



УДК 595.381(282.243.761)

Биолого-экологическая характеристика *Pterocuma pectinata* (Malacostraca, Cumacea) водохранилища Сасык

А.А. Халаим, М.М. Джуртубаев

Одесский национальный университет имени И.И. Мечникова, Одесса, Украина

Исследовано постэмбриональное развитие, плодовитость и размерно-массовая характеристика кумовых раков *Pterocuma pectinata* (Sowinsky, 1893) водохранилища Сасык. Для обоих полов выделены и описаны четыре возрастные стадии. Между циклами размножения самки проходят еще одну – подготовительную (промежуточную) стадию; самцы погибают. Летом половое созревание наступает раньше, чем в менее теплые сезоны. Между длиной тела и абсолютной плодовитостью *P. pectinata* обнаружена прямая зависимость. Со снижением температуры воды плодовитость повышается (получены соответствующие регрессионные уравнения). Максимальное количество яиц отмечено весной 2014 г. – 160 экз., у самки длиной 8,0 мм (с учетом длины уropод – 10,2 мм). Средние показатели плодовитости составили 22 ± 1 и 21 ± 1 экз. летом 2013 и 2014 гг., 40 ± 2 и 32 ± 2 экз. осенью 2013 и 2014 гг., 72 ± 4 экз. весной 2014 г.; за вегетационный период 2014 г. – 42 ± 2 экз. Наименьшие яйценосные самки раков (4–6 мм) отмечены летом в оба года исследований, при доминировании размерной группы 4–5 мм. Наиболее крупные яйценосные самки (6,1–9,0 мм) обнаружены в весенних сборах, при доминировании размерной группы 6,1–7,0 мм. В водохранилище Сасык *P. pectinata* продуцирует как минимум две генерации в год. Размножение *P. pectinata* происходит с марта до, как минимум, начала ноября. Пик репродукции приходится на раннюю весну (март – апрель), что способствует восстановлению численности популяции раков после зимовки. Второй этап размножения (происходит в октябре – ноябре) менее интенсивный. Продолжительность жизни раков *P. pectinata* в водохранилище Сасык – около одного года. Зависимость индивидуальной массы *P. pectinata* от длины тела прямо пропорциональна, изменяясь по сезонам. В статье приведена таблица средних показателей «размер – масса» кумовых раков. Максимальная длина тела *P. pectinata* в Сасыке составила 8,5 мм (с учетом длины уropод – 10,7 мм), масса тела – 5 мг, что существенно больше значений, указанных для популяций верхних плесов Куйбышевского водохранилища и Каспийского моря.

Ключевые слова: кумовые раки; постэмбриональное развитие; плодовитость; размерно-массовая характеристика; уравнение регрессии

Biological and ecological characteristics of *Pterocuma pectinata* (Malacostraca, Cumacea) in Sasyk Reservoir

A.A. Khalaim, M.M. Djurtubaev

Odessa I.I. Mechnikov National University, Odessa, Ukraine

Sasyk (Kunduk) – estuary in the North-Western Black Sea region, is located 120 km south-west of Odessa. In 1979–1980 Sasyk was separated from the sea by a dam, connected by a canal with the Danube and transformed into a reservoir. The fauna of Sasyk underwent significant changes and continues to adapt to the new conditions. This process is of great theoretical and practical interest. Cumacea – a small order, numbering about 600 species; is represented in the Black Sea-Azov basin by 23 species, 11 of them belong to the Caspian complex. Due to their high quantity indicators, they play a significant role in the diet of many species of fish. *Pterocuma pectinata* (Sowinski, 1893) is the most abundant species of cumacean not only in the Sasyk Reservoir, but also in many bodies of water in the region. However, the biology and ecology of this group of animals has been very inadequately studied. The material for these studies was provided by 120 benthic samples collected from 41 stations in the Sasyk Reservoir in the vegetation period 2013–2014. In this study we also used the material collected by means of H. Hungerford underwater light traps. In total 4,000 specimens of cumaceans were processed. This article shows the results of the study of the post-embryonic development, fertility and size-mass characteristic of *P. pectinata* in Sasyk Reservoir. For both sexes for age stages have been distinguished and described for cumaceans: «manca», youth, prebreeding and breeding. Between breeding

cycles, females live through one more preparatory (intermediate) stage; the males die. This article provides a detailed morphological and morphometric description of all the stages of the ontogeny of cumaceans. The ratio of number of cumaceans at different stages of ontogeny varies considerably with the seasons. In the summer sexual development of cumacean occurs earlier than in the less warm seasons. A directly proportional relationship was found between body length and fertility of *P. pectinata*. With decrease in water temperature fertility increases. The corresponding regression equations were obtained. The maximum number of eggs observed in the spring of 2014 – 160 ind. in a female 8.0 mm in length (including the uropod length – 10.2 mm). Mean fecundity was 22 ± 1 and 21 ± 1 ind. in the summer of 2013 and 2014, 40 ± 2 and 32 ± 2 ind. in the autumn of 2013 and 2014, 72 ± 4 ind. in the spring of 2014; during the vegetation season 2014 – 42 ± 2 ind. The smallest oviparous female cumaceans (4–6 mm) were observed in the summer in both years of research with domination of the size group of 4–5 mm. The largest oviparous females (6.1–9.0 mm) were observed in the spring with domination of 6.1–7.0 mm size group. *P. pectinata* produces at least two generations per year in Sasyk Reservoir. *P. pectinata* reproduction occurs from March to the beginning of November. The peak of breeding is in early spring (March – April), which contributes to the restoration of population numbers after hibernation. The second stage of reproduction (October – November) is less intense. The lifespan of *P. pectinata* in the Sasyk Reservoir is about one year. Dependence of individual weight of the body is directly proportional to the length of *P. pectinata* and varies with the seasons. This article provides a table of the average "size – weight" of cumaceans. The data in this table can be used in ichthyological studies, namely the calculation of the reconstructed weight of the food item – *P. pectinata*, by size of its undigested chitin skeleton. The maximal length of *P. pectinata* in Sasyk is 8.5 mm (including uropod length – 10.7 mm), weight – 5 mg, significantly greater than the values specified for the populations of the upper reaches of the Kuibyshev Reservoir and the Caspian Sea. The results of the study significantly complement the existing knowledge of biology and ecology of *P. pectinata*, and expands our idea of the state of the ecosystem of the Sasyk Reservoir.

Keywords: cumaceans; postembryonic development; fertility; size-weight characteristics; according to the equation

Введение

Сасык (Кундук) – лиман Северо-Западного Причерноморья, расположенный в 120 км юго-западнее Одессы. В 1979–1980 гг. Сасык был отделен от моря дамбой, соединен каналом с Соломоновым рукавом Килийского гирла Дуная и трансформирован в олигогалинное водохранилище площадью около 210 км², объемом 530 млн м³ и средней глубиной 1,9 м, при максимальной – 3,5 м (Ivanova, 2010). Фауна Сасыка подверглась существенным изменениям (Stepanenko, 1986; Harchenko et al., 1990) и продолжает формироваться применительно к новым условиям, что представляет значительный теоретический и практический интерес.

Кумовые ракообразные (Cumacea) – небольшой отряд, насчитывающий около 600 видов; в Черноморско-Азовском бассейне представлен 23 видами, 11 из них относят к каспийскому комплексу (Morduhaj-Boltovskoj, 1969; Harchenko, 2004). Механизмы распространения этой группы связывают с миграцией через искусственные каналы и бассейны (Bij de Vaate et al., 2002; Karatajev et al., 2008), а также с преднамеренной интродукцией для улучшения кормовой базы водоемов (Băcescu, 1992). В результате границы распространения отдельных видов кумовых значительно расширились (Ioffe, 1974; Olenin and Leppäkoski, 1999; Leppäkoski et al., 2002; Orlova et al., 2006; Filinova et al., 2008; Jaume and Boxshall, 2008; Yakovleva and Yakovlev, 2010; Berezina and Petryashev, 2012).

Кумовые раки – донные животные, днем зарывающиеся в поверхностный слой грунта, а ночью ведущие активный образ жизни (Lomakina, 1958; Birshstejn et al., 1968). Они совершают вертикальные суточные миграции и обладают резко выраженным положительным фототаксисом (Khalaim, 2014a; Vereshchaka and Anokhina, 2015). Кумовые играют важную роль в биологических процессах водных экосистем, и, наряду с другими бентическими видами ракообразных, входят в рацион рыб-бентофагов (Opalatenko, 1979; Voloshkevich, 1991; Frolova et al., 2007). Не является исключением и *Pterocuma pectinata* (Sowinsky, 1893). Анализ спектра питания бычка-песочника *Neogobius fluviatilis* в водохранилище Сасык, проведенный нами осенью 2013 г. и весной 2014 г., показал, что на до-

лю *P. pectinata* приходится 7–64% восстановленной массы пищевого комка, встречаемость раков в пище бычков составила 14–43%.

Первые находки *P. pectinata* в водохранилище Сасык приходятся на 1980-е годы – начальный этап опреснения водоема. В июле 1982 г. встречаемость раков составляла уже 31%, однако количественные показатели этого вида длительное время оставались низкими (Stepanenko, 1986; Harchenko et al., 1990). На современном этапе *P. pectinata* занимает доминирующее положение по численности и встречаемости среди всех ракообразных макрозообентоса водохранилища (Khalaim, 2014b). Встречаемость этого вида достигает 87,5%. Максимальные показатели численности и биомассы отмечены весной в прибрежье водохранилища на илистом песке – 12,37 тыс. экз./м² и 6,63 г/м². Средние количественные показатели вида колеблются от $0,39 \pm 0,02$ тыс. экз./м² и $0,24 \pm 0,009$ г/м² летом до $2,36 \pm 0,12$ тыс. экз./м² и $0,84 \pm 0,042$ г/м² весной. В водохранилище Сасык *P. pectinata* обитает на различных песчаных грунтах в литоральной зоне, однако наибольшее предпочтение отдает заиленному песку (Khalaim and Dzhurtubaev, 2015). Этот факт согласуется с тем, что и в историческом ареале (Каспийском море) он принадлежит к обитателям песчано-илистых грунтов (Birshstejn et al., 1968; Gusejnov and Kurgenjan, 1985). В Каховском водохранилище он также обитает на илистом песке (Pligin and Emel'janova, 1989). Однако *P. pectinata* – распространенный и многочисленный вид и во многих других водоемах региона (Morduhaj-Boltovskoj, 1969; Gusejnov and Kurgenjan, 1985).

Не принимая во внимание сообщения о находках кумовых *P. pectinata* в тех или иных водоемах, сведения об их популяционной структуре все же скудны, а в описании биологии этого вида остается определенный информационный пробел. В связи с высоким количественным развитием и масштабным распространением *P. pectinata*, возникает необходимость дополнить знания биологии и экологии этого вида и одновременно расширить представление о состоянии экосистемы водохранилища Сасык.

Цель работы – описать постэмбриональное развитие, плодовитость и дать размерно-массовую характеристику популяции кумовых раков *P. pectinata* в водохранилище Сасык.

Материал и методы исследований

Материалом для исследований послужили 270 качественных и количественных проб зообентоса, собранных нами на 27 станциях в вегетационный период 2013–2014 годов. Сетка станций охватывала всю акваторию водохранилища (рис. 1). Наиболее значимые в отношении количественного сбора раков оказались прибрежные станции с координатами: 45°35'45" N, 29°36'13" E; 45°38'07" N, 29°36'31" E; 45°40'26" N, 29°36'02" E; 45°43'21" N, 29°37'41" E; 45°47'16" N, 29°38'40" E; 45°46'58" N, 29°41'28" E; 45°44'24" N, 29°40'56" E; 45°41'50" N, 29°41'19" E; 45°37'50" N, 29°43'52" E; 45°37'24" N, 29°43'59" E; 45°35'57" N, 29°44'28" E; 45°32'37" N, 29°39'31" E.

Пробы отбирали штанговым дночерпателем (площадь раскрытия 0,02 м²), скребком (ширина захвата 0,3 м, мешок из мельничного газа № 22) и сачком треугольной формы. Сбор, фиксацию и обработку проб проводили по общепринятой методике (Frost et al., 1972; Abakumov, 1992; Romanenko, 2006). В работе также использован материал, собранный с помощью подводных светоловушек модели X. Хангерфорда (Khalaim, 2014a). В прибрежье материал отбирали на глубине 0,3–0,5 м, в открытой части – на 1,5–3,5 м. В прибрежной зоне доминирует песок с примесью ракуши, ила и глины, вне ее – различные илы. Температура воды у дна во всем диапазоне глубин колебалась от 5,5 °С осенью до 32,0 °С летом. Минерализация воды составляла 900–2 560 мг/дм³. Прозрачность воды по диску Секки варьировала в пределах 0,5–0,7 м.

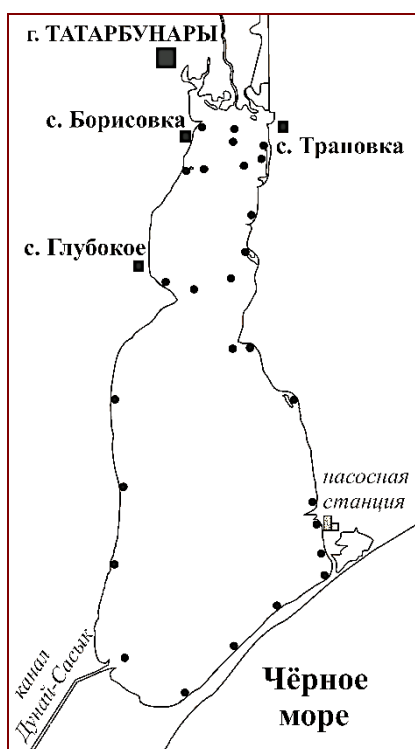


Рис. 1. Водохранилище Сасык. Карта-схема расположения станций отбора проб

Название и систематику исследуемого вида устанавливали по определителям (Lomakina, 1958; Morduhaj-Boltovskoj, 1969; Martin and Davis, 2001). С помощью окулярмикрометра с точностью 0,1 мм измеряли длину

тела раков (от начала псевдорострума до конца тельсона). Данная методика измерения кумовых наименее трудоемкая, в связи с чем ее используют многие исследователи (Ivanova and Vassilenko, 1987; Berestovskij et al., 1989; Yakovlev and Yakovleva, 2012). Взвешивание проводили по методу С.Н. Уломского (Winberg, 1968), на торсионных весах с точностью 0,5 мг. Приводится сырая масса раков, фиксированных 4% раствором формальдегида. Отдельно препарировали самок кумовых и определяли количество яиц, зародышей и молоди в их выводковых камерах (марсупиальных сумках). Всего обработано 4 тыс. экз. кумовых раков. Результаты морфометрических измерений и подсчетов подвергали статистической обработке, используя стандартные методы вариационной статистики. Построение графиков и расчет уравнений множественной регрессии проводили с помощью программы Statistica 9.0.

Результаты и их обсуждение

В онтогенезе кумовых выделяют от четырех до шести стадий; в частности, для *Diastylis glabra* (Zimmer, 1926) и *D. rathkei* (Kroyer, 1841) указаны шесть основных стадий: «манса», три юношеские, предбрачная, брачная, и приведено подробное их описание (Lomakina, 1958). Аналогичные исследования проведены с *Almyracuma proximocoli* Jones and Burbank, 1959 из северо-восточной части США. Для самцов *A. proximocoli* выделены пять стадий онтогенеза: «манса I», «манса II», юношеская, «молодой самец», «зрелый самец»; для самок шесть стадий: те же «манса I» и «манса II», «молодая самка», подготовительная, «сумчатая самка», промежуточная (Duncan, 1981). В доступной нам литературе отсутствует описание постэмбрионального развития *P. pectinata*. Для обоих полов кумовых раков *P. pectinata* нами выделены четыре возрастные стадии, сопровождающиеся определенными морфологическими изменениями (табл. 1).

На стадии «манса» у *P. pectinata*, как и у других видов кумовых, отсутствует последняя, V пара переоподов. Половой диморфизм развит слабо. Юношеская стадия характеризуется полным числом переоподов. У самок к концу юношеского периода намечается закладка инкубаторных пластинок (оостегитов) – слабо различимых парных утолщений на нижней стороне III грудного сегмента. С последующей линькой наступает так называемая подготовительная или предбрачная стадия. У самок развиваются оостегиты. У самцов появляются удлиненные, направленные кзади антенны II, причем конец жгута изогнут по направлению к голове; они спрятаны под головогрудным щитом. Боковые линии и рельеф покровов тела явно выражены. В конце предбрачной стадии грудной отдел тела самок расширяется и приобретает ярко-желтую окраску за счет созревания яичников. В четвертой (брачной) стадии половой диморфизм выражен в полной мере. Базальные членики переоподов III и IV пар самцов сильно расширяются, утолщаются за счет развития двигательной мускулатуры и приобретают «мощный» вид. Длинные антенны II самцов располагаются под расширенными боковыми лопастями грудных сегментов, а далее – в бороздке ме-

жду парными, продольными гребневидными утолщениями вентральной части брюшка. У самок, что харак-

терно для всех кумовых раков, остегиты соединяются и образуют выводковую камеру (марсупиальную сумку).

Таблица 1

Морфологическая характеристика *P. pectinata* на различных стадиях постэмбрионального развития

Стадии	Признаки						Развитие антенн II пары самцов
	Выраженность гребней на дорсальной стороне грудных сегментов	Развитие наружной ветви переоподов (PP) III, IV пар самцов			Развитие плеоподов I пары самцов		
		размер	ЧЛ*	развитие щетинок	ЧЛ*	развитие щетинок	
«тапса»	начало стадии: гребни выражены только на II и V грудном сегменте; конец стадии: все гребни хорошо выражены	начало стадии: в зачаточном состоянии, едва заметна; конец стадии: доходит до середины I членика PP (рис. 2a)	2	II членик несет две короткие перистые щетинки на вершине (рис. 2a)	–	–	–
юношеская		доходит до конца II членика PP (рис. 2б)	3	III членик несет две короткие перистые щетинки на вершине (рис. 2б)	1	–	антенны в виде зачатков (рис. 2ж); их вершины располагаются на уровне основания I пары PP
предбрачная	все гребни хорошо выражены; удлиненные парные гребни на II грудном сегменте четко разделены	доходит до середины IV членика PP (рис. 2в)	3	базальный (I) членик несет две короткие перистые щетинки: одну – ближе к основанию, вторую – ближе к вершине; II членик несет на наружной стороне в верхне-угловой части короткую голую щетинку; III членик несет 6–8 голых щетинок средней длины на вершине и наружной стороне (рис. 2в)	1	каждая несет три короткие щетинки на вершине, одна из которых перистая (рис. 2д)	антенны хорошо развиты (рис. 2з), достигают основания II пары PP
брачная	все гребни хорошо выражены; парные гребни на II грудном сегменте в виде бугорков и неясно разделены	едва достигает конца III членика PP (рис. 2з)	7	базальный (I) членик несет четыре короткие перистые щетинки по наружному краю; II членик несет на наружной стороне в верхне-угловой части длинную перистую щетинку; III–VII членики несут по наружному краю 1–2 длинные перистые щетинки (рис. 2з)	2	I членик на наружной стороне несет две густо оперенные щетинки средней длины: одну – ближе к основанию, вторую – ближе к вершине; на внутренней стороне – шесть длинных перистых щетинок; II членик несет пять длинных перистых щетинок на вершине (рис. 2е)	антенны достигают конца V членика брюшка; покрыты многочисленным короткими густо оперенными щетинками (рис. 2и)

Самки кумовых после вылупления молоди линяют, теряя при этом инкубаторные пластинки, и переходят на так называемую промежуточную стадию, которая длится до следующего цикла размножения. Затем они снова проходят предбрачную и брачную стадии (Lomakina, 1958), что подтверждается и результатами наших исследований. Летом половое созревание *P. pectinata* наступает раньше, чем в менее теплые сезоны (табл. 2).

В собранном материале среди кумовых на стадиях «тапса», юношеская и предбрачная количество самцов и самок было почти одинаковым. На брачной стадии развития это соотношение составило 1 : 4, что обуславливается гибелью самцов после окончания брачного периода и большей продолжительностью жизни самок (Lomakina, 1958). Вне зависимости от сезона года, в пробах присутствовали особи всех возрастов. Однако соотношение численности раков на различных стадиях онтогенеза существенно изменялось по сезонам (табл. 3). Для кумовых *P. pectinata* характерно неравномерное созре-

вание потомства – в выводковой камере имеются одновременно яйца, зародыши и полностью сформировавшаяся молодь. Одним из важнейших факторов, определяющих динамику численности популяций, является плодовитость. Статистический анализ с высокой степенью достоверности ($P < 0,01$) подтвердил тесную взаимосвязь абсолютной плодовитости раков *P. pectinata* с их размерами. Зависимость количества потомков в выводковой камере самок прямо пропорциональна их длине тела (рис. 3), и может быть описана уравнением:

$$N = c + bL + aL^2,$$

где N – количество яиц, зародышей и молоди (экз.), L – длина тела (мм).

Максимальное количество яиц отмечено весной 2014 г. – 160 экз., у самки длиной 8,0 мм (с учетом длины уropод – 10,2 мм). Средние показатели плодовитости составили 22 ± 1 и 21 ± 1 экз. летом 2013 и 2014 гг., 40 ± 2 и 32 ± 2 экз. осенью 2013 и 2014 гг., 72 ± 4 экз. весной 2014 г.; за вегетационный период 2014 г. – 42 ± 2 экз.

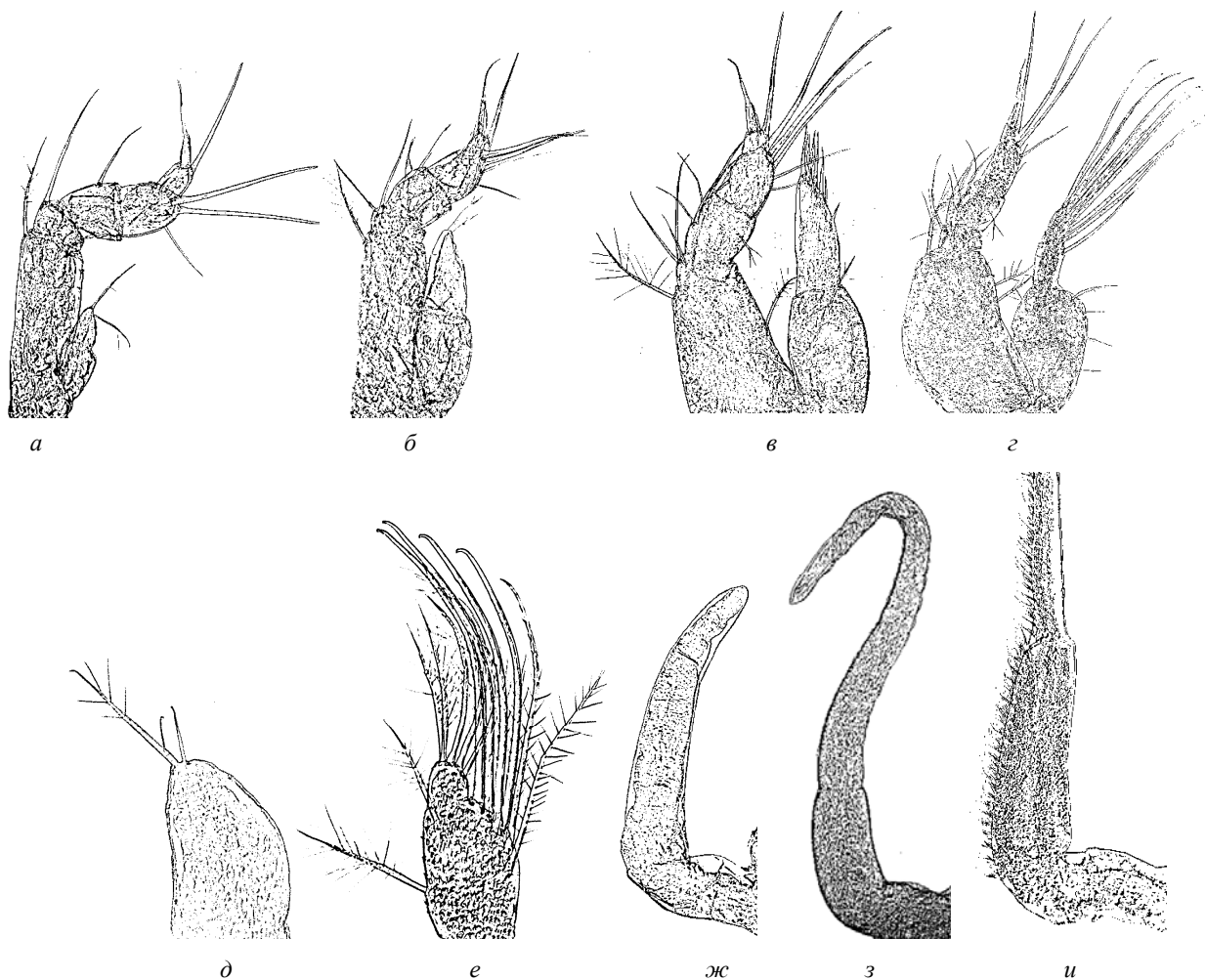


Рис. 2. Постэмбриональное развитие различных органов самцов кумовых раков *P. pectinata*:
 переоподы IV пары: *a* – «манса», ×400; *б* – юношеская, ×350; *в* – предбрачная, ×300; *г* – брачная, ×200;
 плеоподы I пары: *д* – предбрачная, ×460; *е* – брачная, ×200; антенны II: *ж* – юношеская, ×400;
з – предбрачная, ×360; *и* – брачная (фрагмент), ×200

Таблица 2

Длина тела (мм) *P. pectinata* на различных стадиях постэмбрионального развития

Месяцы	Стадии							
	«манса»	юношеская		предбрачная		брачная		промежуточная
		♂	♀	♂	♀	♂	♀	♀
Апрель	0,3–2,0	2,4–3,5	2,4–3,9	4,0–4,4	4,2–8,2	5,4–5,5	5,0–8,5	5,0–8,5
Июль – август		2,0–3,4	2,0–3,9	3,5–3,9	3,8–7,0	4,4–5,0	4,0–7,0	4,0–7,0
Октябрь – ноябрь		2,0–4,9	2,3–4,4	4,4–4,9	4,3–7,0	4,5–5,5	4,5–7,0	4,5–7,0

Примечание: показатели приведены за вегетационный период 2014 г., размер выборки для каждого из показателей – 150 экз.

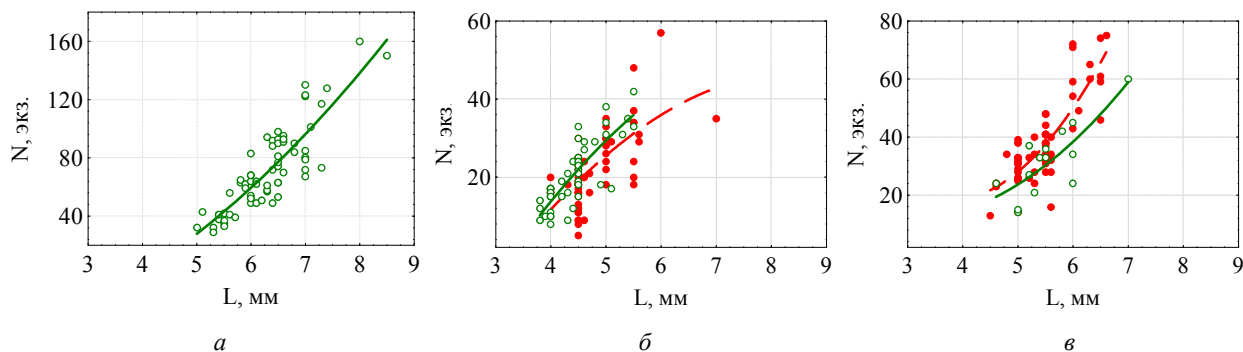


Рис. 3. Зависимость количества зародышей (N, экз.) от длины тела (L, мм) *P. pectinata* в различные сезоны года:
a – весна, *б* – лето, *в* – осень; ● – 2013 г., ○ – 2014 г.

Получены соответствующие регрессионные уравнения:
 N (весна 2014 г.) = $-52,9063 + 3,2697 \times L + 2,5775 \times L^2$
 (n = 66; $R^2 = 0,74$; r = 0,86);
 N (лето 2013 г.) = $-77,9959 + 29,2823 \times L - 1,7160 \times L^2$
 (n = 67; $R^2 = 0,43$; r = 0,65);
 N (лето 2014 г.) = $-83,4716 + 31,2492 \times L - 1,7358 \times L^2$
 (n = 46; $R^2 = 0,66$; r = 0,81);
 N (осень 2013 г.) = $104,1462 - 46,232 \times L + 6,2030 \times L^2$
 (n = 63; $R^2 = 0,67$; r = 0,82);
 N (осень 2014 г.) = $36,9460 - 17,1511 \times L + 2,8987 \times L^2$
 (n = 14; $R^2 = 0,62$; r = 0,79);

где n – объем выборки (экз.); R^2 – коэффициент детерминации, r – коэффициент корреляции Спирмена.

Полученные данные свидетельствуют о том, что *P. pectinata* является одним из наиболее плодовитых видов кумовых раков. Для сравнения: максимальной плодовитостью среди кумовых обладают крупные виды *Diastylis* – 200 экз. (Lomakina, 1958), максимальное количество яиц у раков *Schizorhynchus scabriusculus* (Sars, 1894) в водохранилище Сасык – 28 экз. (Khalaim and Dzhurtubaev, 2015), средняя плодовитость мелководного средиземноморского вида *Cumopsis goodsir* (Van Beneden, 1861) – 19 экз. (Corbera et al., 2000). По достижении самками кумовых определенного размера или возраста число потомков у них начинает уменьшаться несмотря на продолжающееся увеличение размеров или массы. Это связано с ослаблением репродуктивной способности у особей старших возрастов (Alimov, 1989). Подобного мы не наблюдали в

ходе наших исследований. Вероятно, *P. pectinata* как интенсивно выедаемые хищниками животные в Сасыке просто не доживают до возраста, при котором происходит возрастное уменьшение плодовитости. Возможно также, что такие самки не обнаружены из-за своей малочисленности в водоеме.

Таблица 3
 Соотношение численности раков *P. pectinata* (%) на различных стадиях онтогенеза за вегетационный период 2014 г.

Месяцы	Стадии			
	«тапса»	юношеская	предбрачная	брачная
Апрель	52,0	40,5	5,0	2,5
Июль – август	1,8	65,9	23,5	8,8
Октябрь – ноябрь	12,9	45,0	32,0	10,1

Наименьшие яйценозные самки раков (4–6 мм) отмечены летом в оба года исследований, при доминировании размерной группы 4–5 мм. Наиболее крупные яйценозные самки (6,1–9,0 мм) обнаружены в весенних сборах, при доминировании размерной группы 6,1–7,0 мм (рис. 4).

В связи с этим мы наблюдаем соответствующее снижение плодовитости раков летом, а максимальную плодовитость отмечаем весной (рис. 5).

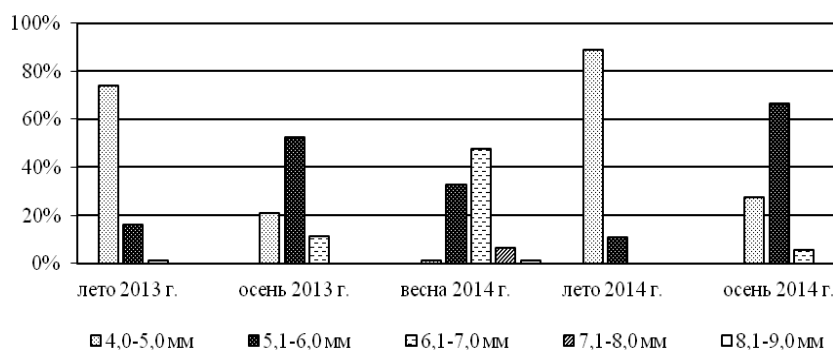


Рис. 4. Соотношение размерных групп яйценозных самок *P. pectinata* (%) в зависимости от сезона года

Кроме физиологических факторов, плодовитость кумовых раков зависит и от внешних условий. При понижении температуры воды от лета к осени индивидуальная плодовитость раков *P. pectinata* каждой размерной группы увеличивается на 3–33%. При повышении температуры от весны к лету отмечали уменьшение данного показателя на 39–50%.

Таким образом, *P. pectinata* в водохранилище Сасык имеет как минимум две генерации в год. Размножение *P. pectinata* происходит с марта до, как минимум, начала ноября. Пик репродукции приходится на раннюю биологическую весну (март – апрель), и, судя по размерам раков, в ней участвуют перезимовавшие особи (рис. 3). Самки в это время обладают максимальной репродуктивной способностью (рис. 5), позволяющей восстановить численность популяции после зимовки. Этому способствуют соответствующие размеры тела и температура еще не прогретой воды. В результате мы наблюдаем высокую численность кумовых в апреле (Khalaim and Dzhurtubaev, 2015), образованную особями на ранних стадиях онтоге-

неза (табл. 3). Крупные самки (5,1–7,0 мм) не отмечены в летних пробах, что говорит об их высокой смертности после весеннего этапа размножения и/или выедании рыбами-бентофагами, истощенными после зимовки. Второй этап размножения раков, который приходится на октябрь – ноябрь, менее интенсивный (рис. 5). В этом случае размеры раков и снижение температуры воды также играют значительную роль. Нельзя исключить наличие третьего, летнего этапа репродукции, поскольку в пробах в это время особи на стадии «тапса», хоть и в небольшом количестве, но все же присутствуют (табл. 3). Однако в данном случае размножение происходит наименее интенсивно и имеет широкие временные рамки.

Продолжительность жизни раков *P. pectinata* в водохранилище Сасык – около одного года. Похожая картина жизненного цикла описана у эстуарного вида *A. proximo-culi* из северо-восточной части США: раки продуцируют зимнюю и летнюю генерации. Причем особи последней отличаются относительно ускоренным развитием, что автор объясняет влиянием температуры воды (Duncan, 1981).

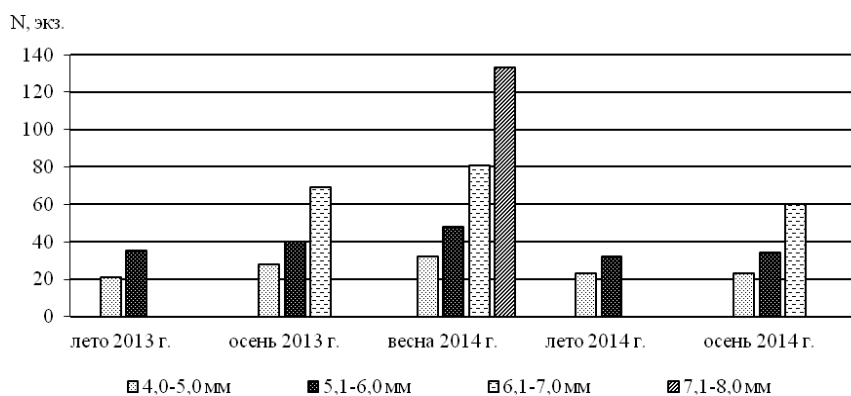


Рис. 5. Сезонная динамика средних показателей плодовитости *P. pectinata* (N, экз.)

В историческом ареале (Каспийском море) кумовые раки имеют также не менее двух генераций в год (Derzhavin, 1912). Однако глубоководный вид *Leucon longirostris* Sars, 1871 в западной части Средиземноморья имеет всего одну генерацию: размножающиеся особи наиболее многочисленны в летнее время, численность раков на «подготовительной» стадии увеличивается с конца зимы к лету, затем снижается в течение осени (Cartes and Sorbe, 1996). Исследования размерно-массовой характеристики кумовых подробно изучены у популяций из Северо-Восточной Атлантики (Ivanova and Vassilenko,

1987; Berestovskij et al., 1989). Для половозрелых (крупных) особей этих популяций авторы приводят уравнение зависимости индивидуальной массы раков от длины тела:

$$M (г) = 0,00974 \times L(см)^{2,503}$$

У популяции *P. pectinata* водохранилища Сасык подобную зависимость мы не можем описать регрессионным уравнением, в связи с выбранной методикой взвешивания раков. Поэтому в настоящей работе приводим таблицу средних показателей «размер – масса». Зависимость индивидуальной массы *P. pectinata* от длины тела прямо пропорциональна и изменяется по сезонам (табл. 4).

Таблица 4

Средние показатели индивидуальной массы *P. pectinata* (мг) в зависимости от длины тела

Сезоны	Длина тела (L), мм						
	0,8–1,2	1,8–2,2	2,8–3,2	3,8–4,2	4,8–5,2	5,8–6,2	6,8–7,2
Лето	0,036	0,155	0,335	0,737	1,274	1,873	2,800
Осень	0,051	0,194	0,411	0,826	1,566	2,485	3,571
Весна	0,035	0,085	0,353	0,684	1,714	2,750	4,364

Примечание: показатели приведены за вегетационный период 2014 г., размер выборки для каждого из показателей – 150 экз.

Данные таблицы 4 могут быть использованы в ихтиологических исследованиях, а именно при расчете восстановленной массы кормового объекта – *P. pectinata*, по размерам его непереваренного хитинового скелета.

Максимальная длина тела *P. pectinata* в Сасыке составила 8,5 мм (с учетом длины уropод – 10,7 мм), масса тела – 5 мг, что существенно больше значений, указанных для популяций верхних плесов Куйбышевского водохранилища (Yakovlev and Yakovleva, 2012) и Каспийского моря (Birshtejn et al., 1968; Morduhaj-Boltovskoj, 1969). Кроме того, в Сасыке и количественные показатели этого вида значительно выше (Khalaim and Dzhurtubaev, 2015). По всей видимости, причиной этого является оптимальная для *P. pectinata* солоноватоводная среда в водохранилище Сасык.

Выводы

Для постэмбрионального развития обоих полов кумовых раков *P. pectinata* характерны четыре стадии: «тапса», юношеская, предбрачная и брачная, сопровождающиеся определенными морфологическими и морфометрическими изменениями. Между циклами размножения самки проходят еще одну, подготовительную (промежуточную) стадию; самцы погибают. Летом по-

ловое созревание наступает раньше, чем в другие, менее теплые сезоны.

Между длиной тела и абсолютной плодовитостью *P. pectinata* обнаружена прямая пропорциональная зависимость. Со снижением температуры воды плодовитость повышается. Максимальное количество яиц отмечено весной 2014 г. – 160 экз., у самки длиной 8,0 мм (с учетом длины уropод – 10,2 мм). Средние показатели плодовитости составили 22 ± 1 и 21 ± 1 экз. летом 2013 и 2014 гг., 40 ± 2 и 32 ± 2 экз. осенью 2013 и 2014 гг., 72 ± 4 экз. весной 2014 г.; за вегетационный период 2014 г. – 42 ± 2 экз. Наименьшие яйценосные самки раков (4–6 мм) отмечены летом в оба года исследований, при доминировании размерной группы 4–5 мм. Наиболее крупные яйценосные самки (6,1–9,0 мм) обнаружены в весенних сборах, при доминировании размерной группы 6,1–7,0 мм.

В водохранилище Сасык *P. pectinata* продуцирует как минимум две генерации в год. Пик размножения раков приходится на раннюю весну (март – апрель), что способствует восстановлению численности популяции после зимовки. Второй этап размножения (происходит в октябре – ноябре) менее интенсивный. Продолжительность жизни раков *P. pectinata* в водохранилище Сасык – около одного года.

Зависимость индивидуальной массы *P. pectinata* от длины тела прямо пропорциональна и изменяется по

сезонам. Максимальная длина тела *P. pectinata* в Сасыке составила 8,5 мм (с учетом длины урород – 10,7 мм), масса тела – 5 мг, что существенно больше значений, указанных для популяций верхних плесов Куйбышевского водохранилища и Каспийского моря.

Библиографические ссылки

- Abakumov, V.A. (ed.), 1992. Rukovodstvo po gidrobiologicheskomu monitoringu presnovodnyh jekosistem [Guidelines for hydrobiological monitoring of freshwater ecosystems]. Hidrometeoizdat, SPb (in Russian).
- Alimov, A.F., 1989. Vvedenie v produkcionnuju gidrobiologiju [Introduction to production hydrobiology]. Hidrometeoizdat, Lvov (in Russian).
- Băcescu, M., 1992. Cumacea II (Fam. Nannastacidae, Diastylidae, Pseudocumatidae, Gynodiastylidae and Ceratocumatidae) [Cumacea II (Fam. Nannastacidae, Diastylidae, Pseudocumatidae, Gynodiastylidae and Ceratocumatidae)]. Crustaceorum Catalogus 8, 175–468 (in Romanian).
- Berestovskij, E.G., Anisimova, N.A., Denisenko, S.G., Luppova, E.N., Savinov, V.M., Timofeev, S.F., 1989. Zavisimost' mezhdu razmerami tela i massoj tela nekotoryh bespozvonochnyh i ryb Severo-Vostochnoj Atlantiki [The relationship between body size and weight of some invertebrates and fish of the North-East Atlantic]. Izdatel'stvo Kol'skogo Nauchnogo Centra Akademii Nauk SSSR, Apatity (in Russian).
- Berezina, N.A., Petryashev, V.V., 2012. Invasions of higher crustaceans (Crustacea: Malacostraca) in waters of the gulf of Finland (Baltic Sea). Russ. J. Biol. Invasions 3(2), 81–91.
- Bij de Vaate, A., Jazdzewski, K., Ketelaars, H.A.M., Gollasch, S., van der Velde, G., 2002. Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 59, 1159–1174.
- Birshtejn, A.J., Vinogradov, L.G., Kondakov, N.N., Kun, M.S., Astahova, T.V., Romanova, N.N. (eds.), 1968. Atlas bespozvonochnyh Kaspiskogo morja [Atlas of invertebrates of the Caspian Sea]. Pishhevaja Promyshlennost', Moscow (in Russian).
- Cartes, J.E., Sorbe, J.C., 1996. Temporal population structure of deep-water cumaceans from the western Mediterranean slope. Deep-Sea Res. Pt I 43(9), 1423–1438.
- Corbera, J., San Vicente, C., Sorbe, J., 2000. Small-scale distribution, life cycle and secondary production of *Cumopsis goodsir* in Creixell Beach (western Mediterranean). J. Mar. Biol. Assoc. UK 80(2), 271–282.
- Derzhavin, A.N., 1912. Kaspiskie jelementy v faune bassejna r. Volgi [Caspian elements in the fauna of the Volga River Basin]. Trudy ihtologicheskoy laboratorii. Astrahan': Upravlenie Kasp-Volzhskih rybnyh i tjuen'ih promyslov 2(5), 19–44 (in Russian).
- Duncan, T.K., 1984. Life history of *Almyracuma proximoculi* Jones and Burbank, 1959 (Crustacea: Cumacea) from intertidal freshwater springs on Cape Cod, Massachusetts. J. Crustacean Biol. 4(3), 356–374.
- Filinova, E.I., Malinina, Y.A., Shlyakhtin, G.V., 2008. Bionvasions in macrozoobenthos of the Volgograd Reservoir. Russ. J. Ecol. 39(3), 193–197.
- Frolova, L.A., Galanin, I.F., Nazarova, L.B., 2007. Invader species from the family Gobiidae (Pisces: Teleostei) in trophic chains of Kuibyshev water reservoir. In W. Rabitsch, F. Essl, F. Klingenstein (eds.), Biological Invasions – from Ecology to Conservation. Neobiota 7, pp. 233–238.
- Frost, S., Huni, A., Kershaw, W.E., 1972. Evaluation of a kicking technique for sampling stream bottom fauna. Can. J. Zool. 49, 167–173.
- Gusejnov, M.K., Kurgenjan, V.R., 1985. Donnaja fauna Dagestanskogo pribrezh'ja Srednego Kaspija [The bottom fauna of Dagestan coasts of the Middle Caspian]. Hidrobiologicheskij Zhurnal 21(2), 42–46 (in Russian).
- Harchenko, T.A., Timchenko, V.M., Ivanov, A.I., 1990. Bioproduktivnost' i kachestvo vody Sasykского водохранилища в условиях его опреснения [Bioproductivity and water quality of the Sasyk reservoir in conditions of its desalination]. Naukova Dumka, Kyiv (in Russian).
- Ioffe, C.I., 1974. Obogashhenie kormovoj bazy dlja ryb v vodохранилищah SSSR putem akklimatizacii bespozvonochnyh [Enrichment of forage fish in the reservoirs of the USSR through acclimatization of invertebrates]. Izvestija Gosudarstvennogo Nauchno-Issledovatel'skogo Instituta Ozerogo i Rechnogo Rybnogo Hozjajstva 100, 3–226 (in Russian).
- Ivanova, M.B., Vasilenko, S.V., 1987. Relationship between number of eggs, brood weight and female body weight in Crustacea. Int. Rev. Hydrobiol. 72(2), 144–169.
- Ivanova, N.O., 2010. Hidrologichnyj rezhym Sasyk'skogo vodoshovyshha [Hydrological regime of the Sasik reservoir]. Nauk. Zap. Ternop. Nac. Ped. Univ. Ser. Biol. 43 (2), 213–215 (in Ukrainian).
- Jaume, D., Boxshall, G.A., 2008. Global diversity of cumaceans and tanaidaceans (Crustacea: Cumacea and Tanaidacea) in freshwater. Hydrobiologia 595(1), 225–230.
- Karatayev, A.Y., Mastitsky, S.E., Burlakova, L.E., Olenin, S., 2008. Past, current, and future of the central European corridor for aquatic invasions in Belarus. Biol. Invasions 10(2), 215–232.
- Khalaim, A.A., 2014a. Praktika primenenija podvodnoj svetolovushki modeli H. Hangerforda dlja sbora donnyh bespozvonochnyh v Sasykskom vodохранилище (Odesskaja oblast') [The practice of using H. Hungerford underwater light traps for collection of benthic invertebrates of the Sasyk reservoir (Odessa region)]. In: O.V. Fedonenko (ed.), Suchasni problemy vykladannja ta naukovyh doslidzhen' biologii' u VNZ Ukraїny: Materialy I vseukrai'ns'koi' naukoivo-praktyčnoi' konferencii' [Modern problems of teaching and research biology at the University of Ukraine]. Izdatel'stvo DNU, Dnipropetrovsk, pp. 181–184 (in Russian).
- Khalaim, A.A., 2014b. Ponto-kaspijskaja reliktoivaja fauna v Sasykskom vodохранилище [Ponto-Caspian relict fauna in the Sasyk reservoir]. In: V. Fil' (ed.), Suchasnyj stan ta perspektyvy rozvytku bio- i agrocenoziv v umovah postijnogo tehnogennoho zabrudnenija [Bio- and agrocenoses modern state and perspectives in the constant technogenic pollution circumstances]. Vydavnychyj Vidil Drogobyc'kogo Derzhavnogo Pedagogichnogo Universytetu imeni Ivana Franka, Drogobych, pp. 193–197 (in Russian).
- Khalaim, A.A., Dzhurtubae, V.V., 2015. Kumovyje raki (Crustacea, Cumacea) vodохранилища Sasyk [Cumaceans (Cumacea) of Sasyk reservoir]. Visn. Odes'k. Nac. Univ. Ser. Biol. 20(1), 161–167 (in Russian).
- Kharchenko, T.A., 2004. Biodiversity of the Ponto-Caspian Relict Fauna in the Danube Basin (Review). Hydrobiological Journal. 41(2), 57–79.
- Leppäkoski, E., Gollasch, S., Olenin, S. (eds.), 2002. Invasive aquatic species of Europe: Distribution, impacts and management. Kluwer Publishers, Dordrecht.
- Lomakina, N.B., 1958. Kumovyje raki (Cumacea) morej SSSR [Cumaceans (Cumacea) of the seas of USSR]. Izdatel'stvo AN SSSR, Moscow – Leningrad (in Russian).
- Martin, J.W., Davis, G.E., 2001. An updated classification of the recent Crustacea. Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles.
- Morduhaj-Boltovskoj, F.D. (ed.), 1969. Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morej [Identification guide of the fauna of the Black and Azov Seas]. Naukova Dumka, Kyiv (in Russian).
- Olenin, S., Leppäkoski, E., 1999. Non-native animals in the Baltic Sea: Alteration of benthic habitats in coastal inlets and lagoons. Hydrobiologia 393, 233–243.
- Opalatenko, L.K., 1979. Pitanie i pishhevyje otnoshenija bychkapesochnika i bychka-krugljaka v Severnom Kaspii [Feeding and food relationships of monkey goby and southern harvest fish in the northern Caspian Sea]. Hidrobiologicheskij Zhurnal 15(2), 84–85 (in Russian).

- Orlova, M.I., Telesh, I.V., Berezina, N.A., Antsulevich, A.E., Maximov, A.A., Litvinchuk, L.F., 2006. Effects of nonindigenous species on diversity and community functioning in the eastern Gulf of Finland (Baltic Sea). *Helgoland Mar. Res.* 2, 98–105.
- Pligin, J.V., Emel'janova, L.V., 1989. Itogi akklimatizacii bespozvonochnyh Kaspiskoj fauny v Dnepre i ego vodohranilishhah [Results of the acclimation of invertebrate fauna of the Caspian in Dnepr River and its reservoirs]. *Gidrobiologicheskij Zhurnal* 25(1), 3–11 (in Russian).
- Romanenko, V.D. (ed.), 2006. *Metody gidroekologichnyh doslidzhen' poverhnevnyh vod* [Hydroecological research methods of surface water]. Logos, Kyiv (in Ukrainian).
- Stepanenko, N.M., 1986. Formirovanie zoobentosa limana Sasyk v processe ego gidrotehnicheskikh preobrazovanij [Formation of zoobenthos Sasyk estuary in the process of hydrotechnical transformations]. *Gidrobiologicheskij Zhurnal* 22 (1), 66–70 (in Russian).
- Vereshchaka, A.L., Anokhina, L.L., 2015. Biodiversity and diel variation of the benthohyponeuston: A case study of the Northeast Black Sea. *Estuar. Coast. Shelf S.* 167(20), 487–498.
- Voloshkevich, A.N., 1991. Osobennosti formirovaniya i racional'nogo ispol'zovaniya rybnyh zasobov opresnennogo vodojoma – Sasykskogo vodohranilishha [Features of formation and rational use of fish resources desalinated reservoir – Sasyk reservoir]. Moscow (in Russian).
- Winberg, G.G. (ed.), 1968. *Metody opredeleniya produkcii vodnyh zhivotnyh* [Methods for determining the production of aquatic animals]. Vysshaja Shkola, Minsk (in Russian).
- Yakovlev, V.A., Yakovleva, A.V., 2012. Kumovye rakoobraznye (Crustacea: Cumacea) v verhnih plesah Kujbyshevskogo vodohranilishha [Cumaceans crustaceans (Crustacea: Cumacea) in the upper reaches of the Kuibyshev Reservoir]. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta* 154(2), 216–227 (in Russian).
- Yakovleva, A.V., Yakovlev, V.A., 2010. Modern fauna and quantitative parameters of invasive invertebrates in zoobentos of upper reaches of the Kuybyshev Reservoir, Russia. *Russian Journal of Biological Invasions* 1(3), 232–241.

Надійшла до редколегії 20.02.2016