

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 591.16:595.371.13/15 (476)

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-365-373>

Поступила в редакцию 15.02.2018

Received 15.02.2018

**А. И. Макаренко**

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

## **ПАРАМЕТРЫ ПЛОДОВИТОСТИ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ РАЗНОНОГИХ РАКООБРАЗНЫХ (CRUSTACEA, AMPHIPODA) ИЗ ВОДОТОКОВ БЕЛАРУСИ**

**Аннотация.** На основании исследований 2008–2015 гг. впервые для водоемов Беларуси изучены основные параметры плодовитости 8 чужеродных видов амфипод. Установлены минимальные размеры особей, позволяющие идентифицировать их половую принадлежность, определены диапазоны длины тела яйценосных самок и средние размеры размножающихся особей, размеры и количество яиц на трех стадиях развития у самок различных возрастных групп, а также показатели абсолютной и относительной плодовитости. Выявлено, что количество яиц в выводковой сумке коррелирует с размером и массой самки. Рассчитаны зависимости плодовитости от длины и массы тела самки. Теоретически определено возможное число пометов в период размножения животных в условиях приобретенного ареала. Полученные результаты в сравнении с литературными данными из регионов со сходными климатическими условиями отличались незначительно, что было обусловлено в основном разными экологическими условиями.

**Ключевые слова:** амфиподы, инвазивные виды, чужеродные виды, самки, абсолютная плодовитость, масса тела, линейные размеры

**Для цитирования:** Макаренко, А. И. Параметры плодовитости чужеродных видов разноногих ракообразных (Crustacea, Amphipoda) из водотоков Беларуси / А. И. Макаренко // Вест. Нац. акад. наук Беларуси. Сер. биол. наук. – 2018. – Т. 63, № 3. – С. 365–373. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-365-373>

**A. I. Makaranka**

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

## **PARAMETERS OF THE FECUNDITY OF AMPHIPOD CRUSTACEAN ALIEN SPECIES (CRUSTACEA, AMPHIPODA) FROM WATERCOURSES OF BELARUS**

**Abstract.** For the first time for water bodies of Belarus, based on studies (2008–2015), the main fertility parameters for eight alien species of amphipods were established. The minimum sizes of individuals for which identification of sex and the size of sexual maturation is possible are presented. The ranges of the body length of the egg-bearing females and the average sizes of the breeding individuals were determinate. The sizes and number of eggs are given at three stages of development for females of different age groups. Absolute and relative fertility were revealed. It is established that the number of eggs in the brood bag correlates with the size and weight of the female; the dependences of fecundity on the length and weight of the female were calculated. The theoretical possible number of litters in the period of reproduction of animals in the conditions of the obtained range was determined. The obtained results differed insignificantly with the literature data from regions with similar climatic conditions, that was determined mainly by various ecological conditions.

**Keywords:** amphipods, invasive species, alien species, female, absolute fecundity, body weight, linear measurements

**For citation:** Makaranka A. I. Parameters of the fecundity of amphipod crustacean alien species (Crustacea, Amphipoda) from watercourses of Belarus. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2018, vol. 63, no. 3, pp. 365–373 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-365-373>

**Введение.** Плодовитость водных беспозвоночных зависит от множества факторов (температурных, световых, солевых), в том числе и от гетерогенности среды обитания. У многих беспозвоночных существенные изменения этого параметра [1] связаны с освоением новых мест обитания, что обусловлено, прежде всего, температурой воды [2]. Установлено, что при продвижении на север от исходного ареала размеры амфипод Понто-Каспийского региона уменьшаются. В результате половозрелость наступает при меньшей длине тела, что приводит к изменению зависимости плодовитости от длины тела самки [1]. Определение параметров плодовитости для чужеродных видов амфипод в пределах приобретенного ареала (новые места обитания) и сравнение

полученных данных с нативными местообитаниями позволяет глубже понять адаптационные способности этих видов в процессе расселения и натурализации, а кроме того, полученные данные могут быть использованы для прогноза дальнейшей экспансии этих видов.

Цель работы – определение параметров плодовитости чужеродных видов разнотелых ракообразных для водоемов Беларуси.

**Материалы и методы исследования.** Обработаны собственные полевые сборы за период 2011–2016 гг. и коллекционные материалы лаборатории гидробиологии ГНПО «Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по биоресурсам» за 2008 и 2010 гг. Чужеродные виды были отловлены на створах рек Днепр, Припять, Сож, Горынь, Пина, Неман, Мухавец и в канале Днепро-Бугский в летнее время [3] с помощью гидробиологического сачка (на расстоянии 10 м вдоль береговой линии, как правило, в зарослях высшей водной растительности, на глубине 0,2–0,7 м – с использованием трала салазочного типа, а также сбором вручную – с погруженных предметов). Для фиксации проб применяли 10 %-ный формалин или 70 %-ный раствор этилового спирта [4–6]. Таксономическую идентификацию проводили с помощью «Определителя фауны Черного и Азовского морей» [7], «Invasive amphipods (Crustacea, Amphipoda) in Polish waters» [8], «A key to the freshwater Amphipoda (Crustacea) of Germany» [9].

Общую длину амфипод измеряли по А. А. Асочакову как расстояние вдоль дорзальной стороны тела от дистального конца рострума до основания тельсона [10–12]. Применена оригинальная методика [13], которая позволяла проводить измерения, используя стандартную программу ПЭВМ для криволинейных объектов без выпрямления тела пинцетом или создания криволинейного шаблона [10]. Сформировавшуюся молодь в выводковой сумке (III стадия) измеряли таким же образом, что и у взрослых особей. В общей сложности измерено и определено 1797 яйценосных самок 8 чужеродных видов амфипод и 35035 яиц, находящихся в выводковых камерах.

При обработке материала для определения стадий размножения самок использовали метод, предложенный в работах [10, 14, 15], где стадия 0 – самки с зачатками оостегитов, готовящиеся к откладке яиц; стадия I – самки с яйцами, заполненными желтком и снабженными яйцевой оболочкой; стадия II – самки с яйцами, в которых различается сегментированный зародыш, заключенный в зародышевую оболочку; стадия III – в инкубаторной камере самок содержится уже вполне сформированные молодые особи; стадия IV – самки с пустыми выводковыми камерами, выметающие молодь.

В других литературных источниках с применением гистологических методов может указываться 7 [16] или даже до 8 стадий (стадии развития оостегитов самки O1–O3 и яиц S2–S5 в выводковой камере) [17, с. 18–20, 322], которые включают весь процесс – от развития выводковой камеры самки до формирования молодки. Нами морфологически выделялись только три стадии развития (I–III), что соответствовало постэмбриональному развитию яиц, находящихся уже в выводковой камере самки, при этом стадия III соответствовала сформировавшейся молодки. В сравнении с литературными данными выделяемые нами стадии соответствовали II–IV [10, 14, 15], IV–VII [16] и V–VIII [17, с. 322] стадиям. Развитие яиц в выводковой сумке самки было синхронным, т. е. все они находились на одной из стадий.

При измерении яиц на I и II стадиях учитывали полусумму большого и малого диаметра, после чего рассчитывали среднее кубическое (мм) [21]:

$$x_Q = \sqrt{\frac{\sum x_i^3}{n}},$$

где  $x_i$  – полусумма большого и малого диаметра, мм;  $n$  – количество яиц, шт.

Объем яиц (мм<sup>3</sup>) рассчитывался по формуле, предложенной в [22]:

$$V = \pi ab^2/6,$$

где  $a$  – наибольший диаметр, мм;  $b$  – наименьший диаметр, мм.

Для ориентировочного определения общего числа яйцекладок использовали формулу, предложенную Н. Н. Хмелевой и Ю. Г. Гигиняком [23]:

$$N = 1,35(L_{\max}/L_{\min})^{2,5},$$

где  $L_{\max}$  – максимальная длина яйценосных самок, мм;  $L_{\min}$  – минимальная длина яйценосных самок, мм.

Сухую массу определяли путем прямого взвешивания особей после высушивания в течение суток при температуре не более 60 °C [24]. Как сырую, так и сухую массу определяли на торсионных весах WT-50 и WT-500 с точностью до десятых долей миллиграмма, а также на аналитических весах Item PA214C.

В уравнениях криволинейной регрессии плодовитости самок статистические показатели ( $E$ ), связанные с длиной ( $L$ , мм) и сухой массой тела ( $w$ , мг), рассчитывали исходя из степенных уравнений  $E = aL^b$  и  $E = aw^b$ .

Во всех случаях использования средней величины указывали уровень надежности ( $\alpha = 0,05$ ). Обработку данных проводили с помощью специализированного программного обеспечения Statistica и табличного редактора Ms Excel, установленного на ПЭВМ.

**Результаты и их обсуждение.** В общей сложности определены параметры плодовитости для 8 видов амфипод, которые являются чужеродными в водотоках Беларуси: *Chelicorophium curvispinum* (G. O. Sars, 1895), *Chelicorophium robustum* (G. O. Sars, 1895), *Echinogammarus ischnus* (Stebbing, 1899), *Echinogammarus trichiatus* (Martynov, 1932), *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894), *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841), *Obesogammarus crassus* (G. O. Sars, 1894) и *Obesogammarus obesus* (G. O. Sars, 1894).

Половую принадлежность особей *C. curvispinum*, выловленных из рек Днепр, Припять, Сож, Пина, Неман, Мухавец и канала Днепро-Бугский, определяли при размере особей 2,5 мм, но в литературе указывается возможность определения при длине 2 мм из устьевых областей рек северо-западного Причерноморья [25]. Считается, что половозрелость у *C. curvispinum* наступает при длине особей 3–3,5 мм [25]. Размерный диапазон выловленных нами яйценосных самок этого вида составил 2,6–7,8 мм [26], количество яиц – от 3 до 29 шт. (см. таблицу). Размеры яиц варьировались в пределах 0,18–0,51 мм (в среднем  $0,41 \pm 0,04$  мм), что согласуется с литературными сведениями, где указываются размеры 0,25–0,45 мм [25], а максимальное количество яиц – 30 [1]. Размер большинства яйценосных самок – 4–6 мм. Показатели плодовитости ( $E$ ) самок от длины тела ( $L$ , мм) и сухой массы ( $w$ , мг) представлены степенными уравнениями

$$E = 0,1262 \pm 0,019L^{2,6917 \pm 0,0831} (r^2 = 0,64 \pm 0,06; p \leq 0,05);$$

$$E = 21,389 \pm 0,4755w^{1,087 \pm 0,0336} (r^2 = 0,63 \pm 0,06; p \leq 0,05).$$

Выборка самок *C. robustum* из р. Припять ввиду небольшой распространенности вида была представлена в основном размерным диапазоном 6,3–8,2 мм [26]. Количество яиц в выводковой камере изменялось от 4 до 13 шт. при средних размерах самок  $7,2 \pm 0,3$  мм. Минимальный размер, при котором определяли половую принадлежность, – 3,4 мм. Наименьший диаметр яйца составлял 0,41 мм, наибольший – 0,52 мм (в среднем  $0,48 \pm 0,03$  мм) (см. таблицу). Уравнения зависимости плодовитости от размеров тела и сухой массы самок имеют следующий вид:

$$E = 0,014 \pm 0,0068L^{3,1102 \pm 0,9707} (r^2 = 0,42 \pm 0,05; p \leq 0,05);$$

$$E = 4,2311 \pm 0,7073w^{1,2791 \pm 0,392} (r^2 = 0,42 \pm 0,05; p \leq 0,05).$$

При определении половой принадлежности *E. ischnus* из рек Сож, Днепр, Припять, Мухавец и Горынь минимальный размер особей составил 3,3 мм. Длина яйценосных особей изменялась от 3,8 до 11 мм [26–28]. Средний размер самок –  $6,7 \pm 0,2$  мм. Диаметр вынашиваемых яиц колебался в пределах 0,32–0,66 мм, составляя в среднем  $0,43 \pm 0,07$  мм. Количество яиц в выводковой камере – от 1 до 22 шт. (см. таблицу).

По имеющимся данным, у особей этого вида из Кременчугского водохранилища [29] абсолютная плодовитость составляла 7–18 яиц при длине тела 6,5–9,0 мм. Некоторые расхождения между нашими и литературными данными можно объяснить разными экологическими условиями [29].

**Параметры плодовитости и размеры яиц (мм) чужеродных видов амфипод**  
**Parameters of fecundity and size of eggs (mm) of alien species of amphipods**

Вид	Стадия	<i>n</i>	$E_{\min} - E_{\max}$	$E_{\max}/E_{\min}$	$E_{\text{ср}}$	$d_{\min} - d_{\max} (L_{\min} - L_{\max})$	$d_{\text{ср}} (L_{\text{ср}})$	$V_{\text{ср}}$
<i>C. curvispinum</i>	I	302	3–29	9,7	10,1	0,24–0,49	0,39	0,031
	II	118	3–20	6,7	9,1	0,18–0,51	0,42	0,039
	III	2	4–5	1,3	4,5	(1,14–1,28)	(1,21)	–
<i>C. robustum</i>	I	4	4	–	–	0,41–0,52	0,45	0,048
	II	11	5–13	2,2	8,1	0,43–0,58	0,49	0,062
<i>E. ischnus</i>	I	140	1–22	22,0	8,4	0,32–0,53	0,42	0,039
	II	41	2–15	7,5	8,2	0,38–0,66	0,47	0,054
	III	1	4	–	–	–	(1,67)	–
<i>E. trichiatus</i>	I	89	5–49	9,8	20,0	0,52–0,71	0,59	0,108
	II	22	5–28	5,6	16,5	0,59–0,70	0,66	0,151
	III	3	8–31	3,9	17,0	(2,11–2,33)	(2,21)	–
<i>D. villosus</i>	I	76	12–125	10,4	44,9	0,23–0,55	0,45	0,048
	II	68	11–92	8,4	35,9	0,36–0,91	0,56	0,092
	III	11	11–46	4,2	24,3	(1,48–2,13)	(1,73)	–
<i>D. haemobaphes</i>	I	457	3–73	24,3	26,8	0,27–0,69	0,46	0,051
	II	212	8–78	9,8	26,6	0,33–0,94	0,52	0,074
	III	36	5–38	7,8	16,6	(1,55–2,11)	(1,66)	–
<i>O. crassus</i>	I	100	4–58	14,5	16,6	0,22–0,56	0,43	0,042
	II	45	5–24	4,8	14,1	0,39–0,59	0,48	0,058
	III	10	4–21	9,7	5,3	(1,24–2,03)	(1,61)	–
<i>O. obesus</i>	I	23	8–66	8,3	18,0	0,39–0,51	0,44	0,045
	II	23	5–49	9,8	23,9	0,41–0,56	0,49	0,062
	III	3	5–17	3,4	12,7	(1,69–1,87)	1,77	–

Примечание.  $E$  – плодовитость, количество яиц;  $d$  – диаметр, мм;  $L$  – длина, мм;  $V$  – объем, мм<sup>3</sup>.

Исходя из этих сведений, зависимость плодовитости от размеров тела и сухой массы самок *E. ischnus* (6,0–10,0 мм) можно выразить следующими степенными уравнениями:

$$E = 0,0701L^{2,46 \pm 0,24} \quad (r = 0,957) \quad [29];$$

$$E = 0,0921 \pm 0,0203L^{2,3583 \pm 0,0385} \quad (r^2 = 0,70 \pm 0,11; p \leq 0,05);$$

$$E = 10,9151 \pm 0,1691W^{1,1184 \pm 0,0436} \quad (r^2 = 0,70 \pm 0,11; p \leq 0,05).$$

Минимальные размеры *E. trichiatus* из р. Днепр, при которых определяли половую принадлежность, – 4,5 мм [26–28]. Размерный диапазон половозрелых яйценосных самок составлял от 7,3 до 18,0 мм (в среднем –  $12,9 \pm 0,3$  мм). Размеры большинства яйценосных самок – от 11 до 14 мм. Наименьший диаметр яйца – 0,53 мм, наибольший – 0,71 мм (в среднем –  $19,2 \pm 1,4$  мм) (см. таблицу). Зависимость между размером особи и количеством вынашиваемых яиц, а также сухой массой самки представлена следующими уравнениями:

$$E = 0,0622 \pm 0,0345L^{2,2193 \pm 0,2001} \quad (r^2 = 0,42 \pm 0,06; p \leq 0,05);$$

$$E = 2,2860 \pm 0,4799W^{0,9283 \pm 0,0829} \quad (r^2 = 0,44 \pm 0,06; p \leq 0,05).$$

Минимальная длина тела особей *D. villosus*, выловленных в реках Сож, Днепр, Припять и Мухавец, позволяющая определить пол, была равна 4,7 мм. Размерный диапазон яйценосных самок варьировался от 5,5 до 20,7 мм [26–28], чаще – 10–16 мм (средний размер самок –  $13,1 \pm 0,3$  мм) [28]. Среднее количество яиц в выводковой камере – 40 шт., диапазон плодовитости – 12–125 яиц (см. таблицу). Средний показатель плодовитости особей из устьев рек Черного и Каспийского морей – 80 яиц [1], диапазон – от 5 до 191 [30] или от 11 до 211 [1] яиц, что несколько выше, чем в белорусских водоемах. Наименьший диаметр яйца – 0,45 мм, наибольший – 0,56 мм (см. таблицу) (в среднем –  $0,48 \pm 0,03$  мм), что согласуется с литературными данными [30] не только по диаметру, но и по среднему объему яиц для каждой из стадий. По имеющимся литературным [30]

и собственным данным, зависимость плодовитости от размеров тела и массы самок можно выразить следующими уравнениями:

$$E = 4,0315 \pm 3,7233 + 0,2728 \pm 0,1467L^{1,5078 \pm 0,1323} (r^2 = 0,7) [30];$$

$$E = 0,2243 \pm 0,0516L^{2,0311 \pm 0,1286} (r^2 = 0,82 \pm 0,09; p \leq 0,05);$$

$$E = 2,3397 \pm 0,1675w^{1,2175 \pm 0,0341} (r^2 = 0,82 \pm 0,09; p \leq 0,05).$$

Известно, что *D. haemobaphes* обладает самой большой потенциальной плодовитостью [31] с репродуктивным периодом, состоящим из трех поколений: осенних, или перезимовавших, весенних и летних особей [16]. В реках Сож, Припять, Пина, Мухавец, Днепр, Горынь, Березина и в канале Днепро-Бугский минимальный размер особей, при котором возможно определить половую принадлежность, – 3,6 мм [26]. Диапазон длины тела выловленных половозрелых яйценосных самок – от 4,2 до 21,9 мм [26–28] (в среднем –  $13,1 \pm 0,1$  мм [1, 26]), в выводковой камере в среднем 27 яиц (см. таблицу). По литературным данным, диапазон плодовитости – от 23 [1] до 171 яиц [1, 31]. Наименьший диаметр яйца – 0,27 мм, наибольший – 0,94 мм (см. таблицу) (в среднем –  $0,48 \pm 0,02$  мм). Для водоемов Центральной Европы только для яиц особей II стадии приводится меньшая величина – 0,43 мм [16], а по нашим данным, средняя для этого возраста –  $0,52 \pm 0,04$  мм (см. таблицу). Основные размеры встреченных яйценосных самок составили 8–14 мм с существенным преобладанием особей 10–12 мм. Связь между плодовитостью *D. haemobaphes*, его длиной тела и массой, по имеющимся литературным [29, 31] и собственным данным, можно выразить уравнениями

$$E = 0,0016L^{3,90 \pm 0,22} (r = 0,99) [29]; E = 0,8L^{1,6 \pm 0,3} (r = 0,78) [31];$$

$$E = 0,095 \pm 0,018L^{2,3359 \pm 0,0786} (r^2 = 0,63 \pm 0,07; p \leq 0,05);$$

$$E = 3,525 \pm 0,2639w^{1,05 \pm 0,0353} (r^2 = 0,63 \pm 0,07; p \leq 0,05).$$

Длина *O. crassus* из рек Припять, Пина, Днепр и Горынь, при которой возможно было разделить животных по полу, составила 3,5 мм. Диапазон размеров, использованных для анализа яйценосных самок, составил от 4,1 до 12,2 мм [26, 28] (в среднем –  $8,1 \pm 0,2$  мм [26]). Количество яиц колебалось в пределах от 4 до 58 (в среднем – 23) (табл. 1). В литературе приводятся разные значения последнего показателя. По обобщенным данным [1], диапазон плодовитости – от 5 до 86 шт., близкие значения наблюдались в Кременчугском водохранилище, где для длины 7,5–12,5 мм приводятся данные от 10 до 46 яиц на самку [29]. Основной размерный диапазон яйценосных самок в Беларуси находится в пределах 6–10 мм (пик – 7–8 мм). Наименьший диаметр яйца составляет 0,22 мм, наибольший – 0,59 мм (в среднем –  $0,46 \pm 0,01$  мм). Зависимость между плодовитостью, длиной и массой тела для *O. crassus* выражается следующими уравнениями:

$$E = 0,0108L^{3,38 \pm 0,24} (r = 0,986) [29];$$

$$E = 0,2243 \pm 0,0516L^{2,0311 \pm 0,1286} (r^2 = 0,61 \pm 0,13; p \leq 0,05);$$

$$E = 8,1162 \pm 0,4492w^{0,7957 \pm 0,0503} (r^2 = 0,61 \pm 0,13; p \leq 0,05).$$

Половую дифференциацию особей *O. obesus*, выловленных из рек Припять, Днепр и Сож, определяли начиная с размера 3,4 мм. Диапазон размеров яйценосных самок составил 6,1–12,2 мм [26, 28]. В основном встречались яйценосные самки длиной 7,5–9,5 мм (средний размер  $8,5 \pm 0,4$  мм [28]). Количество яиц в выводковой камере самки колебалось от 5 до 66 (см. таблицу) (в среднем –  $20,6 \pm 3,2$ ). Близкие общие значения приводятся для устьевых областей Черного моря – от 4 до 67 яиц (в среднем – 19) [1]. Для пресных вод при длине особей 6–10 мм диапазон плодовитости был 9–50 яиц [29]. Наименьший диаметр яйца составлял 0,39 мм, наибольший – 0,56 мм (в среднем –  $0,45 \pm 0,03$  мм). Плодовитость *O. obesus* выражают с помощью следующих уравнений:

$$E = 0,0216L^{3,32 \pm 0,29} (r = 0,99) [29];$$

$$E = 0,0265 \pm 0,0082L^{2,0738 \pm 0,2024} (r^2 = 0,79 \pm 0,18; p \leq 0,05);$$

$$E = 19,695 \pm 0,8283w^{1,383 \pm 0,091} (r^2 = 0,79 \pm 0,18; p \leq 0,05).$$

У инвазивного вида *Pontogammarus robustoides* (G.O. Sars, 1894) за весь период проведения исследований (2011–2015 гг.) яйценосные самки не выявлены, поэтому для определения параметров их плодовитости использованы литературные данные [32, 33]. Минимальный размер тела, при которых определяли половую принадлежность особи, составлял 4,5 мм. Минимальная длина тела яйценосных самок, по литературным сведениям, – 8,5 мм [2]. Для особей, средняя длина которых 13,5 мм, в литературе [1] приводятся данные об откладке от 16 до 201 яиц (в среднем – 53), но в основном самки откладывают 20–50 яиц [2]. Зависимость плодовитости от размеров выражается уравнением

$$E = 0,01L^{3,3932} \quad (r^2 = 0,8879) \quad [2].$$

Таким образом, полученные зависимости для всех изученных видов между длиной особи и количеством вынашиваемых яиц, а также сухой массой тела в целом согласуются с литературными данными.

Обобщенные зависимости плодовитости самок чужеродных видов от длины и сухой массы тела, за исключением *P. robustoides*, представлены в степенных уравнениях

$$E = 0,3431 \pm 0,0287L^{2,2941 \pm 0,0335} \quad (r^2 = 0,68 \pm 0,04; p \leq 0,05);$$

$$E = 9,2214 \pm 0,2771w^{0,5843 \pm 0,0144} \quad (r^2 = 0,65 \pm 0,03; p \leq 0,05).$$

Исходя из полученных материалов, число яйцекладок, рассчитанное по формуле  $N = 1,35(L_{\max}/L_{\min})^{2,5}$ , с учетом продолжительности жизни может достигать следующих значений: *C. curvispinum* – 10, *C. robustum* – 2, *E. ischnus* – 10, *E. trichiatus* – 7, *D. villosus* – 19, *O. crassus* – 11, *O. obesus* – 4. Однако, по литературным данным, число пометов в год у *C. curvispinum* – 2 [34], у *E. ischnus* – 2 [35], у *D. villosus* – 3 [35], у *D. haemobaphes* – 3 [34, 35], у *O. crassus* – 3 [35], у *O. obesus* – 2 [34], у *P. robustoides* – 3 [34, 35]. Различия между расчетными и реальными значениями позволяют сделать заключение об ограниченности применения приведенной формулы для данной группы ракообразных.

**Заключение.** Таким образом, впервые для водоемов Беларуси определены параметры плодовитости 8 чужеродных видов амфипод и проведено их сравнение с данными из других регионов. Определено среднее, минимальное и максимальное количество яиц у самок разных возрастных групп и приведены размеры и объем яиц в выводковой сумке самок для I и III стадий развития. Установлено, что количество яиц в выводковой сумке коррелирует с размером и массой самки. На этом основании приведены уравнения зависимости плодовитости от длины и массы тела для 8 чужеродных видов. Определено ориентировочное число яйцекладок чужеродных видов в приобретенном ареале.

**Благодарности.** Автор выражает глубокую благодарность сотрудникам Научно-практического центра НАН Беларуси по биоресурсам: В. В. Вежновец, Ю. Г. Гигиняку, Т. П. Липинской за помощь в написании работы. Работа частично поддержана грантом БРФФИ № Б18М-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, Y. G. Hihiniak, T. P. Lipinskaya, for help in writing the work. This work was partially supported by the BRFFR grant № Б18М-094.

### Список использованных источников

1. Иоффе, Ц. И. Обогащение кормовой базы для рыб в водохранилищах СССР путем акклиматизации беспозвоночных / Ц. И. Иоффе // Изв. Гос. науч.-исслед. ин-та озер. и реч. рыб. хоз-ва. – 1974. – Т. 100. – С. 3–226.
2. Bacela, K. The life history of *Pontogammarus robustoides*, an alien amphipod species in polish waters / K. Bacela, A. Konopacka // J. of Crustacean Biology. – 2005. – Vol. 25, N 2. – P. 190–195. <https://doi.org/10.1651/c-2519>
3. Шаповалова, И. М. О количественном учете бокоплава озерного / И. М. Шаповалова, М. П. Вологдин // Гидробиол. журн. – 1973. – Т. 9, № 5. – С. 85–90.
4. Вежновец, В. В. Мониторинг водных беспозвоночных / В. В. Вежновец, Ю. Г. Гигиняк, В. И. Разлуцкий // Мониторинг животного мира Беларуси (основные принципы и результаты) / ред. Л. М. Сушеня. – Минск, 2005. – С. 33–57.
5. Инвазивные амфиподы как фактор трансформации экосистемы Ладожского озера / Е. А. Курашов [и др.] // Рос. журн. биол. инвазий. – 2012. – Т. 5, № 2. – С. 87–104.

6. Сони́на, Е. Э. *Dikerogammarus caspius* (Pallas) в Волгоградском водохранилище / Е. Э. Сони́на, Е. И. Фили́нова // Рос. журн. биол. инвазий. – 2011. – Т. 4, № 1. – С. 91–104.
7. Определитель фауны Черного и Азовского морей : в 3 т. / под общ. ред. Ф. М. Мордухай-Болтовского. – Киев : Наук. думка, 1969. – Т. 2 : Свободноживущие беспозвоночные. – 536 с.
8. Konopacka, A. Inwazyjne skorupiaki obunogie (Crustacea, Amphipoda) w wodach Polski / A. Konopacka // Przegląd Zoologiczny. – 2004. – Vol. 48, N 3–4. – P. 141–162.
9. Eggers, T. O. Bestimmungsschlüssel der Süßwasser-Amphipoda (Crustacea) Deutschlands. A key to the freshwater Amphipoda (Crustacea) of Germany / T. O. Eggers, A. Martens // Lauterbornia. – 2001. – N 42. – P. 1–68.
10. Цветкова, Н. Л. Прибрежные гаммариды северных и дальневосточных морей СССР и сопредельных вод: роды *Gammarus*, *Marinogammarus*, *Anisogammarus*, *Mesogammarus*, *Amphipoda*, *Gammaridae* / Н. Л. Цветкова. – Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1975. – 258 с.
11. Асочаков, А. А. К методике измерения длины тела амфипод / А. А. Асочаков // Гидробиол. журн. – 1993. – Т. 29, № 2. – С. 90–94.
12. Тихонова, Е. Н. Изменчивость локальных популяций *Pallasea cancellus* (Pallas, 1772) (Crustacea, Amphipoda) в озере Байкал и реке Ангара : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.02.10 ; 03.02.08 / Е. Н. Тихонова ; Новосибир. гос. аграр. ун-т. – Новосибирск, 2012. – 20 с.
13. Способ определения длины криволинейного биологического микрообъекта: заявка ВУ 20140604 / А. И. Макаренко, В. В. Вежновец. – Опубл. 14.11.2014.
14. Гептнер, М. В. Биология размножения и жизненный цикл *Caprella septemtrionalis* Kröyer (Amphipoda, Caprellidae) в районе Беломорской биологической станции Московского университета (Ругозерская губа Белого моря) / М. В. Гептнер // Зоол. журн. – 1963. – Т. 42, № 11. – С. 1619–1630.
15. Kjennerud, J. Ecological observations on *Idotea neglecta* G. O. Sars // Årbok. Naturvitenskapelig rekke. – 1952. – N 7. – P. 1–47.
16. 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>
17. Барков, Д. В. Особенности экологии и биологии байкальской эндемичной амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) в Ладожском озере. Обсуждение полученных результатов по питанию *G. fasciatus* / Д. В. Барков, Е. А. Курашов // Литоральная зона Ладожского озера / под ред. Е. А. Курашова. – СПб., 2011. – С. 294–350.
18. Zielinski, D. Life history of *Gammarus balcanicus* Schaäferna, 1922 from the Bieszczady Mountains (Eastern Carpathians, Poland) / D. Zielinski // Crustaceana. – 1995. – Vol. 68, N 1. – P. 61–72. <https://doi.org/10.1163/156854095x00386>
19. Weygoldt, P. Die Embryonalentwicklung des Amphipoden *Gammarus pulex pulex* (L.) // Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere. – 1958. – Bd. 77. – S. 51–110.
20. Skadsheim, A. The ecology of intertidal amphipods in the Oslofjord. The life cycles of *Chaetogammarus marinus* and *C. stoerensis* / A. Skadsheim // Marine Ecology. – 1982. – Vol. 3, N 3. – P. 213–224. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.1982.tb00109.x>
21. Лакин, Г. Ф. Биометрия / Г. Ф. Лакин. – М. : Высш. шк., 1990. – 352 с.
22. 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. 457–470. <https://doi.org/10.1127/0003-9136/2003/0156-0457>
23. Способ определения числа пометов у ракообразных : пат. № 910140 / Н. Н. Хмелева, Ю. Г. Гигиняк. – Опубл. 09.11.1981.
24. Остапеня, А. П. Биомасса и способы ее выражения / А. П. Остапеня, Л. И. Лебедева, А. П. Павлютин // Методы определения продукции водных животных / под ред. Г. Г. Винберга. – Минск, 1968. – С. 20–44.
25. 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.
26. Макаренко, А. И. Размерные характеристики чужеродных и аборигенных видов амфипод Беларуси / А. И. Макаренко // Вес. Нац. акад. навук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2015. – № 1. – С. 100–105.
27. Макаренко, А. И. Обилие и размерные характеристики чужеродных видов амфипод бассейна реки Днепр (Беларусь) при различных способах сбора / А. И. Макаренко, В. В. Вежновец // Актуальные проблемы экологии и сохранения биоразнообразия России и сопредельных стран / Сев.-Осет. гос. ун-т ; редкол. : Л. В. Чопикашливи [и др.]. – Владикавказ, 2013. – Вып. 9. – С. 171–176.
28. Макаренко, А. И. Размерные характеристики чужеродных видов амфипод Беларуси / А. И. Макаренко // Актуальные проблемы экологии : материалы X Междунар. науч.-практ. конф., Гродно, 1–3 окт. 2014 г. : в 2 ч. / редкол. : В. Н. Бурдь (гл. ред.) [и др.]. – Гродно, 2014. – Ч. 2. – С. 41–43.
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. Кितिцына, Л. А. Эколого-физиологические особенности бокоплава *Dikerogammarus haemobaphes* (Eich.) в районе сброса подогретых вод Трипольской ГРЭС / Л. А. Кितिцына // Гидробиол. журн. – 1980. – Т. 16, № 4. – С. 77–85.

32. 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>
33. Grabowski, M. Alien Crustacea in Polish waters – Amphipoda / M. Grabowski, K. Jażdżewski, A. Konopacka // Aquatic Invasions. – 2007. – Vol. 2, N 1. – P. 25–38. <https://doi.org/10.3391/ai.2007.2.1.3>
34. 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. – № 2. – С. 69–80.
35. Grabowski, M. How to be an invasive gammarid (Amphipoda: Gammaroidea) – comparison of life history traits / M. Grabowski, K. Bacela, A. Konopacka // Hydrobiologia. – 2007. – Vol. 590, N 1. – P. 75–84. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-0759-6>

## References

1. 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 ozerного i rechnogo rybnogo khozyaistva* [Proceedings of the State Research Institute of Lake and River Fisheries], 1974, vol. 100, pp. 3–226 (in Russian).
2. 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>
3. Shapovalova I. M., Vologdin M. P. On the quantitative account of the lacustrine lake. *Gidrobiologicheskii zhurnal* [Hydrobiological Journal], 1973, vol. 9, no. 5, pp. 85–90 (in Russian).
4. 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).
5. Kurashov E. A., Barbashova M. A., Barkov D. V., Rusanov A. G., Lavrova M. S. Invasive amphipods as a factor of Ladoga lake ecosystem transformation. *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii* [Russian Journal of Biological Invasions], 2012, vol. 5, no. 2, pp. 87–104 (in Russian).
6. Sonina E. E., Filinova E. I. *Dikerogammarus caspius* (Pallas) in the Volgograd Reservoir. *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii* [Russian Journal of Biological Invasions], 2011, vol. 4, no. 1, pp. 91–104 (in Russian).
7. Mordukhai-Boltovskoi F. M. (ed.). *The determinant of the fauna of the Black and Azov Seas. Vol. 2*. Kiev, Naukova dumka Publ., 1969. 536 p. (in Russian).
8. Konopacka A. Inwazyjne skorupiaki obunogie (Crustacea, Amphipoda) w wodach Polski. *Przegląd Zoologiczny*, 2004, vol. 48, no. 3–4, pp. 141–162.
9. Eggers T. O., Martens F. Bestimmungsschlüssel der Süßwasser-Amphipoda (Crustacea) Deutschlands. A key to the freshwater Amphipoda (Crustacea) of Germany. *Lauterbornia*, 2001, no. 42, pp. 1–68 (in German).
10. Cvetkova N. L. *Coastal gammarids of the northern and far eastern seas of the USSR and adjacent waters: the genera Gammarus, Marinogammarus, Anisogammarus, Mesogammarus, Amphipoda, Gammaridae*. Leningrad, Nauka Leningradskoe otделение Publ., 1975. 258 p. (in Russian).
11. Asochakov A. A. Technique for measuring body length of amphipods. *Gidrobiologicheskii zhurnal* [Hydrobiological Journal], 1993, vol. 29, no. 2, pp. 90–94 (in Russian).
12. Tikhonova E. N. *Variability of local populations of Pallasia cancellus (Pallas, 1772) (Crustacea, Amphipoda) in Lake Baikal and the Angara River*. Abstract Ph. D. Thesis. Novosibirsk, 2012. 20 p. (in Russian).
13. Makarenko A. I., Vezhnovets V. V. Method for determining the length of a curvilinear biological microobject. 2014. Application BY 20140604 (in Russian).
14. Geptner M. V. Biology of reproduction and the life cycle of *Caprella septemtrionalis* Kröyer (Amphipoda, Caprellidae) in the area of the White Sea biological station of Moscow University (Rugozerskaya Bay of the White Sea). *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological Journal], 1963, vol. 42, no. 11, pp. 1619–1630 (in Russian).
15. Kjennerud J. Ecological observations on *Idotea neglecta* G. O. Sars. *Årbok. Naturvitenskapelig rekke*, 1952, no. 7, pp. 1–47.
16. Bacela K., Konopacka 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>
17. Barkov D. V., Kurashov E. A. Features of ecology and biology of the Baikal endemic amphipod *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) in Lake Ladoga. Discussion of the results of *G. fasciatus* nutrition. *Litoral'naya zona Ladozhskogo ozera* [The littoral zone of Lake Ladoga]. Saint Petersburg, 2011, pp. 294–350 (in Russian).
18. Zielinski D. Life history of *Gammarus balcanicus* Schaäferna, 1922 from the Bieszczady Mountains (Eastern Carpathians, Poland). *Crustaceana*, 1995, vol. 68, no. 1, pp. 61–72. <https://doi.org/10.1163/156854095x00386>
19. Weygoldt P. Die Embryonalentwicklung des Amphipoden *Gammarus pulex* (L.). *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere*, 1958, vol. 77, pp. 51–110 (in German).
20. Skadsheim A. The ecology of intertidal amphipods in the Oslofjord. The life cycles of *Chaetogammarus marinus* and *C. stoerensis*. *Marine Ecology*, 1982, vol. 3, iss. 3, pp. 213–224. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.1982.tb00109.x>
21. Lakin G. F. *Biometrics*. Moscow, Vysshaya shkola Publ., 1990. 352 p. (in Russian).
22. 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>

23. Khmeleva N. N., Giginyak Yu. G. *Method for determining the number of litters in crustaceans*. Patent USSR, 1981, no. 910140 (in Russian).
24. Ostapenya A. P., Lebedeva L. I., Pavlyutin A. P. Biomass and ways of its expression. *Metody opredeleniya produktov vodnykh zhivotnykh* [Methods for determining the production of aquatic animals]. Minsk, 1968, pp. 20–44 (in Russian).
25. 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).
26. Makarenko A. I. Dimensional characteristics of alien and native species of amphipods in Belarus. *Vestsi Natsyyanal'-nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2015, no. 3, pp. 100–105 (in Russian).
27. Makarenko A. I., Vezhnovets V. V. Abundance and dimensional characteristics of alien species of amphipods of the Dnipro river basin (Belarus) under different methods of collection. *Aktual'nye problemy ekologii i sokhraneniya bioraznoobraziya Rossii i sopredel'nykh stran* [Actual problems of ecology and biodiversity conservation in Russia and neighboring countries.]. Vladikavkaz, 2013, iss. 9, pp. 171–176 (in Russian).
28. Makarenko A. I. Dimensional characteristics of alien amphipod species in Belarus. *Aktual'nye problemy ekologii: materialy X Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii, (Grodno, 1–3 oktyabrya 2014 g.). Chast' 2* [Actual problems of ecology: materials of the X International scientific and practical conference (Grodno, October 1–3, 2014). Pt. 2]. Grodno, 2014, pp. 41–43 (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. Kititsyna L. A. Ecological and physiological features of the amphipod *Dikerogammarus haemobaphes* (Eich.) in the region of discharge of heated waters of the Tripolskaya GRES. *Gidrobiologicheskii zhurnal* [Hydrobiological Journal], 1980, vol. 16, no. 4, pp. 77–85 (in Russian).
32. Rewicz T., Grabowski M., MacNeil C., Bącela-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>
33. Grabowski M., Jazdzewski K., Konopacka A. Alien Crustacea in Polish waters – Amphipoda. *Aquatic Invasions*, 2007, vol. 2, no. 1, pp. 25–38. <https://doi.org/10.3391/ai.2007.2.1.3>
34. Kurina E. M. Alien species of amphipods (Amphipoda, Gammaridea) in the composition of the bottom communities of Kuibyshev and Saratov reservoirs: features of distribution and life cycle strategies. *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii* [Russian Journal of Biological Invasions], 2017, no. 2, pp. 69–80 (in Russian).
35. Grabowski M., Bącela 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>

## Інфармацыя аб аўторэ

Макаренко Андрэй Ігаравіч – магістр біол. навук, м.л. науч. супрацоўнік. Научно-практыцескі цэнтр НАН Беларусі па біяресурсам (ул. Акадэміцеская, 27, 220072, г. Мінск, Рэспубліка Беларусь). E-mail: amakarenko198989@mail.ru

## Information about the author

Andrei I. Makaranka – M. S. (Biol.), Junior 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