



УДК 595.371:[591.16 +57.018.4](282.247.211)

Зависимость плодовитости от длины тела инвазионного вида *Gmelinoides fasciatus* (Crustacea: Amphipoda) в Онежском озере

А.И. Сидорова* и Н.М. Калинкина

Институт водных проблем Севера Карельского научного центра Российской академии наук, пр. Александра Невского 50, 185030 Петрозаводск, Россия; e-mail: bolt-nastya@yandex.ru*; cerioda@mail.ru

Представлена 31 января 2023, после доработки 10 апреля 2023; принята 18 апреля 2023.

РЕЗЮМЕ

На основании исследований 2010–2011 гг. впервые для Онежского озера изучены особенности размножения чужеродной амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899). Установлены сроки размножения в условиях водоема (май–сентябрь), определены диапазоны длины тела яйценосных самок, средние и максимальные длины размножающихся особей, а также плодовитость. В течение периода исследования отмечено уменьшение средней длины самок от мая–июня к августу–сентябрю, что связано с началом размножения самок летней генерации и продолжающимся размножением самок прошлогодней генерации. Рассчитаны достоверные уравнения, позволяющие по длине тела прогнозировать плодовитость самок, что указывает на сходные закономерности генеративного роста *G. fasciatus* на литорали в северных заливах Онежского озера. В целом в Онежском озере плодовитость амфиподы выше в сравнении с плодовитостью этого вида в Ладожском озере, Невской губе, озере Арахлей и Братском водохранилище. Это явление, вероятно, связано с географическим расположением Онежского озера, более высокими широтами и более продолжительным фотопериодом.

Ключевые слова: амфиподы, длина, инвазионный вид, масса тела, плодовитость, самки, *Gmelinoides fasciatus*

Dependence of fecundity on body length of the invasive species *Gmelinoides fasciatus* (Crustacea: Amphipoda) in Lake Onega

A.I. Sidorova* and N.M. Kalinkina

Northern Water Problems Institute of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Aleksandra Nevskogo Av. 50, 185030 Petrozavodsk, Russia; e-mail: bolt-nastya@yandex.ru*; cerioda@mail.ru

Submitted January 31, 2023; revised April 10, 2023; accepted April 18, 2023.

ABSTRACT

For the first time in Lake Onega, the reproduction features of the alien amphipod *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) were studied based on research in 2010–2011. The period of reproduction in the conditions of the reservoir (May–September) were established, the body length ranges of egg-bearing females, the average and maximum sizes of breeding individuals, as well as fertility were determined. During the study period, a decrease in the average size of females from May–June to August–September was noted, which is associated with the beginning of reproduction of females of the summer generation and the continued reproduction of females of the last year's

* Автор-корреспондент / Corresponding author

generation. Equations were calculated that make it possible to predict the fecundity of females by body length, which indicates similar patterns of generative growth of *G. fasciatus* on the littoral in the northern bays of Lake Onega. Generally, the fecundity of the amphipod is higher in Lake Onega compared to the fecundity of the same species in Lake Ladoga, Neva Bay, Lake Arakhley and the Bratsk Reservoir. This phenomenon is probably associated with the geographical location of Lake Onega, a higher latitude and a longer photoperiod.

Keywords: amphipods, body length, invasive species, body weight, fecundity, females, *Gmelinoides fasciatus*

ВВЕДЕНИЕ

За последние сто лет во всем мире резко возросло число случаев преднамеренной и непреднамеренной интродукции чужеродных видов (Hulme et al. 2009). Несмотря на то, что исследования, ассоциированные с деятельностью человека и способствующие обмену видами, существенно активизировались за последние столетия, мы мало знаем о темпах динамики накопления чужеродных видов в разных регионах. Скорость, с которой люди перемещают виды за пределы их естественных ареалов, существенно возросла за последние столетия (Seebens et al. 2017).

Процесс проникновения чужеродных видов в водные экосистемы Северо-Запада европейской части РФ в последнее время протекает довольно интенсивно (Курашов и др. [Kurashov et al.] 2018; Barbashova et al. 2021). Амфиподы – одни из самых активных видов-вселенцев, расселяющихся в современных условиях за пределы своих естественных ареалов, что приводит к существенным изменениям в экосистемах-реципиентах (Arbačiauskas 2002; Jazdzewski and Koporacka 2002; Berezina 2007; Grabowski et al. 2007).

Одним из важнейших факторов, способствующих проникновению в новые водные экосистемы многих видов амфипод, стало механическое устранение человеком естественных барьеров между разными водными бассейнами. В расселении беспозвоночных заметную роль играет водный транспорт (судоходство), а также преднамеренная интродукция (Березина [Berezina] 2004).

Байкальская амфипода *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) является эврибионтным видом, обладающим высокой экологической пластичностью (Бекман [Bekman] 1962). В середине прошлого века этот вид претерпел успешную акклиматизацию из озера Байкал в ряд

водоемов центральных и северо-западных областей России. Его преднамеренная интродукция проводилась с целью увеличения кормовой базы промысловых рыб (Бекман [Bekman] 1962; Иоффе [Ioffe] 1968). В настоящее время представители этого вида встречаются в водоемах Карельского перешейка (Нилова [Nilova] 1976), в Ладожском (Панов [Panov] 1996) и Онежском озерах (Березина и Панов [Berezina and Panov] 2003), а также в олигогалинном эстуарии Невы, где рачок впервые отмечен в солоноватых водах (Berezina and Panov 2004).

Установлено, что при продвижении на север от исходного ареала длина амфипод Понто-Каспийского региона уменьшается. В результате половозрелость наступает при меньшей длине тела, что приводит к изменению зависимости плодовитости от длины тела самки (Иоффе [Ioffe] 1974). Определение параметров плодовитости для чужеродного вида амфипод в пределах вторичного ареала и сравнение полученных данных с другими водоемами позволяет глубже понять адаптационные способности этого вида в процессе расселения и натурализации. Кроме того, эти данные могут быть использованы для прогноза плодовитости самок по длине их тела.

Цель работы – рассчитать уравнения, позволяющие по длине тела прогнозировать плодовитость самок *G. fasciatus* в северных заливах Онежского озера.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Местообитание объекта исследования. Район исследования находится в северо-западной части России, где проходит северная граница ареала *G. fasciatus* (63° с. ш.). Онежское озеро является вторым по величине пресноводным озером Европы. В естественном состоянии площадь зеркала составляла 9720 км², из которых 250 км² приходилось на 1500 островов. Протяженность озера с севера на юг составляет 248 км,

с запада на восток – 96 км. Объем водной массы озера достигает 295 км³, средняя глубина – 30 м, максимальная – 120 м. Длина береговой линии составляет 1810 км, изрезанность береговой линии – 5.12 (Филатов [Filatov] 2010).

Петрозаводская губа – один из наиболее крупных заливов Онежского озера (Рис. 1), составляющий 1.3% его площади (Сабылина и Рыжак [Sabylina and Ryzhakov] 2007). Длина ее составляет 19 км, средняя ширина – 7, площадь водной поверхности – около 125 км², средняя глубина – 18.2 м (Малинина и Солнцева [Malinina and Solntseva] 1972). К литоральной зоне относится 20.8% от общей площади Петрозаводской губы; она представляет собой участок шириной в 400–450 м, со сравнительно большими уклонами дна (0.022 м/км), равномерно тянущимися вдоль всей береговой линии (Кириллова [Kirillova] 1975). На западном берегу Петрозаводской губы располагается крупный населенный пункт – г. Петрозаводск (столица Республики Карелия), численность населения которого составляет около 260 000 человек.

Кумса-губа Повенецкого залива – это узкий залив, вытянутый в северо-западном направлении. Берега в вершине губы низкие, ближе к выходу в озеро переходят в высокие, хорошо защищающие эту часть водоема от ветрового воздействия (Фрейндинг [Freindling] 1974). Площадь губы составляет 1.2 км², средняя глубина – 7 м, при максимальной 17 м, расположенной ближе к выходу из губы.

Методы исследования амфипод. Материалом для работы послужили гидробиологические пробы, собранные в двух онежских заливах на литорали (на глубинах до 0.4 м) в период с конца мая по начало октября. В Петрозаводской губе работы осуществляли в 2010 г. на 3 станциях (П1, П2, П3); в Кумса-губе Повенецкого залива – в 2011 г., также на 3 станциях (К1, К2, К3) (Рис. 1). Сбор проводили каждые 10 дней, на каждой станции – в трех повторностях (на расстоянии примерно 5 м друг от друга). Зона отлова была представлена песчано-каменистой, каменистой, илистой литоралью с зарослями макрофитов. Непосредственно в месте отбора пробы производили визуальные наблюдения, отмечали погодные условия.

На всех мониторинговых станциях использовали трубчатый металлический пробоотбор-

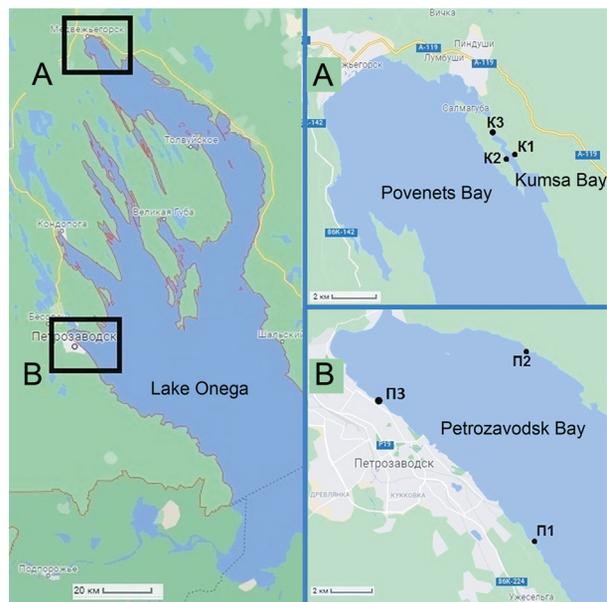


Рис. 1. Карта расположения мониторинговых станций в Онежском озере: А – в Кумса-губе Повенецкого залива (К1–К3); В – в Петрозаводской губе (П1–П3).

Fig. 1. Location map of monitoring stations in Lake Onega: А – in the Kumsa Bay of the Povenets Bay (K1–K3); В – in the Petrozavodsk Bay (P1–P3).

ник Панова-Павлова (Панов и Павлов [Panov and Pavlov] 1986; Алимов и Флоринская [Alimov and Florinskaya] 2005) площадью захвата 0.07 м² и высотой 0.65 м. Цилиндр опускали на дно и вращательными движениями заглубляли в грунт на 5–7 см таким образом, чтобы верхний край цилиндра находился над поверхностью воды. Ограниченный цилиндром объем воды взмучивали и тщательно, в течение нескольких минут, облавливали сачком; содержимое сачка периодически переносили в емкость с водой. Затем осматривали растения и камни, находящиеся на дне; обнаруженных животных также переносили в пробу.

Определение материала проводили с использованием определителя Алексева и Цалолихина [Alekseev and Tsalolikhin] (2016). Амфипод фиксировали в 4% растворе формалина, затем измеряли под стереомикроскопом МБС-9 с точностью до 0.1 мм и взвешивали на лабораторных аналитических весах ВЛ-124В с точностью до 0.1 мг. За длину тела принимали расстояние от рострума до основания тельсона. Всего обработаны 219 проб макрозообентоса; из них

отобраны, измерены и взвешены 6310 экз. амфипод. Оценка плодовитости проведена у 942 самок. Статистическую обработку данных, полученных в ходе исследований, выполняли согласно методическим указаниям (Ивантер и Коросов [Ivanter and Korosov] 2010) в лицензированном пакете Microsoft Office Excel 2007.

Для уравнений зависимости плодовитости от длины *G. fasciatus* принимали пределы определенного размерно-возрастного диапазона. Нижняя граница этого диапазона определяется длиной, которую животные достигают ко времени наступления половозрелости. В связи с ослаблением репродуктивной способности у самок старших возрастов (Алимов [Alimov] 1989) длину животных, при которой наблюдается уменьшение их плодовитости, рассматривали в качестве верхней границы размерного диапазона в уравнении зависимости плодовитости от их длины. Для условий всех мониторинговых станций Онежского озера верхняя граница составила 7.5 мм.

Для всех уравнений зависимости плодовитости от длины самок рассчитывали коэффициент корреляции (R), который указывает на степень связи в изменчивости двух переменных величин (Ивантер и Коросов [Ivanter and Korosov] 2010).

Для оценки репродуктивной способности самок *G. fasciatus* использовали показатель абсолютной плодовитости (E) – общее количество яиц, продуцируемых самкой за одну кладку (Хмелева [Khmeleva] 1988).

Алгоритм проверки уравнения плодовитости. Нами предложен алгоритм проверки применимости полученного уравнения для прогноза плодовитости по длине самок *G. fasciatus*, относящихся к разным размерным классам, который заключается в следующем:

1. На первом этапе использовали исходные данные по самкам, относящимся к разным размерным классам (Табл. 1). Для каждого размерного класса рассчитали среднюю плодовитость, ее ошибку и доверительные интервалы ($E_x \pm t_m$), где E_x – плодовитость, m – стандартная ошибка, t -критерий Стьюдента (≈ 2) при данном числе степеней свободы (df) и уровне значимости ($p = 0.05$).

2. Для каждого размерного класса по уравнению зависимости плодовитости от длины

тела рассчитывали минимальную, максимальную и среднюю плодовитость. Так, для получения расчетных значений плодовитости для самок первого размерного класса (с длиной тела 3–4 мм), в уравнение подставляли значения пределов размерного класса (3 и 4) и среднюю длину для класса – 3.5. Минимальная расчетная плодовитость оказалась равной 4 яйцам, максимальная – 6, средняя – 5.

3. Сравнивали расчетные средние значения плодовитости с границами доверительных интервалов, полученных для исходных данных.

РЕЗУЛЬТАТЫ

1. Особенности размножения *G. fasciatus* и зависимость плодовитости самок от длины тела в Петрозаводской губе

Станция П1. Средняя длина самцов составила 6.3 ± 0.1 мм при средней массе особи 5.7 ± 0.2 мг. Для самок средняя длина была ниже – 4.9 ± 0.1 мм при среднем весе 3.6 ± 0.1 мг. Максимальная длина самок достигала 9.5 мм с массой 10.7 мг. Наибольшая длина тела самцов составила 11.5 мм с весом особи 24 мг.

Согласно нашим данным, размножение амфиподы *G. fasciatus* начинается в мае. В течение сезона на станции наблюдения П1 средняя плодовитость самок *G. fasciatus* варьировала. Так, в конце мая – начале июня преобладали самки генераций прошлого года при максимальной индивидуальной плодовитости (12.2 яйца/самку). С конца июля по сентябрь постепенно приступали к размножению самки новой генерации. Об этом свидетельствует уменьшение средней длины самок: в конце мая их средняя длина составила 5.4 мм, в августе она снизилась до 4.6–4.9 мм. Это отражает смену генераций, начало размножения самок нового поколения. Процесс размножения, как на других станциях Петрозаводской губы, заканчивается в сентябре, на что указывает отсутствие в конце месяца молодых бокоплавов с длиной тела менее 1.5 мм.

Нами было рассчитано степенное уравнение, описывающее зависимость плодовитости от длины тела самок *G. fasciatus* на мониторинговой станции П1:

$$E = (0.684 \pm 0.136)L^{(1.608 \pm 0.117)},$$

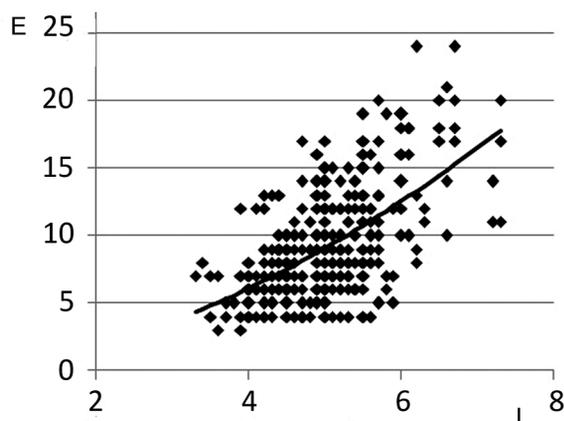


Рис. 2. Зависимость плодовитости *Gmelinoides fasciatus* (E , яиц/самку) от длины тела самок (L , мм) на станции П1 в Петрозаводской губе Онежского озера.

Fig. 2. Dependence of the fecundity of *Gmelinoides fasciatus* (E , eggs/female) on body length of females (L , mm) at station П1 in the Petrozavodsk Bay of Lake Onega.

где E – плодовитость, яиц/самку; L – длина тела, мм; R – коэффициент корреляции; n – количество измерений; $R = 0.57$, при $n = 420$. Уравнение и коэффициенты достоверны. Зависимость представлена на Рис. 2. Использовали данные по самкам с длиной тела от 3.4 до 7.5 мм.

Проверка уравнения показала, что для 5 изученных размерных классов расчетные средние в трех из них (1, 2 и 4) укладываются в диапазоны доверительных интервалов (Рис. 3). Только в двух случаях (для 3-го и 5-го размерных классов) прогнозируемые значения плодовитости оказались выше реальных данных, однако различия эти были незначительными. Для самок с длиной тела от 5.1 до 6.0 мм расчетная средняя плодовитость 11 яиц была выше верхнего доверительного интервала (10 яиц) на 1 яйцо. Для самок с длиной тела 7.1–8.0 мм (5-й размерный класс) – средняя расчетная плодовитость 19 яиц превышала верхнюю границу доверительного интервала (17 яиц) на 2 яйца. Различие между прогнозируемым значением и реальными данными можно объяснить недостаточным объемом выборки самок этого размерного класса. Следовательно, полученное уравнение можно использовать для прогноза плодовитости самок *G. fasciatus* пяти размерных классов.

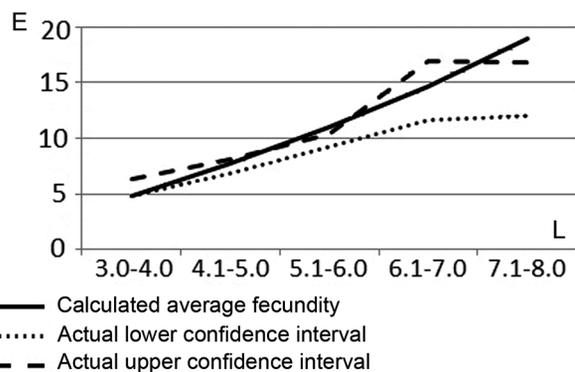


Рис. 3. Сопоставление реальных данных и рассчитанной средней плодовитости самок *Gmelinoides fasciatus* на станции П1 в Петрозаводской губе Онежского озера: расчетная средняя плодовитость, нижний доверительный интервал фактический, верхний доверительный интервал фактический.

Fig. 3. Comparison of real data and calculated average fecundity of the *Gmelinoides fasciatus* females at station П1 in the Petrozavodsk Bay of Lake Onega.

Станция П2. Средняя длина самок составила 4.76 ± 0.07 мм. Средняя длина самцов была выше и составила 5.63 ± 0.19 мм. Наибольшая длина тела самок – 9.5 мм, а самцов – 11.2 мм.

Наибольшая за все месяцы средняя длина тела самок с яйцами зарегистрирована в июне и июле – 5.4 мм при средней плодовитости 11.3–11.6 яиц/самку соответственно. В августе, наряду с продолжающимися размножаться самками генерации прошлого года, начали размножаться самки новой генерации. На это указывает достоверное снижение средней длины самок в августе – сентябре (до 5 мм) при средней плодовитости 8.9–9.2 яиц/самку.

Нами рассчитана зависимость соотношения плодовитости (E , яиц/самку) от длины самки (L , мм) для мониторинговой станции П2:

$$E = (0.308 \pm 0.121)L^{(2.103 \pm 0.227)},$$

где E – количество яиц, шт.; L – длина тела, мм. Коэффициент корреляции (R) равен 0.66 при $n = 142$. График зависимости представлен на Рис. 4.

Проверка достоверности прогноза плодовитости по длине тела самок показала, что средняя расчетная плодовитость входит в доверительные интервалы фактических показателей плодовитости самок. Таким образом, прогноз

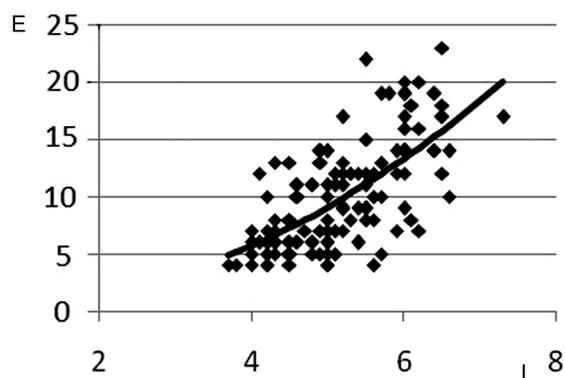


Рис. 4. Зависимость плодовитости *Gmelinoides fasciatus* (E , яич/самку) от длины тела самок (L , мм) на станции П2 в Петрозаводской губе Онежского озера.

Fig. 4. Dependence of fecundity of *Gmelinoides fasciatus* (E , eggs/female) on body length of females (L , mm) at station П2 in the Petrozavodsk Bay of Lake Onega.

плодовитости по длине тела самок всех размерных классов следует считать точным, т. к. рассчитанные параметры плодовитости совпадают с доверительными интервалами реальными значениями (Табл. 1).

Станция П3. На литорали станции П3 процесс размножения начинается, по крайней мере, в мае. В начале периода исследования доминируют самки с недавно отложенными яйцами в стадии 2 по классификации Вейгольда и Скадшейма (Роскл 1993). Соотношение самок с разными стадиями развития в целом совпадает с соотношением яйценосных самок на станции П1. В августе продолжают размножаться самки прошлой годней генерации и начинают приступать к размножению самки новой генерации. Заканчивается размножение в сентябре.

Таблица 1. Фактические и расчетные значения плодовитости *Gmelinoides fasciatus* в Петрозаводской губе Онежского озера, станции П1–П3.

Table 1. Actual and calculated fecundity of *Gmelinoides fasciatus* in the Petrozavodsk Bay of Lake Onega, stations П1–П3.

Размерный класс Size interval	L	n	Колебания фактической плодовитости, шт. Fluctuations in actual fertility, eggs			Колебания расчетной плодовитости, шт. Estimated fertility fluctuations, eggs	
			Мин–Макс Lim	Среднее Average	Доверительные интервалы Confidence intervals	Мин–Макс Lim	Среднее Average
Станция П1 / Station П1							
1	3.0–4.0	21	3–12	5.6±0.4	5–6	4–6	5
2	4.1–5.0	117	4–17	7.5±0.3	7–8	6–9	8
3	5.1–6.0	123	4–19	9.8±0.3	9–10	9–13	11*
4	6.1–7.0	18	7–24	14.3±1.3	12–17	13–17	15
5	7.1–8.0	8	11–20	14.4±1.2	12–17	17–21	19*
Станция П2 / Station П2							
1	3.0–4.0	6.0	4–7	5.0±0.5	4–6	3–6	4
2	4.1–5.0	43.0	4–22	7.8±0.6	7–9	6–9	7
3	5.1–6.0	43.0	5–20	11.7±0.6	11–13	9–13	11
4	6.1–7.0	15.0	4–23	14.5±1.4	12–17	14–18	16
Станция П3 / Station П3							
1	3.0–4.0	16.0	4–13	7.0±0.9	5–9	5–7	6
2	4.1–5.0	35.0	4–17	7.9±0.5	7–9	7–10	8
3	5.1–6.0	43.0	4–20	10.9±0.7	10–12	10–12	11
4	6.1–7.0	6.0	10–22	15±1.8	11–19	12–15	14
5	7.1–8.0	4.0	11–26	20±3.7	13–27	15–18	16

Примечание: L – длина, мм; n – количество измерений.

* Средняя расчетная плодовитость не входит в доверительный интервал фактической плодовитости.

Note: L – length, mm; n is the number of measurements.

* The average estimated fecundity is not included in the confidence interval of the actual fecundity.

Плодовитость на станции наблюдения ПЗ варьировала от 4 до 26 яиц/самку при средней плодовитости 8.3–9.5 яиц/самку. В течение периода исследования отмечено уменьшение средней длины самок от мая–июня к августу–сентябрю, что связано с началом размножения самок летней генерации и продолжающимся размножением самок прошлой генерации.

По результатам оценки количества яиц (E , яиц/самку) и длины тела яйценосных самок (L , мм) на мониторинговой точке ПЗ было получено уравнение:

$$E = (1.226 \pm 0.382)L^{(1.282 \pm 0.180)},$$

где $R = 0.55$ при $n = 105$; уравнение достоверно и коэффициенты достоверны (при $p < 0.05$).

Согласно алгоритму, описанному выше, был проведен анализ достоверности прогноза уравнения. Отмечено, что уравнение зависимости точно прогнозирует величину плодовитости для всех размерных классов самок на станции ПЗ (Табл. 1).

2. Особенности размножения *G. fasciatus* и зависимость плодовитости самок от длины тела в Кумса-губе Повенецкого залива

Станция К1. Плодовитость самок варьировала от 4 до 22 яиц/самку. Максимальная длина самцов и самок составляла 11.5 мм и 9.6 мм соответственно. Процесс размножения происходит в те же сроки, что в Петрозаводской губе. В конце мая отмечено доминирование самок (92%) с ранними стадиями эмбрионального развития яиц. В это же время зарегистрировано большое количество копулирующих пар. В течение сезона средняя длина самок снижается, что обусловлено постепенным замещением генерации прошлого года самками следующего года. В конце сентября рачков с длиной тела менее 1.5 мм не было, что указывает на завершение размножения амфиподы в условиях Повенецкого залива. Таким образом, на северной границе ареала размерно-возрастная структура популяции *G. fasciatus* подобна таковой в Петрозаводской губе.

Для условий Кумса-губы длину тела самок и количество их яиц связывает степенное уравнение:

$$E = (0.397 \pm 0.147)L^{(1.909 \pm 0.215)},$$

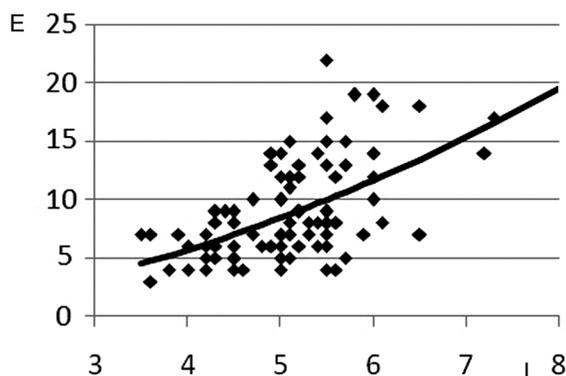


Рис. 5. Зависимость плодовитости *Gmelinoides fasciatus* (E , яиц/самку) от длины тела самок (L , мм) на станции К1 в Кумса-губе Онежского озера.

Fig. 5. Dependence of fecundity of *Gmelinoides fasciatus* (E , eggs/female) on body length of females (L , mm) at station K1 in the Kumsa Bay of Lake Onega.

где E – плодовитость, яиц/самку, L – длина тела самок, мм. $R = 0.64$ при $n = 109$, уравнение и коэффициенты достоверны (Рис. 5).

Проверка достоверности прогноза плодовитости показала, что средняя расчетная плодовитость почти для всех размерных групп входит в доверительные интервалы фактических показателей плодовитости самок (Табл. 2). Исключение составляет наименьший (1) класс самок (3–4 мм), где различие прогнозируемой плодовитости (4 яйца) на единицу ниже, чем нижняя граница полученных данных (5 яиц). В целом рассчитанное уравнение хорошо прогнозирует величину плодовитости для размерных классов самок на станции К1.

Станция К2. Максимальная длина самцов составила 11.5 мм, самок – 9.4 мм. Как и на других станциях Петрозаводской губы и Кумса-губы, в начале периода исследования (конец мая) доминировали самки с яйцами в стадии развития 2 (составлявшие до 98%). В период исследования на станции К2 плодовитость самок варьировала в пределах 4–19 яиц/самку. Максимальные значения плодовитости отмечены в июне и июле. Средняя длина самок в течение вегетационного периода изменялась от 4.6 до 5.3 мм.

Степенное уравнение связывает плодовитость (E , яиц/самку) и длину тела самок (L , мм):

$$E = (0.548 \pm 0.253)L^{(1.688 \pm 0.270)},$$

Таблица 2. Фактические и расчетные значения плодовитости *Gmelinoides fasciatus* в Кумса-губе Онежского озера, станции К1–К3.**Table 2.** Actual and calculated fecundity of *Gmelinoides fasciatus* in Kumsa Bay of Lake Onega, stations K1–K3.

Размерный класс Size interval	<i>L</i>	<i>n</i>	Колебания фактической плодовитости, шт. Fluctuations in actual fertility, eggs			Колебания расчетной плодовитости, шт. Estimated fertility fluctuations, eggs	
			Мин–Макс Lim	Средняя Average	Доверительные интервалы Confidence intervals	Мин–Макс Lim	Средняя Average
Станция К1 / Station K1							
1	3.0–4.0	9	3–7	5.5±0.5	5–7	3–6	4*
2	4.1–5.0	41	4–14	7.3±0.4	7–8	6–9	7
3	5.1–6.0	49	4–22	10.6±0.6	9–12	9–12	10
4	6.1–7.0	6	7–18	12.7±2.4	8–18	13–16	14
Станция К2 / Station K2							
1	3.0–4.0	4	4–7	4.8±0.8	3–6	4–6	5
2	4.1–5.0	38	4–14	7.5±0.5	7–9	6–8	7
3	5.1–6.0	35	4–19	8.8±0.6	8–10	9–11	10
4	6.1–7.0	9	10–19	15.3±1.1	13–18	12–15	13
Станция К3 / Station K3							
1	3.0–4.0	4	4–7	4.8±0.8	3–6	4–6	5
2	4.1–5.0	38	4–14	7.5±0.5	7–9	6–8	7
3	5.1–6.0	35	4–19	8.8±0.6	8–10	9–11	10
4	6.1–7.0	9	10–19	15.3±1.1	13–18	12–15	13

Примечание: *L* – длина, мм; *n* – количество измерений.

* Средняя расчетная плодовитость не входит в доверительный интервал фактической плодовитости.

Note: *L* – length, mm; *n* is the number of measurements.

* The average estimated fecundity is not included in the confidence interval of the actual fecundity.

где $R = 0.55$ при $n = 88$; уравнение достоверно и коэффициенты достоверны (при $p < 0.05$). Уравнение точно прогнозирует величину плодовитости для всех размерных классов самок на станции К2 (Табл. 2).

Станция К3. Плодовитость самок варьировала в пределах 4–19 яиц/самку. В течение вегетационного периода отмечено достоверное снижение их средней длины с мая по август, что доказывает постепенную смену самок поздних генераций прошлого года самками последующего года.

Уравнение, связывающее плодовитость (E , яиц/самку) и длину тела самок (L , мм), имело наименьшие $R = 0.62$ при $n = 78$:

$$E = (1.409 \pm 0.827)L^{(1.153 \pm 0.360)}$$

Уравнение и коэффициенты достоверны (при $p < 0.05$).

Проверка достоверности прогноза показала, что уравнение дает точный прогноз для станции К3 в Кумса-губе Онежского озера (Табл. 2).

3. Плодовитость самок *G. fasciatus* в Онежском озере

Полученные данные по уравнениям плодовитости для 6 мониторинговых станций из двух Онежских заливов обобщены (Рис. 6). Показано, что все уравнения достоверны, дают точный прогноз и возможность объединения выборок для получения единого уравнения расчета плодовитости по длине тела самок *G. fasciatus* для литорали северной части Онежского озера:

$$E = (0.396 \pm 0.089)L^{(1.965 \pm 0.131)},$$

при $R = 0.58$, при $n = 942$. Уравнение и коэффициенты достоверны (при $p < 0.05$).

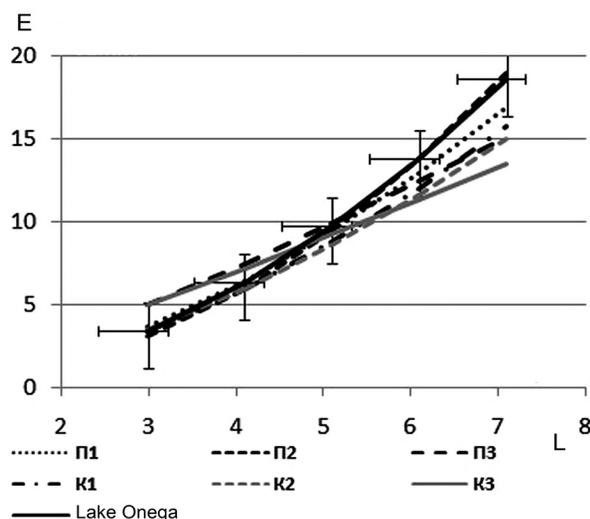


Рис. 6. Зависимость плодовитости *Gmelinoides fasciatus* от длины тела самок (L , мм) в Петрозаводской губе (на станциях П1, П2, П3), в Кумса-губе (К1, К2, К3) и в целом по двум губам Онежского озера.

Fig. 6. Dependence of fecundity of *Gmelinoides fasciatus* on body length of females (L , mm) in the Petrozavodsk Bay (at stations П1, П2, П3), Kumsa Bay (К1, К2, К3) and in general for two bays of Lake Onega.

Применимость единого уравнения для амфипод этого вида, отобранных из разных локалитетов, указывает на сходные закономерности генеративного роста *G. fasciatus* в различных районах литорали Онежского озера.

4. Сравнение плодовитости *G. fasciatus* из Онежского озера и других водоемов

Полученные для Онежского озера данные были сопоставлены с аналогичными уравнениями зависимости плодовитости от длины тела *G. fasciatus* из других водоемов: Ладожского озера (Барков и Курашов [Barkov and Kurashov] 2011), озера Арахлей (Матафонов [Matafonov] 2003), Братского водохранилища (Камалтынов и Томилов [Kamaltynov and Tomilov] 2004) и Невской губы (Berezina and Panov 2004).

Коэффициенты a и b уравнений для других водоемов сравнивали с доверительными интервалами коэффициентов a и b , полученных для Онежского озера (Рис. 7). Коэффициенты в уравнениях зависимости плодовитости от длины тела самок для Онежского озера достоверно отличались от полученных для перечисленных водоемов.

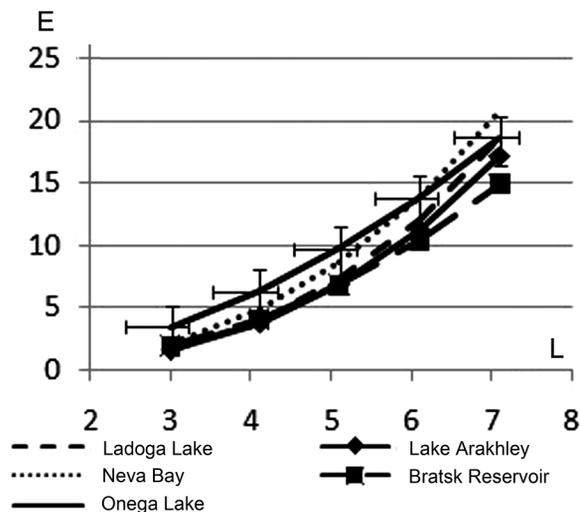


Рис. 7. Зависимость плодовитости *Gmelinoides fasciatus* (E , яиц/самку) от длины тела самок (L , мм) в разных водоемах: Ладожское оз., Невская губа, Онежское оз., оз. Арахлей и Братское водохранилище.

Fig. 7. Dependence of fecundity of *Gmelinoides fasciatus* (E , eggs/female) on body length of females (L , mm) in different water bodies: Lake Ladoga, Neva Bay, Lake Onega, Lake Arakhley and Bratsk Reservoir.

ОБСУЖДЕНИЕ

Количественные характеристики особенностей размножения и плодовитости отдельных видов, определенные при различных условиях внешней среды, необходимы для изучения продукционных возможностей популяций животных. Плодовитость пойкилотермных животных непосредственным образом связана с размерами самок, продуцирующих яйца. В толерантных условиях абсолютная плодовитость у пойкилотермных животных конкретных видов возрастает с увеличением длины их тел (Алимов [Alimov] 1989). Плодовитость самок относится к основным репродуктивным показателям, по которым судят о воспроизводительной способности амфипод. От числа жизнеспособной молодежи, вышедшей из яиц, во многом зависит будущее видовой популяции, ее процветание или гибель (Хмелева [Khmeleva] 1988).

Как известно (Алимов [Alimov] 1989), степенная зависимость плодовитости от длины животных справедлива в пределах лишь определенного размерно-возрастного диапазона. Нижняя граница этого диапазона определяется длиной,

которую животные достигают ко времени наступления половозрелости. По достижении самок определенной длины число потомков у них начинает уменьшаться, несмотря на продолжающееся увеличение длины. Это связано с ослаблением репродуктивной способности у особей старших возрастов. Длину животных, при которой наблюдается уменьшение их плодовитости, можно рассматривать как верхнюю границу размерного диапазона в уравнении зависимости плодовитости от их длины.

Для самок *G. fasciatus* в целом по двум северным губам Онежского озера на изученных станциях плодовитость варьировала от 3 до 26 яиц/самку. Близкие данные получены другими исследователями. Так, на юго-западном побережье Онежского озера в 2001 г. количество яиц на самку изменялось от 8 до 18 (Березина и Панов [Berezina and Panov] 2003). В 2005 г. в прибрежье г. Петрозаводска плодовитость рачков варьировала от 4 до 15 яиц/самку (Калинкина и др. [Kalinkina et al.] 2006). В целом показатели плодовитости по Онежскому озеру близки к показателям *G. fasciatus* Братского водохранилища, где максимальная плодовитость достигала 26 яиц на самку (Камалтынов и Томилов [Kamaltynov and Tomilov] 2001). В озере Байкал плодовитость самок вида *G. fasciatus* варьировала в пределах 3–32 яиц/самку (Бекман [Bekman] 1962). Максимальное количество яиц в марсупиуме *G. fasciatus* зарегистрировано в Невской губе Финского залива – 46 яиц/самку (Березина [Berezina] 2005).

Выше было показано, что коэффициенты в уравнениях зависимости плодовитости от длины тела самок *G. fasciatus* для Онежского озера достоверно отличаются от коэффициентов в уравнениях, полученных для Ладожского озера, озера Арахлей, Братского водохранилища и Невской губы. Это свидетельствует о специфичности условий обитания рачка в Онежском озере, влияющих на скорость генеративного роста.

Ранее доказано, что успешная натурализация *G. fasciatus* в новых условиях на северной границе ареала европейской части России (в Петрозаводской губе и Кумса-губе Повенецкого залива Онежского озера) объясняется достаточным количеством градусо-дней (2269–2626 за период конец мая – начало октября), которые определяют одногодичный жизненный цикл

с генерациями предыдущего года и текущего года. Кроме того, кормовые условия не являются лимитирующим фактором для развития популяции *G. fasciatus* на трех типах биотопов, различных по степени открытости для приобья – песчано-каменистом с зарослями макрофитов, каменистом и илистом с зарослями макрофитов (Сидорова [Sidorova] 2013).

Как известно, из абиотических факторов, влияющих на репродуктивное поведение гидробионтов, можно выделить основные – это свет (фотопериод), температура, кислород, соленость и давление. Возможно, главным из этих факторов является свет. Световой фактор интересен тем, что он может действовать как лимитирующим, так и регулирующим образом (Одум [Odum] 1975).

Согласно данным по изучению влияния фотопериодических реакций на репродуктивные процессы у водных беспозвоночных (Хмелева [Khmeleva] 1988), при оптимальных температурных условиях и увеличении светового дня у самок *Daphnia magna* Straus, 1820 (Crustacea, Cladocera) наблюдалось возрастание плодовитости, а с повышением температуры при таком же фотопериоде плодовитость снижалась. У *Polyartemia forcipata* S. Fischer, 1851 (Crustacea, Branchiopoda) из тундровых водоемов, где температура воды подвержена сильным колебаниям, изменение плодовитости не наблюдалось. Только при сокращении естественного фотопериода (конец августа) наступало уменьшение числа яиц в кладке. Результаты показали, что при отсутствии света плодовитость рачков заметно ниже, чем при длинном дне или круглосуточном освещении. Еще одним модельным видом для изучения влияния фотопериода был выбран пресноводный бокоплав *Gammarus lacustris* G.O. Sars, 1863 (Crustacea, Amphipoda) из водоемов разного типа, но расположенных примерно на одной широте, где суточный фотопериод и его изменения были в течение года одинаковыми, а температурный режим различался. В водоемах с постоянной температурой наблюдалось круглогодичное размножение бокоплавов, причем количество яйценосных самок в популяции составляло 2–6%, но при увеличении светового дня до 12.5 часов оно возрастало до 90%. Следовательно, повышенные значения плодовитости *G. fasciatus* в Онежском озере мо-

гут быть связаны с увеличением светового дня, обусловленным более северным расположением водоема (62° с. ш. Петрозаводская губа, 63° с. ш. Кумса-губа Повенецкого залива), в сравнении со станциями наблюдения на Ладожском озере (59°59' с. ш., 31°05' в. д.) (Барков и Курашов [Barkov and Kurashov] 2011), в Невской губе (примерно 60°09' с. ш., 29°23' в. д.) (Berezina and Panov 2004), в озере Арахлей (примерно 52°12' с. ш., 112°49' в. д.) и Братском водохранилище (примерно 54°00' с. ш., 113°04' в. д.) (Камалтынов и Томилов [Kamaltynov and Tomilov] 2004).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые для Онежского озера изучены особенности размножения чужеродной амфиподы *G. fasciatus*. Сроки размножения в условиях водоема приходятся на май–сентябрь. Минимальная длина тела яйценосных самок составляет 3.1 мм, средняя – 5.2 мм и максимальная длина размножающихся особей – 11.5 мм. Для самок *G. fasciatus* в целом по водоему на станциях наблюдения плодовитость варьирует от 3 до 26 яиц/самку, при средней плодовитости 9.5 яиц/самку. В течение периода исследования отмечено уменьшение средней длины самок от мая–июня к августу–сентябрю, что связано с началом размножения самок летней генерации и продолжающимся размножением самок прошлогодней генерации. Рассчитаны достоверные уравнения, позволяющие по длине тела прогнозировать плодовитость самок, что указывает на сходные закономерности генеративного роста *G. fasciatus* на литорали в северных заливах Онежского озера. В целом в Онежском озере плодовитость амфиподы выше в сравнении с плодовитостью этого же вида в Ладожском озере, Невской губе, озере Арахлей и Братском водохранилище. Это явление, вероятно, связано с географическим расположением Онежского озера, более высокими широтами и более продолжительным фотопериодом.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания № 0185-2021-0007 Института водных проблем Севера Карельского научного центра Российской академии наук.

ЛИТЕРАТУРА

- Alekseev V.A. and Tsalolikhin S.Ya. 2016.** Key to zooplankton and zoobenthos in fresh waters of European Russia. Vol. 2. Zoobenthos. Association of Scientific Publications KMK, Moscow–Saint Petersburg, 457 p.
- Alimov A. and Florinskaya T. (Eds). 2005.** Guidelines for the collection and processing of materials in the conduct of monitoring of biological pollution in the Gulf of Finland. Izdatel'stvo ZIN RAN, Saint Petersburg, 68 p. [In Russian].
- Alimov A.F. 1989.** Introduction to production hydrobiology. Gidrometeoizdat, Leningrad, 152 p. [In Russian].
- Arbačiauskas K. 2002.** Ponto-Caspian amphipods and mysids in the inland waters of Lithuania: history of introduction, current distribution and relations with native malacostracans. In: E. Leppäkoski, S. Gollasch and S. Olenin (Eds). Invasive aquatic species of Europe – Distribution, impacts and management. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht: 104–115. https://doi.org/10.1007/978-94-015-9956-6_11
- Barbashova M.A., Trifonova M.S. and Kurashov E.A. 2021.** Features of the spatial distribution of invasive amphipod species in the littoral of Lake Ladoga. *Russian Journal of Biological Invasions*, **12**(2): 136–147. <https://doi.org/10.1134/S207511172102003X>
- Barkov D.V. and Kurashov E.A. 2011.** Population characteristic and sand life cycle of the Lake Baikal invader *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) (Crustacea: Amphipoda) in Lake Ladoga. *Inland Water Biology*, **4**(2): 192–202. <https://doi.org/10.1134/S1995082911020040>
- Bekman M. 1962.** Ecology and production of *Micrurus possolsii* Sow. and *Gmelinoides fasciatus* Stebb. *Proceedings of Limnological Institute*, **2**: 141–155. [In Russian].
- Berezina N.A. 2004.** Peculiarities, features and consequences of the distribution of alien species of amphipods in the aquatic ecosystems of Europe. In: A.F. Alimov and N.G. Bogutskaya (Eds). Biological invasions in aquatic and terrestrial ecosystems. KMK Scientific Press Ltd., Moscow–Saint Petersburg: 254–268.
- Berezina N.A. 2005.** Seasonal dynamics of the structure and fertility of the population of the Baikal amphipod (*Gmelinoides fasciatus*, Amphipoda, Crustacea) in the thicket zone of the Neva Bay. *Zoological Journal*, **84**(4): 411–419. [In Russian].
- Berezina N.A. 2007.** Invasions of alien amphipods (Amphipoda: Gammaridae) in aquatic ecosystems of North-Western Russia: pathways and consequences. *Hydrobiologia*, **590**: 15–19. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-0753-z>
- Berezina N.A. and Panov V.E. 2003.** Establishment of the Baikalian Amphipod *Gmelinoides fasciatus* (Amphipoda, Crustacea) in Lake Onega. *Entomological Review*, **83**(Suppl. 2): 171–174.

- Berezina N.A. and Panov V.E. 2004.** Distribution, population structure and salinity tolerance of the invasive amphipod *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) in the Neva Estuary (Gulf of Finland, Baltic Sea). *Hydrobiologia*, **514**: 199–206. https://doi.org/10.1007/978-94-017-0920-0_18
- Filatov N.N. (Ed.). 2010.** Lake Onega. Atlas. Karelian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, 151 p. [In Russian].
- Freindling V.A. 1974.** Physical and geographical characteristics of the northern part of the Povenets Bay of Lake Onega. In: V.A. Freindling (Ed.). Protection and use of water resources of Karelia. Karelskiy filial AN SSSR, Petrozavodsk: 4–12. [In Russian].
- Grabowski M., Jazdzewski K. and Konopacka A. 2007.** Alien Crustacea in Polish waters – Amphipoda. *Aquatic Invasions*, **2**(1): 25–38. <https://doi.org/10.3391/ai.2007.2.1.3>
- Hulme P.E., Pyšek P., Nentwig W. and Vilà M. 2009.** Will threat of biological invasions unite the European Union? *Science*, **324**: 40–41. <https://doi.org/10.1126/science.1171111>
- Ioffe Ts.I. 1968.** Review of work performed on the acclimatization of food invertebrates for fish in reservoirs. *Izvestiya GosNIORH*, **67**: 7–29. [In Russian].
- Ioffe Ts.I. 1974.** Enrichment of the food base for fish in the reservoirs of the USSR by acclimatization of invertebrates. *Izvestiya GosNIORH*, **100**: 3–226. [In Russian].
- Ivanter E.V. and Korosov A.V. 2010.** Elementary biometrics. Izdatel'stvo PetrGU, Petrozavodsk, 104 p. [In Russian].
- Jazdzewski K. and Konopacka A. 2002.** Invasive Ponto-Caspian species in waters of the Vistula and Oder basins and the southern Baltic Sea. In: E. Leppäkoski, S. Olenin and S. Golasch (Eds). Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston and London: 384–398. https://doi.org/10.1007/978-94-015-9956-6_39
- Kalinkina N.M., Syarki M.T. and Fedorova A.S. 2006.** Dynamics of population indicators of the invasive species *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) in the Petrozavodsk Bay of Lake Onega. Northern Europe in the XXI century: nature, culture, economics. Materials of the international conference dedicated to the 60th anniversary of the KarRC RAS (October 24–27, 2006), Petrozavodsk: 269–271. [In Russian].
- Kamaltynov R.M. and Tomilov A.A. 2001.** Population dynamics of *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) (Crustacea, Amphipoda) in the Bratsk Reservoir. Natural Resources of Transbaikalia and Problems of Nature Management. Materials of the scientific conference (September 10–15, 2001). Chita: 490–491. [In Russian].
- Khmeleva N.N. 1988.** Patterns of reproduction of crustaceans. Science and technology, Minsk, 208 p. [In Russian].
- Kirillova V.A. 1975.** Morphometric characteristics of the littoral zone of Lake Onega. In: I.M. Raspopov (Ed.). Littoral zone of Lake Onega. Nauka: Leningradskoe otdeleniye, Leningrad: 15–21. [In Russian].
- Kurashov Ye.A., Barbashova M.A., Dudakova D.S., Kapustina L.L. et al. 2018.** Ladoga Lake ecosystem: present-day conditions and trends in late XX to early XXI century. *Biosfera*, **10**(2): 65–121. [In Russian]. <https://doi.org/10.24855/biosfera.v10i2.439>
- Malinina T.I. and Solntseva N.O. 1972.** Seiches of Lake Onega. Dynamics of water masses of Lake Onega. Nauka, Leningrad, 58 p. [In Russian].
- Matafonov D.V. 2003.** Comparative ecology of amphipods: *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) and *Gammarus lacustris* (Sars, 1863) in Ivano-Arakhlei lakes. Abstract of the Candidate of Biological Sciences Thesis. Ulan-Ude, 20 p. [In Russian].
- Nilova O. 1976.** Some features of ecology and biology of *Gmelinoides fasciatus* Stebb. Acclimatized in Lake Otradnoye in Leningrad region. *Izvestiya GOSNIORCH*, **110**: 10–15. [In Russian].
- Odum Y. 1975.** Fundamentals of Ecology. Mir, Moscow, 744 p. [In Russian].
- Panov V.E. 1996.** Establishment of the Baikalian endemic amphipod *Gmelinoides fasciatus* in Lake Ladoga. *Hydrobiologia*, **322**: 187–192. https://doi.org/10.1007/978-94-009-1655-5_29
- Panov V. and Pavlov A. 1986.** Guide to the quantitative determination of aquatic invertebrates in the reeds and rushes. *Hydrobiological Journal*, **22**: 87–88. [In Russian]. https://doi.org/10.1007/978-94-009-1655-5_29
- Pockl M. 1993.** Reproductive potential and lifetime potential fecundity of the freshwater amphipods *Gammarus fossarum* and *G. roeseli* in Austrian streams and rivers. *Freshwater Biology*, **30**: 73–91. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1993.tb00790.x>
- Sabylina A.V. and Ryzhakov A.V. 2007.** Lake Onega and its tributaries. General characteristics. In: P.A. Lozovik, T.P. Kulikova and N.N. Martynova (Eds). State of water bodies in the Republic of Karelia based on the results of monitoring in 1998–2006. Karelskiy Nauchnyy Tsentr, Petrozavodsk: 29–40. [In Russian].
- Seebens H., Blackburn T.M., Dyer E.E., Genovesi P. et al. 2017.** No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nature Communications*, **8**(1): 14435. <https://doi.org/10.1038/ncomms14435>
- Sidorova A.I. 2013.** Structural and functional characteristics of the population of the Baikalian invader *Gmelinoides fasciatus* Stebbing (Crustacea: Amphipoda) at the northern border of the range (Lake Onega). Abstract of the Candidate of Biological Sciences Thesis. Petrozavodsk, 25 p.