

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
УДК 595.384.591.5:595.3
<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2024-69-4-289-297>

Поступила в редакцию 26.02.2024
Received 26.02.2024

В. Ф. Кулеш¹, Ю. Г. Гигиняк²

¹Белорусский государственный педагогический университет им. Максима Танка,
Минск, Республика Беларусь

²Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам, Минск, Республика Беларусь

РАЗМНОЖЕНИЕ СИБИРСКОГО ШРИМСА *EXOPALAEEMON MODESTUS* (HELLER) ИЗ КАПЧАГАЙСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (РЕСПУБЛИКА КАЗАХСТАН): РЕПРОДУКТИВНАЯ ПРОИЗВОДИТЕЛЬНОСТЬ И ПЛОДОВИТОСТЬ

Аннотация. Изучены элементы репродуктивных показателей сибирского шримса *Exopalaemon modestus* (Heller) из Капчагайского водохранилища (Республика Казахстан). Оценена величина репродуктивной производительности в сравнении с другими видами креветок из сем. Palaemonidae, которая в середине вегетационного сезона (июль) составила 0,24. Рассчитаны уравнения зависимости массы яйцекладки от массы половозрелых самок. Величина абсолютной плодовитости составила в среднем 68 ± 19 яиц при длине самки $35,8 \pm 3,29$ мм. Эта взаимосвязь описывается уравнением регрессии (коэффициент детерминации $R^2 = 0,583$). Оценивать и анализировать репродуктивные показатели необходимо с учетом возрастной структуры и времени вегетационного периода.

Ключевые слова: сибирский шримс, размножение, яйцекладка, репродуктивная производительность, абсолютная плодовитость, вегетационный сезон

Для цитирования: Кулеш, В. Ф. Размножение сибирского шримса *Exopalaemon modestus* (Heller) из Капчагайского водохранилища (Республика Казахстан): репродуктивная производительность и плодовитость / В. Ф. Кулеш, Ю. Г. Гигиняк // Вест. Нац. акад. наук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2024. – Т. 69, № 4. – С. 289–297. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2024-69-4-289-297>

Victor F. Kulesh¹, Yuri G. Hihiniak²

¹Maxim Tank Belarusian State Pedagogical University, Minsk, Republic of Belarus

²Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources,
Minsk, Republic of Belarus

REPRODUCTION OF SIBERIAN SHRIMP *EXOPALAEEMON MODESTUS* (HELLER) FROM THE KAPCHAGAI RESERVOIR (REPUBLIC OF KAZAKHSTAN): REPRODUCTIVE PERFORMANCE AND FECUNDITY

Abstract. The elements of reproductive performance of Siberian shrimp *Exopalaemon modestus* (Heller) from Kapchagai reservoir (Republic of Kazakhstan) were studied. The value of reproductive performance was estimated in comparison with other shrimp species from the family Palaemonidae. Palaemonidae that in the middle of the growing season (July) was 0.24. The equations for the relationship between the oviposition weight and the weight of sexually mature females were calculated. The value of absolute fecundity averaged 68 ± 19 eggs (s. d.) to a female length of 35.8 ± 3.29 mm (s. d.). This relationship is described by the regression equation (determination coefficient $R^2 = 0.583$). Reproductive performance should be evaluated and analysed taking into account the age structure and time of the growing season.

Keywords: Siberian shrimp, reproduction, oviposition, reproductive productivity, absolute fecundity, growing season

For citation: Kulesh V. F., Hihiniak Yu. G. Reproduction of Siberian shrimp *Exopalaemon modestus* (Heller) from the Kapchagai reservoir (Republic of Kazakhstan): reproductive performance and fecundity. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2024, vol. 69, no. 4, pp. 289–297 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2024-69-4-289-297>

Введение. Пресноводная креветка – сибирский шримс *Exopalaemon modestus* (*Palaemon modestus*) благодаря своей экологической пластичности широко распространен на азиатском континенте. На севере он доходит до сибирских рек, на юге – до южной оконечности Китая и острова Тайвань, а также встречается в водоемах Дальнего Востока (водоемы бассейна Амура, Уссури), Кореи, Японии. Особенно большие поселения найдены в пресноводных водоемах на юго-западе Корейского полуострова. Максимальные скопления сибирского шримса приурочены к литоральной

зоне водоемов [1–3]. Креветки устойчивы к дефициту кислорода. Летальные пороги содержания кислорода в воде при температуре 22,0–24,5 °С составляют 0,57–0,96 мг/л [1]. *Exopalaemon modestus* способен существовать в широком температурном диапазоне – от 1,0 до 35,0 °С и выше. В р. Амур, где были отмечены поселения этого вида, зимняя температура опускается до 0,1 °С [1, 4].

В 1980-е годы сибирский шримс впервые был зарегистрирован нами в Капчагайском водохранилище (бассейн р. Или), недалеко от Алма-Аты [5]. Позже, в мае 2012 г., этот вид был обнаружен в самой р. Или Алматинской области [6]. Затем был описан обширный ареал *E. modestus* в водоемах Жамбылской и Южно-Казахстанской областей. Вероятнее всего, сибирский шримс, как и другие виды пресноводных креветок *Macrobrachium nipponense*, был завезен сюда с Дальнего Востока и Китая при акклиматизации растительоядных рыб [7].

В конце XX в. (1995 г.) эта креветка попала в западную часть Северной Америки, в р. Колумбия и водоемы ее бассейна [8, 9]. Как полагают, она появилась в р. Колумбия в результате обмена балластными водами с океанских судов, что является обычным способом распространения инвазивных видов. Креветка заняла одно из лидирующих мест в бентосном сообществе этих водоемов. Ее численность в неводных обловах составила от 0,004 до 2,0 экз/м², а биомасса – от 0,14 до 0,30 г/м² [10]. В последующие годы численность креветок значительно выросла, и в 2015 г. в водохранилищах р. Снейк (приток р. Колумбия) были отмечены популяции сибирского шримса с плотностью 5,1 экз/м² [11, 12].

В 2000 г. этот вид был впервые обнаружен в Калифорнии при исследовании залива Сан-Франциско в нижнем течении р. Сакраменто. С тех пор численность и распространение сибирского шримса быстро выросли в этом регионе, выше по течению рек Сакраменто, Сан-Хоакин [13].

Таким образом, с интенсификацией экономических отношений наблюдается стремительное расширение поселений сибирского шримса. В местах естественного ареала (в Китае, Корее) этот вид имеет весьма значимую экологическую и коммерческую ценность. Благодаря своим небольшим размерам эта креветка является пищевым объектом для многих видов рыб. В некоторых больших озерах продукция сибирского шримса составила половину или даже большую часть от всего улова креветок. Из-за превосходного пищевого аромата *E. modestus* в последние годы завоевал весь рынок Китая и выращивать его в прудовой аквакультуре стало выгодно.

Наши исследования показали, что сибирский шримс может быть объектом тепловодной аквакультуры и использоваться как дополнительный компонент кормовой базы рыб в водоемах – охладителях энергетических объектов. В этих же условиях было изучено личиночное развитие *E. Modestus*, доставленного из Капчагайского водохранилища (Республика Казахстан) в 1988 г. [14, 15]. Однако до сих пор остается недостаточно изученным весьма важный период онтогенеза этого вида – размножение и некоторые вопросы репродукции, чему и посвящено данное исследование.

Материалы и методы исследования. При исследовании Капчагайского водохранилища в июле 1988 г. сотрудниками Института зоологии НАН Беларуси были обнаружены два вида пресноводных креветок, которые были идентифицированы крупнейшим знатоком этого систематического таксона Л. Б. Ходтхейсом (L. B. Holthuis) как *Exopalaemon modestus* (Heller, 1862) и *Macrobrachium nipponense* (De Naan, 1849) [5].

Креветки *E. modestus* были отловлены из мелководий Капчагайского водохранилища при помощи сачков и небольшого ручного трала и доставлены живыми в аквариальную Института зоологии НАН Беларуси. Часть креветок фиксировали 70%-м этиловым спиртом. Для определения абсолютной плодовитости яйценосных самок отбирали сразу же после откладки ими яиц на плеоподы (без глазков). В это время яйца окрашены в ярко-зеленый цвет. С течением эмбриогенеза яйца приобретают серо-зеленую окраску, а на момент вылупления личинок они становятся прозрачно-серыми с визуально определяемыми глазками.

В стационарных условиях яйца счищали с плеопод самок для определения массы яйцекладки. Для определения сухой массы самок и яйцекладку помещали в термостат и высушивали при температуре 60 °С. Сырую, сухую массу как тела самок, так и яйцекладок определяли при помощи электронных весов с точностью до 0,01 мг. Общую длину тела креветок (TL, мм) измеряли от острия (начала) рострума до конца тельсона при помощи штангенциркуля. Минимальную длину тела половозрелых самок определяли при наличии кладки яиц [16]. Репродуктивную произ-

водительность (репродуктивное усилие) рассчитывали как отношение сухой массы яйцекладки к сухой массе самки. Изменчивость длины тела креветок, плодовитость и величину яйцекладки оценивали, используя стандартное отклонение (s. d.) и коэффициент вариации (с. v., %).

Полученный материал обрабатывали с применением программного пакета STATISTICA 7.0.

Результаты и их обсуждение. В табл. 1 приведены длина и масса половозрелых особей, сухая и сырая масса самок без яиц и такие репродуктивные показатели, как сырая и сухая масса яйцекладки. Как видно из табл. 1, длина тела половозрелых особей (самки и самцы) составляла от 28 до 48 мм, сырая масса тела – от 120 до 590 мг при средних показателях $35,3 \pm 3,5$ и $292,7 \pm 82,9$ соответственно. Близкие параметры характерны и для самок без яиц. Длина тела является более консервативным показателем, поэтому коэффициенты вариации имеют небольшое значение. Для сырой массы тела коэффициенты вариации находятся в пределах 28,3 и 30,0 %, что свидетельствует о большей степени неравномерности распределения этой величины в данной выборке. То же относится и к сухой массе.

Таблица 1. Длина, масса тела и репродуктивные показатели сибирского шримса

Table 1. Length, body weight and reproductive parameters of siberian shrimp

Показатель	Значение показателя			с. v., %	Число измерений
	среднее \pm s. d.	минимальное	максимальное		
Длина половозрелых особей, мм	$35,3 \pm 3,5$	28	48	8,9	172
Сырая масса половозрелых особей, мм	$292,7 \pm 82,9$	120	590	28,3	172
Длина самок без яиц, мм	$36,3 \pm 3,5$	28	45	9,6	110
Сырая масса самок без яиц, мг	$301,4 \pm 90,5$	120	520	30,0	110
Сухая масса самок без яиц	$65,6 \pm 15,3$	30	106	25,3	110
Сырая масса яйцекладки	$45,9 \pm 15,2$	18	81	33,0	110
Сухая масса яйцекладки	$15,4 \pm 5,1$	6	26	32,3	110

При изучении репродукционных параметров для эколого-энергетических расчетов следует учитывать соотношение массы и длины тела как половозрелых самцов и самок, так и отдельно самок (рис. 1). Зависимость массы (W, мг) от длины тела (L, мм) описывается экспоненциальным уравнением:

$$\text{для половозрелых самцов и самок} - W = 27,31e^{0,065L} \quad (R^2 = 0,719), \quad (1)$$

$$\text{для самок без яиц} - W = 27,31e^{0,065L} \quad (R^2 = 0,658). \quad (2)$$

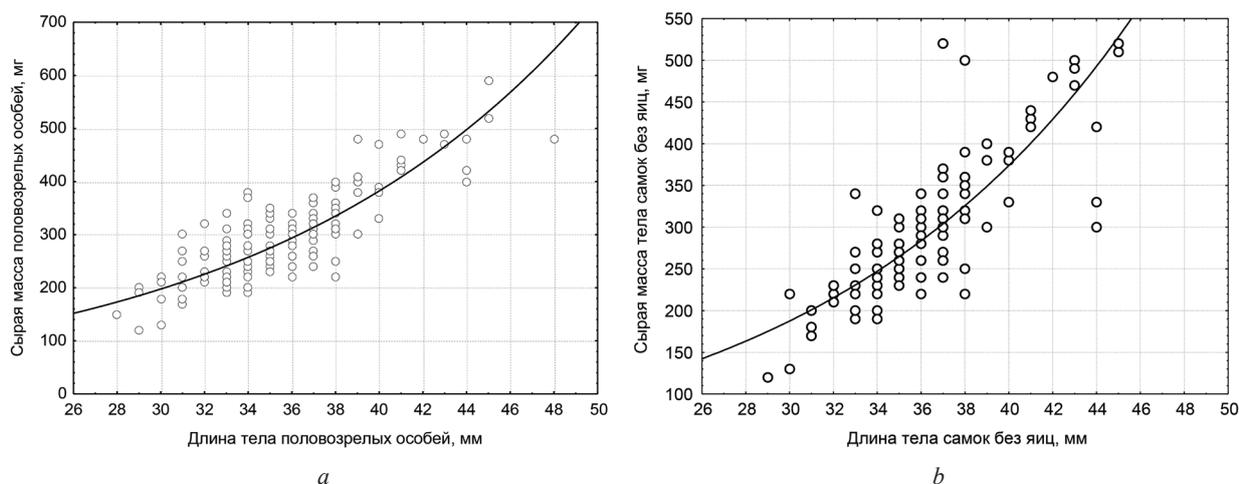


Рис. 1. Зависимость сырой массы тела половозрелых особей (самцы и самки) (a) и самок без яиц (b) от длины тела: a – кривая согласно уравнению (1), b – согласно уравнению (2)

Fig. 1. Dependence of the crude body weight of sexually mature individuals (a) and females without eggs (b) on the body length: a – curve according to equation (1), b – according to equation (2)

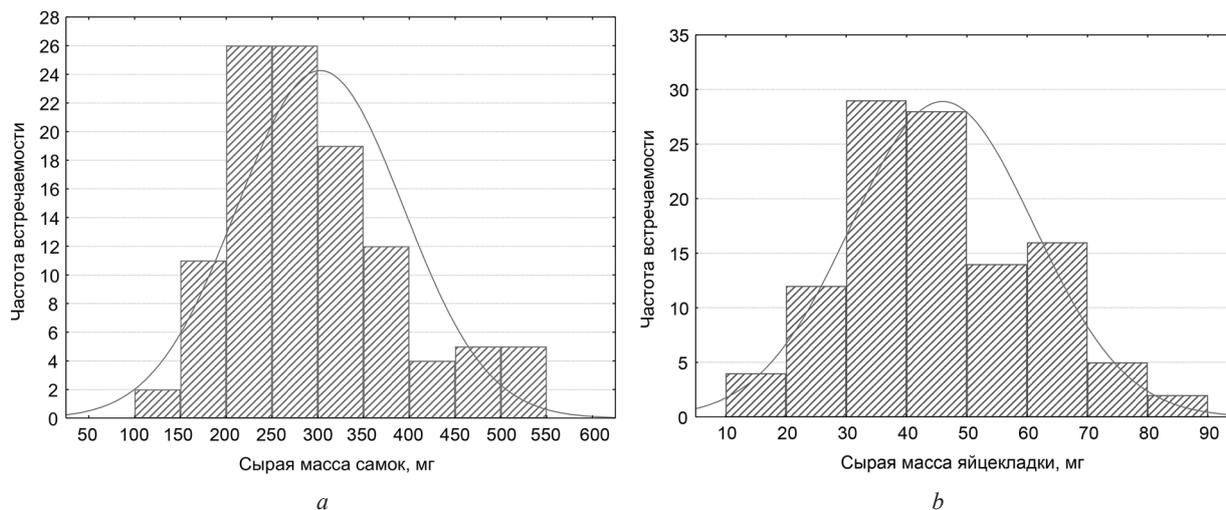


Рис. 2. Диапазоны массы тела самок (а) и яйцекладок (b)

Fig. 2. Range of body weights of females (a) and egg-laying females (b)

Средняя сырая масса яйцекладки самок, собранных в июле из Капчагайского водохранилища, составляет $45,9 \pm 15,2$ (18–81) мг. Сухая масса в 3 раза ниже и равняется в среднем $15,4 \pm 5,1$ (6–26) мг (табл. 1). Коэффициенты вариации, как и для массы тела самок, находятся в пределах 32–33 %, что также свидетельствует о достаточно широком спектре распределения значений этого показателя для узкой выборки креветок.

На рис. 2 показаны диапазоны сырой массы тела самок (а) и массы яйцекладок (b). Как видно из рис. 2, масса тела большинства самок сибирского шримса колебалась в пределах 200–350 мг. Несколько иным было распределение массы яйцекладок. Здесь максимальный весовой интервал характерен для двух классов – от 30 до 50 мг. Примерно в 2 раза меньше масса яйцекладки у особей с массой тела от 20–30 до 50–70 мг.

Для количественных расчетов репродуктивных показателей следует учитывать соотношение сырой и сухой массы яйцекладки и сырой и сухой массы тела самок (рис. 3). Эти соотношения удовлетворительно описываются уравнениями регрессии:

$$\text{для сырой массы} - W_{\text{ovo}} = 6,82 + 0,13W \quad (R^2 = 0,60), \quad (3)$$

где W_{ovo} – сырая масса яйцекладки, мг; W – сырая масса тела самки, мг;

$$\text{для сухой массы} - W_{\text{s_ovo}} = 0,06 - 0,24W_s \quad (R^2 = 0,505), \quad (4)$$

где $W_{\text{s_ovo}}$ – сырая масса яйцекладки, мг; W_s – сырая масса тела самки, мг.

Обращает на себя внимание невысокий коэффициент детерминации в приведенных уравнениях, хотя прослеживается общая тенденция, свидетельствующая о прямо пропорциональном увеличении массы яйцекладки с массой тела самок. Коэффициенты вариации (см. табл. 1) для этого показателя выше на 30 %, что также показывает неравномерное его распределение по отношению к массе тела. Такие же результаты приведены при исследовании репродуктивных показателей *M. hainanense* [16]. Это небольшая креветка, обитающая в лесных ручьях Юго-Восточного Китая. Ее размеры вполне сопоставимы с *Exopalaemon modestus*. Например, самая крупная из 16 яйценосных самок была 53,7 мм. Авторы попытались установить соотношение репродуктивной производительности от массы тела, но такой зависимости не обнаружено (коэффициент детерминации R^2 составил всего 0,03 %).

В стратегии размножения такой показатель, как репродуктивная производительность, или репродуктивное усилие (RE), играет важнейшую роль. Это отношение массы или энергетического эквивалента одной яйцекладки к аналогичному показателю самки [5]. Вследствие ограниченности вещества и энергии, идущих на размножение, у половозрелых особей естественным образом поддерживается оптимальное соотношение между массой одного яйца и количеством яиц,

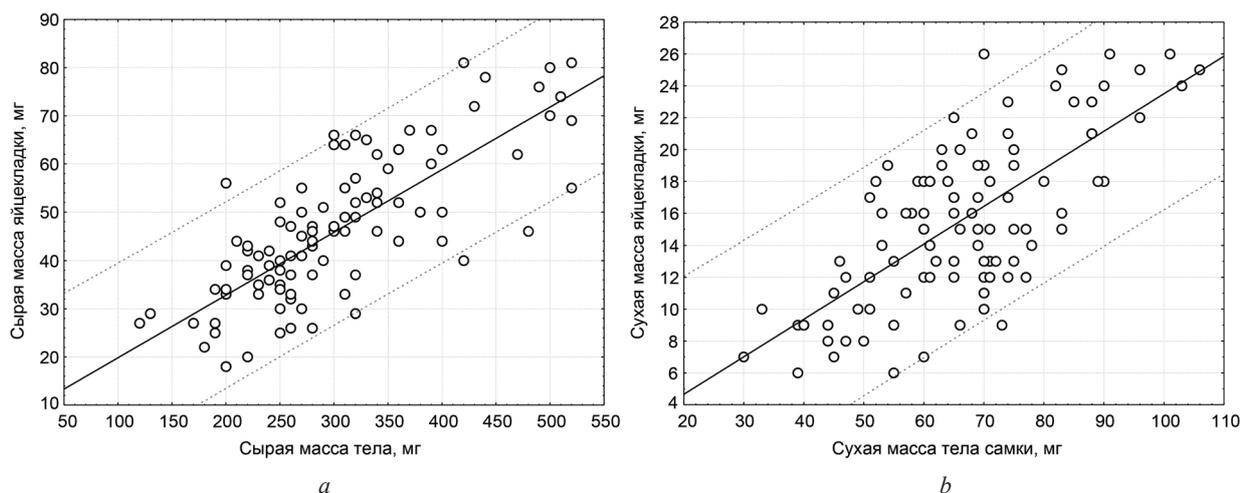


Рис. 3. Зависимость сырой (а) и сухой (b) массы яйцекладки от сырой (а) и сухой (b) массы тела самки: а – прямая согласно уравнению (3), b – прямая согласно уравнению (4). Доверительные интервалы (вероятность 0,95 %) обозначены штриховыми линиями

Fig. 3. Dependence of raw (a) and dry (b) mass of oviposition on raw (a) and dry (b) body weight of female: a – straight line according to equation (3), b – straight line according to equation (4). Confidence intervals (probability 0.95 %) are indicated by the dashed lines

с одной стороны, и затратами энергии на размножение самок – с другой. Измеренная таким образом доля запасенной организмом энергии, которую он использует на размножение, изменяется в широком диапазоне у гидробионтов, но в пределах близких таксонов изменения этого показателя вполне сопоставимы.

В табл. 2 приведены данные о репродуктивной производительности у пресноводных креветок семейства Palaemonidae. У родов с крупными яйцами (*Palaemon* и *Echopalaemon*) этот показатель находится в пределах 0,12–0,24. У креветок больших размеров с мелкими яйцами он возрастает от 0,19 до 0,56.

Следует отметить, что величина репродуктивного усилия во многом зависит от условий местобитания того или иного вида и довольно существенно изменяется у различных внутривидовых популяций. Значение имеет и период вегетации. Так, например, в водоеме-охладителе ГРЭС № 3 (г. Электрогорск, Московская обл.) этот показатель для самок *M. nipponense* в июне составил 0,47, а в августе снизился до 0,35. Такая же величина этого показателя была характерна для самок восточной речной креветки из водоема-охладителя Березовской ГРЭС в мае [5]. Отметим также, что репродуктивное усилие *M. hainanense* в среднем составило всего 0,11, или 11 % (в интервале 3,7–17,1 %) [16].

Пик размножения – июнь–июль. Плодовитость – от 25 до 50 яиц. Репродуктивное усилие измерялось только у 16 самок, которые были собраны с января 2001 г. по декабрь 2002 г. [16], что не дает возможности провести сравнение с нашими данными.

В наших исследованиях сборы сибирского шримса происходили в конце первой декады июля, т. е. в первой половине вегетационного периода, когда величина репродуктивной производительности была самой высокой (0,24) по сравнению с приведенными в литературе данными. К сожа-

Таблица 2. Сравнение репродуктивной производительности (репродуктивное усилие) у креветок семейства Palaemonidae

Table 2. Comparison of reproductive output (reproductive effort) in shrimps of the family Palaemonidae

Вид	Репродуктивное усилие	Автор
<i>M. nipponense</i>	0,29–0,56	[5]
<i>M. nipponense</i>	0,16–0,24	[17]
<i>M. nobili</i>	0,30	[18]
<i>M. olfersii</i>	0,22	[19]
<i>M. acanturus</i>	0,19	[19]
<i>M. hainanense</i>	0,11	[16]
<i>E. modestus</i>	0,17	[20]
<i>E. modestus</i>	0,12	[11]
<i>E. modestus</i>	0,24	Собственные данные
<i>P. gravieri</i>	0,12	[20]
<i>P. northropi</i>	0,14	[19]
<i>P. pandaliformis</i>	0,19	[19]

лению, и другие авторы не приводят точное время сбора материала. Можно сделать вывод о том, что репродуктивная производительность, как и масса одного яйца, имеет максимальное значение в начальный период размножения. Далее значения этих показателей снижаются при продуцировании последующих кладок яиц к концу вегетационного периода. Для сравнения: у восточной речной креветки из солоноватоводного оз. Тузкан и Южного Голодностепского канала (пустыня Каракум, Узбекистан) в августе репродуктивное усилие составило 0,29 и 0,56 соответственно, т. е. этот показатель достаточно изменчив и для адекватной оценки его необходимо определять отдельно для каждой популяции [5].

Такие же переменные данные приводит К. Mashiko [17, 21], отмечая, что репродуктивное усилие для эстуарных популяций выше, чем для чисто пресноводных, и это можно расценивать как адаптацию к неблагоприятным условиям обитания. Размер кладки яиц подвержен влиянию факторов среды и колеблется в основном в зависимости от обеспеченности пищей. Судя по литературным данным, в солоноватых и морских водах величина репродуктивного усилия ниже, чем в пресных у представителей родов *Macrobrachium* и *Palaemon* [5, 17, 19, 21]. Данная тенденция может расцениваться как адаптация к менее благоприятным условиям существования креветок в пресных водах, чем в солоноватых и морских.

Наряду с репродуктивной производительностью одним из ключевых репродуктивных показателей креветок является плодовитость. В табл. 3 приводятся данные по плодовитости сибирского шримса из Капчагайского водохранилища по сравнению с другими местообитаниями.

Т а б л и ц а 3. Плодовитость *E. modestus* из различных местообитаний

Table 3. Fecundity of *E. modestus* from different habitats

Местообитание, источник	Плодовитость, число яиц			Длина тела (от острия рострума до конца тельсона), мм			Число измерений
	средняя ± s. d.	минимальная	максимальная	средняя ± s. d.	минимальная	максимальная	
оз. Young-am, Корея [2]	182 ± 68	60	353	–	7,7*	16,7*	83
вдхр. Капчагайское, Казахстан, собств. данные	68 ± 19,5	30	127	36,3 ± 3,5	29	45	110
р. Снейк, США [9]	148 ± 76,4	37	250	62 ± 7,2	54	75	12
р. Снейк, США [11]	189 ± 54,9	66	332	12,7 ± 1,5	9,0*	16,3*	128

* Длина карапакса указана от заднего края глазной впадины до медиального края карапакса.

Зависимость величины абсолютной плодовитости от длины тела яйценосных самок показана на рис. 4. Как видно на рис. 4, *a*, наблюдается довольно большой разброс данных, особенно у самок больше 40 мм, поэтому для установления общей тенденции мы сочли возможным рассчитать уравнение регрессии для узкого диапазона размеров тела яйценосных самок без экстремальных значений, находящихся за пределами доверительного эллипса (рис. 4, *b*).

Полученное уравнение имеет вид:

$$E = 86,21 - 4,30L (R^2 = 0,583), \quad (5)$$

где E – абсолютная плодовитость, число яиц без глазков; L – длина самки от острия рочтрума до конца тельсона, мм.

Средняя плодовитость креветок, собранных нами в Капчагайском водохранилище (Казахстан), составила 68 ± 19 (30–127) яиц при их средней длине $35,8 \pm 3,29$ (28–45) мм. Этот показатель соответствует максимальной плодовитости речной формы креветок из оз. Ханка, но почти в 3 раза ниже средней абсолютной плодовитости этого вида из корейского оз. Young-am, которая равна 182 ± 68 (60–353) яиц при длине карапакса 7,69–16,74 мм [1, 2]. Если пересчитать на общую длину (от острия рострума до конца тельсона), то длина тела самок будет колебаться примерно от 30 до 70 мм. В р. Снейк, приток р. Колумбия (США), абсолютная плодовитость составила от 37 до 250 яиц (в среднем – 148,0), что соответствует длине тела корейской популяции креветок, но несколько меньше, чем диапазон яйцекладки в водоемах Кореи [9].

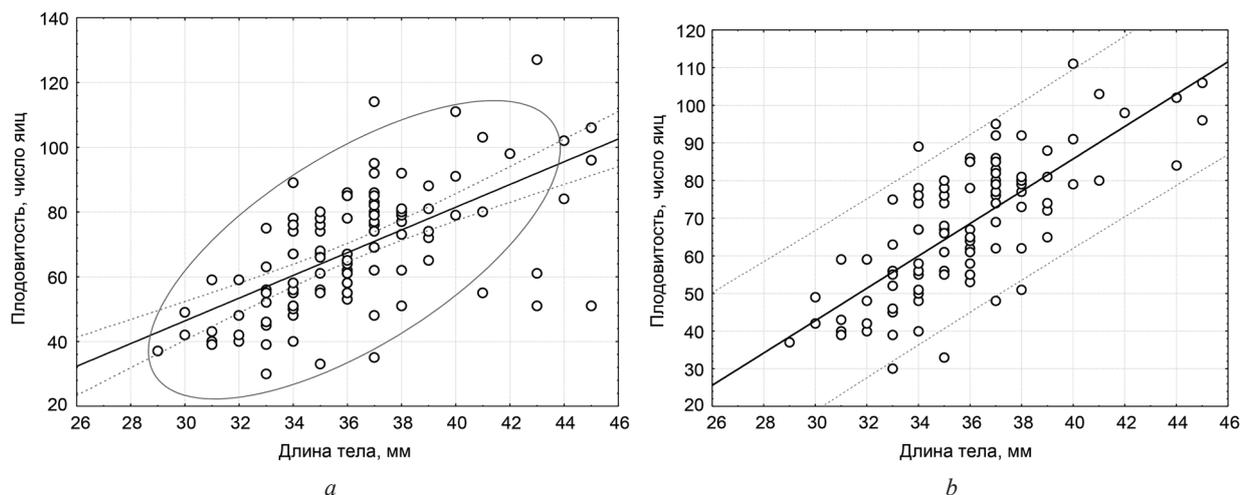


Рис. 4. Зависимость абсолютной плодовитости от длины тела самки: *a* – с экстремальными значениями, *b* – без экстремальных значений; прямая (*b*) – согласно уравнению (5), прерывистая линия – доверительный интервал (вероятность 0,95 %)

Fig. 4. Dependence of the absolute fecundity on the female length: *a* – with extreme values, *b* – without extreme values; straight line (*b*) – according to equation (5), dashed line – confidence interval (probability 0.95 %)

Как известно, величина плодовитости зависит от длины или массы тела и довольно изменчива на протяжении вегетационного периода, особенно у короткоживущих особей. Продолжительность жизни сибирского шримса в различных водоемах оценивается примерно в 1,1–1,3 года, но для некоторых особей может варьироваться от 1,6 года до 2 лет [2, 11]. При этом максимальных размеров и массы тела креветки достигают к концу вегетационного периода, который для различных географических зон имеет различную протяженность.

Так, в Южной Корее вегетационный сезон относительно продолжителен – начинается в марте и длится до декабря. Пик сезона приходится на конец весны и лето, яйцекладущие самки встречаются с мая по сентябрь, но выводков несколько, а самки способны постоянно размножаться в течение всего сезона размножения. Пробы на плодовитость были взяты у самок на протяжении всего вегетационного периода, что и обусловило такие показатели плодовитости и длины тела яйценосных самок [2]. В Калифорнии в р. Снейк репродуктивный сезон по протяженности такой же, как в Южной Корее. Яйценосные самки были собраны там с сентября по декабрь [11] и с конца августа по декабрь [9], когда в популяциях преобладали половозрелые особи максимальных размеров, что и обусловило различия с нашими данными (наши пробы были взяты примерно в середине вегетационного периода, когда половозрелая популяция самок достигла только средних размеров – $36,3 \pm 3,5$ мм). Подтверждением этому служат и результаты траловых уловов сибирского шримса в р. Амур и оз. Ханка в сентябре–октябре (средняя длина тела креветок составила $51,3 \pm 1,5$ мм в р. Амур и 50–60 мм в оз. Ханка) [4, 22].

Заклучение. Размножение является наиболее значимым периодом в онтогенезе пресноводных креветок, а также определяющим критерием для выбора выгодного объекта аквакультуры. В этой связи изучены элементы репродуктивного цикла – плодовитость, репродуктивная производительность сибирского шримса *Exopalaemon modestus*. Рассчитаны уравнения взаимосвязи сырой и сухой массы яйцекладки от сырой и сухой массы тела половозрелых самок. В середине вегетационного периода (июль) репродуктивная производительность составляет 0,24, что выше, чем в других популяциях современного ареала этого вида, а величина абсолютной плодовитости – 68 ± 19 яиц (s. d. 30–127) при средней длине $35,8 \pm 3,29$ мм (s. d. 28–45). Эта взаимосвязь описывается уравнением регрессии (коэффициент детерминации $R^2 = 0,583$). Оценивать и анализировать репродуктивные показатели в течение вегетационного периода необходимо с учетом возрастной структуры и времени, когда были взяты пробы.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Куренков, И. И. К биологии дальневосточных пресноводных креветок / И. И. Куренков // Труды Амурской икhtiологической экспедиции 1945–1949 гг. / отв. ред. Г. В. Никольский. – М., 1950. – Т. 1. – С. 379–390.
2. Growth and reproductive biology of the freshwater shrimp *Exopalaemon modestus* (Decapoda: Palaemonidae) in a lake of Korea / C. W. Oh [et al.] // J. Crust. Biol. – 2002. – Vol. 22, N 2. – P. 357–366. [https://doi.org/10.1651/0278-0372\(2002\)022\[0357:GARBOT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1651/0278-0372(2002)022[0357:GARBOT]2.0.CO;2)
3. Guo, Z. L. On the genus *Exopalaemon* (Decapoda, Caridea, Palaemonidae) in Guangdong province, Southern China / Z. L. Guo, X. Q. Wang, J. I. Zhang // Crustaceana. – 2005. – Vol. 78, N 7. – P. 839–850. <https://doi.org/10.1163/156854005774445537>
4. Кошелев, В. Н. Видовой состав и распределение рыб и креветок в русле нижнего Амура / В. Н. Кошелев, Н. В. Колпаков // Изв. Тихоокеан. науч.-исслед. рыбохоз. центр. – 2020. – Т. 200, вып. 2. – С. 292–307.
5. Экология пресноводных креветок / Н. Н. Хмелева [и др.]. – Минск: Беларус. навука, 1997. – 254 с.
6. De Grave, S. The first record of *Exopalaemon modestus* (Heller, 1862) (Decapoda, Palaemonidae) in Kazakhstan / S. De Grave, J. Mann // Crustaceana. – 2012. – Vol. 85, N 12–13. – P. 1665–1667. <https://doi.org/10.1163/15685403-00003144>
7. О распространении пресноводных креветок (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) в водоемах южного Казахстана и возможности их применения в качестве биоиндикаторов состояния водных экосистем / И. И. Темрешев [и др.] // Изв. НАН Республики Казахстан. Сер. биол. и мед. – 2017. – Т. 2, № 320. – С. 215–223.
8. Introduction of a siberian freshwater shrimp to western North America / R. L. Emmett [et al.] // Biol. Invasions. – 2002. – Vol. 4, N 4. – P. 447–450. <https://doi.org/10.1023/A:1023641915417>
9. Haskell, C. A. Range expansion of an exotic siberian prawn to the lower Snake River / C. A. Haskell, R. D. Baxter, K. F. Tiffan // Northwest Sci. – 2006. – Vol. 80, N 4. – P. 311–316.
10. Introduced palaemonid shrimp invades the Yolo Bypass floodplain / S. Zeug [et al.] // IEP Newslett. – 2002. – Vol. 15, N 1. – P. 13–15.
11. Erhardt, J. M. Ecology of nonnative Siberian prawn (*Palaemon modestus*) in the lower Snake River, Washington, USA / J. M. Erhardt, K. F. Tiffan // Aqua. Ecol. – 2016. – Vol. 50, N 4. – P. 607–611. <https://doi.org/10.1007/s10452-016-9581-4>
12. Tiffan, K. F. Feeding ecology of non-native siberian prawns, *Palaemon modestus* (Heller, 1862) (Decapoda, Palaemonidae), in the lower Snake River, Washington, USA / K. F. Tiffan, W. R. Hurst // Crustaceana. – 2016. – Vol. 89, N 6–7. – P. 721–736. <https://doi.org/10.1163/15685403-00003553>
13. Brown, T. Status of the Siberian prawn, *Exopalaemon modestus*, in the San Francisco estuary / T. Brown, K. Hieb // San Francisco Estuary Watershed Sci. – 2014. – Vol. 12, N 1. – P. 1–13. <https://doi.org/10.15447/sfew.2014v12iss1art4>
14. Кулеш, В. Ф. Биология культивирования промысловых видов пресноводных креветок и речных раков на теплых водах / В. Ф. Кулеш. – М.: Новое знание, 2012. – 328 с.
15. Kulesh, V. F. Peculiarities of the life cycle of freshwater shrimps with abbreviated larval development / V. F. Kulesh // Hydrobiol. J. – 2020. – Vol. 56, N 4. – P. 43–59. <https://doi.org/10.1615/hydrobj.v56.i4.40>
16. Mantel, S. K. Reproduction and sexual dimorphism of the palaemonid shrimp *Macrobrachium hainanense* in Hong Kong streams / S. K. Mantel, D. Dudgeon // J. Crust. Biol. – 2005. – Vol. 25, N 3. – P. 450–459. <https://doi.org/10.1651/c-2541>
17. Mashiko, K. Diversified egg and clutch sizes among local populations of the fresh-water prawn *Macrobrachium nipponense* (de Haan) / K. Mashiko // J. Crust. Biol. – 1990. – Vol. 10, N 2. – P. 306–314. <https://doi.org/10.2307/1548489>
18. Pandian, T. J. Moulting and spawning cycles in *Macrobrachium nobili* (Henderson and Mathai) / T. J. Pandian, C. Balasundaram // Int. J. Invertebr. Reprod. – 1982. – Vol. 5, N 1. – P. 21–30. <https://doi.org/10.1080/01651269.1982.10553451>
19. Anger, K. Morphometric and reproductive traits of tropical caridean shrimps / K. Anger, G. S. Moreira // J. Crust. Biol. – 1998. – Vol. 18, N 4. – P. 823–838. <https://doi.org/10.2307/1549156>
20. Oh, C. W. Comparative study on reproductive effort and spawning frequency of the two palaemonid prawns (*Exopalaemon modestus* and *Palaemon grarieri*) with different habitats / C. W. Oh, K. Y. Park // Fish. Aqua. Sci. – 2000. – Vol. 3, N 3–4. – P. 180–187.
21. Mashiko, K. Evidence of differentiation between the estuarine and upper freshwater population inhabiting the same water system in the long-armed prawn *Macrobrachium nipponense* (de Haan) / K. Mashiko // Zool. Mag. – 1983. – Vol. 92, N 2. – P. 180–185.
22. Барабанщиков, Е. И. Результаты траловых съемок в озере Ханка в 2018 и 2020 гг. / Е. И. Барабанщиков, М. Е. Шаповалов // Вопр. рыболовства. – 2022. – Т. 23, № 4. – С. 97–112.

References

1. Kurenkov I. I. Towards a biology of Far Eastern freshwater shrimps. *Trudy Amurskoi ikhtiologicheskoi ekspeditsii 1945–1949 gg.* [Proceedings of the Amur ichthyological expedition 1945–1949]. Moscow, 1950, vol. 1, pp. 379–390 (in Russian).
2. Oh C.-W., Suh H.-L., Park K.-Y., Ma C.-W., Lim H.-S. Growth and reproductive biology of the freshwater shrimp *Exopalaemon modestus* (Decapoda: Palaemonidae) in a lake of Korea. *Journal of Crustacean Biology*, 2002, vol. 22, no. 2, pp. 357–366. [https://doi.org/10.1651/0278-0372\(2002\)022\[0357:GARBOT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1651/0278-0372(2002)022[0357:GARBOT]2.0.CO;2)
3. Guo Z. L., Wang X. Q., Zhang J. I. On the genus *Exopalaemon* (Decapoda, Caridea, Palaemonidae) in Guangdong province, Southern China. *Crustaceana*, 2005, vol. 78, no. 7, pp. 839–850. <https://doi.org/10.1163/156854005774445537>
4. Koshelev W. N., Kolpakov N. W. Species composition and distribution of fish and shrimps in the Lower Amur River channel. *Izvestiya Tikhookeanskogo nauchno-issledovatel'skogo rybkhozyaistvennogo tsentra* [News of the Pacific Research Fisheries Center], 2020, vol. 200, iss. 2, pp. 292–307 (in Russian).

5. Khmeleva N. N., Kulesh V. F., Alekhnovich A. V., Giginyak Yu. G. *Ecology of freshwater shrimps*. Minsk, Belaruskaya navuka Publ., 1997. 254 p. (in Russian).
6. De Grave S., Mann J. The first record of *Exopalaemon modestus* (Heller, 1862) (Decapoda, Palaemonidae) in Kazakhstan. *Crustaceana*, 2012, vol. 85, no. 12–13, pp. 1665–1667. <https://doi.org/10.1163/15685403-00003144>
7. Temreshev I. I., Kozhbaeva P. A., Esenbekova G. E., Esenova G. Zh., Slivinskij G. G. Distribution of freshwater shrimps (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) in water bodies of southern Kazakhstan and the possibility of their use as bioindicators of the state of aquatic ecosystems. *Izvestiya NAN Respubliki Kazakhstan. Seriya biologicheskaya i meditsinskaya* [News of the NAS of the Republic of Kazakhstan. Biological and medical series], 2017, vol. 2, no. 320, pp. 215–223 (in Russian).
8. Emmett R. L., Hinton S. A., Logan D. J., McCabe G. T. Introduction of a siberian freshwater shrimp to western North America. *Biological Invasions*, 2002, vol. 4, no. 4, pp. 447–450. <https://doi.org/10.1023/A:1023641915417>
9. Haskell C. A., Baxter R. D., Tiffan K. F. Range expansion of an exotic siberian prawn to the lower Snake River. *Northwest Science*, 2006, vol. 80, no. 4, pp. 311–316.
10. Zeug S., O’Leary G., Sommer T., Harrell B. Introduced palaemonid shrimp invades the Yolo Bypass floodplain. *IEP Newsletter*, 2002, vol. 15, no. 1, pp. 13–15.
11. Erhardt J. M., Tiffan K. F. Ecology of nonnative Siberian prawn (*Palaemon modestus*) in the lower Snake River, Washington. *Aquatic Ecology*, 2016, vol. 50, no. 4, pp. 607–611. <https://doi.org/10.1007/s10452-016-9581-4>
12. Tiffan K. F., Hurst W. R. Feeding ecology of non-native siberian prawns, *Palaemon modestus* (Heller, 1862) (Decapoda, Palaemonidae), in the lower Snake River, Washington, USA. *Crustaceana*, 2016, vol. 89, no. 6–7, pp. 721–736. <https://doi.org/10.1163/15685403-00003553>
13. Brown T., Hieb K. Status of the Siberian prawn, *Exopalaemon modestus*, in the San Francisco estuary. *San Francisco Estuary and Watershed Science*, 2014, vol. 12, no. 1, pp. 1–13. <https://doi.org/10.15447/sfews.2014v12iss1art4>
14. Kulesh V. F. *Cultivation biology of commercial freshwater shrimp and river crayfish species in warm waters*. Moscow, Nowoe zhanie Publ., 2012. 328 p. (in Russian).
15. Kulesh V. F. Peculiarities of the life cycle of freshwater shrimps with abbreviated larval development. *Hydrobiological Journal*, 2020, vol. 56, no. 4, pp. 43–59. <https://doi.org/10.1615/hydrobj.v56.i4.40>
16. Mantel S. K., Dudgeon D. Reproduction and sexual dimorphism of the palaemonid shrimp *Macrobrachium hainanense* in Hong Kong streams. *Journal of Crustacean Biology*, 2005, vol. 25, no. 3, pp. 450–459. <https://doi.org/10.1651/c-2541>
17. Mashiko K. Diversified egg and clutch sizes among local populations of the fresh-water prawn *Macrobrachium nipponense* (de Haan). *Journal of Crustacean Biology*, 1990, vol. 10, no. 2, pp. 306–314. <https://doi.org/10.2307/1548489>
18. Pandian T. J., Balasundaram C. Moulting and spawning cycles in *Macrobrachium nobili* (Henderson and Mathai). *International Journal of Invertebrate Reproduction*, 1982, vol. 5, no. 1, pp. 21–30. <https://doi.org/10.1080/01651269.1982.10553451>
19. Anger K., Moreira G. S. Morphometrie and reproductive traits of tropical caridean shrimps. *Journal of Crustacean Biology*, 1998, vol. 18, no. 4, pp. 823–838. <https://doi.org/10.2307/1549156>
20. Oh C. W., Park K. Y. Comparative study on reproductive effort and spawning frequency of the two palaemonid prawns (*Exopalaemon modestus* and *Palaemon granieri*) with different habitats. *Fisheries and Aquatic Sciences*, 2000, vol. 3, no. 3–4, pp. 180–187.
21. Mashiko K. Evidence of differentiation between the estuarine and upper freshwater population inhabiting the same water system in the long-armed prawn *Macrobrachium nipponense* (de Haan). *Zoological Magazine*, 1983, vol. 92, no. 2, pp. 180–185.
22. Barabanshchikov E. I., Shapowalov M. E. Results of trawl surveys in Lake Khanka in 2018 and 2020. *Voprosy rybolovstva* [Question fisheries], 2022, vol. 23, no. 4, pp. 97–112 (in Russian).

Інфармацыя аб аўтарах

Кўлеш Віктор Федаровіч – д-р біол. навук, прафесар. Беларускі дзяржаўны педагагічны ўніверсітэт ім. Максіма Танка (ул. Советская, 18, 220030, г. Мінск, Рэспубліка Беларусь). E-mail: victor_kulesh@tut.by

Гігіняк Юры Грыгор’евіч – канд. біол. навук, вяд. науч. супрацоўнік. Научно-практычны цэнтр НАН Беларусі па біярэсурсам (ул. Академическая, 27, 220072, г. Мінск, Рэспубліка Беларусь). E-mail: antarctida_2010@mail.ru

Information about the authors

Victor F. Kulesh – D. Sc. (Biol.), Professor. Maxim Tank Belarusian State Pedagogical University (27, Sovetskaja Str., 220030, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: victor_kulesh@tut.by

Yuri G. Hihiniak – Ph. D. (Biol.), Leading Researcher. Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: antarctida_2010@mail.ru