

УДК 595.3.591.121

**В.Ф. КУЛЄШ**, д. б. н., проф.,  
Білоруський державний педагогічний університет,  
вул. Советська 18, Мінськ, 220809, Білорусь,  
e-mail: victor\_kulesh@tut.by

## ОСОБЛИВОСТІ ЖИТТЄВОГО ЦИКЛУ ПРІСНОВОДНИХ КРЕВЕТОК ЗІ СКОРОЧЕНИМ ЛИЧИНКОВИМ РОЗВИТКОМ

---

Показано, що види прісноводних креветок роду *Macrobrachium* (Palaemonidae) зі скороченим періодом личинкового розвитку придатні для вселення у штучні водойми-охолоджувачі енергетичних об'єктів з метою збагачення їх кормової бази та культивування. Перспективним об'єктом для цього може бути креветка *Echopalaemon modestus* (Heller) з широким діапазоном екологічної пластичності та високим ступенем виживання личинок.

**Ключові слова:** прісноводні креветки, рід *Macrobrachium*, скорочений личинковий розвиток, плодючість, об'єм яйця, сибірський шрімс, аквакультура.

Серед родини креветок родини Palaemonidae одним із найчисленніших екологічно і економічно значущих є рід *Macrobrachium* Bate, 1868, представники якого мають значну комерційну цінність і є ключовими елементами харчових ланцюгів водних екосистем, складаючи частину раціону багатьох видів риб, а також алігаторів, черепах, ссавців і водних птахів.

Прісноводні креветки всеїдні, вони ефективно використовують різноманітні місцеві харчові ресурси [30]. Наприклад, більшість видів креветок басейну Амазонки харчуються водними личинками членистоногих, особливо двокрилих, волохокрильців, веснянок, а також гіллястовусими, остракодами, олігохетами, грибами, насінням рослин, губками [22]. У лісових струмках Гонконгу досить крупний хижак-універсал *M. hainanense* споживає різноманітних безхребетних, причому у сезон дощів переважно молюсків, а у сухий сезон — личинок хірономід, одноденок і веснянок [33]. До складу харчового спектру східної річкової креветки *M. nipponense* з водойми-охолоджувача Березовської ГРЕС (Білорусь) також входять личинки комах, дрібні молюски, рослинні компоненти, екскременти риб, детрит як тваринного, так і рослинного походження, залишки комбікормів при садковому утриманні риб [3].

---

Ц и т у в а н н я: Кулєш В.Ф. Особливості життєвого циклу прісноводних креветок зі скороченим личинковим розвитком. *Гідробіол. журн.* 2020. № 2 (332). С. 42—58.

Рід *Macrobrachium* включає більш ніж 240 видів [9]. Вони зустрічаються переважно у трьох окремих ареалах: Індо-Тихоокеанському регіоні (де спостерігається їх максимальна різноманітність), у Західній Африці та на Американському континенті [9, 12, 14, 42]. Необхідно зазначити, що після 2000 р. описані нові представники даного роду, наприклад, більше п'яти видів з Центрально-Американського регіону [38, 51] та три види з Індії [21].

Рід *Macrobrachium* можна розглядати як монофілетичну еволюційну гілку, представники якої заселили виключно прісне та солонувате середовище. Його види можуть стати підходящою моделлю для вивчення еволюційних переходів евригалінних креветок від предків, що живуть в солоній воді, на шляху прогресивного освоєння та адаптації до прісної [8, 9]. Види креветок роду *Palaemonidae* представляють всю гаму репродуктивних стратегій — від повного метаморфозу з кількома тисячами дуже дрібних личинок зоеа до майже прямого розвитку з нечисленних, але великих за розміром яєць, весь життєвий цикл яких протікає лише у прісній воді [1, 10, 11, 18, 20, 23, 32, 36, 41, 44].

У зв'язку з цим метою роботи був аналіз життєвих циклів прісноводних креветок із скороченим личинковим розвитком і вибір найбільш перспективних видів для інтродукції у водойми-охолоджувачі ТЕС і АЕС для збагачення їх кормової бази і аквакультури.

### Матеріал і методика досліджень

Аналіз скороченого личинкового розвитку проведено на креветках роду *Palaemonidae* Rafinesque, 1815, переважно р. *Macrobrachium*. При дослідженні Капчагайського водосховища (басейн р. Ілі, Казахстан) експедицією Інституту зоології НАН Білорусі у 1987 р. вперше для даного регіону був виявлений новий вид прісноводних креветок, ідентифікований як сибірський шрімс *Exopalaemon modestus* (Heller) [7]. Великі поселення цього виду заселяли зони піщаних мілководь Капчагайського водосховища і легко відловлювались невеликою (2,5 м) дрібнокомірчастою сіткою. Одночасно з *E. modestus* був виявлений і інший вид прісноводних креветок — східна річкова креветка *Macrobrachium nipponense* (De Haan). На відміну від першого виду, ці креветки розташовувалися на більшій глибині серед заростей вищих водних рослин.

Креветки були доставлені в акваріальну Інституту зоології НАН Білорусі та інкубцех дослідного рибгоспу «Білоозерський» для дослідження росту та розвитку на скидній воді Березовської ГРЕС (Брестська обл., Білорусь).

Статевозрілих особин утримували в акваріумах об'ємом 40 л і пластикових ваннах довжиною 60 і шириною 25 см (площа 0,15 м<sup>2</sup>), висота стовпа води становила близько 20 см. Експериментальні ємності наполовину затінювали і в них поміщали схованки для креветок у вигляді пластмасових і керамічних трубок. Один раз на сім діб відбувалася повна заміна води. Воду брали з теплового скидного каналу і фільтрували за допомогою млинового сита № 21,5. Воду постійно аерували. Температуру підтриму-

вали за допомогою термостатичного пристрою. Креветок годували з надлишком свіжим рибним фаршем і личинками хірономід із системи водо-йми-охолоджувача (ВО) теплоелектростанції.

Яйця вимірювали відразу ж після відкладання на плеоподи самок на стадії «без вічка» під бінокулярном за допомогою мікрометра, їх об'єм розраховували за формулою еліпсоїда [7, 34].

Розвиток, ріст і виживання личинок досліджували при індивідуальному утриманні кожної особини у скляних стаканах об'ємом 100 мл без аерації та при утриманні групами в акваріумі з аерацією. Воду в склянках міняли щодоби, в акваріумі — раз на сім діб. Експерименти проводили при температурі 16—19 °С, 20—22 °С, 25—28 °С (індивідуальне утримання); 20—22 °С (групове утримання, початкова щільність посадки 10 екз/л). Загальну довжину личинок вимірювали від вістря рострума до кінця тельсона (виключаючи щетинки) під бінокулярном із застосуванням мікрометра, а молодь і статевозрілих особин за допомогою штангенциркуля.

Мінливість показників росту і розвитку креветок оцінювали за стандартним відхиленням (*sd*). Як міра мінливості був узятий коефіцієнт варіації (*cv*, %). Отриманий матеріал обробляли із застосуванням програмного пакету STATISTICA 7.0.

### Результати досліджень та їх обговорення

Згідно даними Sollaud, 1923 (цит. за [13]), який на підставі кількості, розмірів яєць, тривалості личинкового розвитку, а також кількості стадій зоеа [1, 13] описав три типи розвитку личинок р. *Macrobrachium*, прісноводні види характеризуються переважно третім, «скороченим» типом розвитку без вільноплаваючих личинок. У межах цього типу можна виділити «частково скорочений тип» (з двома або трьома стадіями) і «повністю скорочений тип» (лише з однією стадією) [20].

Найперше повідомлення щодо скороченого личинкового розвитку у р. *Macrobrachium* було зроблено (цит. за [11]) для бразильського виду *M. potiuna* (Müller, 1880) (відомого на той час як *Palaemon potiuna*) і лише через 90 років у літературі з'явилися роботи про скорочений личинковий розвиток у інших видів прісноводних креветок род. *Palaemonidae* (табл. 1). Тобто, кількість яєць у чисто прісноводних видів коливається від 8—11 у *Palaemonetes mercedae* і 8—19 у *M. inpa* до 150 у *M. brasiliense* і *M. nattereri*. Розмір і об'єм яєць також суттєво змінюються: від 1,16 мм × 0,85 мм у *E. modestus* до 3,66 мм × 2,44 мм у *M. ferreirai*.

Таким чином, однорозмірні самки у креветок зі скороченим личинковим розвитком показують явно нижчу плодючість, а личинки, які щойно проклюнулись, більшого розміру і містять більше жовтка. Крім того, личинки, зазвичай, виявляють бентичну поведінку, не харчуються, а вся личинкова фаза сильно скорочується як за тривалістю розвитку, так і за кількістю стадій від вилуплення до метаморфозу [8].

Довжина і ширина яєць у цієї групи у кілька раз вище, ніж у видів з «напівскороченим» і «типовим» (повним) типами личинкового розвитку,

яким притаманні численні планктонні стадії зоеа [1], тобто еволюційний розвиток, пов'язаний із освоєнням прісних вод, пішов по шляху збільшення розмірів яєць і зниження їх кількості у кладці. Напівскорочений личинковий розвиток типовий для видів солонуватих вод, які багаті первинною продукцією, у той час як скорочений метаморфоз із прямим розвитком характерний для видів, що мешкають в прісних внутрішніх водах, бідних планктоном [32].

Припускалось, що продукування великих яєць і скорочення планктонної личинкової фази є результатом поступової еволюційної зміни, так званого опріснення [20]. Ця гіпотеза була підтверджена дослідженнями локальних варіацій розміру яєць і характеристик личинок східної річкової креветки *M. nipponense*, у прісноводних популяцій якої яйця значно крупніші порівняно з солонуватоводними [36]. Аналогічна тенденція відмічена і у внутрішньовидовій мінливості розміру яєць неотропічного видового комплексу *M. amazonicum* [45] і австралійської креветки з роду *Atyidae Paratya australienses* [54].

Однак деякі фахівці стверджують (цит. за [11]), що ні число яєць, ні їх розмір не можуть бути прийняті до уваги «як послідовні провісники умов, пов'язаних з розвитком, а розмір яєць, з іншого боку, є лише корисним натяком до ймовірності деякої міри скороченого личинкового розвитку». Цей висновок справедливий, якщо проаналізувати взаємозв'язок об'єму яєць з їх кількістю у кладці лише всередині групи видів з «скороченим типом» личинкового розвитку. Як видно з рисунка 1, ніякої закономірності тут не спостерігається.

Для прісноводних видів із «скороченим» личинковим періодом характерний і вузький діапазон розміру яйцекладки (6—110 яєць) порівняно з евригалінними (195—24 800). Вони ж характеризуються меншими розмірами і більш раннім дозріванням [34]. Різні розміри статевозрілих самок зустрічаються у різних популяцій одного виду залежно від солоності води. Наприклад, значна кількість особин у прісноводних популяціях *M. nipponense* дозріває при загальній довжині 30 мм, у той час як особини з естуаріїв досягають статевої зрілості при 45 мм [35]. Можна зробити висновок про те, що рання зрілість знижує ймовірність передрепродуктивної смертності у швидкоплинних потоках.

Одна з проблем, пов'язаних із «скороченим» личинковим розвитком у палемонідних креветок, полягає у складності визначення періоду завершення личинкової стадії або, іншими словами, встановлення факту метаморфозної линьки. Для багатьох декапод з тривалим личинковим розвитком момент метаморфозу досить зрозумілий, тому що відразу після такої линьки спостерігаються чіткі морфологічні та поведінкові зміни. Наприклад, після метаморфозу планктонних зоеа *M. nipponense* і *M. rosenbergii* у «постличинку», остання відразу переходить на бентосний спосіб життя [25, 52].

Для деяких видів із «скороченим» розвитком без вільноплаваючої личинкової стадії, наприклад *M. iheringi*, момент метаморфозу менш визначений і багато авторів після другої личинкової стадії виділяють «мега-

лопу» [11, 13, 48, 49, 50]. Не зовсім зрозуміло, чи відноситься вона до зоeальної стадії або її слід віднести до однієї із стадій постличинкового розвитку. Тут необхідно вказати на один дуже важливий факт. Личинки всіх видів із «скороченим» типом не живляться екзогенно і підтримують свою життєдіяльність за рахунок жовткового мішка, який займає майже весь цефалоторакс. Запас жовтка достатній, щоб підтримувати личинку впродовж дуже короткої личинкової стадії. При переході на стадію «постличинки» запас жовтка закінчується, при цьому відбуваються морфологічні зміни ротового апарату, що дозволяють вловлювати живий корм або оформлені частки детриту. З огляду на це у таблиці 1 ми стадію мегалопи прирівняли до третьої личинкової стадії.

Для креветок із «скороченим» личинковим розвитком характерні в основному три стадії зоeа (див. табл. 1). Дві личинкові стадії зареєстровані нами для *E. modestus* при вирощуванні на скидній воді теплоелектростанції (оригінальне дослідження) і при вирощуванні у лабораторних умовах у солонуватій воді 3,12—4,03 ‰ [24]. Одна стадія зоeа відмічена для *M. hendersonianum* і *Palaemonetes mercedae*. Ці види демонструють додаткові «більш удосконалені» характеристики єдиної личинкової стадії: рostrum з додатковими шипами, стеблові очі, добре розвинені нижні щелепи, одногіллясті періоподи і всі добре розвинені плеоподи. Оскільки зоeа *M. hendersonianum* і *P. mercedae* мають функціональні плеоподи (риса мегалопи), її тип личинкового розвитку відповідає «скороченому» розвитку прямого типу. Отже, перша личинкова стадія цих видів має бути прирівняна до мегалопи [11, 20].

Відповідно до великих яєць, довжина личинок першої личинкової стадії досить велика і коливається від  $4,08 \pm 0,12$  мм у *E. modestus* до 7 мм у *M. hendersonianum*. Личинки, що проклюнулись з яєць, відразу ж починають вести бентосний спосіб життя. Зазвичай вони опускаються на дно, чіпляючись за субстрат за допомогою другої і третьої пари максиллапед, малорухомо або взагалі нерухомо. Тривалість личинкового періоду у цих креветок різко скорочена і при досить широкому температурному інтервалі 16—30° С становить від 2,5 до 15 діб (див. табл. 1). Кількість яєць у кладці не корелює з їх розмірами (див. рис. 1).

На рисунку 2 представлено співвідношення тривалості личинкового періоду і розміру першої стадії зоeа. Тут вже відмічена слабо виражена тенденція збільшення розмірів тіла першої личинкової стадії з тривалістю личинкового періоду, яка може бути описана лінійним рівнянням:

$$Dq = 4,74L_1 - 14,95 (R^2 = 0,31), \quad (1)$$

де  $Dq$  — період розвитку личинок, діб;  $L_1$  — довжина першої стадії зоeа, мм.

Аналізуючи різні типи личинкового розвитку у креветок род. *Palaemonidae* і вплив чинників навколишнього середовища, можна зробити дуже важливий висновок, що вільноплаваючі планктонні личинки у ви-

Таблиця 1

## Порівняльна характеристика скороченого личинкового розвитку у креветок род. Palaemonidae

Види	Регіони, умови існування	Плодючість, яєць	Довжина × ширина яйця, мм/об'єм яйця, мм <sup>3</sup>	Кількість личинкових стадій	Довжина першої стадії зооа, мм	Час розвитку зооа, діб	Умови вирощування личинок	Джерела
<i>Macrobrachium asperatum</i> (Von Martens)	Річки о-ва Тайвань	26—116	$\frac{1,6 \times 1,3}{1,42}$	3	4,7	~ 2,5	Скляні ємності 4 л, 28,3—29,8 °С	[49]
<i>M. brasiliense</i> (Heller)	Річки і лісові струмки басейну Амазонки	30—150	$\frac{2,41 \times 1,91}{4,60}$	3	5,15	7—11	—	Vega, 1982, цит. за [32]
<i>M. ferreirai</i> Kensley and Walker	- "	25—35	$\frac{3,66 \times 2,44}{7,40}$	3	6,24	—	Окремі ємності, 100 мл	[32]
<i>M. iheringi</i> (Ortmann)	Річки Південного сходу Бразилії	55—110	$\frac{2,02 \times 1,54}{2,51}$	3	4,7	15	Чашки Петрі з піском на дні, 20 °С	[11]
<i>M. inpa</i> Kensley and Walker	Лісові струмки басейну Амазонки	8—19	$\frac{2,39 \times 1,67}{3,30}$	3	6,01±0,11	10—11	Акваріум, 26—28 °С	[31]
<i>M. jelskii</i> (Miers)	Водойми басейнів річок Південної Америки	35—100	$\frac{2,17 \times 1,58}{2,84}$	3	5,45	9—15	27 °С	[16]



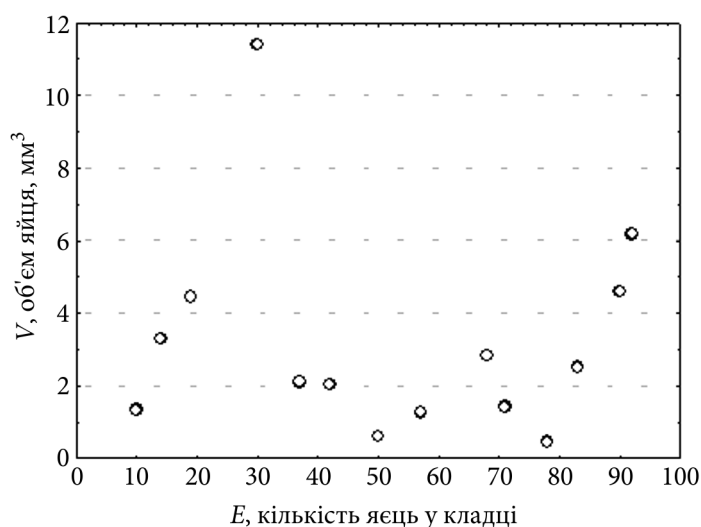
Продовження табл. 1

Види	Регіони, умови існування	Плодючість, яєць	Довжина × ширина яйця, мм/об'єм яйця, мм <sup>3</sup>	Кількість личинкових стадій	Довжина першої стадії зоса, мм	Час розвитку зоса, діб	Умови вирощування личинок	Джерела
<i>M. jelskii</i> (Miers)	Водойми басейну Амазонки	23,95±14,8	—	3	5,95	7—8	Окремі ємності, 80 мл, 26—27,5 °С	[29, 40]
<i>M. malayanum</i> (Roux)	Річки Малайзійського п-ва	—	$\frac{1,75 \times 1,35}{1,67}$	3	4,3	5	Окремі ємності, шириною 9 см, 28—30 °С	[13]
<i>M. nattereri</i> (Heller)	Річки і струмки басейну Амазонки	34—150	$\frac{2,58 \times 2,14}{6,18}$	3	5	~8	—	[28, 47]
<i>M. niphanae</i> Shokita and Takeda	Річки центрального Тайланду	32—81	$\frac{1,63 \times 1,22}{1,27}$	3	4,3	~3	Окремі ємності, 24,5—28 °С	[50]
<i>M. petronioi</i> Melo, Loba and Fernandes	Прісні води Бразилії	19—80	$\frac{1,21 \times 0,98}{0,61}$	3	4,10±0,19	~5,5	Контейнери 100 мл з піском, ~ 25 °С	[39]
<i>M. rotunda</i> (Mueller)	Прісні води південної Бразилії	19—65	$\frac{1,37 \times 2,17}{2,04}$	3	4,10±0,14	—	—	[39, 44]

Продовження табл. 1

Види	Регіони, умови існування	Плодючість, яєць	Довжина × ширина яйця, мм/об'єм яйця, мм <sup>3</sup>	Кількість личинкових стадій	Довжина першої стадії зоеа, мм	Час розвитку зоеа, днів	Умови вирощування личинок	Джерела
<i>M. shokitai</i> Fujino et Baba	Річки архіпелагу Рюкю, Японія	15—58	$\frac{1,97 \times 1,43}{2,11}$	3	4,92	2,0—2,2	Ванна діаметром 36 см, 28—29,3 °С	[48]
<i>M. totonacum</i> Mejia, Alvarez, Hartoll	р. Сан-Антоніо, Мексика	9—28	$\frac{1,94 \times 2,26}{4,45}$	3	5,95	~24	Окремі ємності, 20 мл, 20 °С	[37]
<i>Ехоралаеетон модестус</i> (Heller)	Водойми Далекого Сходу, Китай, Кореї	30—127	$\frac{1,16 \times 0,85}{0,45}$	2	4,08 ± 0,12	5—10	Окремі ємності, 100 мл, 16—26 °С	Оригінальні дані
<i>M. hendersoni</i> (Tivari)	р. Malaprabha, Індія	—	—	1	—	~7	—	[32]
<i>Ралаеетонетес мерседас</i> Pereira	Річки басейнів Амазонки та Оріноко	8—11	$\frac{2,01 \times 1,13}{1,34}$	1	4,68	5	Окремі ємності, 100 мл	[27]



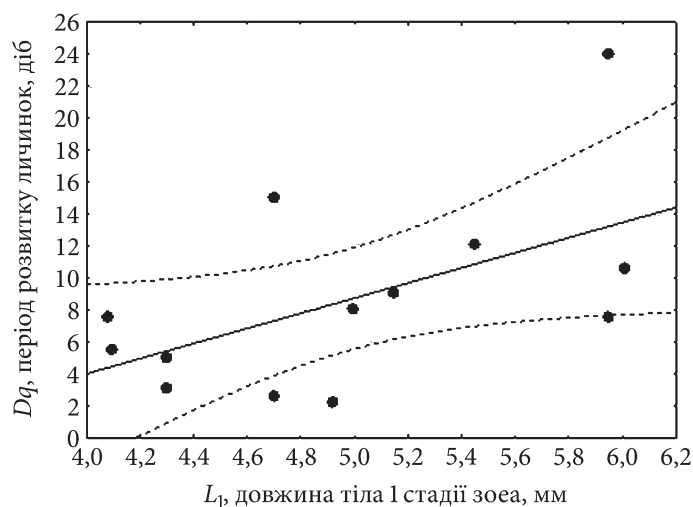


**Рис. 1.** Співвідношення об'єму яйця ( $V$ ) і плодючості ( $E$ ) у представників род. *Palaemonidae* зі скороченим личинковим розвитком; емпіричні дані з табл. 1

дів з «повним» і «напівскороченим» типом личинкового розвитку зможуть розвиватися лише у стоячих або відносно малопроточних мінералізованих водах з достатнім освітленням, щоб підтримати високу чисельність кормового фіто- і зоопланктону. Місця існування цих видів характерні переважно для продуктивних солоних і солонуватих вод. У той же час у продукційно бідних внутрішніх водах можуть успішно існувати лише види зі «скороченим» личинковим розвитком (личинкова стадія з ендогенним типом живлення). Це справедливо не лише для р. *Macrobrachium*, але і для родів *Palaemonetes*, *Pseudopalaemon*, *Euryrhynchus*, *Desmocarid* [8, 22, 32].

З тієї ж причини можна припустити, що скорочений метаморфоз з прямим розвитком виник під тиском відбору бідних планктоном вод. Це особливо чітко простежується у перехідних зонах, де низькопродуктивні лісові води регулярно змішуються з прозорою високопродуктивною водою р. Амазонки протягом щорічних паводків [32]. Ймовірно, це характерно і для інших географічних областей.

Вищевикладене дає підстави дійти висновку, що прісноводні креветки зі скороченим личинковим розвитком є найбільш перспективними об'єктами для акліматизації у низькопродуктивні водойми-охолоджувачі помірної зони для збагачення їх кормової бази. Виходячи з аналізу літератури та наших експериментальних досліджень, найбільш перспективним видом для цієї мети, як доповнення до *M. nipponense*, яка була акліматизована і натуралізувалась у низці водойм помірної зони [2, 4, 6, 7], може бути сибірський шрімс *E. modestus*. Насамперед, цей вид екологічно пластичний, стійкий до дефіциту кисню — летальні порогові вмісту кисню у воді при температурі 22,0—24,5 °С в оз. Ханка становлять 0,57—0,96 мг/л,



**Рис. 2.** Тривалість періоду розвитку личинок у залежності від довжини тіла першої стадії зоєа; емпіричні дані з табл. 1; пряма згідно з рівнянням (1)

а діапазон толерантних температур — від 1 і вище 35 °С [5]. Його ареал в азійській частині континенту досить широкий — на півночі він доходить до сибірських річок, на півдні — до південного краю Китаю і о. Тайвань, також зустрічається у водоймах Далекого Сходу (басейни річок Амура, Уссурі), Кореї, Японії. Максимальні скупчення *E. modestus* відмічені у літоральній зоні [5, 18, 46]. Зазвичай популяції сибірського шрімсу успішно співіснують зі східною річковою креветкою, яка займає іншу екологічну нішу, тримаючись переважно на більшій глибині [17]. У кінці ХХ ст. *E. modestus* потрапив у західну частину Північної Америки — у р. Колумбію і водойми її басейну (як вважають, з баластними водами) [15]. Креветка зайняла одне з провідних місць у бентосному угрупованні цих водойм, досягаючи чисельності 2,0 екз/м<sup>2</sup> і біомаси 0,30 г/м<sup>2</sup> [55].

Завдяки невеликим розмірам цей вид є перспективним харчовим об'єктом для багатьох риб. В оз. Ханка у період викльову личинок їх у масі поїдає молодь майже всіх риб. Основою харчування самих креветок є залишки відмерлих макрофітів і детрит [5]. Крім того, *E. modestus* має велику комерційну цінність. В огляді креветок род. Palaemonidae Китаю чотири види (*E. modestus*, *E. carinicauda*, *E. orientis* і *E. annandalei*) було визнано економічно важливими для північної частини країни (цит. за [17]). У деяких великих озерах продукція *E. modestus* становить половину або навіть більшу частину загального улову креветок. Завдяки харчовим якостям ця креветка в останні роки завоювала весь ринок Китаю і її стало вигідно вирощувати у ставковій аквакультури [19, 26].

Довжина особин річкової форми цього виду у районі оз. Ханка не перевищує 50 мм, а озерної може досягати 75 мм, довжина статевозрілих особин — 30—47 мм [5]. Довжина карапакса статевозрілих особин *E. to-*

Таблиця 2  
Розвиток і виживання ( $U^{-1}$ , %) личинок *Exorhateon modestus* при різній температурі на склданій воді Березівської ГРЕС

Час, доба	Кількість личинок, екз.											
	16—19 °С*			20—22 °С*			20—22 °С**			25—26 °С*		
	I стадія зоеа	II стадія зоеа	п/л	I стадія зоеа	II стадія зоеа	п/л	I стадія зоеа	II стадія зоеа	п/л	I стадія зоеа	II стадія зоеа	п/л
0	49			29			23			14		
1	45			25	4		23			5	8	
2	43	2		2	27		17	3			10	
3	13	31			29		13	7			10	
4		44			23	6	6	14			4	6
5		40				29	4	13				10
6		39						6				
7		37						4				
8		26	7									
9		5	24									
10			26									
$U^{-1}$ , %			53,1			100						82,6

\* Роздільне утримання в стаканах; \*\* спільне утримання в акваріумі.

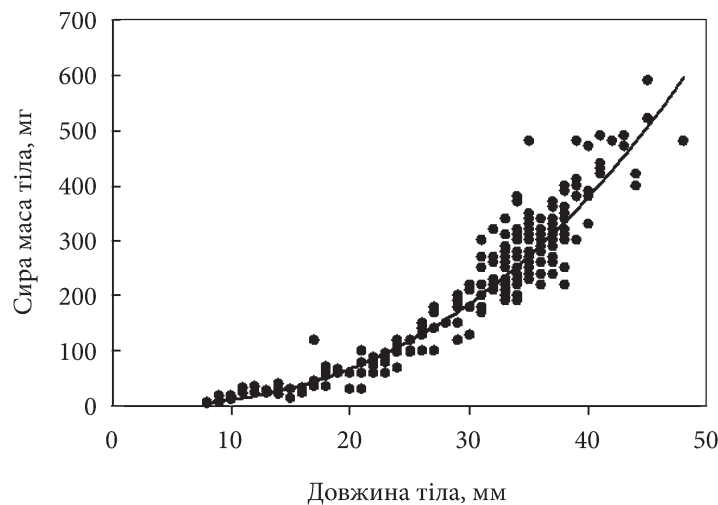


Рис. 3. Залежність сирової маси від довжини тіла у прісноводної креветки *Echopalaemon modestus*; крива згідно з рівнянням (2), точки — експериментальні дані

*destus* з оз. Young-am, розташованого на півдні Корейського півострова, становить 7,7—16,7 мм [46], що, за нашими розрахунками, відповідає 30—70 мм загальної довжини, тобто, ймовірно, наближається до озерної форми. Тривалість життя оцінюється в 1,1—1,5 років [46].

За нашими даними, у Капчагайському водосховищі мінімальний розмір яйценосної самки становив 26 мм, максимальний — 48 мм. Залежність сирової маси від довжини креветок описується ступеневим рівнянням (рис. 3):

$$W = 0,0414L^{2,473}, (R^2=0,949), \quad (2)$$

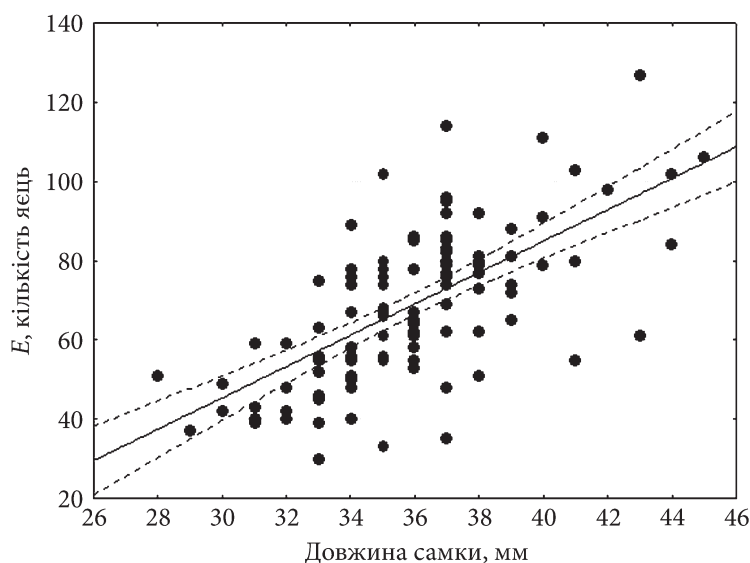
де  $W$  — сира маса тіла, мг;  $L$  — довжина тіла (від початку рострума до кінця тельсона), мм.

Розмноження *E. modestus* починається при нижчих температурах, ніж тропічних і субтропічних видів прісноводних креветок. Розмір яєць річкової форми становить 1,1×1,5 мм, озерної — 1,1×1,4 мм [5], що значно вище, ніж для популяції з Капчагайського водосховища (див. табл. 1). Для цієї водойми нами розрахована залежність абсолютної плодючості від довжини тіла, яка описується рівнянням лінійної регресії (рис. 4):

$$E = 3,962L - 73,48, (R^2=0,446), \quad (3)$$

де  $E$  — абсолютна плодючість, кількість яєць у кладці;  $L$  — довжина самки, мм.

Середня плодючість становила  $68 \pm 19$  яєць (30—127) при середній довжині  $35,8 \pm 3,29$  мм (28—45). Цей показник відповідає плодючості річко-



**Рис. 4.** Залежність абсолютної плодючості ( $E$ , кількість яєць) від довжини ( $L$ , мм) самки *Echoralaemon modestus*; пряма згідно з рівнянням (3); точки — експериментальні дані

вої форми креветок з оз. Ханка, але майже утричі нижче середньої абсолютної плодючості цього виду з оз. Young-am ( $182 \pm 68$  яєць (60—353) при довжині карапакса 7,69—16,74 мм) [5, 46].

Розмірні показники і виживання личинок при різній температурі на скидній воді теплоелектростанції наведені у таблиці 3. При температурі 16—19 °С тривалість личинкової стадії становить 8—10 діб. За цей період до стадії «постличинка» (п/л) виживають лише 53 % особин, що говорить про несприятливу дію низької температури. Максимальну кількість постличинок отримано при 20—22 °С. У цих умовах і тривалість личинкового періоду скоротилася до 4—5 діб, а виживання досягло 100 % (див. табл. 2).

На тривалість личинкового розвитку впливають і конкурентні відносини. При однаковій температурі 20—22 °С виживання «постличинок» при спільному утриманні було рівним 82 %, а тривалість личинкового періоду збільшилася до 8 діб. Протягом личинкового періоду від першої стадії зоеа і до стадії «постличинка» середня довжина збільшується незначно (від 4,08 до 4,7 мм). Розмірний спектр личинок досить однорідний, що підтверджується значеннями коефіцієнта варіації (див. табл. 3). Отримані дані дають підставу стверджувати, що в умовах ВО ТЕС найбільш вразливий етап онтогенезу — личинковий розвиток буде проходити успішно. Сибірський шрімс *E. modestus* акліматизується у нових умовах і займе вільну екологічну нішу у літоральній зоні ВО. Показники личинкового розвитку дозволяють рекомендувати сибірського шрімса як

Таблиця 3

Довжина личинок *Echopalaemon modestus* при вирощуванні у лабораторних умовах на скидній воді Березівської ГРЕС

Стадії	Довжина, мм			cv, %	Кількість вимірів
	середня $\pm$ sd	мінімальна	максимальна		
I	4,08 $\pm$ 0,12	3,9	4,3	2,94	115
II	4,47 $\pm$ 0,23	4,1	5,0	5,15	108
п/л	4,70 $\pm$ 0,26	4,3	5,4	5,50	83

перспективний об'єкт для культивування як у ставкових, так і садкових умовах.

## Висновки

Проаналізовано скорочений личинковий розвиток, що включає від однієї до трьох стадій зоеа, у прісноводних креветок род. Palaemonidae на основі таких показників, як плодючість, об'єм яйця, кількість личинкових стадій, довжина тіла першої личинкової стадії, період розвитку личинок. Встановлено, що між тривалістю розвитку личинок і довжиною тіла першої стадії зоеа існує взаємозв'язок. Види зі скороченим періодом личинкового розвитку придатні до акліматизації в водойми-охолоджувачі енергетичних об'єктів для збагачення їх кормової бази та для культивування. Перспективним об'єктом для цієї мети може бути креветка *Echopalaemon modestus*, що характеризується широким діапазоном екологічної пластичності та високою здатністю до виживання особин найбільш вразливого етапу онтогенезу — личинкового розвитку.

## Список використаної літератури

1. Алехнович А.В., Кулеш В.Ф. Изменчивость параметров жизненного цикла у креветок рода *Macrobrachium*, Bate (Crustacea, Palaemonidae). *Экология*. 2001. № 6. С. 454—458.
2. Владимиров М.З., Тодераш И.К., Чорик Ф.П. Восточная речная креветка (*Macrobrachium nipponense* De Naan) — новый элемент гидрофауны Кучурганского водохранилища. *Изв. АН МССР. Сер. биол. н.* 1989. № 1. С. 77—78.
3. Кулеш В.Ф. Биология культивирования промысловых видов пресноводных креветок и речных раков на теплых водах. М.: Новое знание, 2012. 328 с.
4. Кулеш В.Ф., Алехнович А.В. Натурализация восточной речной креветки в водоеме-охладителе Березовской ГРЭС (Белорусское Полесье). Матер. IV Междунар. науч.-практич. конф. «Экологические проблемы Полесья и сопредельных территорий», Гомель, октябрь 2002 г. Гомель: ГГУ им. Ф. Скорины, 2002. С. 132—133.
5. Куренков И.И. К биологии дальневосточных пресноводных креветок. *Тр. Амурской ихтиол. экспедиции 1945—1949 гг.* Москва, 1950. № 1. С.379—390.
6. Свирский В.Г., Рачек Е.И., Андреева И.Н. Результаты вселения пресноводной креветки *Macrobrachium nipponense* (De Naan) в водоем-охладитель Приморской ГРЭС. *Изв. Тихоокеан. НИИ рыбн. х-ва и океанографии*. 1994. № 113. С. 151—153.

7. Хмелева Н.Н., Кулеш В.Ф., Алехнович А.В., Гигиняк Ю.Г. Экология пресноводных креветок. Минск: Беларуская навука, 1997. 253 с.
8. Anger K. The biology of decapod crustacean larvae. (Crustacean issues 14). Lisse: A.A. Balkema Publishers, 2001. 419 p.
9. Anger K. Neotropical *Macrobrachium* (Caridea: Palaemonidae): on the biology, origin, and radiation of freshwater-invading shrimp. *J. Crustacean Biol.* 2013. Vol. 33, N 2. P. 151—183.
10. Atkinson J.M. Larval development of a freshwater prawn, *Macrobrachium lar* (Decapoda, Palaemonidae), reared in the laboratory. *Crustaceana*. 1977. Vol. 33, N 2. P. 119—132.
11. Bueno S.L.S., Rodrigues S.A. Abbreviated larval development of the freshwater prawn, *Macrobrachium iheringi* (Ortmann, 1897) (Decapoda, Palaemonidae), reared in the laboratory. *Ibid.* 1995. Vol. 68, N 6. P. 665—686.
12. Chen R.T., Tsai C. F., Tzeng W.N. Freshwater prawns (*Macrobrachium* Bate, 1868) of Taiwan with special references to their biogeographical origins and dispersion routes. *J. Crustacean Biol.* 2009. Vol. 29, N 2. P. 232—244.
13. Chong S.S.C., Khoo H.W. The abbreviated larval development of the freshwater prawn, *Macrobrachium malayanum* (Roux, 1934) (Decapoda, Palaemonidae), reared in the laboratory. *Crustaceana*. 1987. Vol. 53, N 1. P. 29—42.
14. De Grave S., Cai Y., Anker A. Global diversity of shrimps (Crustacea: Decapoda: Caridea) in freshwater. *Hydrobiologia*. 2008. Vol. 595. P. 287—293.
15. Emmett R.L., Hinton S.A., Logan D.J., McCabe G.T. Introduction of a Siberian freshwater shrimp to western North America. *Biol. Invasions*. 2002. Vol. 4, N 4. P. 447—450.
16. Gamba A.L. Different egg-associated and larval development characteristics of *Macrobrachium jelskii* and *Macrobrachium amazonicum* (Arthropoda: Crustacea) in a Venezuelan continental lagoon. *Intern. J. Invertebrate Reprod. Dev.* 1984. Vol. 7. P. 135—142.
17. Guo Z.L., Wang X.Q., Zhang J.P. On the genus *Exopalaemon* (Decapoda, Caridea, Palaemonidae) in Guangdong province, southern China. *Crustaceana*. 2005. Vol. 78, N 7. P. 839—850.
18. Holthuis L.B. Subfamily Palaemoninae. The Palaemonidae collected by the Siboga and Snellius expedition with remarks on other species. I. The Decapoda of the Siboga Expedition, Part 10. Siboga Exped. Monogr. Leiden, 1950. Vol. 39a (9). 268 p.
19. Hu T.J., Ye T.Y., Zhang Z.M. et al. Pond rearing on *Exopalaemon modestus*. *Sci. Fish Farming*. 2002. N 2. P. 31.
20. Jalihal D.R., Sankolli K.N., Shenoy S. Evolution of larval developmental patterns and the process of freshwaterization in the prawn genus *Macrobrachium* Bate, 1868 (Decapoda, Palaemonidae). *Crustaceana*. 1993. Vol. 65, N 3. P. 365—376.
21. Jayachandran K.V., Raji A.V. Three new species of *Macrobrachium* Bate, 1868 (Decapoda, Palaemonidae) from the western ghats of Kerala State, India. *Ibid.* 2004. Vol. 77, N 10. P. 1179—1192.
22. Kensley B., Walker I. Palaemonid shrimps from the Amazon basin, Brazil (Crustacea: Decapoda: Natantia). *Smithsonian Contributions to Zoology* (N 362), 1982. 28 p.
23. Kutty M.N., Valenti W.C. Culture of other freshwater prawn species. *Freshwater prawns: biology and farming*. Ed. by M.B. New, W.C. Valenti, J.H. Tidwell et al. Chichester: Wiley-Blackwell, 2010. P. 502—523.
24. Kwon C.S., Uno Y. The larval development of *Palaemon modestus* (Heller) in the laboratory. *La Mer*. 1968. Vol. 6, N 2. P. 263—278.
25. Kwon C.S., Uno Y. The larval development of *Macrobrachium nipponense* (De Haan) reared in laboratory. *Ibid.* 1969. Vol. 7, N 4. P. 30—46.
26. Li X.Z., Liu R.Y., Liang X.Q. The zoogeography of Chinese Palaemonidae fauna. *Biodiversity Sci.* 2003. Vol. 11, N 5. P. 393—406.
27. Magalhães C. The larval development of palaemonid shrimps from the Amazon region reared in the laboratory. III. Extremely abbreviated development of *Palaemonetes*



- (*Palaemonetes*) *mercedae* Pereira, 1986 (Crustacea, Decapoda). *Studies on neotropical fauna and environment*. 1988. Vol. 23, N 1. P. 1—8.
28. Magalhães C. The larval development of palaemonid shrimp from the Amazon region reared in the laboratory. VI. Abbreviated development of *Macrobrachium nattereri* (Heller, 1862) (Crustacea: Decapoda). *Amazoniana*. 1989. Vol. 10, N 4. P. 379—392.
29. Magalhães C. Abbreviated larval development of *Macrobrachium jelskii* (Miers, 1877) (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) from the Rio Solimões floodplain, Brazil, reared in the laboratory. *Nauplius*. 2000. Vol. 8, N 1. P. 1—14.
30. Magalhães C. Diversity, distribution, and habitats of the macro-invertebrate fauna of the Rho Paraguay and Rho Apa, Paraguay, with emphasis on decapod crustaceans. *A biological assessment of the aquatic ecosystems of the Rho Paraguay basin, Alto Paraguay, Paraguay*. RAP Bull. Biol. Assess., N 19. Washington: Conservation International, 2001. P. 68—72.
31. Magalhães C. Abbreviated larval development of *Macrobrachium inpa* Kensley and Walker, 1982 (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) from an Amazon Basin forest stream, Brazil, reared in the laboratory. *Nauplius*. 2016. Vol. 24, N 8. P. 1—15.
32. Magalhães C., Walker I. Larval development and ecological distribution of Central Amazonian palaemonid shrimps (Decapoda, Caridea). *Crustaceana*. 1988. Vol. 55, N 3. P. 279—292.
33. Mantel S.K., Dudgeon D. Dietary variation in a predatory shrimp *Macrobrachium hainanense* (Palaemonidae) in Hong Kong forest streams. *Arch. Hydrobiol.* 2004. Vol. 160, N 3. P. 305—328.
34. Mantel S.K., Dudgeon D. Reproduction and sexual dimorphism of the palaemonid shrimp *Macrobrachium hainanense* in Hong Kong streams. *J. Crustacean Biol.* 2005. Vol. 25, N 3. P. 450—459.
35. Mashiko K. Comparison of growth pattern until sexual maturity between the estuarine and upper freshwater populations of the prawn *Macrobrachium nipponense* (de Haan) within a river. *Jap. J. Ecol.* 1983. Vol. 33. P. 207—212.
36. Mashiko K. Diversified egg and clutch sizes among local populations of the fresh-water prawn *Macrobrachium nipponense* (de Haan). *J. Crustacean Biol.* 1990. Vol. 10, N 2. P. 306—314.
37. Mejía-Ortiz L.M., Hartnoll R.G., Lypez-Mejía M. The abbreviated larval development of *Macrobrachium totonacum* Mejía, Alvarez & Hartnoll, 2003 (Decapoda, Palaemonidae), reared in the laboratory. 2010. Vol. 83, N 1. P. 1—16.
38. Mejía-Ortiz L.M., Lypez-Mejía M. Freshwater prawns of the genus *Macrobrachium* (Decapoda, Palaemonidae) with abbreviated development from the Papaloapan river basin, Veracruz, Mexico: distribution and new species. *Ibid.* 2011. Vol. 84, N 8. P. 949—973.
39. Melo S.G., Brossi-García A.L. Postembryonic development of *Macrobrachium petronioi* (Caridea: Palaemonidae) in the laboratory. *J. Crustacean Biol.* 1999. Vol. 19, N 3. P. 622—642.
40. Mossolin E.C., Peiry D.F., Rossingnoli M.O. et al. Population and reproductive features of the freshwater shrimp *Macrobrachium jelskii* (Miers, 1877) from São Paulo State, Brazil. *Acta Scientiarum. Biol. Sci.* 2013. Vol. 35, N 3. P. 429—436.
41. Munasinghe D.H.N. Phylogenetic positions of some species of the genus *Macrobrachium* Bate, 1868 (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) in Sri Lanka. *J. Natn. Sci. Foundation Sri Lanka*. 2010. Vol. 38, N 3. P. 193—199.
42. Murphy N.P., Austin C.M. Phylogenetic relationships of the globally distributed freshwater prawn genus *Macrobrachium* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae): biogeography, taxonomy and the convergent evolution of abbreviated larval development. *Zoologica Scripta*. 2005. Vol. 34, N 2. P. 187—197.
43. Nazari E.M., Simões-Costa M.S., Müller Y.M.R. et al. Comparisons of fecundity, egg size, and egg mass volume of the freshwater prawns *Macrobrachium potiuna* and *Mac-*

- robustum olfersi* (Decapoda, Palaemonidae). *J. Crustacean Biol.* 2003. Vol. 23, N 4. P. 862—868.
44. New M.B. Freshwater prawn farming: global status, recent research and a glance at the future. *Aquacult. Res.* 2005. Vol. 36, N 3. P. 210—230.
45. Odinetz Collart O., Rabelo H. Variation in egg size of the fresh-water prawn *Macrobrachium amazonicum* (Decapoda: Palaemonidae). *J. Crustacean Biol.* 1996. Vol.16, N 4. P. 684—688.
46. Oh C.W., Suh H.L., Park K.Y. et al. Growth and reproductive biology of the fresh-water shrimp *Exopalaemon modestus* (Decapoda: Palaemonidae) in a lake of Korea. *Ibid.* 2002. Vol. 22, N 2. P. 357—366.
47. Rodriguez G. Fresh-water shrimps (Crustacea, Decapoda, Natantia) of the Orinoco Basin and the Venezuelan Guayana. *Ibid.* 1982. Vol. 2, N 3. P. 378—391.
48. Shokita S. Abbreviated larval development of the fresh-water prawn, *Macrobrachium shokitai* Fujino et Baba (Decapoda, Palaemonidae) from Iriomote Island of the Ryukyus. *Annot. Zool. Japonenses.* 1973. Vol. 46, N 2. P. 111—126.
49. Shokita S. Abbreviated metamorphosis of land-locked fresh-water prawn, *Macrobrachium asperulum* (Von Martens) from Taiwan. *Ibid.* 1977. Vol. 50, N 2. P. 110—122.
50. Shokita S., Takeda M., Sittilert S., Polpakdee T. Abbreviated larval development of a fresh-water prawn, *Macrobrachium niphanae* Shokita and Takeda (Decapoda: Palaemonidae), from Thailand. *J. Crustacean Biol.* 1991. Vol. 11, N 1. P. 90—102.
51. Tejada-Mazariegos J.C., Mejna-Ortiz L.M. A new species of freshwater prawn of the genus *Macrobrachium* (Decapoda, Palaemonidae) from Guatemala. *Crustaceana.* 2015. Vol. 88, N 5. P.541—550.
52. Uno Y., Kwon C.S. Larval development of *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) reared in laboratory. *J. Tokyo Univ. Fish.* 1969. Vol. 55, N 2. P. 179—190.
53. Valencia D.M., Campos M.R. Freshwater prawns of the genus *Macrobrachium* Bate, 1868 (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) of Colombia. *Zootaxa.* 2007. Vol. 1456. P. 1—44.
54. Walsh C.J. Larval development of *Paratya australiensis* Kemp, 1917 (Decapoda: Caridea: Atyidae), reared in the laboratory, with comparisons of fecundity and egg and larval size between estuarine and riverine environments. *J. Crustacean Biol.* 1993. Vol. 13, N 3. P. 456—480.
55. Zeug S. O'Leary G., Sommer T., Harrell B., Feyrer F. Introduced palaemonid shrimp invades the Yolo Bypass floodplain. *IEP Newsletter.* 2002. Vol.15, N 1. P. 13—15.

Надійшла 13.09.2019

V.F. Kulesh, Dr. Sci. (Biol.), Prof.,  
Belarusian State Pedagogical University,  
18 Sovetskaya St., Minsk, 220809, Belarus,  
e-mail: victor\_kulesh@tut.by

#### FEATURES OF THE LIFE CYCLE OF FRESHWATER SHRIMPS WITH ABBREVIATED LARVAL DEVELOPMENT

It has been shown that species of freshwater shrimp of the genus *Macrobrachium* (Palaemonidae) with abbreviated larval development are suitable for acclimatization into artificial cooling ponds of the power plants for enrichment of their forage base and cultivation. The Siberian shrimp *Exopalaemon modestus* (Heller) with the wide range of ecological plasticity and high survival rate of the larvae is recommended as the promising object for this purpose.

**Keywords:** freshwater shrimp, genus *Macrobrachium*, abbreviated larval development, fertility, egg's volume, Siberian shrimp, aquaculture.