

**Объекты и методы исследования.** Отбор проб производился круглый год на протяжении 2015–2016 гг. на выбранном участке р. Сож, п. Ченки (52°20'52"N, 30°58'10"E). Всего исследовано 6692 экземпляра семи чужеродных видов амфипод.

Отбор количественных проб производили в прибрежной зоне на каменисто-песчаном субстрате с использованием штангового дночерпателя с площадью облова 1/40 м<sup>2</sup>. Отобранный грунт промывали через сито из капронового мельничного газа. Образцы исследуемого материала помещали в пластиковые емкости и фиксировали с помощью 70 %-ного раствора спирта [19].

Таксономическую идентификацию и половую принадлежность определяли по внешним признакам при помощи «Определителя фауны Черного и Азовского морей» [20], «A key to the freshwater Amphipoda (Crustacea) of Germany» [21].

Пробы обрабатывали в лабораторных условиях с помощью бинокулярного микроскопа МБС-10 (увеличение от 8- до 56-кратного), используя авторскую разработку [22, 23]. Длину тела амфипод измеряли по А. А. Асочакову, определяя расстояние вдоль дорзальной стороны тела от дистального конца рострума до основания тельсона [24] с применением методики, основанной на использовании программы ПЭВМ для криволинейных объектов [25].

Сырую массу тела амфипод определяли на торсионных весах WT-50 и WT-500 с точностью до десятых долей миллиграмма, а также на аналитических весах Item PA214C.

**Результаты и их обсуждение.** По литературным сведениям [26] и собственным материалам, в данном местообитании встречается 7 чужеродных видов амфипод: *C. curvispinum*, *D. haemobaphes*, *E. ischnus*, *D. villosus*, *O. crassus*, *O. obesus* и *P. robustoides*. Вид *P. robustoides* как наиболее редкий для белорусских водотоков был отмечен единожды за весь период исследований.

Количество видов амфипод в различные месяцы изменялось (рис. 1). Так, в мае, июне, сентябре, октябре и ноябре в прибрежной полосе наблюдалось большее разнообразие видов, чем в другие месяцы, когда какой-либо из видов (или несколько) отсутствовал.

Необходимо отметить значительные колебания плотности (2,4–7521 экз/м<sup>2</sup>) и биомассы (0,018–87,513 г/м<sup>2</sup>) (рис. 1, 2). Основу биомассы формировали *D. villosus* и *D. Haemobaphes*, у которых она была наименьшей в марте (0,02 г/м<sup>2</sup>), максимальной – в октябре (87,51 г/м<sup>2</sup>). В то же время минимальная плотность зарегистрирована в марте, максимальная – в августе. Данное несоответствие объясняется размерным составом выловленных животных, когда особи крупных размеров при меньшем количестве создали большую биомассу, чем многочисленные мелкие ювенилы. Значительные изменения плотности и биомассы при отсутствии процессов размножения (конец сентября – начало октября), скорее всего, связаны с исчезновением зарослей высшей водной растительности, в том числе и роголистника погруженного *Ceratophyllum demersum* L., 1753, и невозможности их использования в качестве укрытия, в результате чего особи переместились на твердые погруженные предметы.

Начало массового выхода молоди бокоплавов наблюдается в конце апреля и мае (2250 экз/м<sup>2</sup>, 28,56 г/м<sup>2</sup>). Однако ранее, в апреле (12.04.2015 г.), были зарегистрированы единичные ювенильные особи при прогревании водной среды до 7,3 °С, что могло свидетельствовать о начале периода размножения. Так как при этом наблюдалось полное отсутствие яйценосных самок, вероятнее всего, это перезимовавшие молодые животные предыдущей генерации. При достижении температуры воды 11,9 °С начало размножения после появления молоди новой генерации для всех видов амфипод, за исключением *D. haemobaphes*, отмечено 26.04.2015 г. (см. рис. 1). Таким образом, в условиях изученного водотока начало размножения совпало с нижней границей температурного оптимума в 12 °С, указываемого для этих животных [27]. Более низкие значения (10 °С) по температурным условиям получены польскими исследователями, [13, 14], а для некоторых видов зафиксированы случаи размножения даже при 7 °С [13, 15, 28].

Процессы размножения у яйценосных самок понто-каспийских амфипод в р. Сож продолжаются до конца сентября. В августе наблюдаются максимальные значения температуры, а также численности и биомассы. С первых чисел календарной осени происходит постепенное понижение плотности и биомассы, что связано с осенним понижением температуры. Полное отсутствие яйценосных самок, которое наблюдалось 10 октября при температуре воды 9,7 °С, можно считать завершением сроков размножения. Указанная температура при этом немного ниже значений, при которых начинается размножение. В пробах сохранялось значительное количество ювенильных особей, которые, вероятно, были результатом третьего пика выхода молоди. Начиная с конца ноября и до первой декады марта следующего года наблюдается

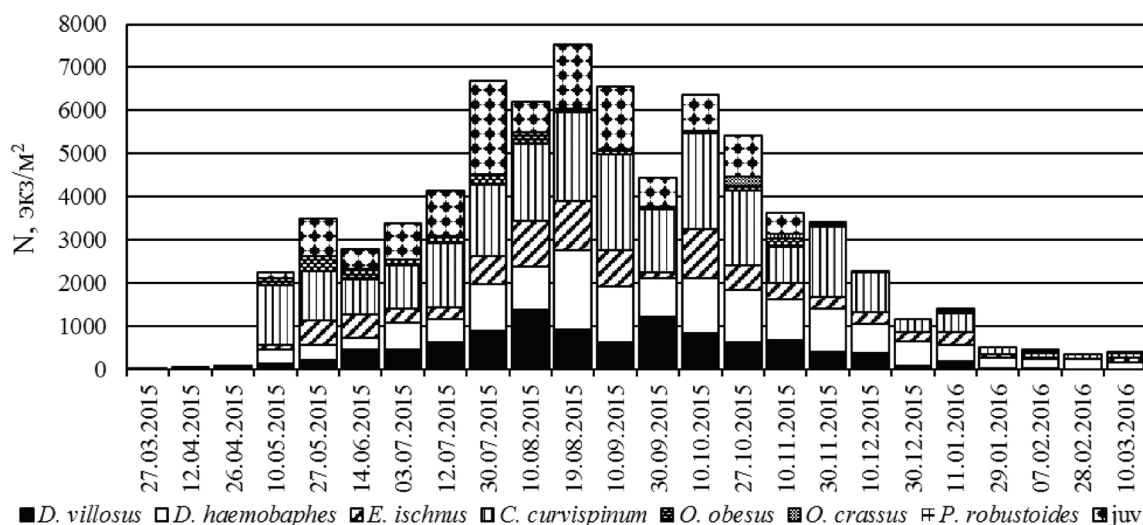


Рис. 1. Численность и видовой состав чужеродных видов в р. Сож, п. Ченки, в 2015–2016 гг.

Fig. 1. The abundance and species composition of alien species in the Sozh River, v. Chenki, in 2015–2016

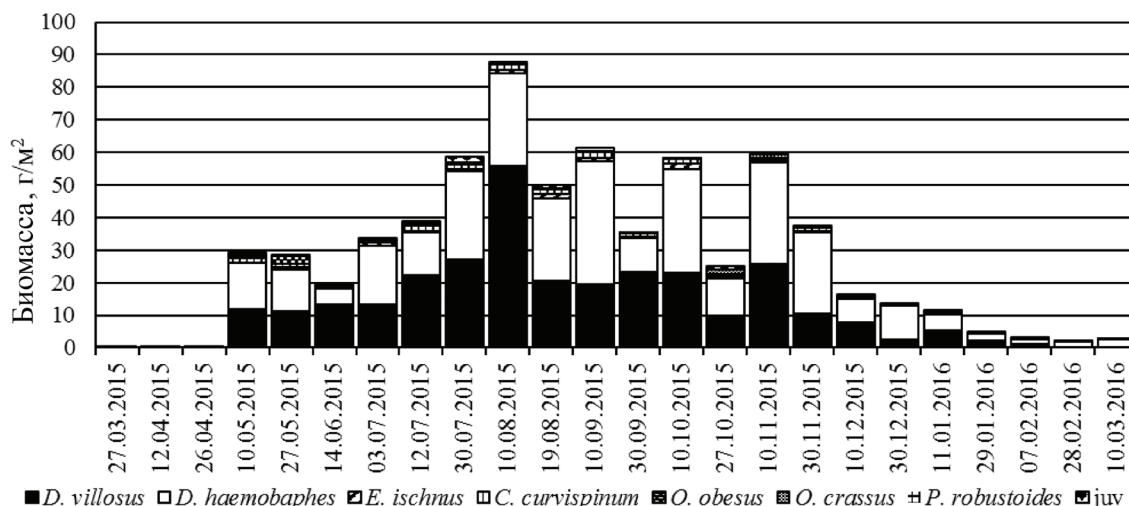


Рис. 2. Биомасса чужеродных видов амфипод в р. Сож, п. Ченки, в 2015–2016 гг.  
 Fig. 2. The biomass of alien species amphipods in the Sozh River, v. Chenki, in 2015–2016

отсутствие ювенильных особей первого возраста, снижение общей плотности и биомассы до 410 экз/м<sup>2</sup> и 2,69 г/м<sup>2</sup> соответственно.

Соотношение полов – один из важных показателей состояния популяций и их жизненного цикла. Преобладание в популяциях самок свидетельствует о стабильности развития и воспроизводства [29]. У исследуемых амфипод соотношение самцов и самок было неодинаковым в различные сезоны года (табл. 1) и у разных видов. Средние сезонные показатели для всех видов показывают, что самки преобладают в основном в летне-осенний период и относительная их численность снижается к зиме, весной соотношение близко к единице. По обобщенным данным, соотношение полов за год составляет 1,37, что в целом согласуется с литературными сведениями о преобладании самок над самцами в популяциях амфипод [15, 16]. Полученные нами данные для отдельных видов не всегда совпадают с литературными. У наиболее распространенных и имеющих более крупные размеры *D. haemobaphes* и *D. villosus* (табл. 2) среднегодовые значения близки к единице, а изменение этого соотношения по сезонам у этих видов антагонистическое. Так, этот показатель у *D. haemobaphes* растет в течение года, а у *D. villosus* наименьшие значения наблюдаются зимой. В литературных источниках утверждается, что в пресноводных популяциях *D. haemobaphes* [13, 29] и *D. villosus* [12] всегда преобладают самки. Для *C. curvispinum* и *E. ischnus* среднее соотношение полов за год составило 1,64 и 1,37, что не противоречит литературным данным [15, 16]. Соотношение самок к самцам у *O. crassus* в репродуктивный период было равно 2:1, а зимой, наоборот, самцы доминировали над самками. Согласно результатам ряда исследований, в Кременчугском водохранилище [29] в популяциях этого вида всегда преобладали самцы, что противоречит полученным нами данным. Изменения в соотношении полов в целом для амфипод и отдельных популяций пока мало изучены и не всегда объяснимы. Так как это популяции с пополнением в течение года, то это соотношение зависит от количества генераций и изменяющегося в течение года размерного состава.

Данные об изменении размера особей в популяциях в разные сезоны года и определенное по этому показателю число генераций приведены в табл. 2. Установлено, что средний размер тела самцов и самок уменьшается от весны к осени, что подтверждается и в других публикациях для *D. haemobaphes* [13], *D. villosus* [30], *P. robustoides* [14], *E. ischnus*, *O. crassus* и *O. obesus* [29]. Считается, что снижение средних размеров

Таблица 1. Соотношение полов (♀/♂) в популяциях гаммарид

Table 1. The sex ratio (♀/♂) in gammaride populations

Вид	Весна	Лето	Осень	Зима	Среднее
<i>C. curvispinum</i>	1,22	1,59	2,37	1,37	1,64
<i>D. haemobaphes</i>	0,59	1,14	1,18	1,26	1,04
<i>D. villosus</i>	1,11	1,31	0,85	0,6	0,97
<i>E. ischnus</i>	1,17	1,41	1,28	1,63	1,37
<i>O. obesus</i>	1,03	1,81	1,67	2,67	1,80
<i>O. crassus</i>	–	2,00	2,00	0,57	1,52
Среднее	1,02	1,54	1,56	1,35	1,37



особей и более раннее наступление половозрелости служат приспособительной реакцией понтотаспийцев для быстрого увеличения численности [31]. В целом по изменению размерного состава в течение года не удалось установить даже приблизительное число поколений в течение вегетационного периода.

Т а б л и ц а 2. Показатели средних размеров тела самцов и самок гаммарид в различные сезоны

T a b l e 2. The average body size of males and females of gammarids in different seasons

Вид	Весна		Лето		Осень		Зима	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
<i>C. curvispinum</i>	4,5 ± 0,1	4,2 ± 0,1	4,3 ± 0,1	4,0 ± 0,1	4,2 ± 0,1	3,9 ± 0,1	4,0 ± 0,2	4,0 ± 0,1
<i>D. haemobaphes</i>	11,3 ± 0,9	11,6 ± 1,1	9,7 ± 0,3	10,7 ± 0,4	8,9 ± 0,4	10,5 ± 0,5	7,4 ± 0,3	7,9 ± 0,3
<i>D. villosus</i>	13,3 ± 0,7	18,5 ± 2,6	11,3 ± 0,4	12,3 ± 0,5	9,6 ± 0,5	10,8 ± 0,7	9,9 ± 0,9	11,1 ± 0,9
<i>E. ischnus</i>	6,2 ± 0,4	7,2 ± 0,4	6,4 ± 0,2	6,9 ± 0,3	6,1 ± 0,2	6,3 ± 0,3	5,7 ± 0,3	6,5 ± 0,4
<i>O. obesus</i>	9,1 ± 0,7	10,8 ± 0,8	6,8 ± 0,3	7,4 ± 0,5	5,8 ± 0,9	6,6 ± 1,4	5,7 ± 1,1	7,8 ± 1,4
<i>O. crassus</i>	–	–	7,1	7,4	5,6 ± 0,9	7,2 ± 1,8	6,6 ± 1,6	7,8 ± 1,5

Для установления особенностей жизненного цикла проведен анализ изменения численности основных возрастных групп, а также относительных значений для наиболее показательных групп: яйценосных самок и молоди. По данным табл. 3, интенсивность процессов размножения бокоплавов в различные сезоны года неодинакова. Наибольший процент яйценосных самок для всех видов амфипод отмечен в весенний период (61,5 %), а к осени их относительная доля снижается (17,3 %). Среди всех видов выделяются *D. haemobaphes* и *O. obesus*, у которых среднегодовые значения составляют 40,4 и 38,2 % соответственно. За весь период размножения средний показатель количества яйценосных самок составляет порядка 35,1 %. Это ниже, чем в Кременчугском водохранилище (52,7 %) [29], но схоже со среднегодовыми значениями (около 40 %), отмечаемыми в менее прогреваемых водах рек Польши и Германии [12, 15, 16].

Т а б л и ц а 3. Сезонные изменения количества яйценосных самок в популяциях гаммарид

T a b l e 3. Seasonal changes in the number of oviparous females in gammarid populations

Вид	Весна			Лето			Осень			Среднее
	♀	♀ <sub>яиц</sub>	%	♀	♀ <sub>яиц</sub>	%	♀	♀ <sub>яиц</sub>	%	
<i>C. curvispinum</i>	67	35	52,2	432	118	27,3	213	37	17,4	32,3
<i>D. haemobaphes</i>	23	18	78,3	232	74	31,9	95	12	12,6	40,4
<i>D. villosus</i>	20	13	65,0	274	56	20,4	28	5	17,9	32,3
<i>E. ischnus</i>	41	22	53,7	220	52	23,6	39	8	20,5	32,1
<i>O. obesus</i>	28	15	53,6	87	21	24,1	–	–	–	38,2
Среднее	–	–	61,5	–	–	25,5	–	–	17,3	35,1

Более детальный анализ изменения численности яйценосных самок и ювенильных особей в течение года проведен отдельно для каждого из изученных видов (рис. 3). Появление яйценосных самок *C. curvispinum* совпадало с присутствием в водоеме ювенильных особей в последней декаде апреля. Минимальная плотность яйценосных самок первой генерации (0,8 экз/м<sup>2</sup>) наблюдается в конце апреля, максимальная – приурочена к первой декаде мая (350 экз/м<sup>2</sup>). Следующее увеличение численности размножающихся особей наблюдается в июле–августе, оно более растянуто по времени и менее выражено. Период размножения завершается к концу сентября, и уже 10.10.2016 г. при температуре 9,7 °С размножающихся особей не наблюдается. У ювенильных особей отмечалось два основных двуворшинных пика численности, следующих после роста численности размножающихся самок. Незначительный рост численности молоди ранней весной происходит за счет миграции и концентрации животных на более прогреваемых прибрежных биотопах. Для *C. curvispinum* можно выделить два пика размножения, приходящихся на май и июль–август (рис. 3).

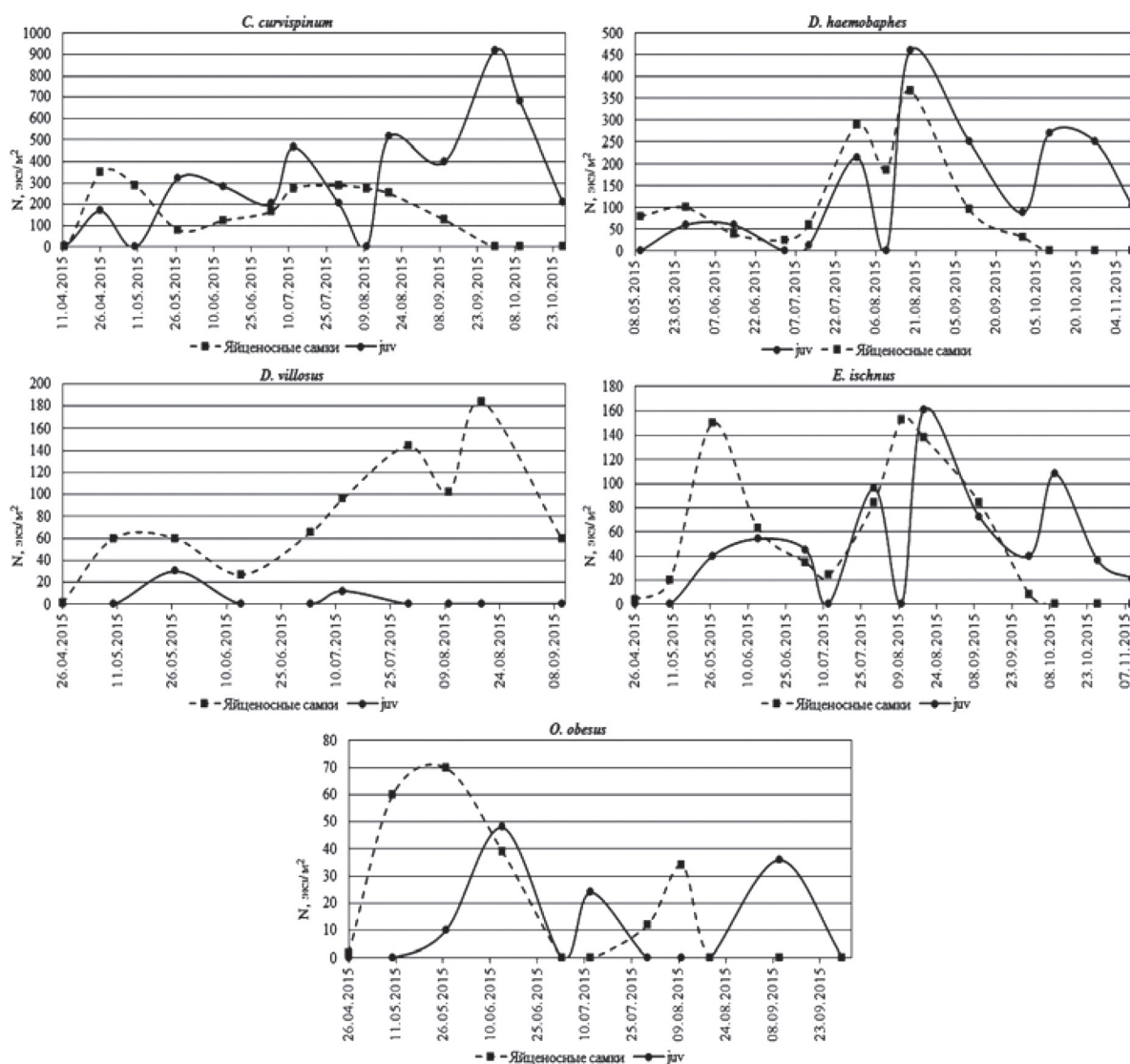


Рис. 3. Количество поколений за один год у чужеродных видов амфипод  
 Fig. 3. Number generations per year in alien species amphipods

В течение всего периода размножения относительная численность яйценосных самок *D. haemobaphes* значительно менялась. Можно выделить весенний и летний пики, при этом летний пик двухвершинный, что усложняет определение количества генераций. Ювенильные особи встречались с конца мая по начало ноября, и по динамике их численности можно с уверенностью констатировать наличие трех генераций (рис. 3). С середины августа отмечалось снижение численности яйценосных самок (вплоть до их полного исчезновения).

По нашим наблюдениям, яйценосные самки *D. villosus* встречались с конца апреля по середину сентября, что согласуется с литературными данными для пресноводных популяций этого вида [12, 13, 30]. По изменению численности размножающихся особей (рис. 3) можно выделить три генерации с наиболее выраженным весенним пиком. Абсолютная и относительная численность ювенильных особей *D. villosus* хотя и была низкой, но в целом соответствовала аналогичному показателю у яйценосных самок.

Яйценосные самки *E. ischnus* присутствовали в популяции с конца апреля по конец сентября, а ювенильные особи – с конца мая по октябрь. По динамике численности яйценосных самок можно с определенной долей уверенности говорить о наличии двух генераций. Наличие же 4 пиков у молодых особей затрудняет определение этого параметра (рис. 3). Однако, если объединить июньский и июльский, августовский и сентябрьский всплески численности и рассматривать

их как две генерации, то по изменению плотности ювенильных особей можно предположить наличие двух пиков размножения. По литературным данным, размножение у этого вида начинается раньше, чем у других понто-каспийских видов, но репродуктивный период короче: уже в сентябре яйценосных самок не отмечено [12, 16, 29], что согласуется с полученными нами данными.

Яйценосные самки *O. obesus* отмечены с конца апреля до середины августа, хотя, согласно приведенным в работе [29] данным, могут встречаться и в осенний период. Несмотря на низкие количественные показатели *O. obesus*, в динамике численности яйценосных самок наблюдается два хорошо выраженных пика (рис. 3). Изменения относительной численности молоди показывают три пика численности. Учитывая малочисленность вида, для него в условиях Беларуси можно отметить 2–3 генерации.

Яйценосных самок и ювенильных особей *O. crassus* в течение года не обнаружено, поэтому репродуктивные показатели для этого вида не определяли, а приводили только литературные данные.

Т а б л и ц а 4. Основные характеристики жизненного цикла чужеродных видов амфипод

Table 4. The main characteristics of the life cycle of alien species amphipods

Вид	Продолжительность периода размножения, мес.		К-во генераций в году	
	Собств. данные	Лит. данные	Собств. данные	Лит. данные
<i>C. curvispinum</i>	4,5	5 [31]	2–3	2 [31]
<i>E. ischnus</i>	4,5	8 [12, 29, 32]	2–3	2 [12, 29, 32]
<i>D. villosus</i>	4,5	11 [12, 32]	2–3	3 [12, 32]
<i>D. haemobaphes</i>	4,5	5,5–6 [13, 29, 31, 32]	3	3 [13, 29, 31, 32]
<i>O. crassus</i>	–	7 [29, 32]	–	3 [29, 32]
<i>O. obesus</i>	3,5	5 [31]	2–3	2 [31]

В период размножения у чужеродных видов в условиях Беларуси наблюдается 2–3 генерации, что мало отличается от литературных данных для пресноводных водоемов со сходными экологическими условиями. Установленные сроки размножения в 2015–2016 гг. составили 4,5 мес. для большинства чужеродных видов, за исключением *O. obesus*, у которого этот период на месяц меньше (табл. 4). Приводимая в литературных источниках большая длительность размножения [12, 13, 29, 31, 32], вероятнее всего, обусловлена более высокой температурой и большей продолжительностью теплого периода года. В южных водохранилищах Днепра процесс размножения у *D. haemobaphes* приходится на лето и длится 7 мес. [29], как и в низовьях Волги [33]. Процессы размножения в более сжатые сроки в условиях водотоков Беларуси могут рассматриваться как адаптация чужеродных видов к выживанию в новых условиях, что требует дальнейшего изучения.

**Заключение.** На основании круглогодичного изучения динамики численности и биомассы 6 чужеродных видов в биотопах их совместного обитания впервые для территории Беларуси установлены сроки размножения и количество генераций этих видов за репродуктивный период. Все виды приступают к размножению при температуре 7,3–11,9 °С и заканчивают его осенью при температуре 9,7 °С. Минимальные значения численности и биомассы отмечены в марте – 2,4 экз/м<sup>2</sup> и 0,018 г/м<sup>2</sup> соответственно. Начало интенсивного увеличения численности приурочено к маю. Максимальные значения показателей численности и биомассы отмечены в августе – 7521 экз/м<sup>2</sup> и 87,781 г/м<sup>2</sup> соответственно.

Продолжительность периода размножения для 5 изученных чужеродных видов на территории Беларуси оказалась короче, чем в других частях ареала: для *C. curvispinum* – в 1,1 раза, для *E. ischnus* – в 1,8, для *D. villosus* – в 2,4, для *D. haemobaphes* – в 1,3, для *O. obesus* – в 1,4. При более коротком репродуктивном периоде для всех 5 видов гаммарид отмечено наличие 2–3 генераций в течение года, что указывает на широкие адаптивные возможности этих видов.

У 6 видов (*C. curvispinum*, *D. villosus*, *O. crassus*, *O. obesus*, *E. ischnus* и *D. haemobaphes*) в соотношении полов в течение года с разной степенью преобладают самки, что свидетельствует о стабильности развития популяций.

**Благодарности.** Автор выражает глубокую благодарность сотрудникам Научно-практического центра Национальной академии наук Беларуси по биоресурсам В. В. Вежновец и В. П. Семенченко. Работа частично поддержана грантом БРФФИ № В18М-094.

**Acknowledgements.** The author is deeply grateful to colleagues from the Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources V. V. Vezhnavecs and V. P. Semenchenko. This work was partially supported by the grant of the Belarusian Republican Foundation for Fundamental Research no. B18M-094.

### Список использованных источников

1. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / под ред. А. Ф. Алимова, Н. Г. Богуцкой. – М. : Тов. науч. изд. КМК, 2004. – 436 с.
2. Nehring, S. International shipping – a risk for aquatic biodiversity in Germany / S. Nehring // *NeoBiota*. – 2005. – N 6. – P. 125–143.
3. Nehring, S. The Ponto-Caspian amphipod *Obesogammarus obesus* (Sars, 1894) arrived the Rhine River via the Main-Danube Canal / S. Nehring // *Aquatic Invasions*. – 2006. – Vol. 1, N 3. – P. 148–153. <https://doi.org/10.3391/ai.2006.1.3.9>
4. Panov, V. E. Aquatic Invasions – the new European journal of applied research on biological invasions in aquatic ecosystems / V. E. Panov, S. Gollasch // *Aquatic Invasions*. – 2006. – Vol. 1, N 1. – P. 1–3. <https://doi.org/10.3391/ai.2006.1.1.1>
5. Chandra, S. Invasive species in aquatic ecosystems: Issue of global concern / S. Chandra, A. Gerhardt // *Aquatic Invasions*. – 2008. – Vol. 3, N 1. – P. 1–2. <https://doi.org/10.3391/ai.2008.3.1.1>
6. Березина, Н. А. Инвазии высших ракообразных (Crustacea: Malacostraca) в водах Финского залива (Балтийское море) / Н. А. Березина, В. В. Петряшев // *Рос. журн. биол. инвазий*. – 2012. – Т. 5, № 1. – С. 2–19.
7. Alien macrocrustaceans in freshwater ecosystems in the eastern part of Flanders (Belgium) / M. Messiaen [et al.] // *Belg. J. Zool.* – 2010. – Vol. 140, N 1. – P. 30–39.
8. Курашов, Е. А. Первое обнаружение понто-каспийской инвазивной амфиподы *Chelicorophium curvispinum* (G. O. Sars, 1895) (Amphipoda, Crustacea) в Ладожском озере / Е. А. Курашов, М. А. Барбашова, В. Е. Панов // *Рос. журн. биол. инвазий*. – 2010. – Т. 3, № 3. – С. 62–72.
9. Мордухай-Болтовской, Ф. Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне / Ф. Д. Мордухай-Болтовской. – М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1960. – 288 с.
10. Инвазивные амфиподы как фактор трансформации экосистемы Ладожского озера / Е. А. Курашов [и др.] // *Рос. журн. биол. инвазий*. – 2012. – Т. 5, № 2. – С. 87–104.
11. Семенченко, В. П. Чужеродные виды понто-каспийских амфипод (Crustacea, Amphipoda) в бассейне реки Днепр (Беларусь) / В. П. Семенченко, В. В. Вежновец, Т. П. Липинская // *Рос. журн. биол. инвазий*. – 2013. – Т. 6, № 3. – С. 88–97.
12. Kley, A. Life history characteristics of the invasive freshwater gammarids *Dikerogammarus villosus* and *Echinogammarus ischnus* in the river Main and the Main-Donau canal / A. Kley, G. Maier // *Archiv für Hydrobiologie*. – 2003. – Vol. 156, N 4. – P. 457–469. <https://doi.org/10.1127/0003-9136/2003/0156-0457>
13. Bacela, K. Reproductive biology of *Dikerogammarus haemobaphes*: an invasive gammarid (Crustacea: Amphipoda) colonizing running waters in Central Europe / K. Bacela, A. Konopacka, M. Grabowski // *Biol. Invasions*. – 2009. – Vol. 11, N 9. – P. 2055–2066. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9496-2>
14. Bacela, K. The life history of *Pontogammarus robustoides*, an alien amphipod species in polish waters / K. Bacela, A. Konopacka // *J. Crustacean Biol.* – 2005. – Vol. 25, N 2. – P. 190–195. <https://doi.org/10.1651/C-2519>
15. Van den Brink, F. W. B. Ecological aspects, explosive range extension and impact of a mass invader, *Corophium curvispinum* Sars, 1895 (Crustacea: Amphipoda), in the Lower Rhine (The Netherlands) / F. W. B. van den Brink, G. van der Velde, A. bij de Vaate // *Oecologia*. – 1993. – Vol. 93, N 2. – P. 224–232. <https://doi.org/10.1007/bf00317675>
16. Konopacka, A. Life history of *Echinogammarus ischnus* (Stebbing, 1898) (Amphipoda) from artificially heated Lichenskie lake (Poland) / A. Konopacka, K. Jesionowska // *Crustaceana*. – 1968. – Vol. 68, N 3. – P. 341–349. <https://doi.org/10.1163/156854095x00520>
17. The profile of a ‘perfect’ invader – the case of killer shrimp, *Dikerogammarus villosus* / T. Rewicz [et al.] // *Aquatic Invasions*. – 2014. – Vol. 9, N 3. – P. 267–288. <https://doi.org/10.3391/ai.2014.9.3.04>
18. 10-year monitoring of alien amphipods in Belarus: state of the art / T. Lipinskaya [et al.] // *Biodiversity J.* – 2017. – Vol. 8, N 2. – P. 649–651.
19. Вежновец, В. В. Мониторинг водных беспозвоночных / В. В. Вежновец, Ю. Г. Гигиняк, В. И. Разлуцкий // *Мониторинг животного мира Беларуси (основные принципы и результаты)* / под общ. ред. Л. М. Сушени, В. П. Семенченко. – Минск, 2005. – С. 33–57.
20. Определитель фауны Черного и Азовского морей : Свободноживущие беспозвоночные : в 3 т. / Акад. наук УССР, Ин-т биологии юж. морей. – Киев : Наук. думка, 1969. – Т. 2 : Ракообразные / сост. : М. Бэческу [и др.] ; под общ. руковод. Ф. Д. Мордухай-Болтовского. – 536 с.
21. Eggers, T. Key to the freshwater Amphipoda (Crustacea) of Germany / T. Eggers, A. Martens // *Lauterbornia*. – 2001. – N 42. – P. 1–68.



22. Осветительная установка для микроскопа бинокулярного стереоскопического : полез. модель ВУ 10705 / А. И. Макаренко, В. В. Вежновец, Т. В. Макаренко. – Опубл. 30.06.2015.
23. Светодиодное устройство освещения микроскопической техники с изменяемым спектром свечения : полез. модель ВУ 10668 / А. И. Макаренко, Т. В. Макаренко. – Опубл. 30.06.2015.
24. Асочаков, А. А. К методике измерения длины тела амфипод / А. А. Асочаков // Гидробиол. журн. – 1993. – Т. 29, № 2. – С. 90–94.
25. Способ определения длины криволинейного биологического микрообъекта: заявка ВУ 20140604 / А. И. Макаренко, В. В. Вежновец. – Опубл. 14.11.2014.
26. Макаренко, А. И. Распространение чужеродных и аборигенных видов амфипод в Брестской и Гомельской областях / А. И. Макаренко // Трансграничное сотрудничество в области экологической безопасности и охраны окружающей среды : материалы III Междунар. науч.-практ. конф. / Гомел. гос. ун-т ; редкол.: В. В. Валетов [и др.]. – Гомель, 2014. – С. 283–286.
27. Иоффе, Ц. И. Обогащение кормовой базы для рыб в водохранилищах СССР путем акклиматизации беспозвоночных / Ц. И. Иоффе // Изв. гос. НИИ озерного и речного рыб. хоз-ва. – 1974. – Т. 100. – С. 3–226.
28. Борткевич, Л. В. Экология и продукция *Corophium curvispinum* G.O. Sars из устьевых областей рек северо-западного Причерноморья / Л. В. Борткевич // Гидробиол. журн. – 1987. – Т. 23, № 6. – С. 91–93.
29. Курандина, Д. П. Некоторые данные о размножении и плодовитости Каспийских гаммарид в Кременчугском водохранилище / Д. П. Курандина // Гидробиол. журн. – 1975. – Т. 11, № 5. – С. 35–41.
30. Pöckl, M. Strategies of a successful new invader in European fresh waters: fecundity and reproductive potential of the Ponto-Caspian amphipod *Dikerogammarus villosus* in the Austrian Danube, compared with the indigenous *Gammarus fossarum* and *G. roeseli* / M. Pöckl // Freshwater Biology. – 2007. – Vol. 52, N 1. – P. 50–63. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01671.x>
31. Курина, Е. М. Чужеродные виды амфипод (Amphipoda, Gammaridea) в составе донных сообществ Куйбышевского и Саратовского водохранилищ: особенности распространения и стратегий жизненных циклов / Е. М. Курина // Рос. журн. биол. инвазий. – 2017. – Т. 10, № 2. – С. 69–80.
32. Grabowski, M. How to be an invasive gammarid (Amphipoda: Gammaroidea) – comparison of life history traits / M. Grabowski, K. Bacela, A. Konopačka // Hydrobiologia. – 2007. – Vol. 590, iss. 1. – P. 75–84. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-0759-6>
33. Курина, Е. М. Чужеродные виды донных сообществ Куйбышевского и Саратовского водохранилищ: состав, распространение и биология массовых видов : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.02.10 / Е. М. Курина ; Ин-т экологии Волж. бассейна РАН. – Астрахань, 2014. – 24 с.

## References

1. Alimov A. F., Bogutskaya N. G. (ed.). *Biological invasions in aquatic and terrestrial ecosystems*. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2004. 436 p. (in Russian).
2. Nehring S. International shipping – a risk for aquatic biodiversity in Germany. *NeoBiota*, 2005, no. 6, pp. 125–143.
3. 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, pp. 148–153. <https://doi.org/10.3391/ai.2006.1.3.9>
4. Panov V. E., Gollasch S. Aquatic Invasions – the new European journal of applied research on biological invasions in aquatic ecosystems. *Aquatic Invasions*, 2006, vol. 1, no. 1, pp. 1–3. <https://doi.org/10.3391/ai.2006.1.1.1>
5. Chandra S., Gerhardt A. Invasive species in aquatic ecosystems: Issue of global concern. *Aquatic Invasions*, 2008, vol. 3, no. 1, pp. 1–2. <https://doi.org/10.3391/ai.2008.3.1.1>
6. Berezina N. A., Petryashev V. V. The invasions of higher crustaceans (Crustacea: Malacostraca) in the waters of the Gulf of Finland (the Baltic Sea). *Russian Journal of Biological Invasions*, 2012, vol. 3, no. 2, pp. 81–91. <https://doi.org/10.1134/S2075111712020038>
7. Messiaen M., Lock K., Gabriels W., Vercauteren T., Wouters K., Boets P., Goethals P. Alien macrocrustaceans in freshwater ecosystems in the eastern part of Flanders (Belgium). *Belgian Journal of Zoology*, vol. 140, no. 1, pp. 30–39.
8. Kurashov E. A., Barbashova M. A., Panov V. E. First finding of Ponto-Caspian invasive amphipod *Chelicorophium curvispinum* (G.O. Sars, 1895) (Amphipoda, Crustacea) in Lake Ladoga. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2010, vol. 1, no. 4, pp. 282–287. (in Russian). <https://doi.org/10.1134/S2075111710040053>
9. Mordukhai-Boltovskoi F. D. *Caspian fauna in the Azov-Black Sea basin*. Moscow, Publishing House of the Academy of Sciences of the USSR, 1960. 288 p. (in Russian).
10. Kurashov E. A., Barbashova M. A., Barkov D. V., Rusanov A. G., Lavrova M. S. Invasive amphipods as a factor of transformation of Ladoga lake ecosystems. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2012, vol. 3, no. 3, pp. 202–212. <https://doi.org/10.1134/S2075111712030058>
11. Semenchenko V. P., Vezhnovec V. V., Lipinskaya T. P. Alien species of the Ponto-Caspian amphipods (Crustacea, Amphipoda) in the Dnieper river basin (Belarus). *Russian Journal of Biological Invasions*, 2013, vol. 4, no. 4, pp. 269–275. <https://doi.org/10.1134/S2075111713040097>
12. Kley A., Maier G. Life history characteristics of the invasive freshwater gammarids *Dikerogammarus villosus* and *Echinogammarus ischnus* in the river Main and the Main-Donau canal. *Archiv für Hydrobiologie*, 2003, vol. 156, no. 4, pp. 457–470. <https://doi.org/10.1127/0003-9136/2003/0156-0457>
13. Bacela K., Konopačka A., Grabowski M. Reproductive biology of *Dikerogammarus haemobaphes*: an invasive gammarid (Crustacea: Amphipoda) colonizing running waters in Central Europe. *Biological Invasions*, 2009, vol. 11, no. 9, pp. 2055–2066. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9496-2>

14. Bacela K., Konopacka A. The life history of *Pontogammarus robustoides*, an alien amphipod species in polish waters. *Journal of Crustacean Biology*, 2005, vol. 25, no. 2, pp. 190–195. <https://doi.org/10.1651/C-2519>
15. Van den Brink, F. W. B., van der Velde G., Bij de Vaate F. Ecological aspects, explosive range extension and impact of a mass invader, *Corophium curvispinum* Sars, 1895 (Crustacea: Amphipoda), in the Lower Rhine (The Netherlands). *Oecologia*, 1993, vol. 93, no. 2, pp. 224–232. <https://doi.org/10.1007/bf00317675>
16. Konopacka A., Jesionowska K. A. Life history of *Echinogammarus ischnus* (Stebbing, 1898) (Amphipoda) from artificially heated Lichenskie lake (Poland). *Crustaceana*, 1968, vol. 68, no. 3, pp. 341–349. <https://doi.org/10.1163/156854095x00520>
17. Rewicz T., Grabowski M., MacNeil C., Bacela-Spychalska K. The profile of a “perfect” invader – the case of killer shrimp. *Aquatic Invasions*, 2014, vol. 9, no. 3, pp. 267–288. <https://doi.org/10.3391/ai.2014.9.3.04>
18. Lipinskaya T., Makarenko A., Semenchenko V., Vezhnovets V. 10-year monitoring of alien amphipods in Belarus: state of the art. *Biodiversity Journal*, 2017, vol. 8, no. 2, pp. 649–651.
19. Vezhnovets V. V., Giginyak Yu. G., Razlutskiy V. I. Monitoring of the animal world of Belarus (basic principles and results. *Monitoring zhivotnogo mira Belarusi (osnovnye printsipy i rezul'taty)* [Monitoring of the animal world of Belarus (basic principles and results)]. Minsk, 2005, pp. 33–57 (in Russian).
20. *Determinant of the fauna of the Black and Azov seas: Free-living invertebrates. Vol. 2. Crustaceans*. Kiev, Naukova dumka Publ., 1969. 536 p. (in Russian).
21. Eggers T. O., Martens F. Bestimmungsschlüssel der Süßwasser-Amphipoda (Crustacea) Deutschlands. Key to the freshwater Amphipoda (Crustacea) of Germany. *Lauterbornia*, 2001, no. 42, pp. 1–68 (in German).
22. Makarenko A. I., Vezhnovets V. V., Makarenko T. V. *Lighting system for a binocular stereoscopic microscope*. 2015. Utility model BY 10705 (in Russian).
23. Makarenko A. I., Makarenko T. V. *LED lighting device for microscopic technology with variable spectrum of luminescence*. 2015. Utility model BY 10668 (in Russian).
24. Asochakov A. A. Technique for measuring body length of amphipods. *Gidrobiologicheskii zhurnal* [Hydrobiological Journal], 1993, vol. 29, no. 2, pp. 90–94 (in Russian).
25. Makarenko A. I., Vezhnovets V. V. *Method for determining the length of a curvilinear biological microobject*. 2014. Application BY 20140604 (in Russian).
26. Makarenko A. I. Distribution of alien and native species of amphipods in the Brest and Gomel regions. *Transgranichnoe sotrudnichestvo v oblasti ekologicheskoi bezopasnosti i okhrany okruzhayushchei sredy : materialy III Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii* [Transboundary cooperation in the field of environmental safety and environmental protection: proceedings of the III International scientific and practical conference]. Gomel, 2014, pp. 283–286 (in Russian).
27. Ioffe C. I. Enrichment of the fodder base for fish in the reservoirs of the USSR by acclimatization of invertebrates. *Izvestiya Gosudarstvennogo nauchno-issledovatel'skogo instituta ozernogo i rechnogo rybnogo khozyaistva* [Proceedings of the State Research Institute of Lake and River Fisheries], 1974, vol. 100, pp. 3–226 (in Russian).
28. Bortkevich L. V. Ecology and production *Corophium curvispinum* G. O. Sars from the mouths of the rivers of the north-western Black Sea coast. *Gidrobiologicheskii zhurnal* [Hydrobiological journal], 1987, vol. 23, no. 6, pp. 91–93 (in Russian).
29. Kurandina D. P. Some data on the reproduction and fecundity of the Caspian Gammarids in the Kremenchug Reservoir. *Gidrobiologicheskii zhurnal* [Hydrobiological journal], 1975, vol. 11, no. 5, pp. 35–41 (in Russian).
30. Pöckl M. Strategies of a successful new invader in European fresh waters: fecundity and reproductive potential of the Ponto-Caspian amphipod *Dikerogammarus villosus* in the Austrian Danube, compared with the indigenous *Gammarus fossarum* and *G. roeseli*. *Freshwater Biology*, 2007, vol. 52, no. 1, pp. 50–63. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01671.x>
31. Kurina E. M. Alien species of amphipods (Amphipoda, Gammaridea) in the bottom communities of the Kuybyshev and Saratov reservoirs: Features of distribution and life cycle strategies. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2017, vol. 8, no. 3, pp. 251–260. <https://doi.org/10.1134/s2075111717030080>
32. Grabowski M., Bacela K., Konopacka A. How to be an invasive gammarid (Amphipoda: Gammaroidea) – comparison of life history traits. *Hydrobiologia*, 2007, vol. 590, no. 1, pp. 75–84. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-0759-6>
33. Kurina E. M. *Alien species of bottom communities of Kuibyshev and Saratov reservoirs: composition, distribution and biology of mass species*. Abstract Ph. D. diss. Astrakhan', 2014. 24 p. (in Russian).

### Информация об авторе

Макаренко Андрей Игоревич – магистр биол. наук, науч. сотрудник. Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: amakarenko198989@mail.ru

### Information about the author

Andrei I. Makaranka – Master of Biology, Scientific researcher. Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences for Bioresources (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: amakarenko198989@mail.ru