



УДК 551.468.3(262.5)

Половая структура популяции и цикл размножения *Echinogammarus olivii* (Crustacea, Isopoda) в сообществе обрастания Одесского залива Черного моря

А.Ю. Варигин

Институт морской биологии НАН Украины, Одесса, Украина

Выявлена половая структура популяции и определены особенности цикла размножения *Echinogammarus olivii* (Milne-Edwards, 1830) в сообществе обрастания Одесского залива Черного моря. Показана годовая динамика соотношения полов у этих ракообразных. Размножение *E. olivii* происходит в течение всего года, но наиболее интенсивно весной. Приведены данные по плодовитости вида в условиях прибрежного сообщества обрастания. Показана связь данного параметра с длиной и массой ракообразных. Приведены уравнения зависимости сырой и сухой массы самцов, яйценосных и неяйценосных самок *E. olivii* от их длины. В конце лета зафиксированы массовые миграции этих ракообразных из прибрежной зоны в глубинные, менее прогретые слои воды.

Ключевые слова: динамика соотношения полов; цикл размножения; плодовитость; сообщество обрастания

Sexual structure of population and reproduction cycle of *Echinogammarus olivii* (Crustacea, Isopoda) in the fouling community of Odessa Bay (Black Sea)

A.Y. Varigin

Institute of Marine Biology of NASU, Odessa, Ukraine

The sexual structure of *Echinogammarus olivii* (Milne-Edwards, 1830) population in the fouling community of Odessa Bay (Black Sea) has been determined. It is shown that the annual dynamics of sexual structure is conditioned by the peculiarities of the breeding cycle of this species in the coastal fouling community. Throughout the year quantitative prevalence of females over males was recorded. *E. olivii* breeding process takes place throughout the year. Peak of the breeding of this species falls within the early spring when the water temperature reaches 10 °C. During the period of mass reproduction of crustaceans, sex ratio in the population is aligned. In this time the number of ovigerous females reaches 96% of the total. At the end of mass reproduction process the previous generation of adults die. Males eliminate earlier than females. In this period up to six females fall on one male. In early summer, 79% of population of these crustaceans comprise young immature species. In late summer, *E. olivii*, avoiding overheating, migrate from the coastal zone in the deeper layers and less warmed water. In the autumn crustaceans return to the coastal zone of the sea. At the same time, they reach sexual maturity and are ready for a new cycle of reproduction. In the Black Sea this species can produce up to four generations per year. In winter, when water temperature is lower, sex ratio in the population of crustaceans is aligned again. Maximum absolute fertility of females *E. olivii* in the fouling community of Odessa Bay is equal to 31 eggs. The relationship of this parameter with length and weight of the crustaceans is shown. Coefficients of the equations of the dependence of wet to dry weights of males, oviparous and non-oviparous females of *E. olivii* on their length are presented. Absolute fertility parameters growth with increasing size of crustaceans females has been detected.

Keywords: sex ratio changes; reproduction cycle; fertility; fouling community

Введение

Представитель разноногих ракообразных *Echinogammarus olivii* (Milne-Edwards, 1830) является средиземно-морско-лузитанским видом, широко распространенным у европейского и африканского побережья Атлантического океана, а также в Средиземном и Черном морях (Greze, 1977; Sezgin et al., 2001; Bakir and Katagan, 2014). Это подвижное животное представляет собой типичную прибрежную форму, часто встречающуюся у самого уреза воды (Ugurova and Shadrin, 2009). Обычно эти ракообразные обитают в условиях солоноватоводных лагун и приустьевых районов моря среди зарослей водорослей и морских трав (Makkaveeva, 1979; Diviacco and Bianchi, 1987; Marzano et al., 2003; Marzano et al., 2007; Karacuha et al., 2009; Son et al., 2010). В сообществе обрастания как естественных, так и искусственных твердых субстратов среди мидий и макрофитов *E. olivii* находит себе пищу и убежище (Kalkan et al., 2006, 2007; Teaca, 2006; Sezgin and Aydemir, 2010; Kovaleva et al., 2014).

Как и другие прибрежные формы, *E. olivii* обладает широким спектром адаптаций к жизни в условиях часто изменяющихся абиотических факторов среды. В то же время он весьма чувствителен к дефициту кислорода в воде, а также к органическому и нефтяному загрязнению моря (Milovidova, 1974; Smoljar and Novikov, 1979; Bat, 2001). По способу питания *E. olivii* относится к трофической группе полифагов. Он потребляет как растительные, так и животные пищевые объекты, отдавая предпочтение первым. В спектр его питания входит детрит, одноклеточные водоросли, макрофиты, мелкие беспозвоночные, а также погибшие животные (Greze, 1973). В некоторых случаях проявляет склонность к каннибализму (Greze, 1985).

В то же время *E. olivii* является пищевым объектом для некоторых видов рыб, обитающих в прибрежной зоне моря (Kvach and Zamorov, 2001). В Черном море этот вид ракообразных является промежуточным хозяином паразитических скребней (Belofastova, 2007). Ввиду своей массовости и доступности *E. olivii* часто используется в качестве тестового вида в биомониторинге состояния морской среды (Bat, 2005).

Черноморские *E. olivii* служили в качестве модельных объектов для токсикологических исследований, а также для изучения особенностей энергетического обмена у беспозвоночных (Milovidova, 1974; Abolmasova, 1975; Smoljar and Novikov, 1979). Основные черты жизненного цикла *E. olivii* подробно описаны для крымской популяции (Greze, 1972). В северо-западной части Черного моря, где существуют специфические условия ввиду ее мелководности и влияния стока крупных рек, подобные исследования не проводились.

Цель работы состояла в выяснении годовой динамики половой структуры и характера цикла размножения *E. olivii* в прибрежном сообществе обрастания Одесского залива, где это ракообразное является массовым видом.

Материал и методы исследований

Материалом для работы послужили пробы, отобранные на подводной поверхности берегозащитных

сооружений, расположенных в прибрежной зоне Одесского залива. Пробы отбирали ежемесячно с января по декабрь 2014 г. с помощью металлической рамки размером 20×20 см, обтянутой мельничным газом. Содержимое каждой рамки промывали через систему почвенных сит с минимальным размером ячеек 0,5 мм. Собранных ракообразных идентифицировали, определяли их пол, измеряли длину (расстояние от переднего края головы до конца тельсона) с точностью до 100 мкм и сырую массу (предварительно обсушив животных на фильтровальной бумаге) с точностью до 1 мг. Параметры сухой массы животных определяли с точностью до 1 мг после высушивания особей в сушильном шкафу в течение 48 часов при температуре 60 °С.

Абсолютную плодовитость ракообразных (общее число яиц, образуемое самкой за один помет) определяли путем прямого подсчета яиц у каждой яйценосной самки. Для установления связи между размерными и весовыми характеристиками ракообразных, а также между параметрами абсолютной плодовитости и длиной (массой) самок *E. olivii* использовали корреляционный и регрессионный анализы. Полученные данные представляли в виде уравнений:

$$Y = a \cdot X^b, \quad (1)$$

где X и Y – параметры длины, массы или плодовитости, a и b – коэффициенты.

Коэффициенты a и b находили из линейной формы уравнения (1):

$$\ln Y = \ln a + b \cdot \ln X. \quad (2)$$

При проведении статистической обработки использовали выборки из всего размерного ряда ракообразных в количестве (48–62 особей). Всего за период исследований изучено 1 458 экземпляров *E. olivii*.

Результаты и их обсуждение

Половая структура популяции определяет репродукционные возможности вида в данных условиях среды обитания. Изменчивость половой структуры в течение года обычно связана с особенностями цикла размножения животных. При этом у каждого вида на той или иной стадии этого цикла наблюдается характерное соотношение полов, необходимое для успешного проведения репродукции (Hmeleva, 1988).

Половая структура *E. olivii* в сообществе обрастания Одесского залива проявляет определенную изменчивость в разные сезоны года (рис.). Размножение *E. olivii* в Черном море происходит в течение всего года, но неравномерно и с разной интенсивностью (Greze, 1972). При этом в количественном отношении самки всегда превышают самцов. Зимой в январе при температуре воды 5,5 °С количество самок в два раза превышало число самцов. Причем яйценосных особей среди них было 14,9%, а недавно отродившаяся молодь составляла лишь 12,3% общего количества ракообразных. В феврале относительное количество самцов и молоди немного возросло (рис.).

В марте, при повышении температуры воды до 6,7 °С, яйценосные самки уже составляли 61,3% общего числа самок. В это время у ракообразных происходила подготовка к размножению, пик которого пришелся на

апрель, когда температура воды превысила 10,0 °С. При этом соотношение самцов и самок в популяции было примерно равным (1 : 1,3), а количество яйценосных особей среди самок превысило 96,3%. Выравнивание соотношения полов и подобное возрастание количества яйценосных самок во время весеннего максимума размножения отмечено для этого вида у крымского побережья (Greze, 1972).

В мае, когда температура воды достигла 17,5 °С, началась массовая гибель самцов *E. olivii*, выполнивших свою биологическую функцию. В это время на одного

самца приходилось уже шесть самок, причем 93,7% из них были яйценосными. В последующие два месяца на одного самца приходилось от четырех до пяти самок. При этом количество вновь появившейся молоди возросло до 78,9% общего числа ракообразных. В августе, когда температура воды превысила 24,5 °С, популяция на 95,7% была представлена молодью, встречавшейся в единичных экземплярах. По-видимому, в это время происходила массовая миграция ракообразных в более глубокие и менее прогретые слои воды.

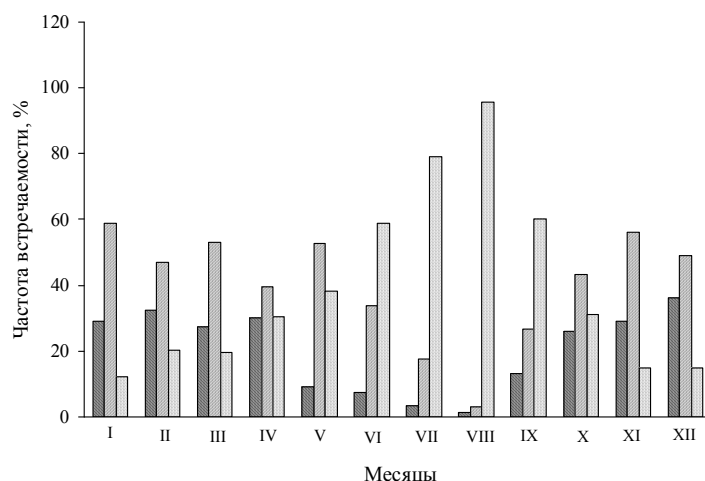


Рис. Годовая динамика соотношения самцов (темная штриховка), самок (светлая штриховка) и неполовозрелых особей (точки) *E. olivii* в сообществе обрастания Одесского залива

В сентябре взрослые особи *E. olivii* начали появляться в прибрежной зоне моря, хотя массовый характер их возвращение приобрело в октябре, когда достигшие половозрелости ракообразные были готовы к следующему циклу размножения. *E. olivii* в Черном море может давать до четырех генераций в год (Greze, 1975). Температура воды в этот период была вполне благоприятной для размножения ракообразных (16,5 °С). При этом соотношение самцов и самок в популяции было 1 : 1,7, доля яйценосных самок не превышала 22%, а количество вновь появившейся молоди составляло 31% общего числа ракообразных. В начале зимы (в декабре), когда температура воды снизилась до 5,6 °С, соотношение самцов и самок немного выровнялось и составляло 1 : 1,4. При этом количество отродившейся молоди не превышало 14,8% от общего числа ракообразных.

Приведенная динамика соотношения самцов, самок и неполовозрелых особей *E. olivii* отражает особенности репродуктивного цикла данного вида, обитающего в сообществе обрастания Одесского залива Черного моря. Способность к размножению является важнейшим свойством живых организмов, благодаря которому обеспечивается устойчивое существование и развитие вида, поскольку продолжительность жизни отдельных его особей ограничена (Hmeleva, 1988). При описании количественных аспектов репродуктивного цикла изучаемых ракообразных необходимо знать особенности их масс-размерных соотношений в конкретных условиях обитания. Для этого был определен характер связи между длиной и сырой (сухой) массой самцов, яйценосных и неядценосных самок *E. olivii*, обитающих в сообществе обрастания Одесского залива.

Таблица 1

Параметры уравнения (2) зависимости сырой массы самцов, неядценосных и яйценосных самок *E. olivii* от длины их тела

Группа особей	ln a	S.e. ln a	b	S.e. b	r	St. er.
Самцы	-10,8812	0,6477	3,0293	0,2921	0,9484	0,1887
Неядценосные самки	-10,1295	0,2729	2,6964	0,1371	0,9599	0,1278
Яйценосные самки	-9,7776	0,2239	2,5537	0,1121	0,9758	0,1006

Примечания: ln a и b – коэффициенты уравнения (2), S.e. ln a и S.e. b – стандартные ошибки коэффициентов ln a и b, r – коэффициент корреляции, St. er. – стандартная ошибка уравнения (2).

Как следует из данных, представленных в таблицах 1 и 2, между длиной и сырой (сухой) массой изучаемых ракообразных существует устойчивая корреляционная связь. Коэффициенты корреляции уравнений (2) во всех

случаях составляют от 0,901 до 0,976. Связь между длиной и сырой массой самцов, а также между длиной и сухой массой неядценосных самок носит изометрический характер (коэффициент b в уравнении (2) близок к

3). Связь между длиной и сухой массой яйценосных самок, а также между длиной и сырой массой неяйценосных и яйценосных самок носит характер отрицательной аллометрии, степень которой увеличивается в представленном ряду (коэффициент b в уравнении (2) снижается от 2,82 до 2,55). И лишь зависимость сухой массы самцов *E. olivii* от их длины проявляет высокую степень положительной аллометрии ($b=3,49$).

Плодовитость является основным репродуктивным показателем, определяющим воспроизводительную способность животных. От количества вышедшей из яиц жизнеспособной молодежи во многом зависит процветание данного вида в конкретных условиях обитания (Hmeleva, 1988). У ракообразных, как и у других пойкилотермных животных, абсолютная плодовитость непосредственно связана с длиной, а значит и массой самок. С их увеличением возрастает и количество яиц, продуцируемых в каждом помете (Greze, 1972). Проведенные

исследования подтвердили существование такой зависимости для самок *E. olivii*, обитающих в сообществе обрастания Одесского залива.

Как свидетельствуют данные таблицы 3, между показателями абсолютной плодовитости и длиной (массой) изучаемых ракообразных существует тесная корреляционная связь. Коэффициенты корреляции в уравнениях (2) составляют 0,901 и 0,949. Зависимость абсолютной плодовитости самок *E. olivii* от их длины проявляет слабую степень отрицательной аллометрии ($b = 2,83$). Для ракообразных этого вида, обитающих у побережья Крыма, эта связь носит изометрический характер ($b = 3$) (Greze, 1972). Это объясняется различиями в размерном составе Крымской и Одесской популяций *E. olivii*. Максимальная длина яйценосных самок, обитающих у побережья Крымского полуострова, составляет 10 мм (Greze, 1972). В Одесском заливе длина яйценосных самок *E. olivii* не превышает 8,8 мм.

Таблица 2

Параметры уравнения (2) зависимости сухой массы самцов, неяйценосных и яйценосных самок *E. olivii* от длины их тела

Группа особей	$\ln a$	S.e. $\ln a$	b	S.e. b	r	St. er.
Самцы	-13,4533	0,2048	3,4993	0,5321	0,9012	0,2396
Неяйценосные самки	-12,3267	0,3814	3,0196	0,1915	0,9395	0,1785
Яйценосные самки	-11,9041	0,4541	2,8228	0,2284	0,9244	0,2038

Примечание: см. табл. 1.

Таблица 3

Параметры уравнения (2) зависимости абсолютной плодовитости *E. olivii* от длины и сырой массы их тела

Характеристика	$\ln a$	S.e. $\ln a$	b	S.e. b	r	St. er.
Длина, мм	-2,8241	0,3711	2,8288	0,1945	0,9497	0,0948
Масса, г	9,4854	0,6924	1,3974	0,1399	0,9015	0,1277

Примечание: см. табл. 1.

Разница в размерном составе сравниваемых популяций отразилась и на показателях абсолютной плодовитости ракообразных. У побережья Крыма максимальное количество яиц, продуцируемых самкой предельного размера за один помет, составляет 77 (Greze, 1972). В Одесском заливе этот показатель в 2,5 раза ниже и не превышает 31. Однако, несмотря на разницу в размерах самок и параметры их максимальной плодовитости, первоначальная длина появляющейся молодежи в обоих случаях составляет 1,2–1,5 мм. По-видимому, этот показатель является устойчивым признаком вида и не зависит от условий его обитания.

Выводы

Динамика половой структуры *E. olivii* обусловлена особенностями репродуктивного цикла в условиях сообщества обрастания Одесского залива Черного моря. Количественное преобладание самок над самцами наблюдается в течение всего года. Процесс размножения *E. olivii* протекает в течение всего года, но наиболее интенсивно он происходит весной, когда температура воды достигает 10 °С. В период массового размножения соотношение полов *E. olivii* в популяции выравнивается, а количество яйценосных самок достигает 96% численности популяции. Максимальная абсолютная плодовитость

самок в изученных условиях составляет 31 яйцо. По завершении процесса размножения взрослые особи предыдущей генерации погибают. Причем сначала гибнут самцы, а затем – самки, что отражается на соотношении полов в популяции. В конце лета большинство особей *E. olivii*, стремясь избежать перегрева, мигрируют из прибрежной зоны моря в более глубокие и менее прогреваемые слои воды.

Библиографические ссылки

- Abolmasova, G.I., 1975. Traty energii na dyhanie i reprodukciju jaic u *Gammarus olivii* iz Chernogo morja [Wasting energy on respiration and reproduction eggs in *Gammarus olivii* from the Black Sea]. Biol. Sea 33, 68–73 (in Russian).
- Bakir, A.K., Katagan, T., 2014. Distribution of littoral benthic amphipods of the Levantine coast of Turkey with new records. Turk. J. Zool. 38, 23–34.
- Bat, L., 2005. A review of sediment toxicity bioassays using the amphipods and polychaetes. Turk. J. Fish. Aquat. Sci. 5, 119–139.
- Bat, L., Akbulut, M., Sezgin, M., Culha, M., 2001. Effects of sewage pollution the structure of the community of *Uva lactuca*, *Enteromorpha linza* and rocky macrofauna in Dilsiman of Sinop. Turk. J. Biol. 25, 93–102.
- Belofastova, I.P., 2007. Parazitarnye sistemy chernomorskih skrebnej v uslovijah antropogennogo vozdejstvija [Parasitic

- system of the Black Sea Acantocephala in conditions of human impact] Ekol. Sea 73, 16–20 (in Russian).
- Diviacco, G., Bianchi, C.N., 1987. Faunal interrelationships between lagoonal and marine amphipod crustaceans communities of the Po river delta (Northern Adriatic). *Annales de Biologie* 12, 67–77.
- Greze, I.I., 1972. Osnovnye cherty zhiznennogo cikla *Gammarus olivii* v Chernom more [The main features of the life cycle of *Gammarus olivii* in the Black Sea]. *Zool. Zh.* 60(6), 803–811 (in Russian).
- Greze, I.I., 1973. Pitaniye amfipod Chernogo morja [Nutrition of the Black Sea amphipods]. Nauka, Moscow (in Russian).
- Greze, I.I., 1975. K analizu sezonnoj dinamiki generacij v populacijah amfipod Chernogo morja [Analysis of the seasonal dynamics of generations in populations of the Black Sea amphipods]. *Biol. Sea* 33, 129–134 (in Russian).
- Greze, I.I., 1977. Amfipody Chernogo morja i ih biologija [Amphipods of the Black Sea and their biology]. Naukova Dumka, Kiev (in Russian).
- Greze, I.I., 1985. Fauna Ukrainy. Vysshie rakoobraznye. Bokoplavy [Fauna of Ukraine. Higher crustaceans. Amphipods]. Naukova Dumka, Kiev (in Russian).
- Hmeleva, N.N., 1988. Zakonomernosti razmnozhenija rakoobraznyh [Regularities of breeding crustaceans]. Nauka i Tehnika, Minsk (in Russian).
- Kalkan, E., Rarhan, S., Mutlu, E., 2006. Preliminary investigations on crustaceans associated with the Mediterranean mussel (*Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819) beds in the upper infralittoral of the Bosphorus (Turkey). *Ann. Ser. Hist. Nat.* 16(1), 5–8.
- Kalkan, E., Karhan, S.U., Multu, E., Simboura, N., Bekbolet, M., 2007. Application of the benthic index in assessing ecological quality of hard substrata: A case study from the Bosphorus Strait, Turkey. *Medit. Mar. Sci.* 8(1), 15–29.
- Karacuha, M.E., Sezgin, M., Dagli, E., 2009. Temporal and spatial changes of crustaceans in mixed eelgrass beds, *Zostera marina* L. and *Z. noltii* Hornem., at the Sinop peninsula coast (the southern Black Sea, Turkey). *Turk. J. Zool.* 33, 375–386.
- Kovaleva, M.A., Boltacheva, N.A., Makarov, M.V., Bondarenko, L.V., 2014. Obrastaniya estestvennyh tverdyh substratov (skal) akvatorii Karadagskogo prirodnoho zapovednika [Fouling natural hard substrates (rocks) in the waters of the Karadag Nature Reserve]. *Optimization and Protection of Ecosystems* 10, 77–81 (in Russian).
- Kvach, Y., Zamorov, V., 2001. Feeding preferences of the round goby *Neogobius melanostomus* and mushroom goby *Neogobius cephalagres* in Odessa Bay. *Oceanol. Stud.* 30(3–4), 91–101.
- Makkaveeva, E.B., 1979. Bespozvonochnye zaroslej makrofitov Chernogo morja [Invertebrates in aggregations of the Black Sea macrophytes]. Naukova Dumka, Kiev (in Russian).
- Marzano, C.N., Liaci, L.S., Fianchini, A., Gravina, F., Mercurio, M., Corriero, G., 2003. Distribution, persistence and change in the macrobenthos of the lagoon of Lesina (Apulia, southern Adriatic Sea). *Oceanol. Acta* 26, 57–66.
- Marzano, C.N., Baldacconi, R., Fianchini, A., Gravina, F., Corriero, G., 2007. Settlement seasonality and temporal changes in hard substrate macrozoobenthic communities of Lesina Lagoon (Apulia, Southern Adriatic Sea). *Chem. Ecol.* 23(6), 479–491.
- Milovidova, N.J., 1974. Dejstvie nefi na nekotoryh pribrezhnyh rakoobraznyh Chjornogo morja [Effect of oil on some coastal Black Sea crustaceans]. *Hydrobiol. J.* 10(4), 96–100 (in Russian).
- Sezgin, M., Kocatas, A., Katagan, T., 2001. Amphipod fauna of the Turkish Central Black Sea Region. *Turk. J. Zool.* 25, 57–61.
- Sezgin, M., Aydemir, E., 2010. Rocky bottom crustacean fauna of Sinop (Black Sea, Turkey) coast. *Zool. Baetica* 21, 5–14.
- Smoljar, R.I., Novikov, V.J., 1979. Statisticheskij analiz jeksperimental'nyh dannyh po vyzhivaemosti i intensivnosti pitaniya bokoplava *Gammarus (Marinogammarus) olivii* M.-Edwards v stochnykh vodah, soderzhashhijh nefteprodukty [Statistical analysis of experimental data on survival and feeding intensity amphipod *Gammarus (Marinogammarus) olivii* M.-Edwards in wastewater containing oil]. *Biol. Sea* 50, 58–61 (in Russian).
- Son, M.O., Koshelev, A.V., Kudrenko, S.A., 2010. Osobennosti kolonizacii i obitanija morskih i solonovatovodnyh bespozvonochnyh v biotopah kontura «malyj vodotok – more» [Features of colonization and habitat of marine and brackish-water invertebrates in the biotope of contour "small watercourse – the sea"]. *Sea Ekol.* 9(3), 78–82 (in Russian).
- Teaca, A., Begun, T., Gomoiu, M.-T., 2006. Recent data on benthic populations from hard bottom mussel community in the Romanian Black Sea coastal zone. *Geo-Eco-Mar.* 12, 43–51.
- Uryupova, E.F., Shadrin, N.V., 2009. Crustaceans in the Splash and Upper Sublittoral Zones of the Opukskii Nature Reserve (Crimea, Black Sea). *Mosc. Univ. Biol. Sci. Bull.* 64(1), 44–48.

Надійшла до редколегії 18.03.2015