

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
КАРАДАГСКАЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ СТАНЦИЯ

ТРУДЫ
КАРАДАГСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ
СТАНЦИИ

Выпуск 11

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
КИЕВ — 1951

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
КАРАДАГСКАЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ СТАНЦИЯ

ПРОВ 2010

ТРУДЫ

КАРАДАГСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ СТАНЦИИ

Выпуск 11

Институт биологии
южных морей АН УССР
БИБЛИОТЕКА

№

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
КИЕВ — 1951

*Печатается по постановлению Редакционно-издательского совета
Академии наук Украинской ССР*

Редакционная коллегия:

Член-корр. Академии наук Украинской ССР проф. *Я. В. Ролл*,
член-корр. Академии наук Украинской ССР проф. *А. П. Маркевич*,
доктор биологических наук *К. А. Виноградов* (отв. редактор).

НАБЛЮДЕНИЯ ЗА РАЗВИТИЕМ И РАЗМНОЖЕНИЕМ *CALANIPEDA AQUAE DULCIS* KRITSCH. (COPEPODA, CALANOIDA)¹

Б. И. Гарбер

1. ВВЕДЕНИЕ

Значение вопроса

Едва ли нужно доказывать правильность и чрезвычайную своевременность предложенного акад. Т. Д. Лысенко «...критического пересмотра своего научного багажа под углом зрения развития, всеми разделами агробиологической науки; биология развития должна связать разрозненное и дать общую канву для изучения всего многообразия закономерностей растительных (как, безусловно, и животных. — Б. Г.) организмов» (Лысенко, 1936). Эти положения относятся не только к агробиологической науке, они в одинаковой степени верны и своевременны для гидробиологии и, вероятно, для многих других разделов биологии.

Верны потому, что познать явление можно только познав его развитие; потому, что причины изменений в явлении нужно искать в ходе его развития; наконец, потому, что, только имея перед собой «общую канву» развития организмов, можно определить роль условий существования в процессе этого развития

¹ Публикуемая работа Б. И. Гарбера была написана им в 1940 г. Молодой талантливый ученый-большевик, кандидат биологических наук Б. И. Гарбер работал на Карадагской биологической станции Академии наук Украинской ССР в качестве руководителя лаборатории биологии планктонных организмов до августа 1941 г., когда в связи с обстоятельствами военного времени был вынужден переехать в Среднюю Азию в г. Коканд, где неожиданно скончался в расцвете своих творческих сил. Разбираемые в работе Б. И. Гарбера вопросы биологии развития и размножения морских организмов в силу своей теоретической и практической актуальности продолжают и сейчас оставаться в центре внимания как Карадагской биологической станции, так и широких кругов советских гидробиологов (Ред.).

и в конечном итоге суметь предсказать или даже направить дальнейший ход развития.

Своевременны потому, что именно теперь, когда советская морская планктонология (как и вся гидробиология) накопила огромное количество фактов по распределению и сезонным и годичным колебаниям биомассы организмов в наших морях, с особенной остротой чувствуется необходимость связать эти факты в стройное представление о всем процессе продуцирования планктона в море. Основой для соединения этих фактов и «общей канвой» для понимания всего процесса продуцирования планктона должно послужить знание биологии развития и размножения планктонных организмов.

Особенности годового цикла развития отдельных видов организмов планктона являются биологической основой сезонных явлений (изменений) в планктоне. Поэтому знание основных особенностей развития и размножения отдельных видов, помогая уяснить приспособления этих организмов к сезонным изменениям условий существования, должно сыграть большую роль в изучении «биологических сезонов» в планктоне морей.

Одной из наиболее важных задач, которые ставит морское рыбное хозяйство перед планктологией, является умение заранее определить время массового появления того или иного кормового (для планктоноядных рыб) вида из числа планктонных организмов. Так как массовое появление данного вида вызывается прежде всего его массовым размножением, то, следовательно, биологическими особенностями, определяющими время такого массового появления вида в планктоне, будут особенности биологии развития и размножения — скорость развития, созревания, плодовитость и вообще быстрота размножения; изменения условий среды будут содействовать или препятствовать массовому появлению вида, влияя прежде всего именно на эти стороны его биологии. Следовательно, изучив особенности развития и размножения и все этапы жизненного цикла вида, мы сможем найти признаки, которые могут быть использованы в качестве биологических показателей для прогнозов массового появления вида в планктоне.

Так как состояние организмов и их популяций, предшествующее массовому появлению вида, как бы «аккумулирует» в себе влияние всего комплекса факторов окружающей среды, то биологические признаки в качестве показателей для прогнозов имеют большие преимущества над показателями, взятыми из окружающей среды, тем более, что влияние множества внешних факторов и бесконечного количества их сочетаний на развитие и размножение планктонных организмов нам пока неизвестно. Богоров (1938) для определения биологических сезонов полярного моря, имеющих большое значение для местных ледовых прогнозов, использует тоже биологический показатель — отношение фитопланктона к зоопланктону и возрастной состав популя-

ции копепод. Для прогнозов массового развития планктона может быть использован возрастной состав популяции (если предварительно изучить сроки развития отдельных стадий), соотношение полов (если мы будем знать, какое соотношение полов является оптимальным для массового размножения) и, вероятно, многие другие особенности развития и размножения.

Чтобы использовать внешние факторы в качестве показателей для прогнозов массового появления планктонных организмов, необходимо уяснить влияние этих факторов на организм, а изучение этого влияния станет более целеустремленным и эффективным, если мы будем знать, какие моменты развития и размножения являются решающими для массового появления вида, то есть моменты, на которые влияние среды необходимо установить в первую очередь.

В гидробиологии изучение влияния среды на организм до сих пор часто проводится без учета особенностей его развития и размножения. Обычно с этой целью используются данные комплексного метода океанографических исследований. На деле же этот метод часто сводится к тому, что группа специалистов из различных областей океанографии одновременно собирает материал, а когда материал обработан, полученные данные сопоставляются, и за каким-либо фактором среды (или за определенным сочетанием нескольких факторов), изменения которого совпадают или предшествуют во времени изменению в планктоне, признается решающее влияние на планктон. Известно, что последовательность двух явлений во времени сама по себе еще не обозначает причинной связи между ними, и именно такой метод подразумевал академик Т. Д. Лысенко, говоря, что «...под комплексностью в работе часто понимают механическое соединение работы людей науки различных разделов, идейно по сути в работе не связанных» (1938).

Одним из основных условий для осуществления идейной связи планктонологии с другими океанографическими науками является знание биологии развития и размножения организмов планктона. Примером научного анализа причин влияния условий существования на организм, построенного на знании биологии развития, являются блестящие работы Т. Д. Лысенко по яровизации, основанные на теории стадийности развития.

Все это говорит о том, что биология развития и размножения водных организмов должна служить необходимой биологической основой гидробиологических и, в частности, планктологических исследований.

Изучение влияния окружающей среды на жизнь организмов, составляющих планктон, является, в конечном счете, одной из важнейших задач планктонологии, однако это изучение не может быть сколько-нибудь эффективно осуществлено для видов, биологические особенности которых, в первую очередь особенности развития и размножения, неизвестны.

Таким образом, мы видим, что изучение развития и размножения планктонных организмов может сыграть важнейшую роль как для более углубленного развития дальнейших планктологических исследований, так и для решения вопросов, связанных с рыбным хозяйством, то есть имеет большое теоретическое и практическое значение.

Несмотря на это, наши сведения о биологии развития и размножения морских планктонных организмов (сроках развития, числе генераций, скорости размножения и плодовитости и т. д.) незначительны, а большинство видов просто не изучалось. Это дает основание, выражаясь словами Т. Д. Лысенко, считать, что «бичом» гидробиологии продолжает оставаться ее «своеобразная абиологизация».

Принципы и объект исследований

Статистический анализ количественных сборов планктона, чаще всего применяемый для изучения биологии планктонных организмов, страдает большими неточностями ввиду несовершенства орудий лова, и если он дает более или менее достоверные данные о сроках развития и числе генераций для форм моно- и бициклических, то для полициклических видов, населяющих наши южные моря, даже этих данных нельзя получить указанным выше способом. Что же касается плодовитости, скорости размножения и т. д., то для изучения этих вопросов необходимо непосредственное наблюдение и эксперимент.

Исключительно большое место, занимаемое в биоэкономике морей копеподами, в особенности Calanoida, которые составляют основную и наиболее постоянную часть биомассы зоопланктона, делает пробел в наших знаниях по развитию и размножению этой группы особенно ощутимым. Это обстоятельство заставило нас избрать представителя Calanoida основным объектом наблюдений.

Рассмотрение литературы показывает, что у гидробиологов, особенно за последнее время, появился интерес к изучению продуктивности веслоногих (копепод), однако особенности развития и размножения, определяющие биотический потенциал вида более или менее полно, изучены только для некоторых пресноводных форм, тогда как для морских эти особенности (кроме числа генераций) совершенно неизвестны, если не считать отрывочных сообщений, большей частью предположительного характера.

Нам кажется несомненным, что только сочетание полевых наблюдений с непосредственными наблюдениями в лаборатории смогут полностью осветить эту важнейшую сторону биологии копепод. В таком сочетании экспериментальные работы должны дать все детали рассматриваемого вопроса, а проверка полученных результатов в природе позволит избежать ошибок, вызы-

ваемых искусственными условиями эксперимента; с другой стороны, наблюдения в природе помогут вернее наметить тематику и пути экспериментальных исследований.

В предлагаемой работе мы попытались осветить основные моменты развития и размножения на основании экспериментальных наблюдений, ища проверки и подтверждения полученных результатов в наблюдениях, которые можно было сделать над изучаемым видом в море.

Экспериментальные наблюдения проводились в апреле, мае и начале июня 1939 г. на Каспийском море, на Мангистауской рыбохозяйственной станции ВНИРО, а также летом и осенью того же года в Москве. Планктон собирался в течение этого же времени в одном пункте Тюб-Караганского залива. Объектом наблюдений служило несколько видов планктонных рачков, наиболее часто встречавшихся в планктоне залива в это время.

Однако настоящая работа посвящена исключительно *Calanipeda aquae dulcis*, размножение и развитие которой удалось наблюдать полнее, чем у других видов. *Calanipeda aquae dulcis* является единственным массовым видом Calanoida, постоянно присутствующим в планктоне залива. Кроме того, она составляет главную часть зоопланктона Северного Каспия и Азовского моря, встречается и в Черном море, входя важным компонентом в пищевой рацион планктоноядных рыб этих морей. Следовательно, изучение развития и размножения *Calanipeda* необходимо для выяснения годовичного цикла и динамики биомассы этого вида, так как он интенсивно размножается в течение всего весенне-летнего периода и только одним количественным методом (возрастным анализом популяции) невозможно определить даже число генераций.

В своих наблюдениях мы старались коснуться по возможности всех тех сторон развития и размножения, которые могут послужить основанием для определения биотического потенциала и для выяснения динамики биомассы вида.

*

Приносим глубокую благодарность проф. В. А. Яшнову, под внимательным руководством которого была проведена эта работа.

Пользуемся также случаем выразить искреннюю благодарность всему коллективу лаборатории гидробиологии ВНИРО и администрации Мангистауской рыбной станции за товарищескую помощь и поддержку.

II. ЛАБОРАТОРНЫЕ НАБЛЮДЕНИЯ

(Искусственное выращивание)

Обзор некоторых вариантов методики выращивания

Длительное воспитание копепод в лабораторных условиях необходимо как для уяснения общей схемы развития и размножения животных, так и для перехода к следующему этапу — изучению влияния условий существования и тех изменений, которые они вносят в эти процессы. Однако во всех известных нам литературных источниках, в той или иной степени затрагивающих проблему содержания морских планктонных рачков в лабораторных условиях, нет указаний на получение кем-либо из исследователей устойчивых культур.

Более или менее удовлетворительные результаты получил Гравзай (1915).

Главнейшими условиями, обеспечивающими успех получения устойчивых культур на основании анализа упомянутых результатов и отчасти по собственным высказываниям этого исследователя, нужно считать следующие:

- 1) Сосуды возможно больших размеров.
- 2) Устранение более или менее резких колебаний солености в воде.
- 3) Устранение резких колебаний температуры.
- 4) Устранение прямого солнечного освещения.
- 5) Питание и аэрация за счет культур одноклеточных водорослей, находящихся постоянно в сосудах с копеподами; по сообщению автора, продувание не приводило к улучшению результатов, а иногда было даже явно вредным.
- 6) Наконец, видимо, является очень важным отсутствие частого вмешательства экспериментатора в культуру (погружение пипеток, мешалок, частая смена воды и добавление пищи и т. д.).

Хотя среди этих условий и отсутствуют усложняющие работу требования стерилизации воды, продувания, перемешивания и т. п., настоятельно предлагаемые другими авторами, однако уже необходимость употреблять большие сосуды, вместе с общей тенденцией «невмешательства» в культуру, делают фактически невозможным детальное изучение развития и размножения культивируемых видов.

Единственным известным нам автором, осуществившим подробное наблюдение за развитием представителя морских планктонных рачков в лабораторных условиях, является Елена Морфи (1923). Она воспитывала *Oithona nana* в течение двух поколений и описала продолжительность и морфологические особенности всех стадий развития. Из очень краткого описания методики следует, что особи этого *Cyclopoida* содержались поодиночке в мелких стеклянных чашечках 60×30 мм, вода не сменялась в течение всего опыта и лишь компенсировалось ис-

парение. В каждую чашечку помещался и еженедельно сменялся кусочек (приблизительно 1 мм²) морской водоросли. Эта водоросль служила пищей и, вероятно, источником кислорода для животных; кроме того, в чашечке развивались диатомовые и простейшие. Чашечки ежедневно просматривались под биноклем и по линочным шкуркам прослеживался ход развития организма. Для эксперимента животные брались не прямо из моря, а из планктонного лова, сутки простоявшего перед этим в большой общей банке.

Отсутствие более детального описания методики Морфи не позволяет воспользоваться ею с успехом. Так, все попытки воспитывать черноморскую *Oithona nana* по методу Морфи, принятые нами в 1938 г. (а несколько ранее и Л. А. Потемкиной) на Севастопольской биологической станции, были неудачными. В то же время выращивание *O. nana* в больших колбах Эрленмейера, стоявших все время закрытыми, проходило успешнее. Однако детальное изучение развития, по понятным причинам, в последнем случае было невозможным.

Нельзя также упускать из виду, что методика, пригодная для выращивания Cyclopoida, может оказаться непригодной для воспитания обычно более чувствительных к изменениям среды планктонных Calanoida, составляющих основную часть зоопланктона морей.

Нам кажется, что наиболее интересными и заслуживающими внимания в методике Морфи являются следующие три момента:

- 1) Замена культур фитопланктона, получение и поддержание которых связано с большими трудностями, периодически сменяемой донной водорослью.

- 2) Наблюдение за развитием по линочным шкуркам.

- 3) Отбор для воспитания наиболее выносливых особей путем выдерживания всей пробы планктона в общем сосуде, что приводит к отмиранию ослабевших и не пригодных для опыта животных. На целесообразность последней предосторожности указывает хотя бы то, что у авторов, переносивших организмы в экспериментальные сосуды непосредственно из моря, совершенно одинаковые условия эксперимента часто давали резко различные результаты выживаемости.

Мы не будем здесь останавливаться на других методических приемах, применявшихся с большим или меньшим успехом различными авторами с целью увеличения продолжительности воспитания морских планктонных рачков в лаборатории, так как ни один из этих исследователей не получил устойчивой культуры.

В заключение этого краткого обзора считаем нужным остановиться на одном моменте, не затронутом никем из исследователей.

Известно, что нормальному развитию животных в неволе часто препятствует невозможность совершать различные движе-

ния, присущие данному виду в природе. Примером могут служить хотя бы некоторые рыбы, которым для нормального развития и нереста необходимо предварительное движение против течения и т. п. Естественный образ жизни планктонных Сорепода, относящихся к типу «парителей», состоит в постоянных передвижениях по вертикали, поэтому одним из существенных условий успешного воспитания этих животных в лабораторной обстановке нужно считать выбор сосудов с достаточной высотой столба воды.

Кроме физиологического, это условие имеет и чисто физическое значение. Так нами было замечено, что животное перед линькой и во время линьки совершает резкие движения и большие скачки (обычно вверх). Когда животному не удастся одним резким движением освободиться от старой шкурки, оно начинает медленно спускаться вниз, высвобождая застрявшую часть тела, и если при этом рачок упадет на дно сосуда, то чаще всего гибнет, так как в этом положении он уже не может завершить линьку; кроме того, новый нежный панцирь легко повреждается при соприкосновении с твердыми предметами, а к многочисленным щетинкам легко приклеиваются детритные частички.

На значение высоты столба воды в жизни планктонных рачков и целесообразность применения высоких сосудов указывает хотя бы тот факт, что один из лучших результатов (во время предварительных работ, проводимых нами по методике воспитания планктонных копепод в 1938 г. на Черном море) дал опыт с содержанием животных в мерном цилиндре диаметром в 4 см и высотой в 40 см.

Большое преимущество узкой цилиндрической посуды состоит также в том, что она значительно облегчает непосредственное наблюдение за животными через стенки сосуда при помощи лупы или даже просто невооруженным глазом.

В результате всего вышесказанного мы пришли к убеждению, что для того, чтобы заниматься биологией размножения и развития планктонных рачков и, следовательно, воспитывать их в лабораторных условиях, мы должны были соблюдать по крайней мере четыре основных требования:

- 1) Предоставить воспитываемым животным достаточный объем воды и возможность свободного движения, особенно движения по вертикали.

- 2) Проводя наблюдения за развитием, нужно возможно меньше тревожить подопытные организмы и не вызывать своим вмешательством вредных изменений в культурах. Это условие особенно важно при наблюдении за растущими животными, так как после каждой линьки и во время линьки морские *Calanoida* особенно нежны.

- 3) По возможности уменьшить резкие колебания условий существования в культуре и устранить соприкосновения куль-

туры с окружающей средой лаборатории (устранить проникновение в культуру из воздуха лаборатории пыли, углекислоты и других вредных влияний), а питание и дыхание животных обеспечить введением в культуру живых водорослей.

4) Отобрать наиболее устойчивые экземпляры изучаемого вида и получить указанным ниже способом устойчивую культуру, так как только в том случае, когда животные будут нормально расти и размножаться в лабораторных условиях (то есть дадут устойчивую культуру), мы сможем в какой-то степени переносить результаты лабораторных наблюдений на организмы, живущие в море.

В своих работах по воспитанию и изучению развития и размножения каспийских планктонных рачков мы и старались придерживаться перечисленных условий.

Применявшаяся методика выращивания¹

Применявшаяся нами методика состояла из следующих моментов:

1) Лаборатория, в которой производились работы, находилась внутри каменного здания рыбной станции и освещалась через коридор, окна которого выходили на север. Это сокращало до минимума влияние колебаний термических и иных факторов, имевших место за стенами лаборатории. Кроме того, таким способом устранялось прямое солнечное освещение, которое могло бы причинить как непосредственный вред самим животным, так и вызвать слишком бурное размножение водорослей, тоже весьма нежелательное.

2) Для воспитания животных и наблюдения за ними мы применяли цилиндрические стеклянные сосуды (ниже везде именуемые «цилиндрами») различных размеров (с отношением диаметра к высоте столба воды, как 1 : 3). Внизу сосуды, постепенно сужаясь, переходили в стеклянный кран или резиновую трубку с зажимом.

3) Вода для культуры бралась непосредственно из залива и профильтровывалась через бумажный фильтр или самый густой шелковый газ.

Вода менялась не чаще одного раза в один-два месяца, а также в случаях резкого ухудшения состояния воспитываемых животных. Испарение, которое в цилиндрах было крайне незначительным, компенсировалось дистиллированной водой.

¹ Разработанные Б. И. Гарбером методические приемы выращивания морских копепоид впоследствии с успехом были применены Л. А. Чаяновой в практике аналогичной работы по изучению биологии развития и размножения ряда пелагических копепоид Черного моря: *Acartia clausi*, *Centropages kröyeri*, *Calanus helgolandicus*; о чем см. работу Л. А. Чаяновой «Развитие и размножение пелагических копепоид Черного моря», напечатанную в «Трудах Карадагской биологической станции», в. 10, 1950.

4) Для снабжения культуры пищей, а также для аэрации, внутрь цилиндра погружались в подвешенном состоянии веточки *Cladophora* или *Enteromorpha*. Пищей для животных служили как сама водоросль и особенно продукты ее размножения, так и различные простейшие, жгутиковые и одноклеточные водоросли. Веточки водоросли сменялись 1—2 раза в месяц.

5) Животные для воспитания брались из сетевых ловов, простоявших перед этим сутки или двое в большой стеклянной банке в лаборатории.

6) Чтобы устранить проникновение в сосуд пыли и других вредных влияний из окружающего воздуха, сосуды закрывались сверху ватным тампоном или даже притертыми пробками.

7) Регулярно (обычно ежедневно) через нижний кран из сосуда извлекалось все, что скопилось на его дне, вместе с несколькими кубическими сантиметрами воды и просматривалось под биноклем. Личинные шкурки, которые легко было отличать по разрыву их передней части, извлекались и исследовались на месте или фиксировались в препараты для дальнейшего исследования. Извлекались также разлагающиеся трупы и крупные разлагающиеся кусочки водорослей. Оставшаяся вода выливалась либо обратно в сосуд, либо вместо нее в сосуд подливалось соответствующее количество свежей воды, которая способствовала регулярному перемешиванию воды в цилиндрах. Если же в сосуд выливалась старая вода, то происходило обогащение культуры органогенными веществами, скопившимися на дне.

8) Наблюдения за животными проводились как путем учета и исследования личинных шкурок, так и, особенно за взрослыми (образование и исчезновение яйцевого мешка, копуляция и т. п.), непосредственным наблюдением через стенки сосуда.

9) При изучении размножения взрослые *Calanipeda*, которые значительно выносливее растущих, содержались также в цилиндрических стаканах (150 см³) и по мере надобности переносились из сосуда в сосуд при помощи широкой пипетки. Науплии после вылупления обычно сразу удалялись. Наблюдения за копуляцией и другими деталями размножения проводились как через стенки сосудов, так и под биноклем на предметном стекле с лункой.

Остается сказать несколько слов о конструкции цилиндров. Малые (объемом 100 см³) цилиндры были сделаны по заказу; они оканчивались внизу резиновой трубкой, на которую был надет обыкновенный зажим. В качестве более крупных цилиндров употреблялись цилиндрические делительные воронки со стеклянным краном внизу. По ходу экспериментов выяснилось, что наклон стенок к отверстию крана был слишком пологим, вследствие чего нельзя было достоверно считать, что все личинные шкурки, осевшие на дно цилиндра, извлекаются при спуске

нескольких кубических сантиметров воды. Большое неудобство представляет также обычный стеклянный кран, который при открывании разрушает шкурки (особенно науплиальные). Поэтому рост изучался как по личным шкуркам, так и по живым экземплярам.

Однако, как уже было отмечено, изучение роста и развития по одним личным шкуркам имеет несомненные преимущества. Прежде всего такой метод позволяет проводить наблюдения, не тревожа нежных, часто линяющих животных, что создает более нормальные условия для их развития. Кроме того, распознавание и описание различных морфологических особенностей, присущих каждой стадии развития, значительно легче проводить на пустых панцирях, так как у целого организма трудно наблюдать детали морфологических особенностей данной стадии развития благодаря образованию под прозрачным панцирем следующей стадии с ее морфологическими особенностями.

Опыты с *Calanipeda* можно разделить на два периода: первый период — когда взрослые самки с яйцевыми мешками, взятые из планктона, содержались в малых цилиндрах и наблюдения проводились за вылуплением и развитием молоди, а также за образованием яйцевых мешков; второй период — когда в первой половине мая в полулитровые цилиндры было посажено различное число ранних копеподитных стадий, в массе появившихся к этому времени в планктоне, и проводились наблюдения за их развитием. Когда животные созрели, проводились наблюдения за их спариванием, размножением и т. д. Эти последние организмы и их потомки оказались хорошо приспособленными к жизни в лабораторных условиях, полученная таким способом устойчивая культура *Calanipeda* была перевезена нами в Москву и, несмотря на почти полное отсутствие какого-либо ухода за ней (водоросли не заменялись свежими, периодический спуск воды не производился вовсе и т. д.), просуществовала около семи месяцев¹. Исходя из этого, нам кажется вообще весьма целесообразным начинать получение устойчивой культуры копепод с некоторого количества ранних копеподитных стадий. Это полезно, с одной стороны, потому, что организмы, взятые из планктона на копеподитных стадиях, уже прошли наиболее нежный, науплиальный период развития (именно на науплиальных стадиях отмечается наибольшая смертность как в природе, так и в эксперименте); с другой стороны, мы вправе ожидать, что организмы, воспитанные в искусственных условиях, начиная с ранних копеподитных стадий, дадут потомство, более приспособленное к условиям эксперимента.

В цилиндрах объемом 100 см³ нормально могли существовать 10—15 вылупившихся науплиев, однако, переходя в более

¹ Переезд из Мангистау в Москву занял пять суток. Животные перевезлись в больших (0,5 л) цилиндрах с веточками *Cladophora* и *Enteromorpha*. Часть пути цилиндры были закрыты притертыми пробками.

взрослые стадии, *Calanipeda* требовали для нормального развития все большего и большего объема, и половозрелости в таких цилиндрах достигали обычно только 1—2 экземпляра.

Продолжительные наблюдения показали, что цилиндр объемом в 100 см³ вполне пригоден для продолжительного существования одного взрослого животного. В полулитровых цилиндрах зрелости достигало не более 20 экземпляров независимо от того, сколько и на какой стадии развития подсаживалось животных. Такой объем цилиндра оказался наиболее пригодным для содержания десяти взрослых животных (конечно, при наличии достаточного питания). Однако проводить наблюдения за размножением при наличии в сосуде значительного числа особей весьма затруднительно, поэтому для таких наблюдений организмы содержались поодиночке в небольших сосудах (как в цилиндрах описанного типа, так и в цилиндрических стаканах). Животные на ранних копепоидных стадиях, посаженные по одному в малые цилиндры, как правило, все достигали зрелости.

При соблюдении всех перечисленных условий смертности среди взрослых *Calanipeda*, особенно среди содержавшихся поодиночке, почти не было. Животные погибали обычно только в тех случаях, когда прекращалось наблюдение за культурой (не отсаживалась молодь, не извлекался из цилиндра осадок, долго не сменялась вода и водоросли).

Условия проведения экспериментов

Из факторов среды в экспериментах контролировалась температура воды, которая измерялась три раза в сутки (в 8, 13 и 19 часов). Колебания температуры в течение суток не превышали 1,5—2° (лишь два раза — 22 и 26 мая — они достигли 3°), обычно же составляли лишь несколько десятых градуса. За время работы на Мангистауской рыбстанции (с 16.IV по 10.VI) максимальная суточная температура воды в лаборатории поднялась от 8,8 (17.IV) до 25,8° (10.VI). Разница между температурой воды в Тюб-Караганском заливе и в лаборатории до 20-х чисел апреля почти незаметна; к концу апреля она достигает 3°; вскоре разница еще увеличивается, но никогда не превышает 5—7°. В общем же изменения температуры воды в лаборатории и в море происходят почти параллельно (рис. 1).

Такие температурные условия не причиняли сколько-нибудь заметного вреда подопытным *Calanoida*, поэтому никаких дополнительных мер к регулированию термического режима не было принято.

При рассмотрении кривой на рис. 1 бросается в глаза различие между температурными условиями как в море, так и в лаборатории до и после середины мая.

Необходимость уделять много времени наблюдению за животными сделала невозможным всесторонний учет физико-хи-

мических условий в экспериментах и в море. Это обстоятельство нам не кажется слишком большим упущением, так как сам факт наличия (получения) устойчивых культур, то есть жизни организмов в лаборатории в течение ряда поколений, является

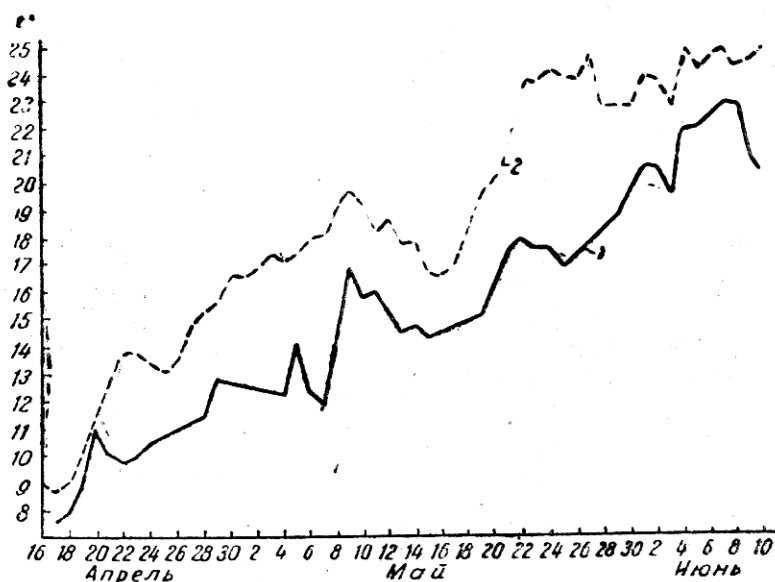


Рис. 1. Колебания температуры воды в море и в лаборатории в период опытов с *Calanipeda aquile dulcis*.

достаточным основанием для того, чтобы считать условия эксперимента не слишком далекими от естественных, а наблюдавшиеся особенности развития и размножения — близкими к таковым у особей, живущих в море.

Наличие в осадке на дне цилиндра фекалий служило каждый раз одним из указаний на то, что питание и вообще жизнедеятельность организма не нарушены. Этот признак легко поддается учету при воспитании животных в сосудах описанного типа и может считаться весьма удобным.

Морфология стадий развития

Описание стадий *Calanipeda* дается лишь в том объеме, в каком это было необходимо для того, чтобы определить их при обработке сборов планктона.

Науплиальные стадии *Calanipeda* описаны по личным шкуркам. Правильность описания проверена на большом материале из проб планктона. Как в тексте, так и в рисунках мы даем только наиболее характерные признаки каждой стадии,

хорошо заметные даже при беглом просмотре (размер, общая форма тела, число конечностей, каудальное оперение и оперение дистального членика антенны I).

У *Calanipeda aquae dulcis*, как и у других Calanoida, шесть науплиальных стадий.

Стадия I (рис. 2, 1)

Длина 0,1 мм. Тело неправильной яйцевидной формы, сильно расширено в передней части. Все три пары конечностей не имеют таких четких очертаний, как на последующих стадиях.

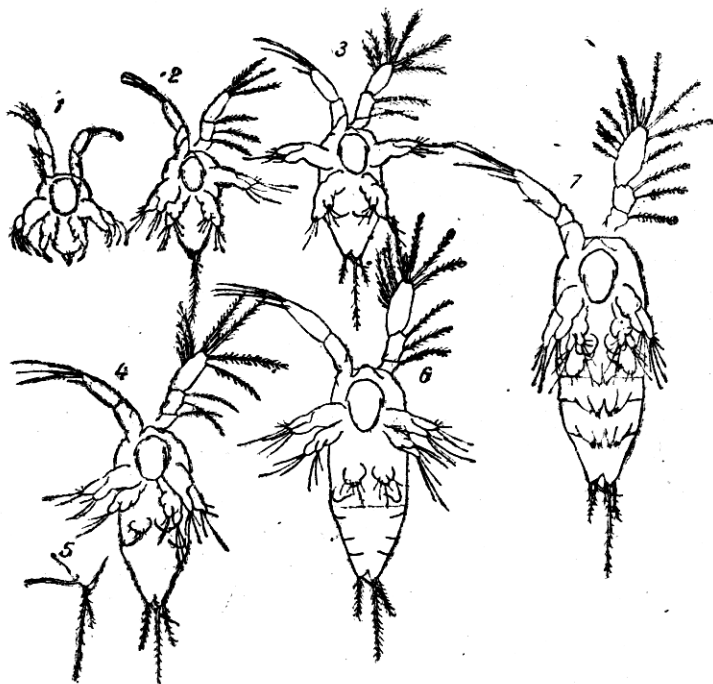


Рис. 2. Науплиальные стадии *Calanipeda aquae dulcis*: 1—стадия I; 2—стадия II; 3—стадия III; 4—стадия IV (все четыре с брюшной стороны); 5—стадия IV (каудальный конец тела, вид сбоку); 6—стадия V; 7—стадия VI (вид с брюшной стороны).

На тупом, каудальном конце тела — две голых коротких щетинки, причем правая едва заметна. На дистальном конце последнего членика антенны I — три оперенных щетинки и голый шипик. Эта стадия резко отличается по своему облику как от II, так и от всех остальных науплиальных стадий *Calanipeda*.

Стадия II (рис. 2, 2)

Длина — 0,15 мм. Тело удлинено-яйцевидной формы. Три пары конечностей (антенна I, антенна II и мандибула) хорошо

развиты; никаких следов максиллы I нет. На заостренном заднем конце тела — две щетинки: левая — мощная, прямая, оперенная — направлена назад параллельно оси тела; правая — тонкая, голая — слегка искривлена и направлена в сторону спины. Вооружение антенны I такое же, как и на I стадии, только голый шипик на дистальном конце последнего членика приобретает типичную форму сенсорного выроста, а по внешнему краю расположен ряд коротких волосков.

У *Calanoida* на этой стадии все, и в первую очередь конечности, получает соответствующую форму, так как исчезает эмбриональный отпечаток, характеризующий стадию I. Это уже типичный nauplius с нерасчлененным телом и с тремя парами конечностей, тогда как последующие метанауплиальные стадии, благодаря появлению зачатков других конечностей, являются переходными между nauplius'ом и типичной копеподой.

Стадия III (рис. 2, 3)

Длина — 0,20 мм. На расстоянии около $\frac{3}{4}$ длины тела от головы появляются зачатки первой пары максилл в виде двух малозаметных складок. При рассматривании животного с брюшка или со спины можно видеть, что обе стороны тела остаются почти параллельными до зачатков максилл и только в задней четверти тело быстро сужается. На каудальном, заметно раздвоенном конце появляются еще две небольших оперенных щетинки по бокам от прежних. В дистальной половине последнего членика антенны I появляются две оперенные щетинки по внутреннему краю и одна по наружному.

Эта стадия является первой стадией метанауплиального периода развития и приобретает зачатки органов (максилла I), функциональное значение которых становится понятным лишь с их полным развитием в копеподитный период. Морфи (1923) отмечает, что у *Oithona nana* (Cyclopoida) на этой стадии впервые проявляется половой диморфизм. На основании всех этих изменений в организации животного можно считать, что переход к стадии III является началом «преобразования науплиуса во взрослую форму», которое «происходит путем последовательного образования новых сегментов и пар конечностей» (Иванов, 1937).

Стадия IV (рис. 2, 4, 5)

Длина — 0,25 мм. Зачатки максилл I превращаются в хорошо заметные двухветвистые выросты с волосками. Позади максилл I появляются латерально расположенные зачатки максилл II. Форма тела та же, что и у предыдущей стадии, но сужение заднего отдела начинается соответственно за зачатками максилл II. Вооружение каудального конца остается тем же, но раздвоение усиливается, что является продолжением процесса образования фурки копепод, начавшегося на III стадии. На

внутреннем крае дистального членика антенны I появляются еще две оперенных щетинки.

Стадия V (рис. 2, 6)

Длина — 0,28 мм. Зачатки максилл II становятся хорошо заметными. Зачатков максиллярных ног обнаружить не удалось. На этой стадии хорошо заметна граница, отделяющая анальный сегмент от всех остальных, а у старших особей этой стадии сквозь прозрачный хитин анального сегмента можно различить закладывающиеся зачатки плавательных ног и несущие их сегменты. Каудальное вооружение остается неизменным; на дистальном членике антенны I появляются на внутреннем крае еще две щетинки, которые значительно меньше остальных и плохо различимы.

Стадия VI (рис. 2, 7)

Длина — 0,34 мм. Эта стадия заметно отличается от предыдущих своими размерами, а также благодаря появлению зачатков двух пар плавательных ног и несущих их сегментов тела. На обоих выростах раздвоенного каудального конца появляется еще по одной короткой оперенной щетинке. Хорошо заметны все шесть оперенных щетинок, расположенных по внутреннему краю дистального членика антенны I, а на внешней стороне его ближе к основанию появляется короткая щетинка.

Определительную таблицу науплиальных стадий *Calanipeda aquae dulcis* приводим ниже (табл. 1).

Копеподитные стадии *Calanipeda aquae dulcis* (и *Eurytemora grimmeri*) были нами описаны по фиксированным особям еще в 1938 г., и составленным рукописным определителем пользуется ряд исследователей при обработке сборов каспийского планктона. Это описание было проверено по личинным шкуркам, полученным при экспериментальных наблюдениях. Не повторяя поэтому здесь этого описания, в данной работе мы приводим только определительную таблицу копеподитных стадий *Calanipeda* (табл. 2) и рисунки этих стадий (рис. 3, 4).

Сроки развития *Calanipeda*

Указанные выше недостатки в конструкции цилиндров не дали возможности учесть длительность каждого межличиночного периода с одинаковой точностью. Из науплиальных более или менее точно удалось установить продолжительность существования I и II стадий; для копеподитных имеются данные для каждой стадии. Опыты, в которых все животные погибли, не достигнув зрелости, и поэтому развитие могло протекать ненормально, не принимались во внимание.

Наблюдения велись как за животными, выращиваемыми в общих сосудах, так и над особями, рассажеными поодиночке

Таблица 1

Определительная таблица науплиальных стадий *Calanipeda aquae dulcis*

Признаки	Стадия I (рис. 2, 1)	Стадия II (рис. 2, 2)	Стадия III (рис. 2, 3)	Стадия IV (рис. 2, 4, 5)	Стадия V (рис. 2, 6)	Стадия VI (рис. 2, 7)
Длина	0,1 мм	0,15 мм	0,2 мм	0,25 мм	0,28 мм	0,34 мм
Вооружение дистального сегмента антенны I	Три конечных оперенных щетинки и голый шипик	Три конечных щетинки и один сенсорный вырост	Как и стадия II, но плюс одна оперенная щетинка на внешнем крае и две на внутреннем	Как и стадия III, но четыре щетинки на внутреннем крае	Как и стадия IV, но шесть щетинок на внутреннем крае, две заметны слабо	Как и стадия V, все щетинки хорошо заметны
Каудальный конец и его вооружение	Округлый; две коротких щетинки (правая едва заметна)	Заострен, длинная левая щетинка направлена назад, правая в сторону спины	Раздвоен; еще две коротких щетинки (всего четыре щетинки)	Как и у стадии III	Как и у стадии IV	Прибавляется еще две коротких щетинки
Максилла I	Нет	Нет	Зачаток плохо заметен	Зачаток хорошо заметен	Как и у стадии IV	Как и у стадии V
Максилла II	Нет	Нет	Нет	Зачаток плохо заметен	Зачаток	Зачаток
Максиллярная нога	Нет	Нет	Нет	Нет	?	Зачаток
Плавательные ноги	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет	Зачатки двух пар

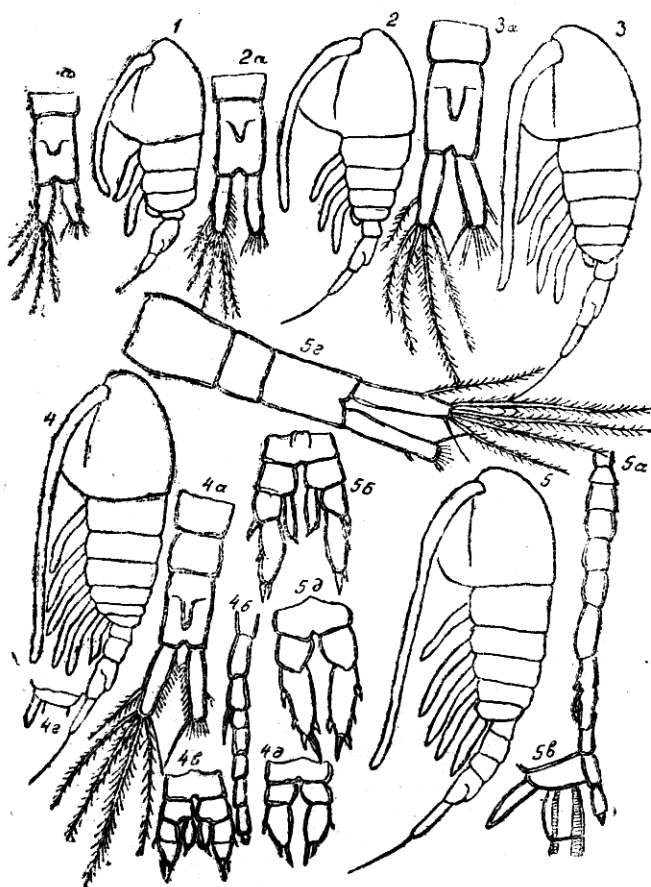


Рис. 3. Копеподитные стадии *Calanipeda aquae dulcis*: 1 — стадия I (общий вид); 1а — стадия I (абдомен); 2 — стадия II (общий вид); 2а — стадия II (абдомен); 3 — стадия III (общий вид); 3а — стадия III (абдомен); 4 — стадия IV (общий вид, самец); 4а — стадия IV (абдомен); 4б — стадия IV (часть правой антенны I самца); 4в — стадия IV (пятая пара ног самца); 4г — стадия IV (пятая пара ног самца сбоку); 4д — стадия IV (пятая пара ног самки); 4е — стадия IV (пятая пара ног самки сбоку); 5 — стадия V (общий вид); 5а — стадия V (часть правой антенны I самца); 5б — стадия V (пятая пара ног самца); 5в — стадия V (генитальный сегмент и вид пятой пары ног самца); 5г — стадия V (абдомен самки); 5д — стадия V (пятая пара ног самки). Общий вид всех стадий изображен схематично (сбоку).

(последнее только на копеподитных стадиях). Организмы, даже из одного выводка, воспитываемые в общем сосуде, развивались весьма неравномерно, и это относится как к науплиальному, так и к копеподитному периоду. Часто в сосудах, куда вначале

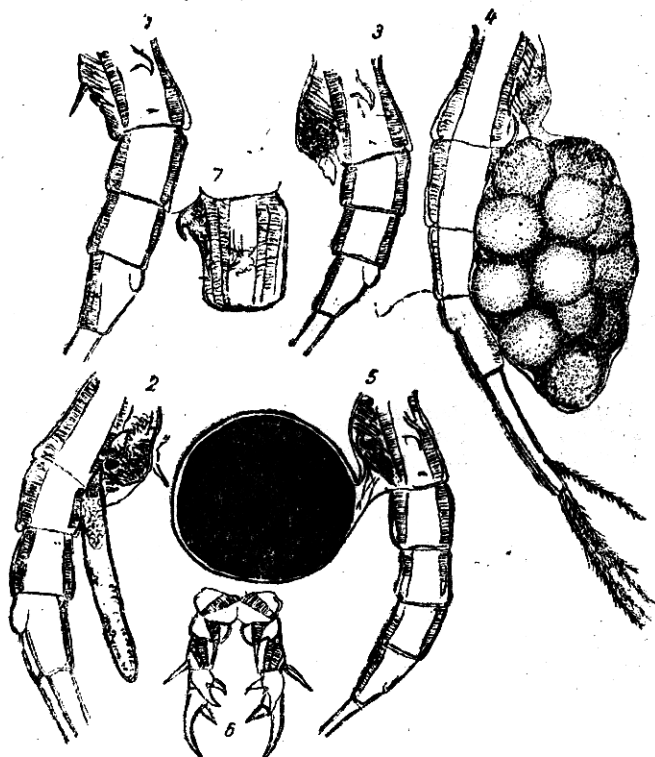


Рис. 4. Самка *Calanipeda aquae dulcis* (VI стадия): 1 — abdomen до первого оплодотворения; 2 — abdomen с прикрепленными к нему сперматофорами; 3 — abdomen самки, уже вынашивавшей яйцевые мешки; 4 — яйцевой мешок с развивающимися яйцами; 5 — резорбционный яйцевой мешок (яйца окончательно резорбированы); 6 — пятая пара ног; 7 — генитальный сегмент абдомена (вид со спины).

был посажен выводок одной самки или особи одного возраста, можно было обнаружить одновременное присутствие живых организмов четырех различных стадий. Если при этом учесть, что экземпляры, отстававшие в развитии, часто погибали и что особи, рассажённые поодиночке, на ранних копеподитных стадиях всегда достигали зрелости и развивались более равномерно, то указанную выше неравномерность развития особей, содержащихся в одном сосуде, следует объяснять тем, что пищи, кислорода и просто жизненного пространства не хватало на

Определительная таблица копеподитных стадий

Признаки		Стадия I (рис. 3, 1)	Стадия II (рис. 3, 2)	Стадия III (рис. 3, 3)
Цефалоторакс (членистость и длина в мм)		Четырехчленистый, длина 0,34 мм	Пятичленистый, длина 0,41 мм	Шестичленистый, длина 0,47 мм
Абдомен (членистость и длина в мм)		Двухчленистый, длина 0,16 мм	Двухчленистый, длина 0,19 мм	Двухчленистый, длина 0,24 мм
Плавательные ноги		Две пары; третья зачаточная	Три пары; четвертая зачаточная	Четыре пары; пятая зачаточная
Заметные половые признаки	Правая антенна 1 самца	Заметных признаков пола нет	Как и у стадии I	Как и у стадии II
	Генитальный сегмент абдомена самки	Нет	Нет	Нет
	Строение пятой пары ног	Нет	Нет	Зачаточное

всех и более жизнеспособные, развиваясь быстрее, оттесняли остальных.

Данные о сроках развития *Calanipeda* в различных опытах (от момента вылупления) приводятся в табл. 3.

Для пояснения данных, приведенных в табл. 3, отметим следующее:

а) выводки № 1, 2 и 5 получены от одной самки и воспитывались в малом цилиндре;

б) выводки № 6, 10 и 11 получены от нескольких самок. у которых науплии вылупились в один и тот же день и воспитывались в большом цилиндре;

Calanipeda aquae dulcis

Стадия IV (рис. 3, 4)	Стадия V (рис. 3, 5)	Стадия VI (рис. 4)
Шестичленистый, длина 0,6 и у ♂ — 0,53 мм	Шестичленистый, длина у ♀ — 0,07 и у ♂ — 0,59 мм	Шестичленистый, длина у ♀ — 0,75 и у ♂ — 0,65 мм
Трехчленистый, длина у ♀ — 0,31 и у ♂ — 0,27 мм	у ♀ — трехчленистый, длина 0,41 мм; у ♂ — четырехчленистый, длина 0,34 мм	у ♀ — четырехчленистый, длина 0,45 мм; у ♂ — пятичленистый, длина 0,42 мм
Пять пар	Пять пар	Пять пар
На седьмом члене от дистального конца мощный шип; граница между пятым и шестым членом почти не заметна	На седьмом члене от дистального конца один мощный шип и один зубец; граница между пятым и шестым и шестым и седьмым членами почти не заметна	Геникулирующая
Заметных признаков пола нет	Вздутие слабое, прозрачное	Вздутие значительное, темное
Неокончателные формы; у ♀ — без эндоподитов; у ♂ с эндоподитами	Неокончателные формы, у ♀ — без эндоподитов; у ♂ — с эндоподитами, причем эндоподит правой трехчленный, а левой — двухчленный	Окончателной формы

в) выводки № 7, 8, 13 и 14 получены от одной или нескольких самок и воспитывались в цилиндрических стаканах. Ввиду невозможности в последнем случае извлекать шкурки из сосудов учтено первое появление лишь немногих стадий.

Сроки развития копеподитных стадий *Calanipeda* в условиях различных опытов приводятся в табл. 4.

В табл. 4 даны результаты выращивания копеподитных стадий как в отдельных (малых) цилиндрах, так и в общих (больших). При индивидуальном выращивании в опытах № 1—6 молодые копеподитные стадии были взяты из общего сосуда, где они воспитывались от момента вылупления, а в опытах № 7—9 из планктона. При выращивании в общих сосудах (опыты

№ 10—12) из планктона брались особи I копепоидитной стадии и различное число их было посажено в разное время в большие цилиндры. В этом случае даты приводятся по тому же принципу, что и в табл. 3.

На основании данных, приведенных в табл. 3 и 4, продолжительность отдельных межличиночных периодов рисуется следующим образом.

I науплиальная стадия живет не более суток и после вылупления *Calanipeda* очень быстро переходит во II стадию. Вылупление происходило обычно поздно вечером и часто в сосуде, где днем была самка с яйцевым мешком, на утро следующего дня науплии оказывались уже во II стадии. Таким образом, продолжительность существования I науплиальной стадии должна исчисляться часами. Это обстоятельство отмечено некоторыми авторами и для других планктонных копепод (табл. 11) и должно быть отнесено за счет «эмбрионального отпечатка», характеризующего вылупившегося науплия (отсутствие органов активного питания и др.).

На II стадию падает самый большой отрезок науплиального периода, однако это проявляется только у организмов, развивавшихся в апреле и начале мая, когда II стадия существовала 5—6 суток (выводки № 1, 2 и 5). В опытах, поставленных после середины мая, где весь науплиальный период был значительно короче, II стадия не показала таких отличий, о чем довольно ясно говорят наблюдения за выводком № 10, где науплии, вылупившиеся 21.V, достигли к 24.V уже IV науплиальной стадии, а 29.V впервые появилась I копепоидитная стадия. Если считать, что I науплиальная стадия живет несколько часов, то тогда II стадия в этом опыте не могла существовать более двух суток, то есть приблизительно столько же, сколько и остальные четыре (каждая).

Мы не имеем достаточных данных, чтобы говорить о различиях между сроками развития каждой из остальных науплиальных стадий. Если разделить общую продолжительность существования этих науплиальных стадий поровну, включая сюда же, в опытах, проводившихся после середины мая, II стадию и учтя везде, что I стадия существует не более суток, то средняя продолжительность существования III, IV, V и VI, а со второй половины мая и II науплиальных стадий окажется равной приблизительно двум суткам (несколько больше двух суток в опытах до середины мая и несколько меньше — после).

Развитие выводка № 1 (табл. 3) и результаты опыта № 11 (табл. 4) показывают, что периоды существования всех копепоидитных стадий приблизительно одинаковы, поэтому для установления средней продолжительности существования каждой стадии мы сочли возможным имеющиеся данные о продолжительности вместо нескольких стадий также поделить поровну между ними.

Сроки развития *Calanipeda aquae dulcis* от момента вылупления

Стадии	№ в ы в о д к о в									
	1	2	5	6	7	8	10	11	13	14
Науплиальные										
I (дата вылупления)	14.IV	27.IV	28.IV	18.V	19.V	20.V	21.V	25.V	26.V	4.VI
II	—	—	29.IV	19.V	—	—	—	26.V	27.V	—
III	20.IV	3.V	5.V	—	—	—	—	—	—	—
IV	—	—	—	—	—	—	24.V	—	—	—
V	—	—	—	—	—	—	26.V	—	—	—
VI	29.IV	—	—	—	—	—	—	—	—	13.VI
Копепоидные										
I	30.IV	9.V	15.V	24.V	—	27.V	29.V	—	—	—
II	2.V	13.V	—	26.V	—	—	—	—	—	—
III	3.V	—	—	—	27.V	—	—	—	—	—
IV	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
V	7.V	—	—	—	—	—	—	—	—	—
VI	10.V	—	—	—	3.VI	—	—	—	13.VI	—
Время и условия ликвидации опытов	14.V обнару- жено 2♀♀ VI ст.	17.V случайно	17.V случайно	10.VI все зрелые	12.VI все зрелые	12.VI большие, зрелые	12.VI большие, зрелые	12.VI все зрелые	13.VI созрели единицы	13.VI копепоид еще нет

Даты указывают, когда в данном выводке впервые появилась соответствующая стадия. Для стадий, первый момент появления которых не был учтен достаточно точно, дата появления вообще не приводится. Приводимые внизу таблицы данные о времени и условиях ликвидации каждого опыта представляют особый интерес в тех случаях, где не удалось установить первый момент появления зрелых самок, так как позволяют хотя бы приблизительно определить общую продолжительность развития. Ликвидация опытов в большинстве случаев была вызвана отъездом автора с места работы.

Стадии	Индивидуальное выращивание									Выращивание в общих сосудах		
	№ опытов									№ опытов		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
I	—	—	—	—	—	—	—	—	—	27.IV	4.V	13.V
II	28.V	28.V	—	—	—	—	—	—	—	30.IV	6.V	—
III	—	—	28.V	28.V	28.V	28.V	—	—	—	—	7.V	—
IV	1.VI	1.VI	29.V	—	1.VI	1.VI	26.V	26.V	26.V	—	9.V	—
V	5.VI	—	—	1.VI	—	—	29.V	29.V	—	—	11.V	—
VI	5.VI	6.VI	1.VI	2.VI	6.VI	6.VI	1.VI	1.VI	1.VI	9.V	13.V	26.V

Таблица 5

Продолжительность в днях	Табл. 3		Табл. 4	Табл. 3	Табл. 4		Таблица 3						
	Выводок № 1	Выводок № 2	Опыт № 10	Выводок № 5	Опыт № 11	Опыт № 12	Выводок № 6	Выводок № 7	Выводок № 8	Выводок № 10	Выводок № 11	Выводок № 13	Выводок № 14
	14.IV	27.IV	27.IV	28.IV	4.V	13.V	18.V	19.V	20.V	21.V	25.V	26.V	4.VI
Науплиального периода . . .	16	12	—	17	—	—	6	8	7	8	—	—	9
Копепоditного периода . . .	10	—	12	—	9	13	14	6	15	13	—	—	—
Общего развития	26	—	—	—	—	—	20	14	22	21	17	17	—

Средняя продолжительность существования копеподитных стадий следующая: I стадия — 2,6 суток; II стадия — 1,8 суток; III стадия — 2,3 суток; IV стадия — 2,5 суток; V стадия — 2,2 суток. Между сроками, полученными до и после середины мая, существенной разницы нет.

В табл. 5 приводятся сведения об общей продолжительности развития и отдельно о продолжительности науплиального и копеподитного периодов, фактически наблюдавшихся в экспериментах (без суммирования данных об отдельных стадиях).

Прежде всего бросается в глаза резкое отличие общей продолжительности развития в опытах, проведенных до и после середины мая, а также то обстоятельство, что это отличие происходит за счет изменений продолжительности науплиального периода. От 26 суток в опыте, начатом 14.IV, общая продолжительность падает до 14—17 суток в опытах, начатых 19 и 26.V, а средняя длительность науплиального периода уменьшается более чем вдвое (от 15 суток в апреле до 7 суток во второй половине мая). Сокращение науплиального периода, как мы видели выше, происходит, в свою очередь, главным образом за счет уменьшения срока существования второй науплиальной стадии.

Это ускорение сроков развития можно объяснить повышением температуры в культурах (8—18° до середины мая и 18—25° после), что должно было оказать влияние как на самих животных (*Calanipeda*, несомненно, теплолюбивы), так и на развитие всего, что могло служить им пищей, то есть мы имеем основание считать, что условия в культурах после середины мая были благоприятнее для быстрого развития, чем в предшествующий период. В последнем случае условия были далеки от оптимальных еще и потому, что в выводах № 1, 2 и 5 самка оставалась в одном сосуде с потомством.

Большой интерес представляет тот факт, что замедление развития *Calanipeda* при менее благоприятных условиях происходит, главным образом, благодаря удлинению сроков существования тоже II науплиальной стадии. Об этом же говорит следующий опыт, проведенный уже в Москве.

Первого ноября в трех одинаковых цилиндрах нами было посажено по одному выводку *Calanipeda*. В то время как в двух цилиндрах к 15 ноября организмы достигли I копеподитной стадии, в третьем цилиндре они все еще находились на II науплиальной стадии. При определении солености оказалось, что в третьем цилиндре соленость на 2% выше, чем в остальных. Когда 20 ноября один из оставшихся в живых науплиусов был пересажен из третьего цилиндра в цилиндр с нормальной соленостью, он через сутки облинял и перешел в III стадию.

Объяснение этого явления, нам кажется, нужно искать прежде всего в том, что с переходом к III стадии типичный

nauplius перестает существовать и начинается метаморфоз, превращающий личинку nauplius'a во взрослое животное. Такой переход связан с серьезными изменениями в организации животного, которые (или подготовка к которым) могут произойти в короткий срок только при вполне благоприятных условиях. Из литературных данных нам удалось найти только замечание в «Общей и сравнительной эмбриологии» Иванова (1937), что «стадия науплиуса выделяется . . . некоторой паузой перед образованием метанауплиальных ножек», причем это сказано о ракообразных, которые проходят науплиальный период развития в эмбриональном состоянии. Сведений о задержке на этой стадии (то есть перед образованием метанауплиальных ножек) в постэмбриональном развитии *Calanoida* в литературе, насколько нам известно, нет, однако, как уже отмечалось, детальные исследования о сроках их развития почти отсутствуют.

Размножение *Calanipeda*

Соотношение полов. При подходе к изучению биологии размножения прежде всего встает вопрос о половом составе популяции вида.

Преобладание самок над самцами среди зрелых особей морских планктонных копепод многие авторы объясняют «более быстрым отмиранием самцов, чем самок». Богоров (1939) подтверждает это положение тем фактом, что число самцов и самок среди молодых особей обычно приблизительно одинаково.

О соотношении числа самцов и самок, вылупившихся в лаборатории, и от I копеподитных стадий, взятых из моря, дает представление табл. 6.

Значительное преобладание самок в опыте № 11 можно объяснить тем, что при общем небольшом числе (30) особей, взятых из планктона, мы могли случайно захватить больше самок. Если откинуть этот случай, то в остальных опытах количество самцов равно 65, а самок 67, то есть соотношение полов практически равно единице.

Таблица 6

Соотношение полов у *Calanipeda aquae dulcis* в экспериментах

Пол	№ опытов и выводов							Итого
	Опыт 11	Опыт 12	Выводок 10	Выводок 6	Выводок 11	Выводок 8	Выводок 7	
Самцов	7	14	4	10	20	5	12	72
Самок	13	11	4	16	35	4	16	80

Процессы размножения у самок. При индивидуальном выращивании мы смогли проследить, как протекают у *Calanipeda* некоторые процессы, связанные с размножением, сразу вслед за последней линькой. Ниже мы приводим сокращенные протоколы опытов, частично освещенных в табл. 4.

Опыт № 2

- 19.V — самка выдупилась из яйца.
- 28.V — достигла VI копепоditной стадии.
- 1.VI — достигла IV копепоditной стадии.
- 5.VI — достигла V копепоditной стадии; 4 часа просидела вместе с большим количеством зрелых самцов.

Опыт № 3

- 19.V — самка выдупилась из яйца.
- 28.V — достигла III копепоditной стадии.
- 29.V — достигла IV копепоditной стадии.
- 1.VI — 14 часов — достигла VI стадии; в теле темные яйца, подсажен самец.
- 1.VI — 18 часов самка с одним сперматофором; самец удален.
- 2.VI — самка с нормальным яйцевым мешком.
- 3.VI — 22 часа самка с яйцевым мешком.
- 4.VI — 10 часов самка без яйцевого мешка; выдупились науплии.
- 5.VI — самка с яйцевым мешком.
- 6.VI — самка без яйцевого мешка; выдупились науплии.
- 13.VI — самка с яйцевым мешком; яйца резорбированы.

Опыт № 4

- 19.V — самка выдупилась из яйца.
- 28.V — самка достигла III копепоditной стадии.
- 1.VI — самка достигла V копепоditной стадии; подсажено несколько самцов.
- 2.VI — самка достигла VI стадии; на личинной шкурке V стадии никаких следов сперматофора; на генитальном сегменте зрелой самки остаток пустого сперматофора; в теле видны яйца.
- 3.VI — самка с яйцевым мешком; в теле яиц не видно.
- 5.VI — самка с яйцевым мешком; в теле темные яйца.
- 6.VI — выдупились науплии; самка опять с яйцевым мешком, но яйца резорбированы.

Опыт № 7

- 13.V — животное взято из планктона.
- 26.V — самка достигла VI стадии.
- 29.V — самка достигла V стадии.
- 1.VI — самка достигла VI стадии; есть яйцевой мешок с резорбированными яйцами. Когда ее потревожили — сделала быстрое резкое движение и разорвала яйцевой мешок, из которого выпала аморфная масса резорбированных яиц. Подсажен самец.
- 2.VI — у самки в теле темные яйца; самец удален.
- 3.VI — образовался нормальный яйцевой мешок.
- 4.VI — выдупились науплии; самка без яйцевого мешка, в теле темные яйца.
- 6.VI — самка с нормальным яйцевым мешком.

13.V — животное взято из планктона.

26.V — самка достигла IV стадии.

1.VI — достигла VI стадии; появился яйцевой мешок с резорбированными яйцами. В теле яиц незаметно.

2.VI — самка без яйцевого мешка; в теле видны темные яйца.

Из этих наблюдений прежде всего следует, что у самки сразу же вслед за последней линькой в теле имеются светлые яйца, которые вскоре темнеют и вполне готовы к оплодотворению. Если оплодотворение произошло, в течение суток образуется яйцевой мешок и через 1—2 дня вылупляются науплии. Опыт № 4 наглядно показывает, что самка *Calanipeda* не может быть оплодотворена на V копеподитной стадии. Кроме описанного случая, мы неоднократно изолировали самок на V стадии из сосудов, где были зрелые самки, и ни одна из них не давала потомства. Об этом же говорит механизм копуляции у *Calanipeda*.

В тех случаях, когда самка *Calanipeda* не оплодотворена после перехода в VI стадию, она откладывает яйца и образуется яйцевой мешок, но эти яйца не развиваются, а резорбируются, превращаясь в аморфную темную массу, заполняющую яйцевой мешок (рис. 4, 5). Если яйца, заключенные в яйцевой мешок, не развиваются, а резорбируются, то в последующем тексте такой яйцевой мешок мы будем называть резорбционным.

В общей сложности более или менее регулярные наблюдения были проведены почти над 20 самками. Основные признаки, по которым велись наблюдения за скоростью размножения самок, такие: появление и характер яйцевых мешков, исчезновение яйцевых мешков и копуляция (или появление у самки сперматофора) при подсаживании самца. Все эти признаки легко можно было отмечать, ведя наблюдения за животными через стенки цилиндрических сосудов.

Наши наблюдения показали прежде всего, что самка *Calanipeda* может вынашивать не один, а много яйцевых мешков. После одного оплодотворения появлялось обычно один за другим два яйцевых мешка с оплодотворенными яйцами, из которых впоследствии вылуплялись науплии; затем, если не последовало нового оплодотворения, образуются резорбционные яйцевые мешки. Последнее обстоятельство свидетельствует, как нам кажется, о том, что, независимо от того, оплодотворена самка или нет, в ее теле продолжают созревать очередные порции яиц и, как показали наблюдения за самками № 5 и 6, особь, дававшая в течение месяца и более только резорбционные яйцевые мешки, будучи вновь оплодотворена, способна приносить потомство.

Остается совершенно неясным, сколько выводков подряд дает самка, оплодотворенная сразу несколькими самцами. Такие случаи, повидимому, довольно часты в природе, так как,

обрабатывая сетевые сборы планктона, мы неоднократно встречали самок с двумя-тремя и даже шестью сперматофорами на генитальном сегменте; однако в лаборатории нам этого ни разу получить не удалось.

О периодичности появления яйцевых мешков полнее всего дают представление наблюдения над самкой № 7. За 23 дня у этой самки появилось семь яйцевых мешков (пять нормальных и два резорбционных), то есть каждые три дня — один яйцевой мешок. В литературе сведения о периодичности пометов или появлении яйцевых мешков у морских копепод отсутствуют.

Наблюдения показывают, что размножение идет медленнее у самок № 1—6, то есть в опытах, начатых в апреле. Это замедление вызвано, повидимому, теми же причинами, что и замедление развития в опытах, проводившихся до середины мая, так как условия (температура, пища, содержание самок вместе с пометом) в обоих случаях были одинаковы.

Если исключить наблюдение за этими шестью самками, то, пользуясь только вполне достоверными данными, получим, что средняя продолжительность инкубационного периода равна двум суткам, а продолжительность вынашивания резорбционного мешка — двум-трем суткам. Известно, что продолжительность инкубационного периода у пресноводных копепод колеблется от 20—30 часов до 24 дней, не говоря уже о яйцах стадии покоя. Для морских планктонных копепод некоторые авторы описывают отдельные случаи, когда им удалось содержать в лаборатории самок, взятых с яйцевыми мешками из планктона, до момента вылупления науплиев. При этом от вылупления науплиев из первого до появления второго из двух яйцевых мешков, образующихся после одного оплодотворения, проходит обычно не более суток, в то время как до образования резорбционного яйцевого мешка проходит иногда до четырех-пяти и более суток (в среднем двое-трое суток).

Таким образом, очередная порция созревших яиц как бы задерживается в теле самки, если яйца не могут быть оплодотворены. С другой стороны, многие наблюдения заставляют считать, что спаривание как бы стимулирует откладку яиц. Яйцевой мешок всегда появляется в течение первых суток после копуляции, независимо от того, как долго до этого самка была без яйцевого мешка. Этот факт доказывает, что к моменту вылупления науплиев или исчезновения резорбционного яйцевого мешка в теле самки созревает очередная порция яиц.

Мы не проводили регулярных наблюдений за состоянием яиц в теле самок, так как при этом пришлось бы слишком часто помещать самку на предметное стекло, что могло вредно отразиться на состоянии животного и нарушить нормальный ход размножения. Тем не менее время от времени такие наблюдения проводились. Наиболее общим положением является то, что перед образованием яйцевых мешков в теле самки всегда можно

видеть темные яйца, что, повидимому, соответствует созреванию яиц. Из наших опытов и из всех других наблюдений над созреванием яиц следует, что к моменту вылупления науплиев и, особенно, к моменту исчезновения яйцевого мешка в теле самки созревает новая порция яиц. Поэтому можно считать, что у самок в опытах, начатых 16.V, на созревание очередной порции яиц (для образования яйцевого мешка) уходит в среднем три дня.

Яйцевой мешок у *Calanipeda aquae dulcis* отличается большой прочностью. Еще в большей мере это относится к резорбционному мешку, так как в этом случае стенки мешка не растягиваются развивающимися яйцами и при малом размере мешка стенки его имеют значительную толщину. После того, как очередная порция яиц в теле самки созрела, она активно содействует удалению резорбционного яйцевого мешка. Этот процесс, который нам удалось несколько раз наблюдать под бинокуляром, состоит в том, что самка, максимально согнув abdomen, приближает его к брюшной стороне торакса и, ухватив яйцевой мешок пятой парой ног, быстро выпрямляет abdomen, отрывая, или чаще разрывая яйцевой мешок; в последнем случае содержимое мешка выпадает, а обрывки стенок некоторое время остаются висеть на abdомене. Часто можно было наблюдать, что после того, как в теле самки уже образовались хорошо заметные яйца, самка еще некоторое время продолжала носить резорбционный яйцевой мешок и, как это видно из опыта № 7, удаление резорбционного яйцевого мешка можно ускорить, потревожив самку. Возможно, что в природе таким стимулом являются попытки самца схватить самку.

Отсутствие яйцевого мешка (как нормального, так и резорбционного) является необходимым условием оплодотворения. Нам ни разу не удалось получить в экспериментах (например, самки № 6 и 7), ни наблюдать в планктоне самку с яйцевым мешком, к генитальному сегменту которой был бы прикреплен сперматофор со спермой. Так, самка № 6 на 33 день была с резорбционным мешком и самец не мог ее оплодотворить, а на следующий день самка оказалась уже без мешка и оплодотворение произошло; у самки № 7 на 23 день был искусственно удален резорбционный мешок, после чего она и была оплодотворена, тогда как до удаления мешка попытки добиться копуляции оказывались неудачными.

Описанный способ удаления резорбционного яйцевого мешка делает понятным строение пятой пары ног самки *Calanipeda* (рис. 4, 6), для которой являются характерными мощные, направленные внутрь шипы. Весьма вероятно, что самка таким же способом содействует высвобождению из яйцевого мешка только что вылупившихся науплиев, однако нам ни разу не удалось наблюдать момента вылупления, хотя во многих случаях наблюдения за самками производились утром и вечером. Самки, вечером еще

бывшие с яйцевыми мешками, на утро оказывались без мешков, то есть вылупление науплиев происходило обычно ночью¹.

Относительно общей продолжительности периода плодоношения у *Calanipeda* можно судить по наблюдениям за самками № 5 и 6. Эти особи были взяты из планктона уже зрелыми и с яйцевыми мешками и на 35—40 день жизни в лаборатории были еще способны давать потомство. Таким образом, нужно считать, что период плодоношения у самок *Calanipeda* длится не менее 1—1,5 месяцев. Если считать, что у самки каждые три дня созревает новая порция яиц, то при отсутствии задержек в оплодотворении одна самка может дать за 1,5 месяца плодотворения 14—15 пометов. О количестве пометов у других копепоид имеются сведения лишь относительно пресноводных *Cyclopoida*: некоторые виды *Cyclops* дают на протяжении своей жизни (за 2—3,5 месяца) до 13 пар яйцевых мешков, при этом самка оплодотворяется только один раз.

Что касается общей продолжительности жизни самок, то в опытах, где самки сидели поодиночке в отдельных сосудах и точно наблюдались условия, необходимые для нормальной жизни животного, отмечен лишь один случай ослабления и смерти (самка № 1). Все остальные самки в возрасте 1,0—1,5 месяца (после созревания) были посажены в общий цилиндр и перевезены в Москву. В этом цилиндре они прожили еще около месяца и погибли после того, как были оставлены без всякого ухода.

Процессы размножения у самцов. Самцы, по видимому, так же как и самки, способны к копуляции вслед за последней линькой, то есть у них к этому времени уже созревает сперматофор. Такой вывод можно сделать из опыта № 8.

Опыт № 8

13.V — животное взято из планктона.

26.V — самец достиг IV стадии.

29.V — самец достиг V стадии.

1.VI — самец достиг VI стадии и оплодотворил самку (опыт № 7).

9.VI — на предметном стекле пытался оплодотворить самку и потерял сперматофор.

Регулярных наблюдений за самцами было поставлено значительно меньше, чем за самками, поэтому мы приведем сокращенные протоколы наблюдений за тремя самцами, что дает некоторое представление о скорости размножения и длительности периода половой активности у них.

¹ В море эта особенность может иметь большое значение, так как в результате вертикальных миграций, совершаемых самками, науплии, вылупившиеся ночью, оказываются в верхних слоях воды, более богатых пищей, тогда как вылупившиеся днем (в нижних слоях) должны, чтобы достичь этой зоны, подниматься вверх на большое расстояние, что для них является едва ли легкой задачей.

Самец № 1

- 13—16.V — достиг VI стадии.
- 16.V — к нему подсажена самка без яйцевого мешка и без сперматофора, самка была отсажена.
- 18.V — самка с яйцевым мешком.
- 22.V — самец оплодотворил самку № 12.
- 23.V — 14 часов — самец оплодотворил самку № 9.
- 23.V — 14 час. 30 мин. — подсажен самец к самке № 11, но ее не тронул.
- 13.VI — самец жив, в хорошем состоянии.

Самец № 4

- 14.IV — вылупился из яйца.
- 10.V — достиг VI стадии.
- 14.V — подсажен к самке № 1, продержан вместе с ней до 26.V; за это время самец несколько раз пытался оплодотворить самку, но безуспешно.
- 27.V — оплодотворил самку № 6.
- 13.VI — жив, в хорошем состоянии.

Самец № 5

- 13—16.V — достиг зрелости.
- 22.V — 11 час. 30 мин. — оплодотворил самку № 7.
- 22.V — 11 час. 30 мин. — был подсажен к самке № 12, но ее не тронул.
- 23.V — 11 час. — оплодотворил самку № 8.
- 24.V — оплодотворил самку № 11.
- 25.V — оплодотворил самку № 10.
- 28.V — оплодотворил самку № 7.
- 13.VI — жив, в хорошем состоянии.

Приведенные наблюдения показывают, что самец *Calanipeda* в течение суток способен оплодотворить не менее одной самки, то есть, что интервал между образованием двух, следующих один за другим, сперматофоров, занимает около суток. На это же указывает опыт, поставленный в Москве, когда самец, посаженный в сосуд с большим количеством самок 29.VII и удаленный от них 4.VIII, оплодотворил за это время пять самок. Следует также добавить, что во время копуляции самец подвешивает всегда только один сперматофор и, как это видно из наблюдений за самцами № 1 и 5, не может спариваться подряд два раза.

Из приведенных данных видно, что самец может оплодотворить по крайней мере пять самок, однако эта цифра не соответствует действительности и самец, вероятно, способен на значительно большее число спариваний, хотя бы уже потому, что период половой активности длится у него до двух месяцев. О длительности периода половой активности у самца можно судить по следующему наблюдению, произведенному в Москве: самец, около месяца просидевший в отдельном сосуде (куда он был посажен уже зрелым из общего сосуда), спаривался последовательно — 13.X, 16.X, 3.XI, между 4.XI и 9.XI и, наконец, 16.XI.

Подробных сведений о числе спариваний, на которые способны самцы других копепод, мы в литературе не встречали.

Более или менее полных сведений о продолжительности жизни самцов *Calanipeda* у нас нет, но имеющиеся данные

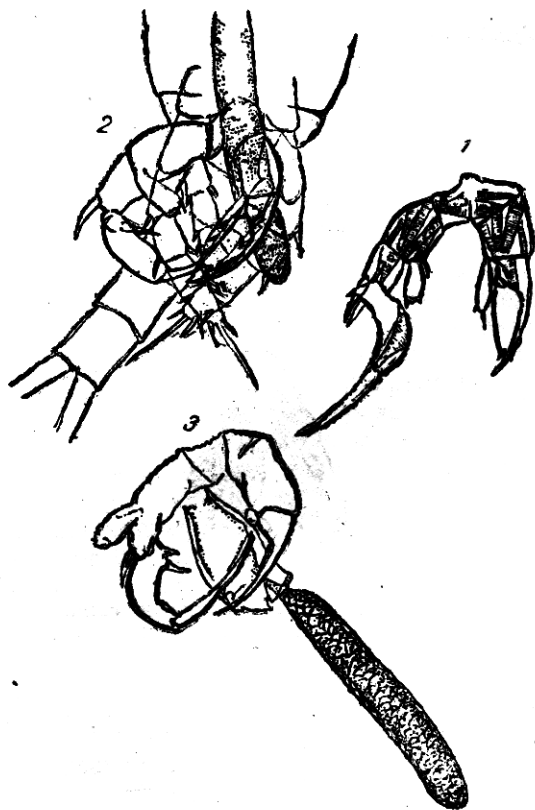


Рис. 5. Самец *Calanipeda aquae dulcis* (VI стадия): 1 — пятая пара ног; 2 — момент выхода сперматофора из генитального отверстия самца; 3 — пятая пара ног самца с зажатым в ней сперматофором.

дают основание считать, что самцы живут не меньше самок. Это вполне согласуется с отсутствием преобладания самок *Calanipeda* над самцами в планктоне.

Наконец, нужно отметить, что самцы, повидимому, так же как и самки, при отсутствии спаривания освобождаются от созревших половых продуктов. Так, в одном из цилиндров, в который 13.VI было посажено много зрелых самцов, в начале

июля на дне оказалось много сперматозоидов, наполненных спермой. Большое количество полных сперматозоидов мы также встречали в планктоне при обработке сетевых сборов. Нет оснований предполагать, что самцы теряли сперматозоиды при по-

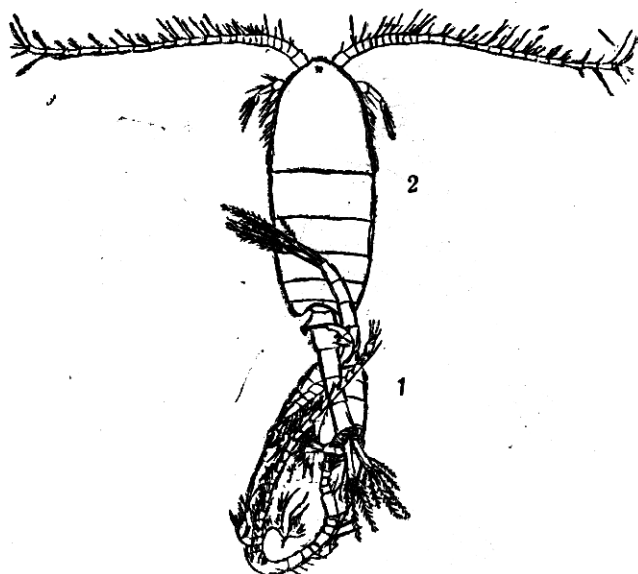


Рис. 6. Копуляция самца и самки *Calanipeda aquae dulcis*: 1—самец, 2—самка.

пытке прикрепить их к самцам же, так как мы ни разу не наблюдали подобных попыток у самцов *Calanipeda*.

У *Calanipeda* самец не способен спариваться ни с одним организмом, кроме зрелой самки этого же вида, ввиду особого устройства органов спаривания, тогда как самцы других видов копепоид, по свидетельству некоторых исследователей, прикрепляют сперматозоиды молодым особям (даже науплиям), самцам и представителям других видов. Прежде чем потерять сперматозоид, самцы *Calanipeda*, вероятно, носят его некоторое время с собой в поисках самки, поэтому в планктоне можно часто встретить самцов со сперматозоидом, зажатым в левой ноге пятой пары.

Копуляция у *Calanipeda aquae dulcis* протекает в общем так же, как у пресноводных *Calanipeda*. Самец, посаженный в один сосуд с самкой, вскоре начинает двигаться вблизи нее, описывая неправильные круги, делая резкие повороты и непрерывно двигая загнутым вниз абдоменом. Он все более и более приближается к самке и при этом у него выступает наружу спер-

матофор. Сперматофор выходит из генитального отверстия (рис. 5, 2) тупым, закрытым концом вперед, и самец зажимает его горлышко (чтобы не проводилась сперма) между выростом первого и вторым члеником экзоподита левой ноги пятой пары (рис. 5, 3); в это время серп, образованный последним члеником и шипом экзоподита правой ноги, поворачивается на 180° (в суставе между первым и вторым члениками экзоподита) и теперь обращен вовнутрь. Затем, приблизившись, самец хватает самку правой геникулирующей антенной за abdomen у самой фурки, быстро переворачивается, причем правая антенна перекручивается между десятым и двенадцатым члениками, и самец, оказавшись под брюшком самки, так что головные концы обоих направлены в разные стороны, охватывает генитальный сегмент самки серпом правой ноги пятой пары, причем шип на конце серпа заходит со спины под крючковидный вырост, находящийся на левой стороне генитального сегмента самки (рис. 6); в этот момент самец и прикрепляет сперматофор. Охватив abdomen самки пятой ногой, самец находится не прямо под брюшком самки, а несколько сдвинут направо, вследствие чего сперматофоры обычно бывают прикреплены не в центре генитального сегмента, а несколько справа, что соответствует положению генитального отверстия самки. Крючок на левом боку abdomen самки является необходимым приспособлением для копуляции, поэтому, как сказано выше, самцы *Calanipeda* способны прицеплять сперматофор только зрелым самкам.

Добавляем также, что самцу бывает трудно оплодотворить активно сопротивляющуюся самку. Ослабевшая самка легче поддается оплодотворению, поэтому перед копуляцией мы иногда искусственно ослабляли самок, заставляя их быстро двигаться. Ослаблением самки при первой копуляции объясняется, вероятно, и то, что многие самки в планктоне носят по нескольку сперматофоров.

Весь процесс копуляции у *Calanipeda* длится от 45 секунд до одной минуты; при этом сцепившиеся животные постепенно опускаются вниз. После копуляции самец двигается очень медленно и спокойно, тогда как обычное поведение самцов отличается непрерывными беспокойными движениями, повидимому, в поисках самок.

Описанное выше поведение самца перед копуляцией, вместе с тем фактом, что сперматофоры бывают прикреплены только к зрелым самкам, доказывает, что самец активно находит самку, пользуясь, вероятно, органами чувств, а не спаривается при случайном столкновении.

В заключение этой главы считаем нужным еще раз подчеркнуть, что организмы, наблюдения над которыми здесь приведены, жили и размножались в лаборатории в течение ряда поколений и, следовательно, условия эксперимента были достаточно близки к естественным условиям существования этих животных

и не препятствовали их нормальной жизнедеятельности. В таком случае полученные результаты следует считать вполне пригодными для установления основных особенностей, «общей канвы», биологии их развития и размножения.

III. НАБЛЮДЕНИЯ В ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЯХ

Методика и материал

Сбор планктона производился в одном пункте, отмеченном буйком, в северной части Тюб-Караганского залива, на расстоянии 300 м от западного берега. Берег в этом месте образует нечто вроде бухточки, отделенной с севера песчаной косой от открытого моря. На юге вторая коса отделяет ее от места стоянки рыбацких и транспортных судов, где вода сильно загрязнена.

Хотя близость пункта сборов к берегу и отсутствие дополнительных точек снижают качество материала, однако только при этих условиях мы могли брать пробы достаточно часто, отнимая не слишком много времени от экспериментальных наблюдений.

Глубина у буйка, как почти во всем заливе, равнялась 6 м, и планктонной сетью делались тотальные ловы от дна до поверхности; при этом употреблялась сеть Нансена из газа № 16/70. Сбор планктона производился в одно и то же время суток, перед заходом солнца (от 19 до 21 часа). Параллельно с сетевыми проводились сборы планктонособирателем Богорова (1940). Кроме того, через каждые пять-шесть дней в районе буйка брались пробы осадочного планктона и горизонтальные ловы сетью для исследований по питанию копепод, которые проводились С. И. Рахмановой. В штормовую погоду пробы брались с мостков рыбного завода в 10—15 м от линии берега (глубина 2 м). Однако при обработке оказалось, что по составу и количеству планктона эти сборы резко отличаются от проб, взятых у буйка, и их пришлось исключить из рассмотрения.

Сильные ветры, обычные весной в районе Мангишлака, и вызываемые ими сгонно-нагонные течения в заливе неизбежно приводили к частым изменениям в планктоне, особенно вблизи берега. При наличии только одной станции наши сборы часто зависели от локальных изменений условий: так, например, 20 и 21 мая в районе буйка вода была покрыта нефтью и пробы пришлось брать на 100 м дальше от берега.

Ежедневно при сборе планктона измерялась температура поверхностного слоя воды в заливе.

Обработка сетевых сборов проводилась счетным методом. Обычно подсчитывалась $\frac{1}{4}$ часть пробы (употреблялся делитель Гарбера) и лишь изредка большая или меньшая доля в зависимости от того, была ли проба слишком мала или слишком велика. Во всех пробах у копепод подсчитывались отдельно каж-

дая копепоидитная стадия и зрелые самцы и самки, а также самки с яйцевыми мешками и самцы и самки со сперматофорами (у *Calanipeda*). Подсчитывалось также число яиц в яйцевых мешках не менее чем у десяти самок *Calanipeda* из каждой пробы.

Кроме того, в большей части проб у копепод отдельно подсчитывалась каждая науплиальная стадия и у *Calanipeda* определялся пол, начиная с IV копепоидитной стадии.

С 19.IV по 10.V было собрано 45 сетевых проб. Почти все они были обработаны, однако по указанным выше причинам ряд проб пришлось исключить из рассмотрения. Ниже рассматриваются результаты обработки 34 вертикальных сетевых ловов.

Замечания об условиях среды и питания *Calanipeda aquae dulcis* в планктоне¹

Температура воды в Тюб-Караганском заливе поднялась за период с 19.IV по 10.V от 9 до 23°, причем резкое повышение произошло в первой половине мая (рис. 1).

О характере питания *Calanipeda* в заливе в это время можно судить на основании некоторых данных, сообщенных нам Рахмановой (1939). Так, из ее данных видно, что с первых чисел и особенно с середины мая в планктоне сильно увеличивается число *Exuviaella cordata*, которая имеет наиболее важное значение в питании *Calanipeda*. Кроме того, в конце апреля и начале мая начинается массовое отмирание *Rhizosolenia calcaravis*, то есть эта крупная диатомовая водоросль переходит в такое состояние, когда она может служить пищей мелким планктонным животным. Наконец, сопоставленная по данным Рахмановой приводимая ниже табл. 7 показывает, что в первой половине мая происходит резкое повышение числа питающихся особей *Calanipeda*.

Таблица 7

Число питающихся *Calanipeda aquae dulcis* в период апрель—июнь 1939 г.

	21.IV	24.IV	29.IV	5.V	11.V	19.V	24.V	29.V	7.VI
% питающихся особей . . .	36	30	40	39	85	80	78	88	91

Более интенсивное питание *Calanipeda* с середины мая вызвано, вероятно, как увеличением количества пищи, так и повы-

¹ Планктонный батометр был оснащен газом № 21 и должен был дать более полное представление о количестве науплиев и другого микропланктона, но этот материал пока еще не обработан.

шением температуры воды и, следовательно, усилением обмена. Хотя у нас и нет более подробных сведений об изменении факторов среды в заливе, все же перечисленные моменты заставляют считать, что условия для развития и размножения *Calanipeda* с середины мая становятся значительно благоприятнее, чем были до этого.

Краткий обзор зоопланктона Тюб-Караганского залива периода исследований (апрель—июнь 1939 г.)

В сетевых пробах были обнаружены следующие представители зоопланктона:

<i>Synchaeta</i> sp.	<i>Halicyclops</i> sp.
<i>Brachionus</i> sp.	<i>Heterocope caspia</i>
<i>Notholca</i>	<i>Eurytemora grimmeri</i>
<i>Asplanchna</i> sp.	<i>Calanipeda aquae dulcis</i>
<i>Evadne anonyx</i>	<i>Limnocalanus Grimaldi</i>
<i>E. producta</i>	<i>Mysis</i> sp.
<i>E. camptonyx</i>	<i>Amphipoda</i>
<i>E. trigona</i>	<i>Leander</i> (larvae)
<i>Harpacticoida</i> sp.	<i>Lamellibranchia</i> (larvae)
<i>Halicyclops sarsi</i>	Икра и мальки кильки

Limnocalanus (единичные экземпляры ранних копепоидных стадий) найден в нескольких пробах, взятых в апреле. Единичные экземпляры *Amphipoda*, *Leander* (larvae)¹, икра и молодь кильки встретились в нескольких пробах в начале июня. Все эти формы являются случайными для залива.

Evadne (*Cladocera*) в апреле и мае встречаются единичными экземплярами и только в июне достигают значительного числа. Личинки моллюсков и коловратки сильно возрастают в числе уже с середины мая. В конце мая и начале июня начинают попадаться молодые особи *Heterocope caspia*, которые размножаются в это время в северных районах моря и в залив попадают, повидимому, случайно.

Самой массовой формой в планктоне залива была *Calanipeda aquae dulcis*, число которой достигало 45 000 экземпляров в пробе². В больших количествах все время встречались различные *Cyclopoida* и *Harpacticoida*. В апреле было довольно много копепоидных стадий *Eurytemora grimmeri*.

Результаты подсчетов показали наличие резких колебаний числа экземпляров, что, как нам кажется, объясняется частой

¹ Эта черноморская креветка попала в Каспий несколько лет назад. В 1939 г. в Тюб-Караганском заливе у берега часто можно было видеть большие стаи взрослых *Leander*.

² Объем профильтрованной через сеть воды везде приблизительно равен 1 м³.

сменой воды в прибрежной части залива и отсутствием дополнительных станций, которые позволили бы элиминировать пятнистое распределение планктона в море. Этот недостаток материала затрудняет детальное рассмотрение особенностей развития и размножения, однако некоторые выводы сделать можно.

Развитие *Calanipeda* в планктоне

Наблюдения показали, что плотность популяции *Calanipeda* в планктоне по 10.VI в общем все время возрастает. Низкую плотность в течение более или менее длительного периода можно отметить только с 14 по 26 мая; возможно, что в это время произошли большие перемещения воды, так как при уменьшении числа *Calanipeda* сильно возросло число Cyclopoidea и Harpacticoida (при этом большое число *Calanipeda* везде составляется за счет науплиальных стадий).

На рис. 7, показывающем процентное соотношение различных копепоидитных стадий, можно видеть, что с 19 по 22 апреля (и несколько позднее) преобладают зрелые особи и ранние копепоидитные при отсутствии III, IV и V стадий и при значительном числе науплиальных стадий.

Это позволяет нам считать, что первое размножение *Calanipeda* началось около середины апреля. В последних числах апреля начинают попадаться III, IV и V копепоидитные стадии, а к середине мая они встречаются постоянно и процент их уже довольно высок. Одновременно с конца апреля начинают встречаться отмершие особи зрелых *Calanipeda* и среди них даже самки с нормальными яйцевыми мешками.

Сильное преобладание зрелых *Calanipeda* в пробе от 11.V объясняется, по видимому, тем, что к взрослым особям старой (зимней) генерации прибавляются созревшие животные нового поколения. Дальнейшее быстрое падение процента зрелых связано, очевидно, с вытеснением из планктона особей зимней генерации и отмиранием их при повышении температуры воды в море. Во всяком случае, несомненно, что особи, появившиеся в результате первого размножения (середина апреля), то есть после размножения зимней генерации, к середине мая созревают¹. Таким образом, общая продолжительность развития *Calanipeda* в этот период равна приблизительно одному месяцу. Если учесть, что условия существования в апреле и в начале мая, как указывалось выше, не благоприятствуют быстрому раз-

¹ В доказательство этого можно также привести тот факт, что с 15.V начинают попадаться зрелые самки, еще не имевшие потомства, что легко было заметить по состоянию receptaculum seminis (рис. 4, I).

витию животных, то окажется, что результаты наблюдений над сроками развития в лаборатории и в море совпадают.

Затем процент зрелых особей постепенно увеличивается и вместе с тем происходит сильное понижение относительного числа науплиев *Calanipeda* и процента ранних копеподитных

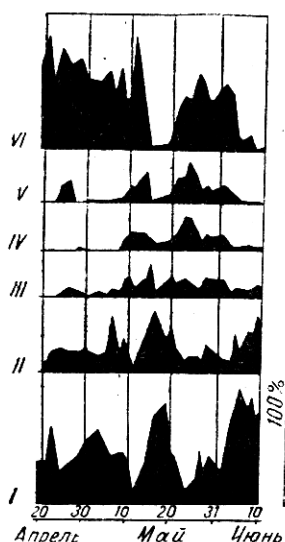


Рис. 7. Соотношение в процентах различных копеподитных стадий *Calanipeda aquae dulcis* в планктоне.

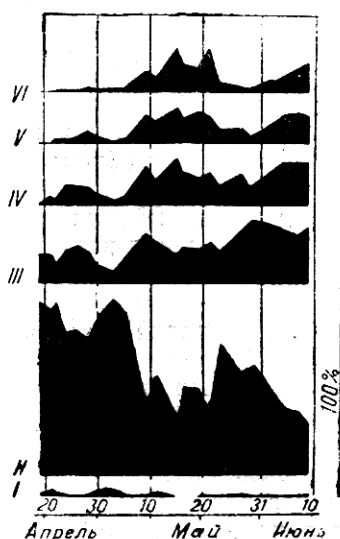


Рис. 8. Соотношение в процентах различных науплиальных стадий *Calanipeda aquae dulcis* в планктоне.

стадий, которое объясняется тем, что старые, отмирающие животные прекратили размножение, а вновь созревшие только начинают размножаться. Однако размножение особей новой генерации уже к 26.V значительно повышает число науплиев и через несколько дней доводит его до очень большой величины, что вполне согласуется с установленными при экспериментальных наблюдениях быстротой размножения и плодовитостью *Calanipeda*.

Сразу же вслед за увеличением количества науплиев начинается увеличение процента ранних копеподитных стадий, и это дает основание предполагать, что науплиальные стадии в этот период развиваются очень быстро.

Процентное соотношение различных науплиальных стадий представлено на рис. 8. Прежде всего бросается в глаза небольшой процент, который на протяжении всего периода работ составляет I науплиальная стадия.

Таким образом, представление о продолжительности существования I науплиальной стадии *Calanipeda*, полученное экспе-

риментальным путем, вполне подтверждается наблюдениями в естественных условиях.

Выводы о сроках развития II науплиальной стадии, сделанные при лабораторных наблюдениях, также совпадают с наблюдениями в море. Чтобы яснее представить себе относительную продолжительность существования II науплиальной стадии, мы вычертили кривую, изображенную на рис. 9 и показывающую изменение отношения количества II к количеству III науплиальной стадии. Из этой кривой видно, что до 9—11 мая II стадия сильно преобладает над III и, судя по рис. 8, над всеми остальными науплиальными стадиями, а затем это различие становится все менее резким и в начале июня преобладание II стадии почти незаметно.

В данном случае такая пропорция показывает прежде всего, что при неблагоприятных для развития условиях (в апреле и начале мая) II стадия существует значительно дольше III и остальных науплиальных стадий, тогда как после середины мая нет оснований говорить о какой-либо задержке развития перед переходом к метанауплиальной, третьей, стадии. Это вполне согласуется с данными, полученными при лабораторных наблюдениях и точно так же должно быть объяснено особенностями морфологии развития¹. Возможно также, что некоторое значение в преобладании II науплиальной стадии в апреле и начале мая имеет массовое отмирание организмов при неблагоприятных условиях до перехода в III стадию, то есть на II стадии, когда животные, перейдя к активному питанию, впервые начинают сильно зависеть от условий существования. Однако сколько-нибудь выделяющегося количества отмерших особей II науплиальной стадии замечено не было.

Более точных данных о сроках развития получить невозможно, ввиду указанных выше недостатков материала. Кроме того, у *Calanipeda* нельзя ожидать ясной картины последовательного чередования максимумов отдельных стадий и четко отделенных одна от другой генераций, так как одна самка способна давать несколько пометов и, по данным Кусморской (1936), размножающиеся особи находятся в планктоне в значительном числе в течение всего весенне-летнего периода.

Размножение *Calanipeda* в планктоне

Соотношение полов у *Calanipeda* в среднем за весь период исследований и на всех стадиях, на которых заметны половые признаки, равно приблизительно единице

$$(IV \frac{\sigma\sigma}{\phi\phi} = 0,9; V \frac{\sigma\sigma}{\phi\phi} = 1,1; VI \frac{\sigma\sigma}{\phi\phi} = 1,1).$$

¹ Предположение о том, что преобладание III науплиальной стадии связано с массовым размножением, отпадает; так, например, моменту интенсивного размножения в конце мая — начале июня соответствует незначительное преобладание II стадии.

Это вполне соответствует данным Богорова (1939). Однако эти материалы также указывают на то, что в различные месяцы соотношение полов у *Calanipeda* не одинаково. Об этом же свидетельствуют и наши данные, сведенные в табл. 8.

В табл. 8 показано отношение числа самцов к количеству самок в различные пятидневки за период исследований.

Из приведенных данных видно, что некоторое преобладание самок в апреле и первой половине мая сменяется заметным преобладанием самцов после середины мая. Подобный же вывод можно сделать из данных Кусморской, по которым в это время года у *Calanipeda* наблюдается следующее соотношение полов (число экземпляров в 1 м³) (табл. 9).

Таблица 8

Соотношение полов у *Calanipeda aquae dulcis*

Соотношение самцов и самок	C 24.IV по 28.IV	C 29.IV по 3.V	C 4.V по 8.V	C 9.I по 13.V	C 14.V по 18.V	C 19.V по 23.V	C 24.V по 28.V	C 29.V по 2.VI	C 3.VI по 6.VI
♂♂ ♀♀	0,9	0,7	0,9	0,5	2,3	2,4	2,5	2,7	2,7

Чтобы избежать случайных отклонений, которые весьма вероятны еще и потому, что „самцы держатся роями“, мы устанавливали соотношение полов по числу экземпляров не в каждой пробе, а во всех пробах за данную пятидневку.

Таблица 9

Соотношение полов у *Calanipeda aquae dulcis*

	Апрель	Май — июнь (с 26.V по 5.VI)
Самцы	41	84
Самки	60	75

Откладка яиц и плодовитость. Число самок *Calanipeda* с яйцевыми мешками было довольно велико на протяжении всего периода наблюдений.

Резорбционные яйцевые мешки, вероятно, легко отрываются у фиксированных формалином животных; кроме того, как уже отмечалось выше, потревоженные самки активно содействуют удалению резорбционного мешка, и это, возможно, происходит при взятии сетевой пробы. Тем не менее мы обнаружили в пробах планктона 14 самок с резорбционными яйцевыми мешками,

и это убеждает нас в том, что образование резорбционных мешков, наблюдавшееся у животных в лаборатории, не вызвано искусственными условиями экспериментов, а является одной из действительных особенностей биологии размножения *Calanipeda*.

Самки с резорбционными мешками отмечены только в тот пе-

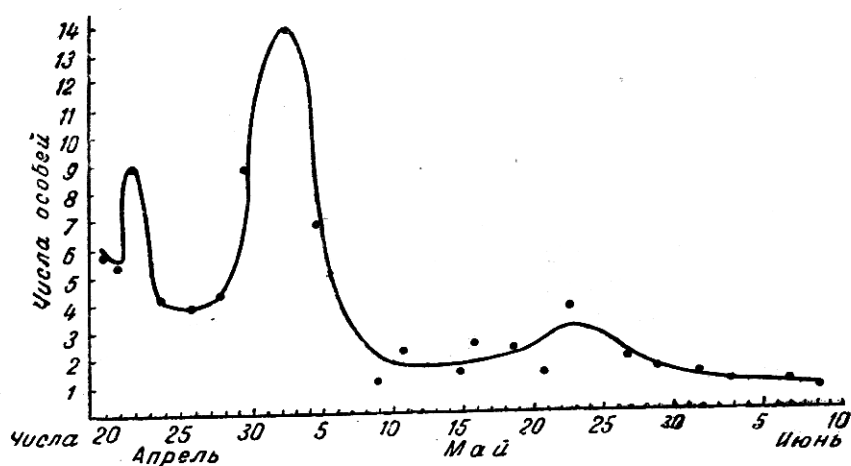


Рис. 9. Относительное количество в планктоне II и III науплиальных стадий *Calanipeda aquae dulcis*.

риод, когда число самок в планктоне преобладает над числом самцов. Это является косвенным подтверждением сделанного из экспериментальных наблюдений вывода, что образование резорбционных яйцевых мешков происходит при откладке неоплодотворенных яиц. Кроме того, это показывает важное значение в массо-

Таблица 10

Среднее число яиц в яйцевом мешке *Calanipeda aquae dulcis*

Дата	Число яиц	Дата	Число яиц	Дата	Число яиц	Дата	Число яиц	Дата	Число яиц
24.IV	18	6.V	15	15.V	14	24.V	15	3.VI	20
26.IV	18	8.V	19	16.V	22	26.V	22	4.VI	25
28.IV	16	9.V	19	19.V	22	27.V	28	5.VI	20
30.IV	18	10.V	18	20.V	22	28.V	20	7.VI	22
3.V	19	11.V	18	21.V	20	29.V	20	9.VI	22
5.V	17	14.V	16	23.V	22	1.VI	22	10.VI	27

вом размножении *Calanipeda* может иметь наличие или отсутствие «своевременного» оплодотворения самок.

Число яиц в одном яйцевом мешке колеблется от 5 до 42.

В табл. 10 приводятся колебания среднего числа яиц в яйцевом мешке (величина помета) *Calanipeda* за период исследований.

Из этих данных следует, что с середины мая (с 16.V) число яиц в яйцевых мешках заметно увеличивается и остается высоким до конца наблюдений.

Среднее из всех (364) исследованных яйцевых мешков число яиц на один яйцевой мешок равно 20 (точнее 19,5). Если считать, что одна самка в течение жизни может дать 15 пометов, то плодовитость ее, таким образом, будет равна 300 яиц. Это близко к данным для *Cyclops quadricornis* (320) и уступает плодовитости *Cyclops vernalis* (480—960). Другие данные о плодовитости копепоид нам не известны.

Приведенные результаты наблюдений в Тюб-Караганском заливе показывают, что как ежедневные сборы планктона, так и лабораторные наблюдения могут осветить многие важные моменты биологии развития и размножения планктонных копепоид. Однако проведенные работы показали, что материал, вполне пригодный для этой цели, можно получить лишь в том случае, если правильно будет выбрано место сборов (водное пространство на значительном расстоянии вокруг этого места должно иметь более или менее однородный характер), и пробы будут браться не на одной станции, а на нескольких.

IV. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Общая продолжительность развития *Calanipeda* колеблется от 14 до 26 дней. Для сравнения скорости развития *Calanipeda* со скоростью развития других видов морских планктонных копепоид приведем следующие данные (табл. 11).

По наблюдениям в Тюб-Караганском заливе особи *Calanipeda* апрельской генерации развиваются приблизительно один месяц. Сроки развития *Calanus finmarchicus*, установленные по возрастному анализу популяций, различны для различных районов:

- у берегов Англии — около 1 месяца;
- в Норвежском море — около 3 месяцев;
- в Баренцовом море — около 1 года.

Развитие различных пресноводных видов *Cyclops* продолжается от 10 до 50 дней. Сравнение этих цифр показывает, что

Таблица 11

Сравнительная таблица продолжительности развития *Calanipeda aquae dulcis* и других морских планктонных Copepoda

Стадии	По наблюдениям в лаборатории				По наблюдениям в море
	<i>Calanipeda aquae dulcis</i>	<i>Calanus finmarchicus</i>	<i>Euchaeta norvegica</i>	<i>Oithona nana</i>	<i>Oithona similis</i>
I наупли- альная	1 сутки	—	30 мин.	1 сутки	1 сутки
II наупли- альная	2—6 суток	—	1 сутки	4 суток	3,8 суток
III наупли- альная	Приблизи- тельно 2 суток	—	1 "	6 "	6,1 "
IV наупли- альная	Приблизи- тельно 2 суток	—	1 "	4 "	4,8 "
V наупли- альная	Приблизи- тельно 2 суток	—	1 "	5 "	7,8 "
VI наупли- альная	Приблизи- тельно 2 суток	—	5 суток	6 "	14,6 "
Весь наупли- альный пе- риод . . .	7—15 суток	11 суток	9 суток	26 суток	38,1 суток
I копепо- дитная	2,6 суток	3 суток	—	5 суток	—
II копепо- дитная	1,8 "	3 "	—	6 "	—
III копепо- дитная	2,3 "	3 "	—	5 "	—
IV копепо- дитная	2,5 "	3 "	—	6 "	—
V копепо- дитная	2,2 "	4 "	—	6 "	—
Весь копе- подитный период . .	9—13 суток	16 суток	—	28 суток	13,8 суток
Общая про- должитель- ность раз- вития . . .	от 14—17 до 26 суток	27 суток	—	54 суток	51,9 суток

Calanipeda является одним из наиболее быстро развивающихся видов морских планктонных копепод и приближается в этом отношении к пресноводным *Cyclopoida*.

Из особенностей биологии развития *Calanipeda* наиболее интересным моментом является то, что замедление развития происходит, главным образом, благодаря удлинению сроков существования II науплиальной стадии. Установление причин этого явления требует дополнительных исследований. Пока наиболее правильным объяснением нужно считать то, что для перехода от типичной личинки nauplius к метанауплиальным (то есть переходным между nauplius и типичной копеподой) стадиям требуется серьезная подготовка (перестройка) организма, которая может произойти без заметной задержки во времени только при благоприятных условиях.

Возможно также, что II стадия, свободная от органов (или их зачатков), не играющих заметной роли в жизнедеятельности науплиев, лучше других стадий способна переносить неблагоприятные условия, тогда задержка развития при таких условиях именно на II стадии была бы оправдана.

Во всяком случае, если эта особенность в развитии *Calanipeda* (задержка при неблагоприятных для развития условиях на II науплиальной стадии) подтвердится на большом материале, то мы сможем по относительному количеству этой стадии в планктоне судить о том, насколько благоприятны для развития *Calanipeda* условия среды в данный период времени. Такой биологический показатель является действительно объективным и может быть использован для прогнозов массового развития этого вида.

Все описанные в работе особенности биологии размножения *Calanipeda* коррелятивно связаны с тем фактом, что самки этого вида после одного оплодотворения могут дать не более двух пометов. Частые повторные оплодотворения обеспечивают высокую общую плодовитость самки, а быстро созревающие одна за другой порции яиц обеспечивают эффективное использование каждого оплодотворения, при отсутствии которого они дают начало резорбционным яйцевым мешкам. Большой процент самцов также увеличивает шанс «своевременного» оплодотворения каждой порции созревших у самки яиц.

Встретившиеся нам в литературе немногочисленные сведения о других видах копепод подтверждают верность такой корреляции (табл. 12).

Таким образом, самки *Leptocyclops agilis*, давая после одного оплодотворения только три помета, оплодотворяются, как и *Calanipeda*, несколько раз в жизни и у них отмечено образование мешков с неоплодотворенными яйцами. В то же время самки *Cyclops vernalis*, дающие после одного оплодотворения до 12 пометов, оплодотворяются только один раз в жизни и не образуют мешков с неоплодотворенными яйцами. То, что самка

Таблица 12

Число пометов, потомков и число оплодотворений жизненного цикла у *Calanipeda aquae dulcis* и других копепод

Название вида	Число пометов и общее число потомков после одного оплодотворения		Число оплодотворений в течение жизни самки	Яйцевые мешки с неоплодотворенными яйцами	♂♂ / ♀♀
	пометов	потомков (среднее)			
<i>Cyclops vernalis</i> .	до 12	480—960	одно	нет	3:5
<i>Leptocyclops agilis</i>	до 3	?	несколько	есть	?
<i>Calanipeda aquae dulcis</i>	до 2	40	до 8	есть	1:1

этого вида оплодотворяется только раз в жизни, делает излишним большое число самцов, поэтому их почти вдвое меньше, чем самок.

Своевременное оплодотворение периодически созревающих яиц у *Calanipeda* обеспечивается также длительностью периода половой активности самцов и частым созреванием сперматофоров. Устройство копулятивного аппарата и (вероятная) способность самцов активно отыскивать самок должны сильно сокращать возможность бесполезной траты сперматофоров (прикрепление их к незрелым особям и просто потери).

На основании отдельных наблюдений можно также предположить, что резорбционный яйцевой мешок до созревания очередной порции яиц препятствует спариванию, а, оставаясь висеть некоторое время после созревания яиц, препятствует их выходу (бесполезной трате) и активно удаляется самкой при появлении самца, пытающегося оплодотворить ее¹. Если это так, то можно сказать, что мы имеем дело с весьма совершенным приспособлением, помогающим сохранению и наиболее эффективному использованию созревающих половых продуктов (как самца, так и самки).

Как известно, у животных, не проявляющих заботы о потомстве, высокая плодовитость является одним из важнейших условий продолжения вида и дает ему большие преимущества в борьбе за существование. Приведенные выше данные показывают, что эволюционный процесс, приводящий к увеличению плодовитости, происходит у копепод по двум различным направлениям. У *Cyclops vernalis* и у многих других видов

¹ Приведенная связь отдельных наблюдавшихся нами явлений созревания яиц и удаления резорбционного яйцевого мешка является простым предположением и имеет пока недостаточные основания.

Cyclops этот процесс идет по линии увеличения числа пометов, даваемых самкой после одного оплодотворения (подобные примеры можно найти у насекомых — пчелы, муравьи, термиты). В противоположность этому *Calanipeda aquae dulcis* (а также *Leptocyclops agilis*, как, возможно, и некоторые другие виды) не могут давать большого числа потомков после одного оплодотворения, зато ряд приспособлений делает возможным частое оплодотворение самок этого вида.

Хотя многие из описанных в работе особенностей биологии развития и размножения *Calanipeda* нуждаются в уточнении, полученные данные дают представление о числе генераций и скорости размножения этого вида.

Процент молодежи и самок с яйцевыми мешками для *Calanipeda* остается очень высоким на протяжении семи месяцев, с апреля по ноябрь, поэтому нужно считать, что размножение *Calanipeda* в течение этого времени происходит весьма интенсивно, без заметных перерывов. Это обстоятельство вместе с приведенными выше сроками развития и другими полученными нами данными позволяет нарисовать следующую картину смены генераций у *Calanipeda* в районе Мангишлака.

Организмы, пережившие зиму, дают потомство в апреле месяце и затем, вероятно, к середине мая, отмирают. Особи первой, весенней, генерации развиваются в течение одного месяца, так что молодежь, появившаяся в апреле, созревает в середине мая. Далее, если предположить, что в течение всего остального времени (с 20 мая по октябрь) развитие от вылупления одного поколения до того, как оно созреет и даст свое первое потомство, продолжается 20 дней, то в течение года должно смениться еще до семи генераций. О судьбе октябрьской генерации пока судить невозможно, так как данных о зимнем периоде существования *Calanipeda* нет. Уловить границы между отдельными генерациями путем возрастного анализа популяции на основании даже очень частых сборов планктона невозможно, так как самка каждой генерации продолжает давать потомство еще долгое время после того, как особи, вылупившиеся из яиц первых пометов, достигнут зрелости.

Если принять максимальное из допустимых число потомства, даваемого одной самкой (300 особей), то общее число особей (дочерних, внучатых и т. д.), которое потенциально может быть получено к концу октября от одной самки первой, весенней, генерации, будет равно 3,5 триллионов особей.

Эта цифра дает представление о «потенциальном показателе плодovitости» [термин заимствован из книги А. Н. Формозова (1935)] *Calanipeda*, однако, чтобы точнее установить этот показатель, необходимо учесть возможные изменения в течение периода размножения (с апреля по ноябрь) сроков развития и величины пометов, а также наличие или отсутствие своевременного оплодотворения, то есть соответственно отсутствие или на-

личие (и процент) самок с резорбционными мешками. Отметим, что цифры того же порядка в свое время другими исследователями были получены для *Cyclops vernalis* (58 миллиардов за четыре генерации) и для *Cyclops quadricornis* (3 331 141 840 — за четыре генерации).

Получив общее представление об особенностях развития и размножения *Calanipeda*, мы сможем правильно установить направления, по которым идет влияние условий существования на численность этого вида и, следовательно, скорее изучить это влияние. Такими моментами в биологии развития и размножения *Calanipeda*, воздействуя на которые окружающая среда может влиять на численность этого вида, будут прежде всего следующие (не считая отмирания и поедания хищниками):

1) Продолжительность II науплиальной стадии развития. Увеличение срока развития *Calanipeda* при неблагоприятных условиях, которое происходит, главным образом, за счет II науплиальной стадии, уменьшает число генераций и тем самым понижает скорость размножения.

2) Частота оплодотворений. Так как самка *Calanipeda* после одного оплодотворения дает не более двух пометов (40 яиц), то понятно, что плодовитость каждой самки зависит прежде всего от того, будет ли оплодотворена каждая новая порция созревших яиц.

3) Величина каждого помета (число яиц в яйцевом мешке). Именно эти три особенности развития и размножения лимитируют величину потенциального показателя плодовитости *Calanipeda*. Эти же моменты биологии *Calanipeda aquae dulcis* могут дать признаки, которые можно использовать для прогнозов массового появления этого вида в планктоне. Так, большое преобладание числа особей II науплиальной стадии над числом особей других стадий может указывать на то, что развитие замедлено, а большое число самок с резорбционными яйцами является признаком отсутствия своевременного оплодотворения созревающих у самок яиц.

Если нам известен потенциальный показатель плодовитости вида и число потомков, которое этот вид может дать в определенное время при определенных условиях окружающей среды, и если мы проследим ход отмирания и поедания особей, то получим точное представление о причинах колебания численности и о динамике биомассы данного вида.

Такой путь изучения численности организмов планктона и ее колебаний, безусловно, сложен и потребует многих тщательных наблюдений; однако это наиболее биологически правильный путь. Пересмотрев «под углом зрения развития» уже накопленные планктонологией факты и строя дальнейшие свои наблюдения на «общей канве» особенностей развития и размножения планктонных организмов, мы сможем составить точное представление о динамике биомассы, процессе продуцирования планктона

и оценить продуктивность водоема, а также сможем правильное подойти к решению таких практических задач, как прогнозы массового развития кормовых (для рыб) видов планктонных организмов.

Выводы

1. Целью настоящего исследования являлось получение общего представления об особенностях (главным образом о скорости) развития и размножения планктонных копепод на примере *Calanipeda aquae dulcis*.

2. Основанием для настоящей работы послужили лабораторные и полевые наблюдения на Каспийском море, проведенные в апреле, мае и начале июня 1939 г. на Мангистауской рыбохозяйственной станции и в Тюб-Караганском заливе Каспийского моря и отчасти наблюдения над живыми организмами, проведенные в Москве.

3. Разработанная нами методика искусственного выращивания — содержание животных в высоких цилиндрических сосудах с крапом внизу, донные водоросли как источник пищи и аэрации, наблюдения за развитием по личным шкуркам и т. д. — оправдала себя. Получение устойчивой культуры лучше всего удавалось, когда особи были взяты из планктона на ранних копеподитных стадиях.

4. Самый факт жизни и размножения организмов в лаборатории в течение нескольких поколений указывает на наличие в экспериментах какого-то минимума условий, необходимых для нормального существования *Calanipeda*, и следовательно, наблюдавшиеся особенности развития и размножения действительно присущи данному виду.

5. Сборы планктона производились почти ежедневно в одном пункте Тюб-Караганского залива. Как показала обработка материала, такая частота сборов является целесообразной, однако вполне удовлетворительные результаты могут быть получены только в том случае, если сборы будут производиться на нескольких станциях, расположенных возможно дальше от берега.

6. Условия существования как в заливе, так и в экспериментах стали более благоприятными для развития и размножения *Calanipeda* после середины мая, чем были до этого (повысилась температура, увеличилось количество пищи и процент питающихся особей и т. д.).

7. *Calanipeda* (как и другие *Calanoida*) проходят в своем развитии шесть науплиальных и шесть копеподитных стадий (VI зрелая), I науплиальная стадия характеризуется эмбриональным отпечатком, лежащим на всем ее строении. Метанауплиальные ножки появляются впервые на III науплиальной стадии (зачаток максиллы I). Заметные половые признаки появ-

ляются с IV копепоидитной стадии. Все эти особенности морфологии развития различные авторы отмечают и для других видов *Calanoida*.

Полное число сегментов abdomen у самок и самцов *Calanipeda* получает только на VI копепоидитной стадии (зрелой), на этой же стадии появляется крючковидный вырост на генитальном сегменте самки.

8. Общая продолжительность развития *Calanipeda* колеблется от 26 дней в апреле и начале мая до 14—17 дней после середины мая. Сравнение этих цифр с литературными данными показывает, что *Calanipeda* является одним из наиболее быстро развивающихся видов морских планктонных копепод и приближается, в этом отношении, к пресноводным *Cyclopoida*.

9. Замедление в развитии *Calanipeda* происходит, главным образом, благодаря удлинению сроков существования II науплиальной стадии. Это объясняется, вероятно, тем, что переход к стадиям, несущим метанауплиальные ножки, является для *Calanipeda* критическим. Возможно также, что на II науплиальной стадии, когда организм впервые начинает зависеть от количества пищи в окружающей среде, значительное число особей погибает. I науплиальная стадия существует не более одних суток, что нужно объяснить отсутствием у животных на этой стадии органов активного питания и эмбриональным характером всего строения.

10. Соотношение полов в общем равно приблизительно единице; до середины мая немного преобладают самки, а после — заметно преобладают самцы.

11. У самок и самцов *Calanipeda* половые продукты созревают в течение суток после перехода в VI стадию. Затем у самок, приблизительно раз в три дня, созревает очередная порция яиц для одного яйцевого мешка.

12. При отсутствии спаривания (оплодотворения) очередная порция созревших яиц дает начало резорбционному яйцевому мешку, то есть яйцевому мешку, в котором яйца не развиваются, а резорбируются, превращаясь в темную аморфную массу.

13. Одного спаривания обычно достаточно для оплодотворения двух порций яиц, то есть после одного оплодотворения может образоваться два яйцевых мешка с развивающимися яйцами.

14. От оплодотворения до образования яйцевого мешка, а также от вылупления науплиев из первого мешка до образования второго проходит около суток; до образования резорбционного яйцевого мешка проходит иногда до 4—6 и более суток (в среднем 2,3 суток).

15. Инкубационный период, то есть период от образования яйцевого мешка до вылупления науплиев, длится в среднем двое суток; продолжительность вынашивания резорбционного яйцевого мешка немного больше (в среднем 2—3 суток).

16. Самка активно содействует удалению резорбционного мешка, отрывая (чаще разрывая) его пятой парой ног; удаление резорбционного мешка может произойти раньше, если самку потревожить.

17. Продолжительность половой активности самки нужно считать равной 1—1,5 месяца; при отсутствии задержек в оплодотворении, давая потомство каждые три дня, самка может дать за полтора месяца 14—15 пометов. Число яиц в яйцевом мешке колеблется от 5 до 42; средняя величина помета равна приблизительно 20 (19,5); число яиц в яйцевом мешке заметно ниже (в среднем 18) до 16.V, после чего резко возрастает (в среднем 21). Вероятно, это повышение объясняется изменением условий питания, но возможно также, что более многочисленные пометы дают самки новой генерации, созревшие в середине мая.

18. Самцы способны спариваться не менее одного раза в сутки; при одном спаривании самец прикрепляет самке один сперматофор; при отсутствии спариваний самец теряет сформировавшиеся сперматофоры.

19. Копуляция у *Calanipeda* протекает в общем так же, как она описана для *Diaptomus*. Для копуляции у *Calanipeda* характерны такие особенности: а) самец может копулировать исключительно только со зрелой самкой; б) самец, повидимому, активно отыскивает самку, а не спаривается только при случайном столкновении. Самец не способен прикреплять сперматофор самке, несущей яйцевой мешок (нормальный или резорбционный).

20. Характерной особенностью биологии размножения *Calanipeda* является наличие ряда приспособлений (см. выше), обеспечивающих частые спаривания (оплодотворение яиц), что делает плодовитость самки высокой, несмотря на малое число пометов, даваемых после одного оплодотворения.

21. Судя по скорости развития, число генераций *Calanipeda* в году должно доходить до 7—8. В таком случае от одной самки первой, весенней, генерации может быть получено к концу года 3,5 триллиона особей потомства.

22. Из особенностей развития и размножения *Calanipeda*, лимитирующих потенциальный показатель плодовитости, должны быть отмечены следующие: а) продолжительность II науплиальной стадии развития; б) частота оплодотворений; в) величина помета.

Эти же моменты биологии *Calanipeda* могут дать нам признаки, которые можно использовать как показатели для прогнозов массового появления этого вида в планктоне.

ЛИТЕРАТУРА

Амелина Л. Г., Личинки пресноводных *Cyclopidae* (Copepoda), Труды Косинской биологической станции, 5, 1927.

Богоров В. Г., К методике исследования планктона в море, Зоологический журнал, XIX, 1940.

Богоров В. Г., Соотношение полов у морских *Copepoda*, Доклады Академии наук СССР, XXIII, 7, 1939.

Богоров В. Г., Биологические сезоны полярного моря, Доклады Академии наук СССР, XIX, 7, 1938.

Боруцкий Е. В., Личинки пресноводных *Harpacticoida* (*Copepoda*), Труды Косинской биологической станции, 3, 1925.

Зернов С. А., Общая гидробиология, 1934.

Иванов П. П., Общая и сравнительная эмбриология, 1937.

Кашкаров Д. Н., Основы экологии животных, 1938.

Лысенко Т. Д., Теоретические основы яровизации, 1936.

Лысенко Т. Д., На дарвиновском пути, газ. «Известия», 1938.

Формозов А. Н., Колебания численности промысловых животных, 1935.

Яшнов В. А., Смена поколений и сезонные изменения в распределении возрастных стадий *Calanus finmarchicus* Баренцова моря, Труды ВНИРО, IV, 1939.

Grawshay L., Notes on experiments on the keeping of plankton animals under artificial conditions, Journ. Mar. Biolog. Ass., F. S., 1915.

Murphy H., The life cycle *Oithona nana* reared experimentally, Publ. Zool. Un-ty of California, XXII 13, 1923.

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О РАЗМНОЖЕНИИ И РОСТЕ *IDOTHEA BALTICA* (PALLAS) (ISOPODA) В ЧЕРНОМ МОРЕ

Светлой памяти профессора А. А. Шорыгина
посвящает автор свою работу.

М. В. Желтенкова

ВВЕДЕНИЕ

Исследование питания рыб, а также донной и планктонной фауны и флоры, доставляющих пищевые организмы для рыб, показало, что констатирование статических моментов (установление того, что в данном месте находится столько-то пищевых организмов и что они поедаются определенными рыбами) недостаточно для понимания взаимосвязей и процессов, наблюдаемых в водоемах. Для этой цели необходимо знать, как, каким образом и в каких масштабах происходит накопление и расходование органического вещества, составляющего в конечном счете пищу рыб.

Схемы пищевых отношений, показывая направление, по которому идет расходование органического вещества, образованного продуцентами, не могут дать количественного выражения самого процесса до тех пор, пока не будет известно, как происходит накопление и расходование органического вещества в пределах отдельных звеньев, которые, в свою очередь, состоят из конкретных живых организмов. Количественное выражение этих процессов возможно лишь при знании питания, размножения, роста и смертности (естественной и от хищничества) животных и растений. Таким образом могут быть получены количественные показатели накопления органического вещества в пределах определенного звена, а также числовые показатели, связывающие звенья пищевой цепи.

Чтобы выполнить эту задачу, предстояло в первую очередь заняться изучением вопросов питания, размножения и роста конкретных организмов.

В 1945 г., работая на Черном море в районе Сухуми, мы начали изучать размножение и рост равноногого рака *Idothea baltica* (Pallas) (морского таракана).

Id. baltica (Pallas) (синоним *Id. tricuspidata*) была избрана объектом изучения, как одна из наиболее распространенных и многочисленных *Isopoda* Сухумской бухты.

Биологии *Id. baltica* ранее были посвящены специальные работы Гондзикевича (1906, 1907), исследовавшего в течение года (с весны 1905 по весну 1906 г.) питание, окраску и размерный состав популяции *Idothea* района Севастопольской бухты. Он указывает, что этот рачок встречается в большом числе на ряде участков Севастопольской бухты.

По данным К. А. Виноградова (1949) и В. А. Хириной (1950), в Черном море *Id. baltica* входит в пищу следующих рыб: султанки (*Mullus barbatus ponticus*), горбыля (*Corvina umbra*), зеленухи (*Crenilabrus tinca*), перепелки (*Crenilabrus quinque maculatus*), морского ерша (*Scorpaena porcus*) и ошибня (*Ophidion barbatum*).

О другом виде того же рода (*Id. algerica* Lucas) известно, что он довольно многочислен в определенных участках Черного моря, в частности в халистатической зоне (Ильин, 1933), и должен, повидимому, играть заметную роль в пище дельфина, так как в некоторых случаях пища дельфина всецело состоит из этого рачка (Клейнбергер, 1937).

Idothea acuminata — третий вид из рода *Idothea* в Черном море, тоже служит пищей таким рыбам, как султанка, горбыль, зеленушка (*Crenilabrus ocellatus*), перепелка, ошибень и морской налим (*Gaidropsarus mediterraneus*) (Виноградов, 1949).

В нашу задачу входило выяснение продолжительности инкубационного периода, величины потомства и характера роста *Id. baltica*. При исследованиях применялись как аквариальные наблюдения, так и наблюдения в естественных условиях. Всего было поставлено 60 опытов по развитию и росту *Id. baltica* и взято 15 проб для характеристики обилия и размерного состава популяции этого вида в природных условиях.

Экология *Idothea baltica* у Сухуми

В Сухумской бухте *Id. baltica* была найдена в большом числе в июне, июле и августе на плитняке пристани и в зарослях *Enteromorpha* и *Ceramium*. На плитняке обитали преимущественно взрослые рачки; молодь же держалась в пучках водорослей, которые нам удалось извлечь из самой бухты с глубины 3—4 м. В тихие дни взрослые рачки располагались ближе к морскому краю камней; после же штормов, когда появлялось особенно большое количество этих рачков, они обычно держались ближе к береговому краю. Уплощенная форма тела и чрезвычайно цепкие конечности дают возможность *Id. baltica* даже во время сильных штормов удерживаться в прибойной полосе. Молодь, вероятно, более легко смывается при сильных волнениях,

и этим может объясняться то, что она держится главным образом на глубине.

В начале сентября *Id. baltica* совершенно исчезла с плитняка, и, несмотря на неоднократные поиски, нам не удалось найти в течение сентября и октября ни одного экземпляра *Id. baltica* ни на плитняке пристани, ни в самой бухте.

По словам сухумских рыбаков, *Id. baltica*, которую здесь называют «морская вошь», появляется на плитах в феврале—марте, с сентября же уходит от берега и держится на поверхности воды, прикрепляясь к плавающим предметам или группируясь близ буйков выставленных сетей.

Размерный состав популяций *Idothea baltica*

Самцы *Id. baltica* по длине значительно превосходят самок. В Сухумской бухте максимальный размер самцов в июле—октябре составлял 20,5 мм, самок 15 мм; по Гондзиковичу (1906), максимальный размер самцов в Севастопольской бухте равнялся 25 мм, самок 17 мм. Самки в Сухумской бухте становятся половозрелыми при длине 8 мм, самцы — при 10—11 мм; аналогичные указания имеются и у Гондзиковича.

О размерном составе популяции *Id. baltica* из Сухумской бухты может дать представление табл. 1.

Таблица 1
Размерный состав популяции
Idothea baltica из Сухумской бухты
20 июля 1945 г.

Длина особей мм	Число особей	%
4	1	1,5
5—7	17	25,7
7—9	17	25,7
9—11	22	33,4
11—13	6	9,1
13—15	3	4,5

Как показывают данные табл. 1, основная масса популяции состояла из рачков размером от 5 до 11 мм, что соответствует, примерно, возрасту в 28—52 дня. Самки с эмбрионами составляют всего 8 экземпляров, или 12% популяции; длина их равнялась 9—11 мм, возраст около 50 дней. Вес пробы 1,34 г.

Половой диморфизм у *Idothea baltica*

Следует остановиться еще на одной очень характерной и издавна привлекавшей к себе внимание исследователей биологической особенностью самцов и самок *Id. baltica* — на их окраске. Помимо разницы в размерах, и в отношении окраски у самцов и самок *Id. baltica* наблюдается резко выраженный половой диморфизм: самцы окрашены однотонно, однотипно в светлозеленый цвет, иногда с коричневатыми пятнышками вдоль спины; окраска самок разнотипная, более темная, чем у самцов, — от зеленоватой до темнокоричневой, почти черной. У многих самок на спинной стороне имеется явственно различимый рисунок трех типов: в виде окантовки светлой, почти белой полосой темного поля спины, в виде светлой полосы по средней линии спины и в виде нескольких темных пятен, разделенных светлыми областями.

В одной из проб, состоящей из 40 экземпляров самок, полосатых было пять экземпляров, пятнистых — два, окаймленных — семь; остальные самки были одноцветные, различных тонов. Гондзикович (1906) считает, что окраска самок *Idothea* является чисто приспособительной и целиком зависит от фона; он приводит результаты ряда опытов, подтверждающих это.

Рост и линька *Idothea baltica* (Pallas)

Рост *Id. baltica* изучался путем регулярных измерений живых рачков, рассаженных в отдельные стеклянные сосуды (чашки Петри или полулитровые банки) при одинаковых температурных и кормовых условиях. Рачки длиной до 2 мм измерялись окулярмикрометром под микроскопом; начиная с 2 мм измерение велось по миллиметровой линейке.

Рост *Id. baltica* осуществляется в период линьки. Как все *Isopoda*, *Id. baltica* линяет в два приема: шкурка трескается по середине, вначале освобождается задняя часть тела, затем передняя. Бывает так, что линьки передней и задней части следуют одна за другой с интервалом в 1—2 часа; бывали случаи, когда передняя часть освобождалась через сутки после освобождения задней части. Длина *Id. baltica* обычно в течение нескольких дней остается постоянной, колеблясь для особей, имеющих в длину около 10 мм, в пределах 0,2—0,3 мм; при наступлении линьки длина увеличивается сразу на 1—1,5 мм, а для самцов даже на 2 мм. Нарастание в длину происходит соответственно характеру линьки: в случаях, когда линька происходила ночью, рачок уже при утреннем измерении оказывался более длинным, чем накануне; в случаях, когда днем происходила полная линька, рачок вырастал буквально на глазах; когда линька происходила в течение двух дней, соответственно и длина его за это время заметно увеличивалась.

Благодаря тому, что увеличение длины осуществляется в период линек, кривая роста *Id. baltica* имеет характерный ступенчатобразный вид: за периодом незначительных колебаний длины следует период резкого нарастания. Такой характер роста наблюдался в 17 случаях; только у двух *Id. baltica* рост происходил непрерывно.

Размер в мм

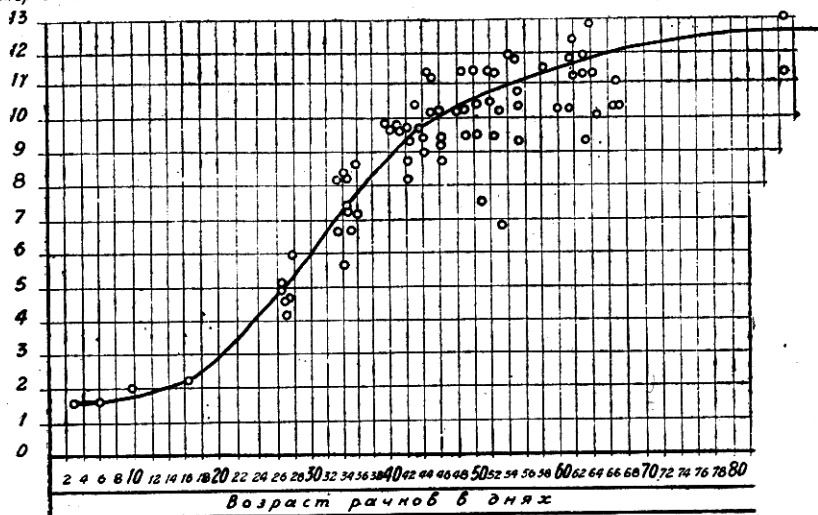


Рис. 1. Кривая роста *Idothea baltica* (Pallas) в Сухумской бухте Черного моря (вместе самцов и самок)

На рис. 1 представлена кривая роста самок и самцов вместе; на рис. 2 — осередненные кривые роста самок и самцов отдельно; на рис. 3 и 4 — кривые индивидуального роста самок и самцов. До 17-дневного возраста рачки содержались вместе, затем были рассажены поодиночке, что дало возможность детально проследить их дальнейший рост и частоту линек.

В основу кривых рис. 1 и 2 положены регулярные измерения 19 экземпляров *Id. baltica*, находившихся до 70-дневного возраста в лаборатории в г. Сухуми в условиях (температура и корм), близких к естественным; размер с 70-дневного до 135-дневного возраста был получен только для трех самок, привезенных в Москву, содержавшихся в лаборатории при температуре 14—15° Ц и кормлении сухими водорослями (*Enteromorpha* и *Cladophora*); поэтому на рис. 2 кривая роста с 70-дневного возраста представлена пунктиром. Кривая роста самцов до 70-дневного возраста также представлена на основании измерения рачков в Сухумской лаборатории; для суждения о росте более старших самцов был использован материал Боковой

(1951), по данным которой самец размером 14 мм за один месяц прирастает в длину на 4 мм.

Id. baltica — живородящая форма. Длина молоди при рож-

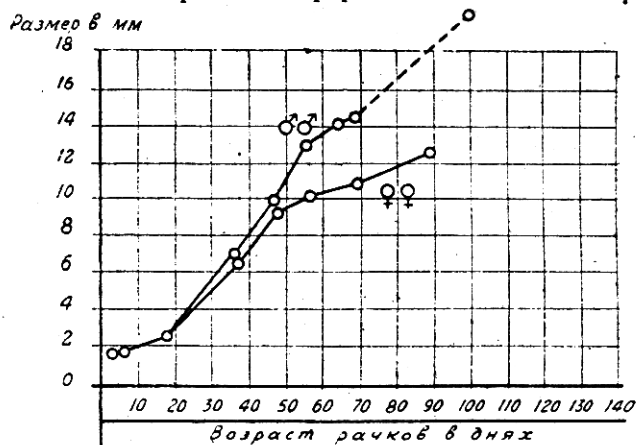


Рис. 2. Кривые роста (самцов) ♂♂ (и самок) ♀♀ *Idothea baltica* (Pallas) в Сухумской бухте Черного моря.

дении составляет 1,5 мм; через 20 дней молодь достигает 3 мм; через 50 дней самки вырастают до 9,5 мм, самцы — до 11 мм.

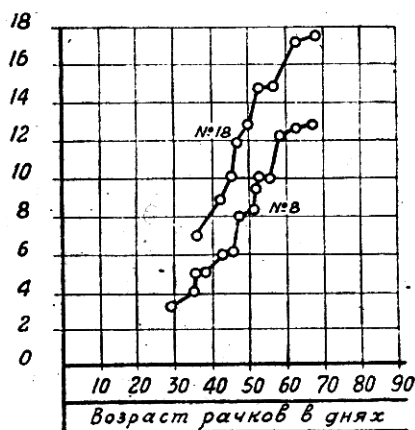


Рис. 3. Индивидуальные кривые роста подопытных самцов № 8 и 18 *Idothea baltica* (Pallas).

Как видно из рис. 1 и 2, кривые роста имеют s-образную форму, причем для самок точка перегиба падает на длину в 9 мм.

Вероятно, таким образом фиксируется момент наступления половозрелости. Это замедление темпа роста наблюдалось у оплодотворенных самок, имевших молодь, у самок неоплодотворенных, но имевших партеногенетические сумки, и у самок, не

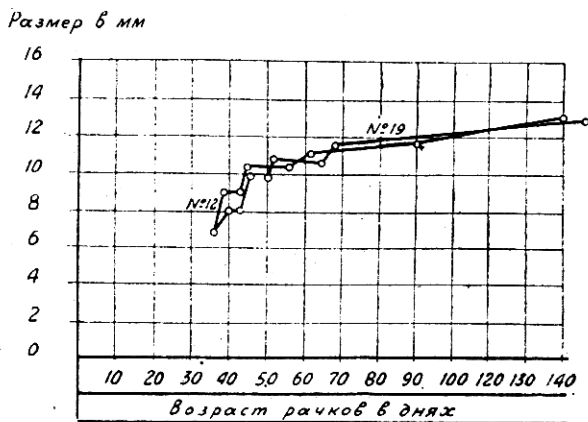


Рис. 4. Индивидуальные кривые роста подопытных самок № 12 и 19. *Idothea baltica* (Pallas), взятых из Сухумской бухты Черного моря.

имевших выводковых сумок. Как показывают рис. 2, 3, 4, самки во всех случаях растут медленнее самцов. При этом весьма вероятно, что до определенного периода темп роста самок и самцов одинаков, а в отдельных случаях самцы могут даже отставать в росте от самок, но затем темп роста самцов становится более интенсивным, и они перегоняют в длине самок.

Компенсационный рост *Idothea baltica* (Pall.)

Нами отмечено наличие у некоторых особей *Id. baltica* компенсационного роста, иллюстрируемое табл. 2.

В табл. 2 и на рис. 3 и 4 представлен индивидуальный рост двух самок и двух самцов: самец № 8 имел наименьшую во всем выводке длину и к 29 дню достиг 3 мм, при среднем размере остальных рачков 5,1 мм, причем самки № 12 и 19 к этому времени имели еще большую длину; на 53-й день самец № 8 догнал по длине самок, а на 68-й день жизни, уступая в длине другим самцам, на 2 мм превысил длину самок.

Более быстрый темп роста самцов объясняется тем, что они линяют чаще, чем самки, и при каждой линьке в среднем увеличиваются в длину больше, чем самки. Так, за 33 дня, с 35-го по 68-й день после рождения, у обеих самок было по три линьки, у самца № 18 — четыре линьки, а у самца № 8 — шесть линек. Сопоставление темпа роста самцов № 18 и 8 указывает на на-

Таблица 2

Компенсационный рост самцов и самок *Idothea baltica* в экспериментальных условиях

Возраст (в днях)	Размеры подопытных <i>Idothea baltica</i> мм			
	Самки		Самцы	
	№ 12	№ 19	№ 8	№ 18
29	—	—	3,0	—
35	6,5	7,0	4,0	7,0
43	8,0	9,0	6,0	9,0
53	10,8	10,2	10,2	15,0
63	10,5	11,0	12,8	17,5
68	11,5	—	13,0	17,8
88	12,0	11,5	—	—
137	13,0	13,0	—	—

личие компенсационного роста: по каким-то условиям, может быть еще в выводковой камере, самец № 8 был меньше, чем остальные *Id. baltica*, но в дальнейшем темп его роста оказался более значительным, и на 35-й день после рождения его длина составляла 57% длины самца № 18, а на 68-й день после рождения уже 73% длины самца № 18.

Эмбриональный рост *Idothea baltica*

Размеры одновозрастных *Id. baltica* одного и того же пола в одном и том же выводке колеблются в широких пределах, и в ряде случаев разница между минимальными и максимальными размерами особей одного возраста составляет до 100% (табл. 3).

Чтобы выяснить, в какой мере эта столь сильная в постэмбриональном периоде вариабильность проявляется в эмбриональном периоде, нами было произведено измерение яиц и зародышей на различных стадиях развития, результаты которого приведены в табл. 4.

Из табл. 4 видно, что размеры яиц *Id. baltica* испытывают колебания от 0,41 до 0,5 мм, а размеры зародышей в выводковых сумках самок колеблются от 0,61 до 1,35 мм.

Хотя материал этот очень невелик, однако он дает возможность высказать предположение, что и эмбриональным стадиям

Таблица 3

Число и размеры самок *Idothea baltica* по возрастам

Размеры самок мм	Возраст (в днях) и число самок					
	29	35—36	45—46	55—56	64	68
3—4	1	—	—	—	—	—
4—5	2	1	—	—	—	—
5—6	3	1	—	—	—	—
6—7	—	6	—	—	—	—
7—8	—	5	2	—	—	—
8—9	—	1	4	—	—	—
9—10	—	—	7	4	4	1
10—11	—	—	7	8	8	7
11—12	—	—	2	2	7	9
12—13	—	—	—	—	1	—

Таблица 4

Размер яиц и зародышей *Idothea baltica*

Размеры яиц мм	Число яиц	Размеры зародышей мм	Число зародышей
0,41—0,45	5	0,61—0,65	5
0,46—0,50	3	0,66—0,70	8
—	—	1,1 —1,15	6
—	—	1,16—1,20	5
—	—	1,21—1,25	4
—	—	1,26—1,30	1
—	—	1,31—1,35	3

Id. baltica в той или иной мере присуща изменчивость размеров и что в выводковой сумке самки происходит не только дифференциация, но и рост зародышей в длину.

Размеры и вес *Idothea baltica*

Между размерами и сырым весом *Id. baltica* имеется определенная зависимость, иллюстрируемая рис. 5 и 6.

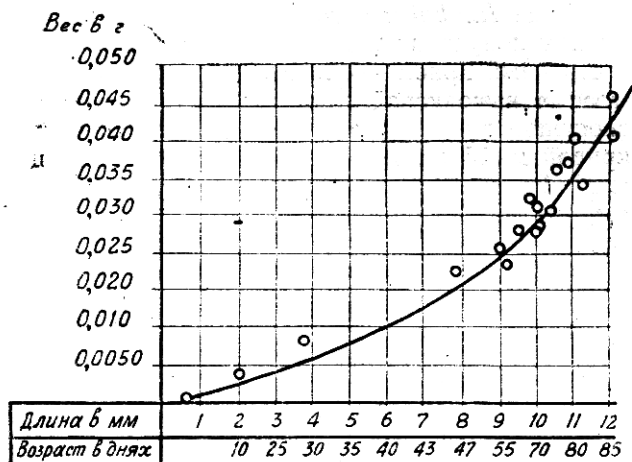


Рис. 5. Кривая соотношений длины и сырого веса самок *Idothea baltica* (Pallas), взятых из Сухумской бухты Черного моря (август—октябрь 1945 г.).

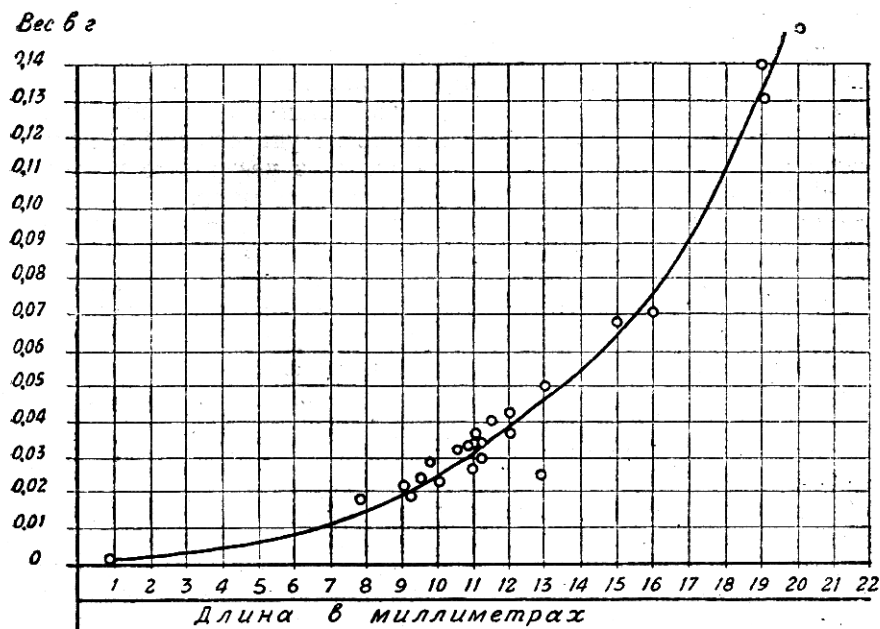


Рис. 6. Кривая соотношений длины и сырого веса *Idothea baltica* (Pallas), взятых из Сухумской бухты Черного моря (вместе самцов и самок).

На рис. 5 показано соотношение длины и веса самок *Id. baltica*. Взрослые *Id. baltica* взвешивались живыми на химических весах; для получения же начального веса пришлось применить искусственный прием — определить вес (живой) зародыша, находящегося в выводковой сумке самки, и его длину. Рис. 6 дает соотношение длины и веса самок и самцов вместе, причем отрезок кривой от 15 мм представлен на основании цифр, полученных Е. Н. Боковой. Можно видеть, что характер обеих кривых один и тот же.

Продолжительность инкубационного периода и число генераций и выводков

В Сухумской бухте в июне — августе имелось большое число икросных самок. Гондзикович считает, что *Id. baltica* размножается в течение всего года, изменяется только число икросных самок. Наименьшее число самок с выводковыми сумками встречается в ноябре—январе; в сентябре и марте икросные самки составляют свыше половины всей популяции.

Опыты по установлению продолжительности инкубационного периода производились в июле и в сентябре. В июле при средней температуре воды 23,8° Ц инкубационный период составлял 11 дней, в октябре — при средней температуре воды 20,8° — 18 дней. Это совпадает с данными Гондзиковича (1906), который указывает, что в летний период срок развития *Id. baltica* от момента оплодотворения до выхода из сумки молоди составляет десять дней. В начале работы в июле не удалось найти подходящих условий для содержания молоди, в результате чего молодь по прошествии 10—20 дней обычно погибала: только с середины августа удалось воспитать рачков до взрослого состояния. Оказалось, что в период август—сентябрь *Id. baltica* достигает половозрелости через 50 дней; примерно такой же срок указывает и Гондзикович: в его опытах самки достигли половозрелости через 40 дней, самцы — через 60 дней. Нам не удалось установить такой разницы в сроке наступления половозрелости, так как имелись самки и самцы только одного и того же выводка; несомненно только, что уже через 50 дней самка была оплодотворена самцом того же возраста и дала нормальное потомство.

Непосредственных данных о числе выводков у *Id. baltica* нет, так же как нет данных и о числе генераций; то и другое придется вычислять, пользуясь такими косвенными показателями, как темп роста, размерный состав популяции, продолжительность развития. Можно считать, что генерации отделены друг от друга сроком в 60—70 дней; таким образом, за период февраль—октябрь (период наиболее интенсивного размножения) должно быть четыре или пять генераций. Для подсчета числа выводков приходится пользоваться данными о размерном со-

стае популяции и о темпе роста. В естественных условиях встречаются самки длиной до 15 мм. В аквариальных условиях самки достигают длины 12 мм через 64 дня, причем за 20 дней они вырастают на 1,5 мм; следовательно, размера 15—16 мм самки достигнут за 100—110 дней (снижение темпа роста у более взрослых рачков здесь во внимание не принимается). При таком расчете можно считать, что самка плодоносит в течение 50—60 дней; инкубационный период в зависимости от температуры воды составляет 10—12 и даже 18 дней, следовательно, за это время самка может дать примерно 4—5 выводков.

Индивидуальная и потенциальная плодовитость *Idothea baltica*

У просмотренных нами самок число яиц колебалось от 17 до 54 штук и составляло в среднем 34 яйца на одну самку. Гондзикович также указывает, что самка *Id. baltica* имеет до 50 эмбрионов; при этом он нашел, что в выводковой сумке (камере) все эмбрионы имели одинаковую стадию развития. Последнее находится в противоречии с тем, что наблюдалось у *Id. baltica* в Сухумской бухте, где во многих случаях в выводковой камере одной самки имелись эмбрионы различных стадий. Так, у самки размером 9 мм после выхода молоди в сумке осталось еще 11 неоплодотворенных яиц; у самки размером 8 мм появилось 14 экземпляров молоди, тотчас сумка была вскрыта, и там оказалось еще 9 экземпляров вполне сформировавшейся молоди и 12 неоплодотворенных деформированных яиц, хотя обычно в выводковую сумку самки яйца попадают после оплодотворения; имелось еще несколько самок, у которых по выходе молоди в сумке остались яйца на ранних стадиях дробления и слабо дифференцированные личинки.

Предкопуляционный период у *Id. baltica* протекает быстро, в течение нескольких часов.

У *Id. baltica* нами наблюдалось несколько случаев партеногенетического появления выводковой сумки, причем сумка появлялась у самок, воспитывавшихся с первых дней рождения изолированно, так что возможность оплодотворения была исключена. У некоторых самок в сумках можно было различить яйца, однако яйца эти в дальнейшем не развивались. Если принять, что период размножения у *Id. baltica* длится с февраля по октябрь, число яиц в среднем равняется 34, число молоди 25 (часть яиц, как отмечалось выше, полностью не развивается, поэтому число молоди оказывается меньшим, чем число отложенных яиц), число генераций — четыре, выводков — пять, продолжительность жизни, судя по всему, не более одного года, соотношение полов 1 на 1, то при таких показателях потенциальная плодовитость *Id. baltica* составит ориентировочно около 3,5 миллионов экземпляров.

В заключение пользуемся случаем выразить благодарность ст. науч. сотр. Е. Н. Боковой, товарищеская помощь которой дала возможность провести значительную часть работы с *Idothea baltica*.

ЛИТЕРАТУРА

Виноградов К. А., Список рыб Черного моря, встречающихся в районе Карадагской биологической станции, с замечаниями об их биологии и экологии, Труды Карадагской биологической станции, в. 7, 1949.

Гондзикевиц В., К биологии *Idothea tricuspidata*, Известия Имп. Акад. наук, т. 24, 5, № 4—5, 1906.

Ильин Б. С., Галистатический биоценоз Черного моря, Природа, 7, 1933.

Клейненберг С. Е., О распределении некоторых рыб и *Idothea algerica* в восточной части Черного моря, Доклады АН СССР, т. 15, № 8, 1937.

Хирин В. А., Материалы по питанию некоторых бентосоядных рыб в прибрежной зоне Черного моря у Карадага, Труды Карадагской биологической станции, в. 10, 1950.

Gondzikewicz W., Die Grossen variation von *Idothea tricuspidata* Biolog. Centrbl., 16, 1327, 1907.

МАТЕРИАЛЫ О ПЛОДОВИТОСТИ ДЕСЯТИНОГИХ РАКОВ (DECARODA) ЧЕРНОГО МОРЯ

З. А. Виноградова

ВВЕДЕНИЕ

Фауна десятиногих раков (Decapoda) Черного моря насчитывает в своем составе следующие виды (список 1).

Список десятиногих раков (Decapoda) Черного моря

Macrura (креветки)

<i>Athanas nitescens</i> Leach.	<i>Leander squilla</i> (L.)
<i>Alpheus dentipes</i> Guérin.	<i>Processa canaliculata</i> Leach
<i>Hyppolyte gracilis</i> (Heller)	<i>Crangon crangon</i> (L.)
<i>H. prideauxiana</i> Leach.	<i>Pontophilus fasciatus</i> (Risso)
<i>Lysmata aberrans</i> Czern.	<i>Pontophilus trispinosus</i> Hailstone
<i>Leander adpersus</i> (Rathke)	

Anomura (среднехвостые раки)

Upogebia littoralis (Risso)
Callinassa pontica Czern.
C. subterranea (Montagu)
Diogenes varians (Costa)—рак-отшельник
Clibanarius misanthropus (Risso)
Porcellana longimana Risso—крабонд
P. longicornis (Pennant)

Brachyura (крабы)

Macropodia aegyptia Edw.—краб-фаланга (краб-паук)
M. longirostris (Fabr.)
M. rostrata (Linne)
Xantho hydrophilus (Herbst)—краб-водолюб
Pilumnus hirtellus (L.)—волосатый крабик
Portunus arcuatus Leach—краб-плавунец
P. holsatus Fabricius
Pachygrapsus marmoratus (Fabr.)—мраморный краб
Eriphia spinifrons Herbst—каменный краб
Brachynotus lucasi (M. Edw)
Carcinides (*Carcinus*) *maenas* (L.)—травяной (песочный) краб.

Кроме того, в Черном море встречаются обыкновенный омар *Homarus* (*Astacus*) *vulgaris* M. Edw. и краб-соня *Cancer pagurus* L. (Виноградов, 1949). Не считая их, из перечисленных выше видов в районе Карадагской биологической станции до сих пор не встречены только *Alpheus dentipes*, *Lysmata aber-*

tans, *Processa canaliculata*, *Pontophilus fasciatus*, *Macropodia longirostris*, *M. rostrata* и *Brachynotus lucasi*.

Вопросы, касающиеся видового состава Decapoda участка Черного моря, примыкающего к Карадагу, и экологической характеристики отдельных видов освещены Ляховым (1940).

Десятиногие раки служат объектом промысла во многих странах; из числа живущих в Черном море могут быть использованы для этой цели креветки *Leander adspersus*, *L. squilla* и *Crangon crangon* и крабы — каменный (*Eriphia spinifrons*) и травяной [*Carcinides* (*Carcinus*) *maenas*].

Как указывает К. А. Виноградов (1949), промысловые ресурсы десятиногих раков Черного моря могли бы быть усилены за счет акклиматизационных мероприятий по обыкновенному (*Homarus vulgaris*) и норвежскому (*Nephrops norvegicus*) омарам, лангусту (*Palinurus vulgaris*) и крабу-соне (*Cancer pagurus*).

Многие десятиногие раки служат кормом для рыб Черного моря. Так, по данным Виноградова (1949), известное нам число черноморских рыб, потребляющих в качестве корма представителей Decapoda, достигает 16 видов, куда относятся (список 2):

Raja clavata — морская лисица
Trygon pastinaca — морской кот
Huso huso ponticus — белуга
Mullus barbatus ponticus — султанка (барабуля)
Trachurus trachurus — ставрида
Spicara smaris flexuosa — смарида (морской окунь)
Sciaena cirrosa — светлый горбыль
Corvina umbra — темный горбыль
Crenilabrus tinca — зеленуха
C. quinquemaculatus — перепелка
C. griseus — рябчик (серый губан)
Scorpaena porcus — морской ерш
Trigla lucerna — морской петух
Ophidium barbatum — ошибень (песчаный налим)
Bothus rombus — камбала-ромб
Gaidropsarus mediterraneus — морской налим

По данным Макарова и Пилявской (1934), креветки, главным образом *Leander*, входят в состав пищи еще следующих черноморских и азовских рыб (список 3):

Caspialosa kessleri pontica — черноморская сельдь
Scomber scomber — скумбрия
Sarda sarda — пелагида
Pomatomus saltator — луфарь
Morone labrax — лавраки
Belone belone euxini — сарган
Gadus merlangus euxinus — пикша, мерлан
Trachinus draco — морской дракон
Bothus maeoticus — камбала (калкан)
Pleuronectes flesus luscus — речная камбала (глосса)
Solea lascaris lascaris — морской язык
Gobius melanostomus — бычок-песочник (кубарь)

G. batrachocephalus — бычок-жаба (кнут)
G. ratan — бычок
G. syrmian — бычок
G. cephalarges — бычок
Zostericola ophioccephalus — бычок
Lucioperca lucioperca — судак

Эти же авторы отмечают нахождение креветок и в желудках дельфина-белобочки (*Delphinus delphis*). Макаров и Пилявская (1934) приводят также подробные данные об удельном весе креветок в питании тех или иных видов рыб. Значительную роль в питании различных рыб (анчоуса, шпрота и др.) играют и личинки креветок, иногда встречающиеся в большом числе.

В табл. 1 мы приводим названия различных видов Decapoda, поедаемых теми или иными рыбами.

Таблица 1

Список десятиногих раков Decapoda Черного моря, поедаемых рыбами
(по К. А. Виноградову)

Виды ракообразных	Рыбы, поедающие раков
<i>Athanas nitescens</i>	<i>Crenilabrus tinca</i> (зеленуха)
<i>Hippolyte gracilis</i>	<i>Mullus barbatus ponticus</i> (султанка)
<i>Hippolyte prideauxiana</i>	<i>Crenilabrus tinca</i>
<i>Leander squilla</i>	<i>Trachurus trachurus</i> (ставрида) <i>Corvina umbra</i> (темный горбыль), <i>Scorpaena porcus</i> (морской ерш), <i>Bothus</i> (камбала), <i>Gaidropsarus mediterraneus</i> (морской налим)
<i>Crangon crangon</i>	<i>Huso huso ponticus</i> (белуга), <i>Mullus barbatus ponticus</i> <i>Scorpaena porcus</i>
<i>Upogebia littoralis</i>	<i>Sciaena cirrosa</i> (светлый горбыль)
<i>Callinassa pontica</i>	<i>Raja clavata</i> (морская лисица), <i>Mullus barbatus ponticus</i> , <i>Ophidion barbatum</i> (ошибень)
<i>Diogenes varians</i>	<i>Mullus barbatus ponticus</i> , <i>Spicara smaris flexuosa</i> (смарид), <i>Crenilabrus quinque-maculatus</i> (перепелка), <i>Cr. griseus</i> (рябчик) <i>Scorpaena porcus</i> , <i>Ophidion barbatum</i>
<i>Porcellana longicornis</i>	<i>Mullus barbatus ponticus</i> , <i>Scorpaena porcus</i> , <i>Gaidropsarus mediterraneus</i> (морской налим)
<i>Porcellana longimana</i>	<i>Corvina umbra</i> (темный горбыль)
<i>Macropodia aegyptia</i>	<i>Trigla lucerna</i> (морской петух)

Виды ракообразных	Рыбы, поедающие раков
<i>Xantho hydrophilus</i>	<i>Mullus barbatus ponticus</i> , <i>Crenilabrus tinca</i> , <i>Scorpaena porcus</i> , <i>Trigla lucerna</i> , <i>Gaidropsarus mediterraneus</i>
<i>Pilumnus hirtellus</i>	<i>Mullus barbatus ponticus</i> , <i>Scorpaena porcus</i> , <i>Trigla lucerna</i>
<i>Portunus arcuatus</i>	<i>Trygon pastinaca</i> (морской кот), <i>Raja clavata</i> (морская лисца), <i>Mullus barbatus ponticus</i>
<i>Portunus holsatus</i>	<i>Raja clavata</i> , <i>Trygon pastinaca</i> , <i>Mullus barbatus ponticus</i> , <i>Scorpaena porcus</i>
<i>Pachygrapsus marmoratus</i>	<i>Raja clavata</i> , <i>Corvina umbra</i> , <i>Crenilabrus quinquemaculatus</i> , <i>Scorpaena porcus</i> , <i>Trigla lucerna</i> , <i>Gaidropsarus mediterraneus</i>
<i>Eriphia spinifrons</i>	<i>Scorpaena porcus</i>
<i>Carcinides (Carcinus) maenas</i>	<i>Mullus barbatus ponticus</i> , <i>Scorpaena porcus</i>

Ракообразные, найденные в желудках султанки *Mullus barbatus ponticus*, в основном — молодь.

Столь широкое значение, которое имеют десятиногие раки в питании различных рыб, в значительной степени определяется хорошими питательными свойствами мяса раков. Об этом свидетельствуют произведенные нами анализы химического состава мяса креветок *Leander squilla* и крабов (*Pachygrapsus marmoratus* и *Eriphia spinifrons*), результаты которых были опубликованы нами в ряде статей (Аблямитова—Виноградова, 1948, 1949; Виноградова, 1949) вместе с заимствованными в литературе данными о химическом составе еще ряда других раков: креветок (*Crangon crangon* и *Leander adspersus*) и крабов (*Cancer pagurus* и *Carcinus maenas*).

Большой удельный вес Decapoda в фауне Черного моря, непосредственное практическое значение представителей этой группы либо в качестве объектов промысла, либо в качестве корма для промысловых рыб и определяют наш интерес к вопросу о плодовитости черноморских Decapoda.

В 1938—1941 гг. вопросом о плодовитости черноморских Decapoda занимался на Карадагской биологической станции С. М. Ляхов, работы которого были прекращены в связи с Великой Отечественной войной 1941—1945 гг. В 1947 г. С. М. Ляхов опубликовал свои данные, относящиеся к плодовитости

большинства видов Decapoda Черного моря, встречающихся в районе Карадагской биологической станции, собранные им в 1938—1939 гг.

В 1947—1949 гг. изучение плодовитости Decapoda Черного моря было продолжено на Карадагской биологической станции нами. В 1948 и 1950 гг. были опубликованы собранные нами в 1947—1949 гг. данные о плодовитости краба-плавунца *Portunus holsatus* (Виноградова, 1948) и травяного краба *Carcinides (Carcinus) maenas* (Виноградова, 1950).

Однако, кроме *Portunus holsatus* и *Carcinides (Carcinus) maenas* в качестве объектов изучения со стороны плодовитости, у нас в 1947—1949 гг. был еще ряд десятиногих раков, общий список которых с указанием количества яйценосных самок, подвергнутых анализу, приводится ниже (список 3).

Список десятиногих раков (Decapoda), исследованных на плодовитость на Карадагской биологической станции в 1947—1949 гг., с указанием числа изученных яйценосных самок

Macrura (креветки)

- Athanas nitescens* (Leach) (4)
- Hippolyte gracilis* (Heller) (10)
- Leander adspersus* (Rathke) (3)
- L. squilla* (L.) (13)
- Crangon crangon* (L.) (9)

Anomura (среднехвостые раки и крабонды)

- Callinassa pontica* Czern. (1)
- Diogenes varians* (Costa) — рак-отшельник (3)
- Porcellana longicornis* Risso — крабонд (14)

Brachyura (крабы)

- Macropodia aegyptia* Edv. — краб-фаланга (1)
- Xantho hydrophilus* (Herbst) — краб-водолюб (2)
- Pilumnus hirtellus* (L.) — волосатый крабик (2)
- Portunus arcuatus* Leach — краб-плавунец (9)
- P. holsatus* Fabr., (8)
- Pachygrapsus marmoratus* Fabr. — мраморный краб (8)
- Eriphia spinifrons* Herbst — каменный краб (15)
- Carcinides (Carcinus) maenas* (L.) — травяной краб (6)

Учитывая, что ориентировочные данные об индивидуальной плодовитости большинства Decapoda, известных в Черном море у Карадага, были уже получены и опубликованы Ляховым, мы решили в своих исследованиях проверить и дополнить собранный им фактический материал новыми сведениями с тем, чтобы уточнить тот порядок и диапазон цифр, которым характеризуется индивидуальная плодовитость того или иного вида Decapoda. Следует отметить, что почти во всех случаях мы получили величины того же порядка или близкие тем, которые были добыты и Ляховым. В числе десятиногих раков Черного моря, взятых нами для изучения, оказались два вида (*Callinassa*

pontica и *Pilumnus hirtellus*), плодовитость которых еще не освещалась в литературе.

В понятие индивидуальной плодовитости Decapoda мы вкладываем такой же смысл, как и С. М. Ляхов, подразумевая под индивидуальной плодовитостью то число яиц, которое вынашивается самкой за один раз. Однако многие виды Decapoda в течение года вынашивают яйца по нескольку раз, поэтому для того, чтобы получить представление о годовой плодовитости, необходимо знать, сколько раз в течение года размножается данный вид. Вместе с тем у многих видов Decapoda период размножения сильно растянут во времени, развитие яиц и вылупление личинок происходит порциями, в результате чего одна и та же самка может дать в течение периода размножения несколько пометов.

Методика обработки

Нами исследовались свежие, только что выловленные яйценосные самки Decapoda. Взвешивание как целого организма, так и яиц производилось сейчас же после вылова.

Взвешивание самок производилось на технических весах с точностью до 10 мг, а яйца взвешивались на торсионных весах Банга (или аптечных) с точностью до 1 мг.

Перед взвешиванием измерялась длина тела самки; яйца при помощи препарировальной иглы и скальпеля снимались с абдомена и переносились в бюкс. Взвешивание яиц производилось после просушивания их на фильтровальной бумаге до исчезновения влажного пятна.

У некоторых форм (*Hippolyte*, *Porcellana*, *Athanas*, *Callinassa*, *Leander*) яйца подсчитывались целиком. У каждой самки крабов мы брали десять проб икры по 100 мг, подсчитывали число яиц в каждой из этих проб, после чего определялось среднее число яиц в 100 мг; полученная цифра умножалась на общий вес яиц, и таким образом получалась цифра, дающая представление об индивидуальной плодовитости данной самки.

Нами производилось также и измерение диаметра яиц.

В сборе и обработке материала в 1948 г. принимала участие студентка-дипломант Горьковского государственного университета Н. Драгова.

В сборе и обработке материалов 1949 г. нам оказывала помощь лаборант М. Черкасская.

Сведения о плодовитости отдельных видов Decapoda в Черном море

Macrura — креветки

1. *Athanas nitescens* Leach.

По данным Ляхова (1947), исследовавшего икроносных креветок этого вида, индивидуальная плодовитость *Athanas nitescens* колеблется от 9 до 212 яиц (в среднем 138).

Мы проанализировали на плодовитость в 1948 и 1949 гг. четыре икроносных креветки *Athanas nitescens*. Результаты наших анализов на плодовитость приведены в табл. 2.

Таблица 2

Плодовитость креветки *Athanas nitescens*
в Черном море у Карадага в 1948 и 1949 гг

Длина тела мм	Число яиц
13	88
19,5	33
12	159
9	40

Таким образом, полученные нами величины плодовитости *A. nitescens* не выходят за пределы диапазона, установленного Ляховым.

Диаметр яиц — от 0,311 до 0,56 мм (в последнем случае наблюдались личинки, готовые к вылуплению).

2. *Hippolyte gracilis* (Heller)

По данным Ляхова (1947), исследовавшего на плодовитость десять икроносных креветок этого вида, число яиц колеблется у них от 138 до 324 (в среднем 209 штук).

Мы проанализировали в 1948 г. тоже десять икроносных самок *H. gracilis*. Результаты анализов приводятся в табл. 3.

Таблица 3

Плодовитость креветки *Hippolyte gracilis*
в Черном море у Карадага в 1948 г.

Длина тела мм	Число яиц	Диаметр яиц мм
11	248	0,31
15	308	0,29
14	185	0,34
10	180	0,20
16	322	0,32
16	303	0,34
15	274	0,32
16	272	0,34
15	206	0,36
16	320	0,32

Из табл. 3 видно, что максимальные значения цифр, характеризующих плодовитость *H. gracilis* у нас (322) и Ляхова (324), почти полностью совпадают. Минимальная цифра плодовитости у нас выше (180 вместо 138 у Ляхова).

Яйца *H. gracilis* — красноватого цвета, одеты в оболочку, оканчивающуюся очень тонкой нитью; прикрепление яиц к абдоминальным ножкам происходит при помощи этой нити.

3. *Leander adpersus* (Rathke)

Макаров и Пилявская (1934), исследовавшие 45 яйценосных самок этой креветки из северо-западной части Черного моря, устанавливают диапазон ее плодовитости от 160 до 3603 (в среднем 1029) яиц на самку.

Ляхов (1947), исследовавший восемь яйценосных самок этой креветки у берегов Карадага, нашел, что плодовитость их колеблется от 618 до 2013 (в среднем 1206) яиц на самку.

В 1948 и 1949 гг. мы исследовали трех яйценосных самок *L. adpersus*, получив следующие результаты (табл. 4):

Таблица 4

Плодовитость креветки *Leander adpersus*
в Черном море у Карадага в 1948 и 1949 гг.

Длина тела мм	Число яиц	Диаметр яиц мм	Вес креветки без яиц г	Общий вес яиц г
47	750	0,6	2,9	0,11
82	3364	0,51	3,96	0,612
75	1924	0,59	1,962	0,237

Из табл. 4 видно, что полученные нами цифры минимальной плодовитости *L. adpersus* (750) близки к тем, которые получил Ляхов (618); что же касается максимальной плодовитости (3364), то она близка к цифрам, полученным Макаровым и Пилявской (3603 яйца).

Потенциальную плодовитость *L. adpersus* Ляхов (1951) определяет в 2400 яиц.

4. *Leander squilla* (Linné)

По Ляхову (1947), исследовавшему 35 яйценосных самок креветок этого вида, их плодовитость составила от 151 до 1715 (в среднем 650) яиц.

В 1948 и 1949 гг. мы исследовали на плодовитость 13 яйценосных самок *L. squilla* и получили результаты, приведенные в табл. 5.

В 1940 и 1941 гг. Ляхов (1951) исследовал плодовитость более чем 300 яйценосных самок *Leander squilla*, установив для них диапазон колебаний индивидуальной плодовитости от 280 до 1600 (в среднем 800) яиц.

Таблица 5

Плодовитость креветок *Leander squilla*
в Черном море у Карадага в 1948 и 1949 гг.

Длина тела мм	Число яиц	Диаметр яиц мм	Вес тела без яиц г	Вес яиц г
48	1206	0,73	—	0,230
37	749	0,49	—	0,1
45	545	0,51	—	0,145
36,6	645	0,51	—	0,08
36	708	0,54	—	0,1
39	768	0,62	—	0,14
46	975	0,62	—	0,155
45	977	0,49	0,76	0,15
48	1018	0,51	0,765	0,16
46	929	0,49	0,790	0,12
56	1240	—	0,783	—
43	816	0,58	0,670	0,09
41	643	0,72	0,395	0,084

Таблица 6

Плодовитость креветки *Crangon crangon* у Карадага в 1949 г.

Длина тела мм	Число яиц	Диаметр яиц мм	Вес кре- ветки без яиц г	Общий вес яиц г	Стадия развития яиц
79	3703	0,65	3,2	0,476	Поздняя
76	2872	0,67	2,65	0,425	"
72	2565	0,58	2,54	0,350	Начало развития
67	2470	0,66	1,91	0,346	Поздняя
72	2820	0,71	2,43	0,420	"
64	1835	0,57	1,61	0,157	Начало развития
63	1587	0,59	1,59	0,150	"
64,5	1745	0,60	1,6	0,156	"
59	2287	0,53	1,5	0,245	"

5. *Crangon crangon* (Linné)

Исследованные Ляховым (1947) три икранных креветки этого вида имели от 1354 до 3570 (в среднем 2714) яиц.

Нами было в 1949 г. исследовано девять икранных самок *C. crangon*. Полученные результаты приводятся в табл. 6.

Из табл. 6 видно, что наши данные близки к крайним значениям цифр, определяющих плодовитость *C. crangon* в Черном море у Ляхова, будучи одного с ними порядка.

Макаров и Пилявская (1934), ссылающиеся на Хавинга, указывают на то, что плодовитость *C. crangon* достигает от 3000 до 7000 икринок на самку.

По сравнению с другими черноморскими креветками *C. crangon* обладает наибольшей индивидуальной плодовитостью, лежащей, таким образом, в пределах от 1354 (по Ляхову) до 3703 (по нашим данным) яиц на самку (в среднем 2572).

О характере расположения яиц у самок *C. crangon* даст представление рис. 1.

Anomura — среднехвостые раки

6. *Callinassa pontica* (Czern)

Исследованная нами в 1948 г. икрная самка *C. pontica* имела в длину 55 мм; число оказавшихся у нее яиц составило 426 штук, диаметр их 1,1 мм. Вес тела *C. pontica* без яиц 1,77 г, вес яиц 0,38 г.

О характере расположения яиц у самок *C. pontica* дает представление рис. 2.

7. *Diogenes varians* (Costa)

По данным Ляхова (1948), исследовавшего восемь икрных самок рака-отшельника, число яиц у них колебалось от 266 до 947 (в среднем 477).

Имевшиеся в 1948 г. в нашем материале три икрных самки *D. varians* обладали от 908 до 1450 (в среднем 1148) яиц, что видно из табл. 7.

Таблица 7

Плодовитость рака-отшельника *Diogenes varians*
в Черном море у Карадага в 1948 г.

Длина тела мм	Число яиц
23	1450
18	1087
15	908

Таким образом, плодовитость *D. varians* лежит в пределах от 266 (по Ляхову) до 1450 (по нашим данным) (в среднем 813) яиц.

8. *Porcellana longicornis* Risso

Ляхов (1947) исследовал на плодовитость 14 яйценосных самок *P. longicornis*, найдя, что число яиц у них лежит в пределах от 14 до 238 (в среднем 124) штук.

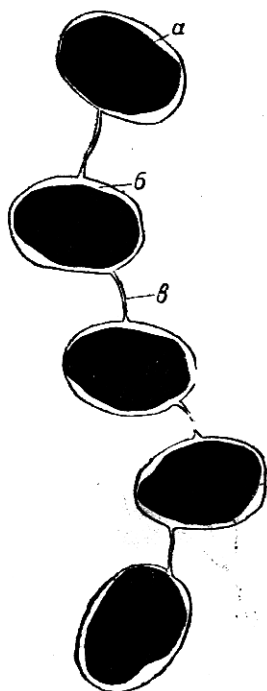


Рис. 1. Способ прикрепления яиц у креветки *Crangon crangon*: а—яйцо; б—оболочка; в—нить.

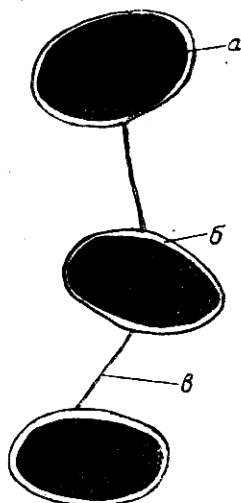


Рис. 2. Способ прикрепления яиц у *Calinassa pontica*: а—яйцо; б—оболочка; в—нить.

Нами было исследовано в 1948 и 1949 гг. тоже 14 яйценосных самок этого вида; результаты подсчета яиц у них приводятся в табл. 8.

Из табл. 8 видно, что наши данные о плодовитости *P. longicornis* не выходят за пределы крайних цифр, приведенных Ляховым (от 14 до 238 яиц).

Диаметр яиц у *P. longicornis*, по нашим данным, лежит в пределах от 0,25 до 0,43 мм (в среднем 0,32 мм).

О характере расположения яиц у *P. longicornis* дает представление рис. 3.

Таблица 8

Плодовитость крабоида *Porcellana longicornis*
в Черном море у Карадага в 1948 и 1949 гг.

Длина тела мм	Число яиц	Длина тела мм	Число яиц
3,8	25	5	21
4	25	5	89
5	152	5	83
4,2	82	6	156
5	86	10	163
4	84	4,8	197
4	77	5,2	208

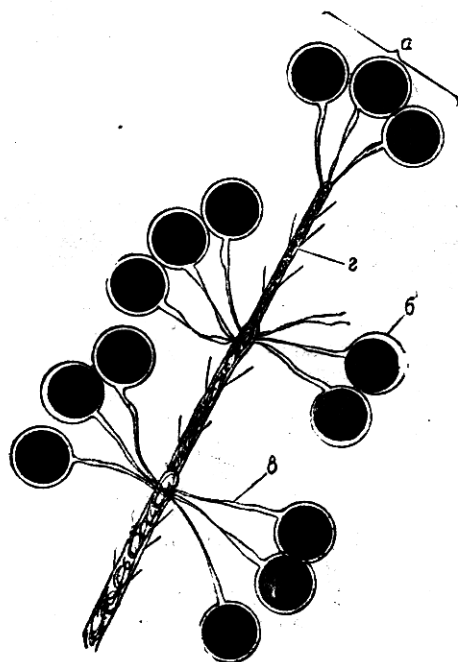


Рис. 3. Способ прикрепления яиц
у *Porcellana longicornis*: а—группа
яиц; б—оболочка; в—ножка; г—концы
члеников абдоминальных ножек.

Brachyura — крабы

9. *Macropodia aegyptia* Edw.

По данным Ляхова (1947), проанализировавшего на плодовитость одну яйценосную самку краба-фаланги, у нее оказалось 186 яиц.

В 1949 г. нам также попала одна самка *M. aegyptia* длиной 11 мм, у которой мы нашли 705 яиц; вес тела без яиц равнялся у этой самки 0,308 г, а вес яиц 0,065 г. Диаметр яиц 0,52 мм.

Наши данные довольно значительно расширяют диапазон индивидуальной плодовитости краба-фаланги, которая, таким образом, пока может считаться лежащей в пределах от 186 (по Ляхову) до 705 (по нашим материалам) яиц на самку.

10. *Pilumnus hirtellus* (Lineé)—волосатый крабик.

Мы исследовали на плодовитость в июле 1949 г. двух самок краба этого вида (табл. 10).

Таблица 9

Таблица 10

Плодовитость краба <i>Xantho hydrophilus</i> в Черном море у Карадага в 1949 г.			Плодовитость краба <i>Pilumnus hirtellus</i> в Черном море у Карадага в 1949 г.		
Длина тела мм	Число яиц	Диаметр яиц мм	Длина тела мм	Число яиц	Диаметр яиц мм
20,5	6759	0,346	14	367	0,4
10	2044	0,39	15	628	0,4

11. *Xantho hydrophilus* (Herbst)

У исследованной Ляховым (1947) самки *X. hydrophilus* — краба-водолюба — оказалось 7654 яйца.

Мы исследовали в 1949 г. двух икряных самок этого краба; результаты анализа приводятся в табл. 9.

Таким образом, плодовитость *X. hydrophilus* лежит в пределах от 2044 (по нашим данным) до 7654 (по Ляхову) яиц, причем наша максимальная величина — 6759 яиц — почти та же, что и полученная Ляховым.

12. *Portunus arcuatus* Leach

По данным Ляхова (1947), исследовавшего на плодовитость девять яйценосных самок краба-плавунца этого вида, число яиц у них колебалось от 1095 до 31 624 (в среднем 9000) на самку.

В 1948 и 1949 гг. мы проанализировали на плодовитость тоже девять самок *P. arcuatus* (табл. 11).

Из табл. 11 видно, что полученные нами данные полностью укладываются в тот диапазон плодовитости, который был указан для этого вида крабов-плавунцов Ляховым (1947), а именно — от 1095 до 31 624 яиц.

3. *Portunus holsatus* Fabric.

По данным Ляхова (1947), исследовавшего на плодовитость семь яйценосных самок этого вида крабов-плаунов, число яиц у них колеблется от 963 до 24 637.

В 1947 г. мы исследовали на плодовитость четырех яйценосных самок *P. holsatus* (Виноградова, 1947), а в 1949 г. еще двух.

Результаты исследований приведены в табл. 12.

Таблица 11

Плодовитость краба-плауна *Portunus arcuatus* в Черном море у Карадага в 1948 и 1949 гг.

Длина тела мм	Число яиц	Диаметр яиц мм	Вес яиц г
17	9 690	0,32	0,310
16	12 771	0,29	0,387
15	16 300	0,27	0,500
15	15 163	0,32	0,400
15	15 695	0,28	0,228
16	5 064	0,28	0,102
14	10 996	0,28	0,230
15	4 356	0,31	0,110
15	15 682	0,28	0,330

Таблица 12

Плодовитость краба-плауна *Portunus holsatus* в Черном море у Карадага в 1947 и 1949 гг.

Длина тела мм	Число яиц	Диаметр яиц мм	Общий вес самок г
15	15 346	0,274	0,290
20	79 375	0,261	0,635
23	45 332	0,292	1,110
25	49 720	0,253	0,565
26	65 985	0,260	0,795
27	112 980	0,263	1,345

Из таблицы видно, что максимальная плодовитость краба-плауна, полученная нами (112 980 яиц), в 4,5 раза больше той, которую получил Ляхов (24 637 яиц).

Минимальная величина плодовитости *P. holsatus*, полученная нами (16 346 яиц), сильно отличается от указанной Ляховым цифры 983 яйца.

14. *Pachygrapsus marmoratus* Fabric.

По данным Ляхова (1947), исследовавшего 18 яйценосных самок мраморного краба, плодовитость их лежит в пределах от 963 до 22 921 (в среднем 7727) яиц.

В 1948 и 1949 гг. мы проанализировали на плодовитость восемь яйценосных самок мраморного краба, получив следующие результаты (табл. 13).

Таблица 13

Плодовитость мраморного краба
Pachygrapsus marmoratus
в Черном море у Карадага в 1948 и 1949 гг.

Длина тела мм	Число яиц	Диаметр яиц мм	Вес яиц г
13,0	5 410	0,42	0,2
21,0	23 480	0,38	0,84
18,5	15 230	0,42	0,56
16,5	13 280	0,43	0,56
21,9	17 148	0,40	0,72
14,5	8 892	0,40	0,40
15,9	7 769	0,42	0,35
13,5	4 208	0,40	0,19

Из табл. 13 и данных Ляхова видно, что плодовитость мраморного краба испытывает колебания в широких пределах от 963 (по Ляхову) до 23 480 (по нашим данным) яиц.

Однако в другой работе Ляхов (1951) указывает на еще большую величину максимальной плодовитости мраморного краба, полученную им в результате анализа в 1940 и 1941 гг. 84 яйценосных самок, достигающую у наиболее крупных экземпляров 87 000 яиц на самку. Средняя плодовитость двухлеток мраморного краба составляет по Ляхову (1950) от 2500 до 18 700 яиц; трехлетки вынашивают несколько десятков тысяч яиц; средняя индивидуальная плодовитость для популяции в целом, независимо от размеров, составляет по Ляхову около 14 000 яиц.

15. *Eriphia spinifrons* Herbst

Ляхов (1947) в 1938 и 1939 гг. установил, что у четырех исследованных им яйценосных самок каменного краба было от 124 141 до 153 916 (в среднем 134 450) яиц.

В 1948 г. мы исследовали на плодовитость пять яйценосных самок каменного краба, у которых оказалось следующее количество яиц (табл. 14).

Таблица 14

Плодовитость каменного краба *Eriphia spinifrons* в Черном море у Карадага в 1948 г.

Длина тела мм	Число яиц	Диаметр яиц мм	Общий вес яиц г
53	140 705	0,52	16,182
52	138 245	0,56	15,245
52	129 265	0,55	13,645
59	149 118	0,6	17,255
55	142 450	0,63	18,550

В 1949 г. мы исследовали еще десять яйценосных самок каменного краба (табл. 15).

Таблица 15

Плодовитость каменного краба *Eriphia spinifrons* в Черном море у Карадага по данным 1949 г.

Длина тела мм	Число яиц	Диаметр яиц мм	Вес тела без яиц г	Вес яиц г
53	80 240	0,5	78,150	8,25
60	125 208	0,52	121,89	16,65
62	123 192	0,53	137,030	10,95
53	89 738	0,5	109,7	8,18
59	120 013	0,55	112,17	13,32
54	87 942	0,55	89,4	12,13
65	95 796	0,6	131,52	14,15
59	93 704	0,52	115,19	10,6
57	121 750	0,52	107,59	13,82
51	61 914	0,55	77,62	8,02

Таким образом, крайние величины плодовитости каменного краба лежат в пределах от 61 914 (по нашим данным) до 159 913 (по Ляхову) (в среднем 123 869) яиц.

16. *Carcinides (Carcinus) maenas* (Linnè)

По Долгопольской (1948), плодовитость травяного (песочного) краба достигает 10 000 яиц на самку.

Ляхов (1947), исследовавший на плодовитость тоже только одну самку травяного (песочного) краба, нашел у нее 32 519 яиц.

По уже ранее опубликованным нами данным (Виноградова, 1950), у пяти самок травяного краба, которых мы исследовали в 1948 и 1949 гг., а также и у дополнительно исследованной шестой самки оказалась следующая плодовитость (табл. 16).

Таблица 16

Плодовитость самок травяного (песочного) краба *Carcinides (Carcinus) maenas* в Черном море у Карадага

Длина тела мм	Число яиц	Диаметр яиц мм
57	275 645	0,342
55	205 642	0,347
68	173 995	0,345
73	203 715	0,543
64	357 110	0,350
60	244 656	0,356

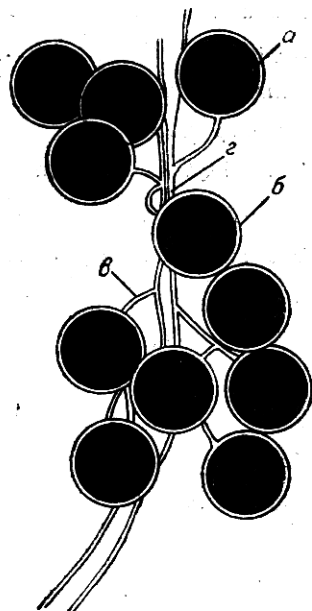


Рис. 4. Способ прикрепления яиц у травяного краба *Carcinides (Carcinus) maenas*: а—яйца; б—оболочка; в—ножка; з—общая нить.

Таким образом, величина диапазона плодовитости самок травяного краба лежит в пределах от 32 519 (по Ляхову) до 357 110 (по нашим данным) (в среднем 243 461) яиц.

Среди остальных десятиногих раков (Decapoda) Черного моря травяной краб обладает наибольшей плодовитостью.

О характере расположения яиц у травяного краба дает представление рис. 4.

Сравнительные данные о плодовитости Decapoda Черного моря

Материалы об индивидуальной плодовитости Decapoda Черного моря (как наши собственные, так и заимствованные из ли-

тературных источников) приводятся нами в обобщенном виде в табл. 17.

Таблица 17

Сравнительные данные о плодовитости Decapoda Черного моря

Название вида	Число яиц		
	от	до	среднее
Macrura (креветки)			
<i>Athanas nitescens</i> Leach	9	212	109
<i>Hippolyte gracilis</i> (Heller)	138	324	235
<i>Leander adspersus</i> (Rathke)	160	3 603	1 200
<i>L. squilla</i> (Linné)	151	1715	800
<i>Crangon crangon</i> (Linné)	1 354	3 703	2 572
Апомура (среднехвостые раки)			
<i>Callinassa pontica</i> (Costa)	—	426	—
<i>Diogenes varians</i> (Costa)—рак-отшельник . . .	266	146	813
<i>Porcellana longicornis</i> Risso	14	238	117
Brachyura (крабы)			
<i>Macropodia aegyptia</i> Edw. — краб-фаланга . .	186	705	445
<i>Pilumnus lirtellus</i> (Linné) — волосатый краб .	367	628	498
<i>Xantho hydrophilus</i> (Herbst) — краб-водолюб .	2044	7654	5 486
<i>Portunus arcuatus</i> Leach — краб-плавунец . .	1 095	31 624	10 378
<i>Portunus holsatus</i> Fabric. —	983	112 980	55 795
<i>Pachygrapsus marmoratus</i> Fabr. — мраморный краб	963	87 000	14 000
<i>Eriphia spinifrons</i> Herbst — каменный краб .	61 914	153 913	123 869
<i>Carcinides (Carcinus) maenas</i> (Linné) — травяной (песочный) краб	32 519	357 110	213 324

Из табл. 17 видно, что наиболее плодovитой среди Decapoda является группа относительно крупных крабов (*Brachyura*), большинство которых имеет по несколько тысяч, десятки тысяч и даже сотни тысяч яиц (список 4).

Carcinides (Carcinus) maenas — свыше 350 000 яиц
Eriphia spinifrons — свыше 150 000 "
Portunus holsatus — до 113 000 "
Pachygrapsus marmoratus до 87 000 "
Portunus arcuatus свыше 30 000 "
Xantho hydrophilus до 8 000 "

Исключением из числа *Brachyura* являются мелкие крабы-фаланги (*Macropodia aegyptin*) и крабик *Pilumnus hirtellus*, которые вместе с большинством *Macrura* и *Anomura* образуют компактную группу наименее плодовитых Decapoda, обладающих (максимально) немногим более чем 1500 яиц на самку; таким образом, группа наименее плодовитых Decapoda включает следующие виды (список 5):

Athanas nitescens
Hippolyte gracilis
Callinassa pontica
Porcellana longicornis

Macropodia aegyptia
Pilumnus hirtellus
Diogenes varians
Leander squilla

Группа наименее плодовитых Decapoda состоит у Карадага из видов обитателей преимущественно непосредственно прибрежной зоны (заросли цистозиры, щели и трещины камней, прибрежный песок, грунт между прибрежными камнями).

Среднее положение между этими группами занимают креветки *Leander adspersus* и *Crangon crangon*, имеющие максимальную плодовитость около 3500—4000 яиц.

В соответствии с той или иной плодовитостью находится и характер прикрепления яиц у различных Decapoda. Так, у некоторых малоплодовитых видов *Macrura* и *Anomura*, имеющих сравнительно крупные яйца, они, словно бусы, «нанизаны» на одну тонкую нить, которая в свою очередь прикрепляется клейкой массой к абдоминальным ножкам самки. Иллюстрацией к такому характеру прикрепления яиц могут служить рис. 1 и 2, на которых изображены яйца креветки *Crangon crangon* и *Callinassa pontica*.

У других, тоже малоплодовитых *Anomura*, как например, *Porcellana longicornis* и *Diogenes varians*, каждое яйцо заключено в плотную наружную оболочку, переходящую в упругую тонкую пленку, непосредственно прикрепленную к концам членников абдоминальных ножек самок, причем к концу каждого членика абдоминальной ножки прикрепляется по три яйца (рис. 3).

В третьем, уже описанном нами ранее (Виноградова, 1950), случае яйца заключены в плотную оболочку, которая, так же как и во втором случае, заканчивается тонкой нитевидной ножкой; последняя в свою очередь прикрепляется к более широкой и длинной нити, напоминая расположение ягод на кисти винограда. Такой характер прикрепления яиц характерен для крабов, обладающих высокой индивидуальной плодовитостью, каковы, например, *Carcinides (Carcinus) maenas*, *Eriphia spinifrons*, *Portunus holsatus*.

Каждый из этих способов прикрепления яиц к абдоминальным ножкам самок, начиная с первого, отражает все повышающуюся степень усложнения форм приспособления организма к сохранению яиц по мере увеличения плодовитости.

Группа малоплодовитых Decapoda (*Athanas*, *Hippolyte* и др.) все же значительно выше по своей плодовитости, чем это отмечается у представителей других отрядов ракообразных. Так, по данным Брискиной (1950), черноморские Amphipoda обладают следующей индивидуальной плодовитостью (табл. 18).

Таблица 18

Плодовитость черноморских амфипод (по М. М. Брискиной)

Название видов	Число яиц шт.		
	от	до	среднее
<i>Gammarus locusta</i>	38	103	40
<i>Gammarus marinus</i>	2	41 (65)	6
<i>Dexamine spinosa</i>	5	64	19
<i>Amphithoe vaillanti</i>	2	74	12
<i>Erichthonius diformis</i>	—	—	7
<i>Apherusa bispinosa</i>	4	22	6
<i>Hyale pontica</i>	3	17	4
<i>Hyale nillsoni</i>	3	17	4

Наибольшей индивидуальной плодовитостью среди черноморских Amphipoda обладает, по данным И. В. Шаронова (Виноградов, 1948), *Gammarellus carinatus*, у которого число яиц колеблется от 50 до 130 (в среднем 90) на самку.

Индивидуальная плодовитость черноморских равноногих раков (*Isopoda*), изученная Желтенковой (1951) на примере *Idothea baltica*, не превышает той, которая установлена для амфипод. Так, *Id. baltica* имеет от 17 до 54 (в среднем 34) яиц.

По данным Чайновой (1950), черноморские Copepoda имеют в одном помете от 16 (*Acartia clausi*) до 18 (*Centropages kröyeri*) яиц.

Сделанные упомянутыми выше авторами попытки подсчета возможной потенциальной плодовитости для одной особи (вернее, пары особей — одного самца и одной самки) дали результаты, приведенные в табл. 19.

Потенциальная плодовитость креветки *Leander squilla*, численная Ляховым (1951), значительно меньше тех цифр, которые характеризуют потенциальную плодовитость представителей других отрядов ракообразных в Черном море. Так, по подсчетам Ляхова, потенциальная плодовитость *L. squilla* всего 2750—3500 яиц.

По сведениям, приводимым Ляховым (1947), у средиземноморских креветок из семейства Penaeidae только индивидуаль-

ная плодовитость составляет у африканского побережья Средиземного моря 400—1300 тысяч яиц. Однако эти креветки не вынашивают яиц подобно черноморским *Decapoda*, а выбрасывают их непосредственно в воду, где и происходит их эмбриональное развитие.

Таблица 19

Потенциальная плодовитость некоторых ракообразных Черного моря

Название вида	Величина потенциальной плодовитости	Автор
Amphipoda		
<i>Gammarus locusta</i>	16.(10 ⁵)	М. М. Брискина (1950)
<i>G. marinus</i>	13.(10 ²)	"
Isopoda		
<i>Idothea baltica</i>	35.(10 ⁵)	М. В. Желтенкова (1950)
Copepoda		
<i>Acartia clausi</i>	111.(10 ⁶)	Л. А. Чаянова (1950)
<i>Centropages krøyeri</i>	11.(10 ⁶)	"

Можно согласиться с высказываемыми Ляховым (1947, стр. 65) соображениями о том, что «отсутствие заботы о потомстве выражается здесь в значительном повышении индивидуальной плодовитости по сравнению с теми видами, у которых самка вынашивает яйца на абдоминальных конечностях».

Опубликованные Долгопольской (1948) данные о степени стойкости личиночных стадий различных видов *Decapoda* в искусственных (лабораторных) условиях выращивания позволяют нам в некоторых случаях поставить приводимые этим автором факты в связь с той или иной индивидуальной плодовитостью ракообразных. Так, например, Долгопольская отмечает исключительно малую выносливость в лабораторных условиях яйценосных самок и первых личиночных стадий каменного краба *Eriphia spinifrons*, указывая, что «масса яиц требует, очевидно, таких количеств кислорода и такой смены воды, которые в лаборатории иметь почти невозможно, и яйца очень быстро погибают» (стр. 247). Вместе с тем, по данным Долгопольской, личинки *Eriphia* принадлежат к числу наиболее малочисленных и редких форм черноморского планктона и в естественных условиях.

Крайне редко ловятся в планктоне личиночные стадии крабов-плавунцов (*Portunus arcuatus* и *P. holsatus*), которые в то же время не выносят искусственных условий. Редко ловятся в

планктоне и плохо поддаются выращиванию в искусственных условиях также личинки мраморного краба (*Pachygrapsus marmoratus*). Таким образом, представители наиболее плодовитых Decapoda в Черном море обладают весьма нежными личинками, редкими в планктоне и не поддающимися воспитанию в искусственных условиях, что и находится, очевидно, в соответствии с большой плодовитостью этих видов Decapoda, компенсирующей в какой-то степени их большую гибель на ранних стадиях развития. Большая плодовитость травяного краба (*Carcinides maenas*), личинки которого встречаются в большом количестве в планктоне в течение почти всего года, находится в соответствии с порционным икрометанием у этого краба при растратности периода размножения.

Как и следовало ожидать, наиболее выносливыми к искусственным условиям в опытах у Долгопольской показали себя личинки малоплодовитых Decapoda, как, например, *Athanas nitescens*, *Hippolyte gracilis*, *Diogenes varians*, *Callinassa pontica*.

ЛИТЕРАТУРА

Аблямитова-Виноградова З. А., О химическом составе беспозвоночных Черного моря, Украинский биохимический журнал, 20, в. 1, 1948.

Аблямитова-Виноградова З. А., О химическом составе беспозвоночных Черного моря и его изменениях, Труды Карадагской биологической станции, в. 7, 1949.

Брискина М. М., Материалы по биологии развития и размножения некоторых морских и солоновато-водных амфипод; Труды Карадагской биологической станции, в. 10, 1950.

Виноградова З. А., О химическом составе беспозвоночных Черного моря, Доклады АН СССР, т. LXV, № 6, 1949.

Виноградова З. А., К вопросу о плодовитости краба-плавунца *Portunus holsatus* (Fabr.) в Черном море, Доповіді АН УРСР, 2, 1948.

Виноградова З. А., О плодовитости травяного краба *Carcinides (Carcinus) maenas* (L.) в Черном море, Труды Карадагской биологической станции, в. 9, 1950.

Виноградов К. А., Обзор работ Карадагской биологической станции по фауне и флоре Черного моря за 30 лет (1917—1947), Успехи соврем. биологии, т. 26, № 2(5), 1948.

Виноградов К. А., Список рыб Черного моря, встречающихся в районе Карадагской биологической станции, с замечаниями об их биологии и экологии, Труды Карадагской биологической станции, в. 7, 1949.

Виноградов К. А., О возможности акклиматизации в Черном море новых объектов промысла, Зоологич. журнал, т. 28, № 2, 1949.

Долгопольская М. А., Материалы по фенологии личиночных стадий Decapoda Севастопольской бухты, Труды Севастопольской биологической станции, т. VI, 1948.

Желтенкова М. В., Некоторые данные о размножении и росте *Idothea bottica* в Сухумской бухте, Труды Карадагской биологической станции, в. 11, 1951.

Ляхов С. М., Decapoda Карадагского участка Черного моря, Труды Карадаг. биологич. станции, в. 6, 1940.

Ляхов С. М., К индивидуальной плодовитости черноморских Decapoda, Природа, № 3, 1947.

Ляхов С. М., Материалы по биологии черноморской креветки *Leander squilla*, Труды Карадагской биологической станции, в. 11, 1951.

Ляхов С. М., Материалы по биологии черноморского краба *Pachygrapsus marmoratus* (Fabr.), Труды Карадагской биологической станции, в. 11, 1951.

Макаров А. и Пиллявская А., Биология, промысел и использование черноморской креветки *Leander adspersus*, Фонды УкрНИРО, 1934.

Чаянова Л. А., Материалы по биологии развития и размножения пелагических Copepoda, Труды Карадагской биологической станции, в. 10, 1950.

МАТЕРИАЛЫ ПО БИОЛОГИИ ЧЕРНОМОРСКОЙ КРЕВЕТКИ *Leander adspersus* Rathke

А. К. Макаров¹ и А. Е. Пилявская

ВВЕДЕНИЕ

Креветка *Leander adspersus* Rathke изучались нами в северо-западной части Черного моря на базе украинского отделения Азовско-черноморского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии.

Исследования были организованы совместно с экспедицией по изучению нерыбных продуктов Черного и Азовского морей и осуществлялись в течение 1930—1933 гг.

Кроме авторов, в сборе материалов принимали участие наблюдатели гг. Боярский, Романюк, Ганаев и лаборант т. Воробьев.

В общей сложности было выловлено и подвергнуто исследованию 2546 экземпляров *L. adspersus*.

Географическое распространение

Креветка *Leander adspersus* является довольно обычной формой как в Черном, так и Азовском морях. Вообще же ареал обитания ее довольно широк. Так, она встречается в Балтийском и Северном морях, по побережью Атлантического океана, а также в Средиземном и Адриатическом морях. В Черном море в пределах СССР эта креветка обитает у кавказских и крымских берегов, а также и в северо-западной части моря, включая сюда лиманы с фауной морского типа. В Азовском море креветка распространена повсеместно. Несмотря на такое широкое рас-

¹ А. К. Макаров — один из активных исследователей Черного моря — погиб во время Великой Отечественной войны 1941—1945 гг. в рядах героических защитников Севастополя. (Ред.).

пространение *L. adspersus* в Черном и Азовском морях, она в большом числе населяет лишь отдельные участки этих морей.

Так, в Азовском море к таким участкам относятся: Таманский и Ясенский заливы, Утлюкский лиман, Камыш-Бурунская бухта и части Азовского моря и Керченского пролива, прилегающие к этим участкам. В Черном море *L. adspersus* в большом числе обитает в заливах Каркинитском, Егорлыкском и Тендровском. Участки Черного моря у Новороссийска, Феодосии, Севастополя, Евпатории и некоторые черноморские лиманы также выделяются как места концентрации нашей креветки.

Места концентрации креветок *L. adspersus* в северо-западной части Черного моря и в Азовском море показаны на рис. 1.

Условия обитания

Креветка *Leander adspersus* предпочитает мелководные, защищенные от волнения участки морей, дно которых на значительном протяжении покрыто зарослями морской травы — зостеры (*Zostera*), руппии (*Ruppia*) и рдеста (*Potamogeton*).

Мелководье и присутствие мощных растительных зарослей обуславливает в этих районах моря большую прогреваемость воды, достаточную для жизни организмов аэрацию, а также наличие больших кормовых ресурсов. В таких районах моря креветки накапливаются преимущественно в теплый период года.

Подобная картина известна и для *L. adspersus* в Балтийском море, где эта креветка массами встречается в защищенных бухтах с небольшой глубиной, дно которых заросло зостерой.

Кроме биоценоза зостеры, наша креветка обитает в Черном и Азовском морях (правда, в значительно меньшем числе, чем среди зарослей зостеры) во всех биоценозах, исключая только самые глубоководные илистые фации. Так, она встречается среди организмов прибрежного песка и камней, на ракушечных и песчано-ракушечных грядах, на мидиевом иле и по краю филлофорного поля.

Нахождение *L. adspersus* среди организмов того или иного биоценоза связано с наличием ряда факторов гидрологического и биологического порядка, меняющихся на протяжении года.

Потребность в питании и размножении у наших креветок при соответствующем изменении гидрологических условий способствует перемещениям их из одного биоценоза в другой, с меньших глубин на большие, и наоборот. Начиная от прибрежной полосы с небольшими глубинами, мы находили креветку на сравнительно больших глубинах, вплоть до 40 м.

Наша креветка является эвригалинным и эвритермным животным, о чем свидетельствует хотя бы факт одновременного обитания *L. adspersus* в Балтийском опресненном море с пониженной температурой воды и в теплом Средиземном море, вода которого богата солями.

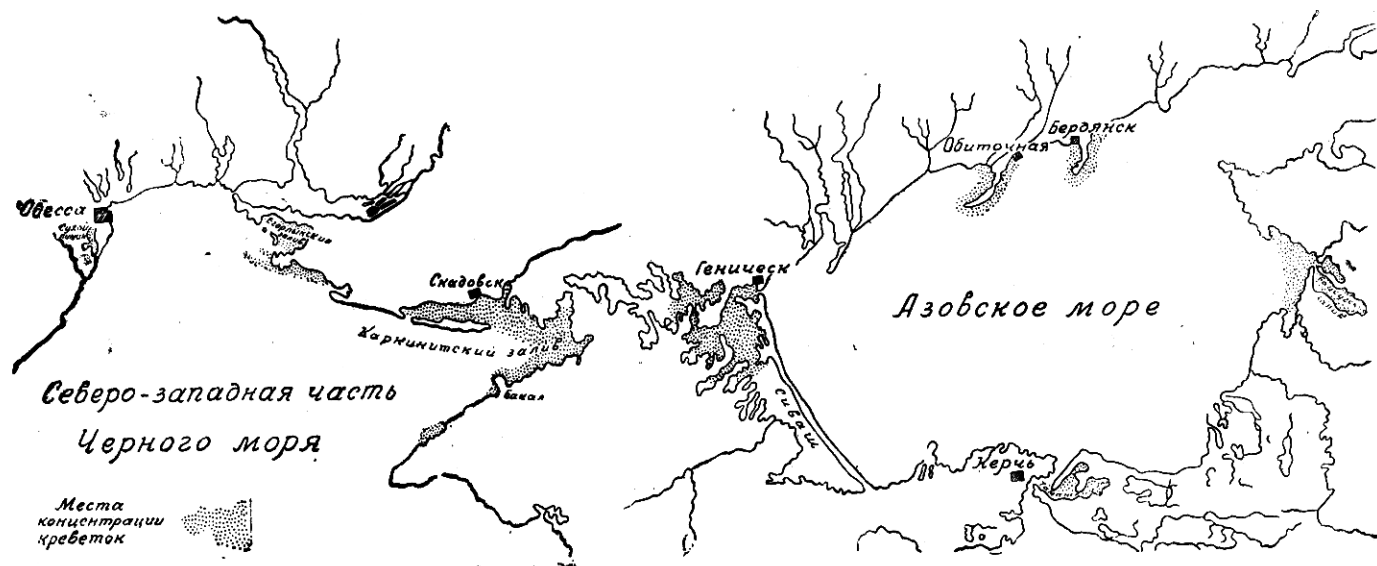


Рис. 1. Схематическая карта распределения мест концентраций креветки *Leander adspersus* в северо-западной части Черного и в Азовском море (места концентрации заштрихованы).

По отношению к солености в воде наших морей *L. adspersus* ведет себя так же.

Креветок *L. adspersus* мы находили в водах, имеющих температуру от 3 до 28—30° Ц. Большие концентрации креветок обычно наблюдались при температурах воды в 10—20°.

Морской прибой влияет на жизнь креветок отрицательно.

На участках водоемов, имеющих свободное от растительности чистое песчаное, либо песчано-ракушечное дно (острова Тендра и Джарылгач), большое число креветок появляется на очень короткое время. Появление их в этих местах связано с процессом миграций.

Сезонные миграции

Массовый подход креветок к берегам в весеннее время и затем осенняя откочевка их в более глубокие места могут рассматриваться как своего рода сезонные миграции.

При весеннем прогреве прибрежных участков в северо-западной части Черного моря (апрель, май) у берегов наблюдается появление большого числа креветок.

В 1930 г. в апреле—мае в Каркинитском заливе было отмечено передвижение креветок из моря и открытой части залива в его прибрежную часть — в бухточки и мелководные участки. Начавшись в первой половине апреля при температурах воды около 10°, передвижение креветок длилось до последних чисел мая, когда температура в прибрежной зоне достигла 20—22°.

В 1933 г. в районе того же Каркинитского залива весенняя миграция креветок, начавшись также с апреля, длилась дольше, чем в 1930 г. Так, еще в первых числах июня 1933 г. мы наблюдали перемещение креветок при температуре воды в 18—20°. Длительность весенних миграций креветок в 1933 г. мы связывали с более холодной весной этого года.

Миграции креветок из глубинных частей Каркинитского залива на малые глубины наиболее часто совершаются вдоль берегов. Это особенно ясно выражено для Джарылгачского залива, в глубь которого креветка движется вдоль берегов материка и острова Джарылгач, отделяющего залив от моря.

В июне, наряду с повышением температуры воды свыше 20°, движение креветок в мелководные районы Каркинитского залива прекращается. Густые до этого массы креветок разрежаются. Некоторое число их, преимущественно икраные самки, в это время отходит с целью размножения на большие глубины.

Так, в июле 1933 г. большое число креветок и их личиночных стадий обнаружено нами в Каркинитском заливе на глубине 12—30 м.

После размножения креветки вновь переходят в прибрежную

зону, где они обнаружены в июле и августе, свободными от икринок.

В первой половине сентября (числа 2—10) при пониженных температурах воды (15—17°) у острова Тендра наблюдались мощные передвижения креветок из заливов в сторону моря.

Мы принимаем это осеннее передвижение креветок, когда основная масса их покидает мелководные участки, за осеннюю миграцию, которая, вероятно, значительно короче, чем миграция в весеннее время.

В холодное время года, с января по март 1932 и 1933 гг., мы находили креветок *L. adspersus* на мидиевом иле на глубинах до 40 м.

Примерно до этих глубин и откочевывает наша креветка осенью. Наряду с нахождением креветок на сравнительно значительных глубинах, в зимнее время они нами обнаружены на прибрежных участках северо-западной части моря в заливах на глубинах всего в два и немного более метров, правда, в незначительном числе особей.

Азовско-черноморская экспедиция обнаружила креветок в первой половине января 1924 г. в Ялтинском порту (на глубине 4—5 м, грунт — песок, ил) и в январе и феврале 1923 г. в мелководных участках Керченского пролива (Камыш-Бурун).

Зернов (1913) прямо указывает, что *L. adspersus* зимою откочевывает из мелководных прибрежных частей водоемов в более глубокие, отмечая зимнее нахождение большого числа креветок по середине Южной бухты в районе Севастополя, где, как известно, наибольшие глубины до 17 м заполнены мидиевым илом.

Особый практический интерес представляют передвижения густых масс креветок через протоки, гирла и прочие образования, соединяющие закрытые участки заливов с их открытыми частями, либо с морем.

На примере Сухого лимана мы убедились в том, что наибольшее число креветок без особых затруднений может быть выловлено в канале, соединяющем лиман с морем, либо возле него.

Суточные миграции

Наибольшее скопление креветок у берега происходит в вечерние часы с заходом солнца, ночью и в первую половину дня, когда в основном и производится их промысловый лов.

Отметим, что указанная последовательность в появлении креветок у берега на протяжении суток наблюдалась не всегда. Ранней весной скопление креветок у берега было чаще в дневное солнечное время и вечером, а поздней весной и летом — в вечерние, ночные и утренние часы.

Волнение на поверхности моря во всех случаях отрицательно влияет на наличие креветок в прибрежной зоне. Прямое сол-

нечное освещение, можно предполагать, также отражается на суточных передвижениях креветок.

Некоторые наблюдения над отношением креветок к солнечному освещению были сделаны Макаровым в Азовском море.

Креветки *L. adspersus*, обитающие у деревянных пристаней в Ахтарском, Бейсугском и Утлюкском лиманах, в солнечную погоду (большинство наблюдений произведено в утренние часы) держались в тени; в некоторых случаях нельзя было найти ни одной креветки, сидящей или находящейся в воде на солнечной стороне.

Питание креветки *Leander adspersus*

Весной *L. adspersus* усиленно питаются. В пищеварительных трактах креветки нами были обнаружены, кроме диатомовых водорослей и частичек детрита, веслоногие раки (Copepoda), черви и ткани рыб.

В мае 1938 г. у острова Тендра нам пришлось наблюдать экземпляр креветки, поедающей червя (*Nereis*) примерно в два раза длиннее, чем сама креветка.

В Скадовске и на острове Тендра — в местах, где существуют промыслы скатов (*Raja clavata* и *Trygon pastinaca*) и где у самого берега промываются их тушки, — собиралось большое число креветок, поедающих обрывки тканей ската.

Размножение креветки *Leander adspersus*

Половой диморфизм у нашей креветки ясно выражен. Половозрелые самки обычно крупнее самцов. Строение передних двух пар абдоминальных ножек является лучшим признаком для отличия самцов от самок. Внутренняя ветвь первой пары конечностей у самцов длиннее, чем у самок, и они различны по форме и опушению. Внутренняя ветвь второй пары конечностей имеет у самцов копуляционный орган, то есть длинную боковую ветвь, на которой находится целый ряд спирально расположенных волосков. Кроме этого, у самцов грудные ножки не отстоят так далеко одна от другой, как у самок, и между последней парой тех же ножек находится плоский горбик.

Совокупление происходит непосредственно после линьки, когда самец оставляет у самки сперматофоры.

Непосредственно перед откладкой яиц происходит линька. При откладывании яиц (икринок) задняя часть туловища самки складывается, яйца прикрепляются к плавательным конечностям абдомена. Свежеотложенные яйца — темнозеленого цвета; затем они становятся светлее и прозрачнее.

В северо-западной части Черного моря икряных самок креветок мы находили на протяжении времени с конца апреля по сентябрь. Зернов (1913), ссылаясь на Спичакова, работавшего

в Севастополе над спермиогенезом этой креветки, говорит, что она половозрела в начале весны, летом и осенью.

Зернов же указывает, что у Триеста время половозрелости креветок совершенно совпадает с таковым у Севастополя и приходится на весну и на период с мая по август включительно. Для балтийской *L. adspersus* начало появления икраных особей известно в начале мая.

Первые личинки креветок в планктоне северо-западной части Черного моря обнаружены нами 30 мая 1933 г. Затем мы находили их часто в июне и июле и реже в августе и сентябре.

М. Долгопольская любезно сообщила нам, что ею в 1931 г. в Азовском море личинки *Leander* отмечены с 18 июня по 18 сентября. Так как уже в первый день сборов, именно 18 июня, они были встречены в массовом числе, то она полагает, что начало их появления в планктоне приходится на более раннее время. В наибольшем числе личинки *Leander* обнаружены ею в планктоне из района Утлюкского лимана.

Места размножения креветок приурочены к районам, расположенным недалеко от мест их массового скопления в весенний период. Креветки размножаются и в закрытых лиманах: Сухом, Григорьевском и Тилигульском. Районы массового размножения креветки в северо-западной части Черного моря находятся в Каркинитском заливе и у острова Тендра.

Есть основание считать, что креветки в период размножения переходят в районы с более низкой и равномерной температурой, чем та, которая наблюдается в береговой зоне.

В лиманах личинки креветок обитают в открытых частях, лежащих ближе к морю, обладающих несколько пониженной по сравнению с мелководной полосой температурой воды. То же наблюдается и в отношении изученных нами в северо-западной части моря заливов. Так, в июле (12—15) 1933 г. много личинок креветок было обнаружено в западной, открытой части Каркинитского залива, против Джарылгачского острова. Среди личинок найдены молодые формы креветок в 9—9,5 мм длиной.

Здесь же на глубинах от 12 до 28 м обнаружены в большом числе и сами креветки, среди которых икраных самок было 19,7%, самок стерильных 23,6% и самцов 36,6%. Большинство икраных самок имело вполне развитые яйца, внутри которых можно было рассмотреть первую стадию личинки. Некоторые же самки были свободны от части яиц, из которых вышли личинки, либо имели следы недавнего размножения. Последние легко обнаруживаются у самок по состоянию опущения плавательных ножек абдомена.

Говоря об условиях, в которых происходит размножение креветок, мы можем отметить, что в Каркинитском заливе (12—15 июля 1933 г.) оно происходило на глубинах от 12—28 м, причем предпочтение оказывалось глубинам в 12—18 м

с твердым ракушечным грунтом. Температура воды в это время была на глубине 18 м 16,7°, а на поверхности 20,5°.

В районе острова Тендра размножение креветок наблюдалось на глубинах в 9 м на твердом дне, при температуре воды в 18 на дне и 22° на поверхности.

Долгопольской в Азовском море личинки были найдены в планктоне при температуре воды от 20,15 до 25,18°.

Плодовитость креветки *Leander adspersus*

Сведения о плодовитости креветок из северо-западной части Черного моря приводятся в табл. 1.

Таблица 1
Индивидуальная плодовитость *Leander adspersus*
из северо-западной части Черного моря

Длина креветок мм	Число экземп- ляров	Число икринок			Средний вес одного экземпляра г
		минималь- ное	максималь- ное	среднее	
30	2	160	197	174	0,275
31—40	16	166	570	304	0,608
41—50	11	366	1447	691	1,148
51—60	9	609	1988	992	1,571
61—70	5	1032	3603	2112	2,850
71—80	2	1591	2222	1907	4,250

Наименьшая икрная самка возрастом около года, длиною в 30 мм и весом в 0,27 г имела 160 яиц. Наибольшее число яиц (3603) обнаружено у самки длиною в 66 мм, весом в 4 г и возрастом около трех лет. Так как плодовитость креветки увеличивается с увеличением ее длины, то ясно, что самки креветок Каркинитского залива, обладая меньшим размером по сравнению с самками креветок из района Тендры, Сухого лимана и Азовского моря, являются менее плодовитыми.

Креветка *L. adspersus* менее плодовита, чем креветка *Cragon crangon*, откладывающая от 3000 до 7000 яиц (Гавинга, 1930). Это подтвердили и наши исследования над плодовитостью черноморского *C. crangon*.

Соотношения полов

Наиболее ясную картину изменений полового состава креветочных стай дают материалы по Сухому лиману (табл. 2), показывающие соотношение в числе самцов, стерильных самок и самок икринок по месяцам.

Таблица 2

Половой состав креветок *Leander adspersus* из Сухого лимана (в %)

Группы по полу	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
Самцы	40,3	44,1	81,8	71,9	76
Стерильные самки . .	54	20,6	13,1	21,5	23,7
Икрайки	5,7	35,3	5,1	6,6	0,3

Из табл. 2 видно, что число самцов в наших уловах с мая постепенно возрастает, достигая своего максимума в июле. В августе же и сентябре число самцов относительно уменьшается. Обратное явление мы наблюдаем у стерильных самок. Число стерильных самок в наших уловах с мая по июль постепенно уменьшается, а в августе—сентябре наблюдается некоторое повышение. Максимум икрайных самок в наших уловах приходится на июнь, в июле же наблюдается резкое уменьшение числа икрайных самок.

Опытные ловы, которые мы производили в Сухом лимане в различное время суток, натолкнули нас на мысль, что половой состав стай креветок изменяется также в зависимости и от времени суток (табл. 3).

Таблица 3

Изменение полового состава креветок *Leander adspersus* в Сухом лимане в зависимости от времени суток (в %)

Группы по полу	15 мая 1933 г.		15 июня 1933 г.	
	12 часов	20 часов	21 час	24 часа
Самцы	44,2	48,6	65,5	12,7
Стерильные самки . . .	55,8	50,17	17,0	18,8
Икрайки	—	1,3	17,5	68,5

Из табл. 3 видно, что икрайки, не попадавшие в дневных ловах, появляются в ночных, причем число их резко увеличивается с вечера к ночи. Наоборот, самцов и стерильных самок больше в дневные часы и намного меньше в ночные.

Размеры и рост

Личинки *Leander adspersus* длиной от 2 до 8 мм попадались нам в планктоне, собранном в 1933 г. у прибрежной полосы острова Тендра, Люстдорфа и Сухого лимана с июля по август (первая половина месяца). Указанные максимальные размеры

(8 мм) соответствуют последней личиночной стадии *L. adspersus*.

В уловах из Сухого лимана сеголетки были нами обнаружены впервые размером в 11 мм в июле. В августе попадались сеголетки, вероятно, более позднего выхода, длиною тоже в 11 мм.

Говоря о линейных размерах *L. adspersus*, нужно отметить, что в различных водоемах вследствие различия экологических условий рост их не одинаков, поэтому и линейные размеры креветок из различных водоемов и пунктов северо-западной части Черного моря несколько разнятся. Так, результаты промеров по Сухому лиману 13 012 экземпляров, по острову Тендра 5336 экземпляров, по Скадовску 691 экземпляр дают основания сделать вывод, что по размерам *L. adspersus* Сухого лимана и острова Тендра разнятся незначительно. Что же касается размеров креветок Джарылгачского залива (Скадовск), то они довольно значительно отличаются от *L. adspersus* Сухого лимана и острова Тендра. Приводимая ниже табл. 4 максимальных размеров креветок из северо-западной части Черного моря наглядно это показывает.

Таблица 4

Предельные размеры креветок *Leander adspersus*
из северо-западной части Черного моря (в мм)

Пункты	Самцы		Самки			
			стерильные		икряные	
	от	до	от	до	от	до
Сухой лиман . .	11	57	11	67	39	71
Остров Тендра .	29	58	28	62	36	63
Скадовск	21	44	23	58	28	62

Для промышленного использования годны креветки, достигшие 35—40 мм. О числе креветок, достигших промысловых размеров в общем улове по месяцам, дает представление табл. 5.

Таблица 5

Число креветок *Leander adspersus*, достигших промысловых
размеров в северо-западной части Черного моря по месяцам (в %)

Пункты	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
Сухой лиман	71,2	59,47	17,05	38,8	37,9
Остров Тендра	—	71,1	69,3	59,35	52,8
Скадовск	50,0	50,0	—	—	—

О характере распределения креветок (на примере из Сухого лимана) по размерным группам в различные месяцы можно судить по табл. 6.

Таблица 6

Распределение креветок *Leander adspersus* из Сухого лимана по размерным группам в различные месяцы (в %)

Размерные группы мм	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
11—20	—	—	0,3	0,9	0,9
21—30	14,9	13,5	4,5	11,5	3,3
31—40	37,5	36,04	79,1	60,8	57,9
41—50	34,8	38,2	15,1	20,1	35,5
51—60	10,8	10,1	0,9	6,5	2,3
61—70	1,9	2,1	0,1	0,13	0,1
71—80	0,02	0,06	—	—	—

Темп роста сеголеток является более быстрым, чем половозрелых креветок. Максимальные размеры, которых достигают, судя по нашим данным, креветки, относящиеся к различному возрасту, приводятся в табл. 7.

О приросте в течение летнего сезона креветок, относящихся к различному возрасту, можно судить по нижеследующим цифрам (табл. 8):

Таблица 7

Максимальные размеры креветок *Leander adspersus* из северо-западной части Черного моря (в мм)

Возрастные группы	Максимальные размеры
Сеголетки	33—34
Годовики	45—46
Двухгодовики	57—58
Трех- и четырехлетки	61—71

Таблица 8

Размеры прироста креветок *Leander adspersus* из северо-западной части Черного моря (в мм)

Возрастные группы	Прирост за летний сезон (V-IX)
Сеголетки	12—14
Годовики	10—12
Двухгодовики	10
Трех- и четырехлетки	5—7

О соотношении в уловах возрастных (размерных) групп *L. adspersus* на примере лова от 25 мая 1933 г. в районе Скадовска дает представление рис. 2, который показывает неоднородный возрастной (размерный) состав самцов, стерильных и икрыных самок.

О среднем весе одного экземпляра из числа креветок, относящихся к различным возрастным (размерным) группам, можно получить представление из табл. 9.

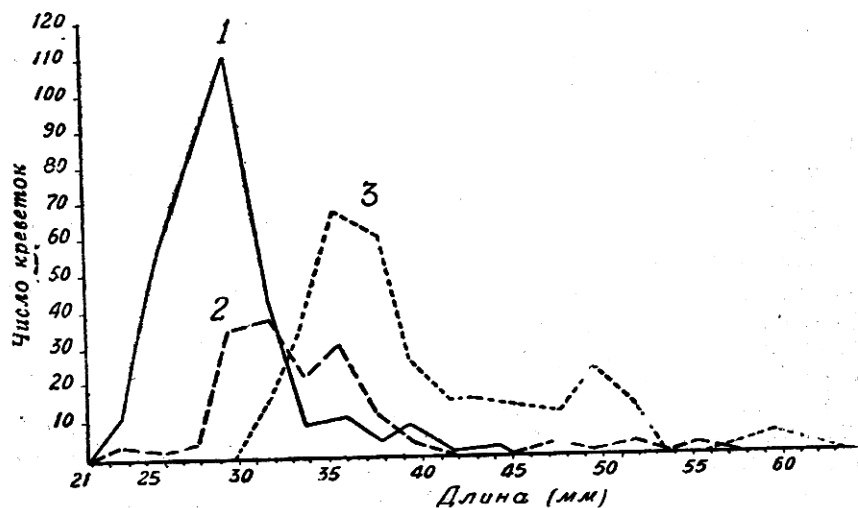


Рис. 2. Половой состав возрастных групп креветки *Leander adspersus* в районе Скадовска 25 мая 1933 г.: 1—самцы; 2—стерильные самки; 3—икряные самки.

Таблица 9
Средний вес одной креветки *Leander adspersus*
из Сухого лимана (в г)

Размерные группы мм	Самцы	Самки	
		стерильные	икряные
21—30	0,21	0,2	—
31—40	0,42	0,5	—
41—50	0,88	0,98	1,18
51—60	1,5	1,64	1,99
61—70	—	—	3,03
71—80	—	—	5,5

Креветки *Leander adspersus* как корм для рыб

Креветки, в частности *Leander adspersus*, поедаются целым рядом наших промысловых рыб. Так, они обнаружены в кишечниках камбалы (*Bothus maeoticus*), глоссы (*Pleuronectes flesus luscus*), морского кота (*Trygon pastinaca*), морской лисицы (*Raja*

clavata), скумбрии (*Scomber scomber*), ставриды (*Trachurus trachurus*), различных бычков (*Gobius melanostomus*, *Zostericola ophiocephalus*, *Mesogobius batrachocephalus*, *Gobius ratan*, *G. syrtan*, *G. cephalarges* и других), сельди (*Caspialosa kesslers pontica*), пелагиды (*Sarda sarda*) и осетровых.

Многие не промысловые у нас рыбы, как например луфарь (*Pomatomus saltator*), пикша (*Gadus merlangus euxinus*), морской скорпион (*Trachinus draco*), морской язык (*Solea nasuta*), лавраки (*Morone labrax*), сарган (*Belone belone euxini*), зеленушки (*Labridae*) и другие, также поедают креветок.

Список рыб, поедающих креветок, можно было бы еще увеличить, но и приводимые здесь данные дают достаточное представление о широком значении креветок в качестве корма для рыб.

Названные рыбы являются эврифагами в том смысле, что наряду с креветками они поедают и других беспозвоночных и рыб, но все же в питании некоторых из них креветки занимают значительное место. Так, количество экземпляров глоссы, выловленной в Джарылгачском и Егорлыкском заливах, содержавшей в кишечниках наряду с другими организмами креветок *L. adspersus*, составляло от 17 до 25%, а креветок *L. squilla* — от 3 до 15%.

Половозрелые камбалы из района Каркинитского залива, выловленные с апреля по июль в 1931—1933 гг., имели в кишечниках *L. adspersus* 0,6%, креветок *L. squilla* 0,03% и креветок *Crangon crangon* 8,1%.

Среди камбал из района моря, находящегося у Большого фонтана (мидиевый ил с глубинами до 30—37 м), зимою и весною в 1932 и 1933 гг. количество рыб, питавшихся *L. adspersus*, было 6%, *L. squilla* 0,5% и *Crangon crangon* 17,26%.

Крупная и мелкая (разные возрастные группы) камбала, подходя летом в прибрежную зону моря, также употребляет в пищу креветок.

Не меньшее значение имеют креветки и в питании морского кота. Креветок в значительном числе морской кот употребляет в пищу в летние месяцы. Как часто креветки встречаются в содержимом кишечника морского кота, говорят следующие данные: в июле 1933 г. в Джарылгачском заливе от 14,3 до 22,9% морских котов поедали *L. adspersus* и от 3,5 до 13,1% — *Crangon crangon*. Для Егорлыкского и Тендровского заливов (август 1933 г.) морских котов, поедавших *L. adspersus*, зарегистрировано 4,5% и *C. crangon* 8,3%.

То, что креветка является излюбленной наживкой для ловли бычков, давало основание предполагать, что и бычки поедают креветку в значительном числе. Это подтвердилось при изучении содержимого кишечника различных видов бычков, добытых из разных районов моря (Егорлыкский, Тендровский, Одесский, Каркинитский заливы и некоторые лиманы).

Для некоторых рыб, как, например, скумбрии, питание кре-

ветками носит чисто случайный и, может быть, вынужденный характер.

Креветки найдены также в кишечниках дельфина (*Delphinus delphis*).

В пищу рыбам идут не только половозрелые креветки, но и их личинки. Так, скумбрия и ставрида в некоторых случаях употребляют в пищу в большом числе личинок *L. adspersus*, находящихся в открытой части моря.

Личинки креветок в июле 1933 г. в массе встречались в кишечниках рыб, выловленных в море у Джарылгачской косы. Число рыб, питавшихся исключительно личинками креветок, достигало 67 %.

Личинок креветок поедают и другие рыбы. Мы обнаружили личинок в кишечниках молоди камбалы и глоссы, у анчоуса и сардели.

В Азовском море креветки обнаружены в пище судака¹.

Химический состав мяса креветок

Анализы химического состава мяса креветок были произведены сотрудником Украинской государственной ихтиологической опытной станции т. Шептицким в 1930 г. Результаты этих анализов приводятся ниже (табл. 10).

Таблица 10

Химический состав мяса свежей креветки *Leander adspersus*

Дата 1930 г.	Место лова	Средний вес одного экземпляра	Жир	Белки	Углеводы	Зола	P ₂ O ₅	Вода	Приме- чание
28.V	п. Ска- довск	1,21	2,76	17,87	1,16	3,36	0,32	74,89	25% пробы креветок без икры
"	"	0,69	2,03	17,84	1,09	3,90	0,49	75,09	50% пробы креветок без икры
"	"	0,37	0,59	16,65	0,98	3,63	0,20	79,21	Креветка без икры
8.IV	Побе- режье за- лива у г. Ска- довска	1,3	2,37	18,04	1,22	3,32	0,34	74,57	Икранные

¹ Записи в журналах Азовско-черноморской экспедиции.

Даты 1930 г.	Место лова	Средний вес одного экземпляра	Жир	Белки	Углеводы	Зола	P ₂ O ₅	Вода	Приме- чание
11.VI	Джарыл- гач	0,98	1,59	17,82	1,13	4,24	0,53	75,92	Без икры
"	"	0,70	2,04	17,03	1,12	4,61	0,57	75,19	Проба из 360 экземпляров
20.VI	"	0,60	2,19	16,21	1,27	5,70	0,39	74,58	"
21.VI	"	0,36	2,34	16,86	1,32	5,77	0,74	74,67	78 экзем- пляров
23.VII	"	1,35	2,29	16,60	1,32	5,18	0,69	75,20	Проба без икры

Содержание жира и белков у икрынок больше, чем у самцов и стерильных самок. Табл. 10 показывает также, что содержание жира и углеводов у креветок в летнее время (июнь—июль) увеличивается по сравнению с весенним временем.

Промышленное использование креветок

Промышленное использование креветок в странах Западной Европы, а также в Америке и в Японии имеет широкое распространение. Креветки потребляются в вареном, законсервированном, замороженном и сушеном (мясо) видах. Креветочная мука и отходы креветок применяются для кормления домашней птицы, свиней и других животных.

По побережью северо-западной части Черного моря креветки потребляются местным населением, главным образом в вареном виде. Из креветок приготавливаются также котлеты, гурда (брынза), супы. Мелкими креветками кормятся птицы, свиньи и другие домашние животные.

При развитии креветочного промысла в северо-западной части Черного моря переработка креветок на ряд продуктов должна занять определенное место. На рыбоконсервных заводах, находящихся на побережье Черного моря, в частности в Одессе, можно без особых затрат на оборудование перерабатывать креветок на муку.

Относительно большая плодовитость *L. adspersus* и контроль над выловом креветок со стороны научных рыбохозяйственных учреждений дают основание полагать, что убывающие с развитием креветочного промысла запасы креветок будут восстанавливаться.

Кустарный лов креветок в северо-западной части Черного моря производится сетками, подсакками и небольшими примитивными волокушами. Со слов рыбаков, в разгар лова подсакками вылавливалось у устья Сухого и Григорьевского лиманов за одно притонение до 8 кг креветок, а небольшими волокушами от 16 до 30 кг.

Развитие креветочного промысла потребует применения в северо-западной части Черного моря более совершенных креветочных орудий лова — специальных волокуш с ячейей 6—7 мм, а также тралов.

По нашим данным, возможный вылов креветок в северо-западной части Черного моря исчисляется в 9—10 тыс. центнеров в год, включая в эти цифры возможный вылов креветок в таких водоемах, как Григорьевский и Сухой лиманы.

В странах с развитым креветочным промыслом лов креветок производится оттер- и бим-тралами и неводами пловучими и ставными (китайский креветочный невод).

При организации промысла креветок рыбохозяйственные учреждения должны иметь в виду следующие два отрицательные момента:

1) Во время лова креветок в весеннее время вылавливается молодь таких ценных промысловых пород рыб, как, например, кефали.

2) Для пищи ряда промысловых рыб креветки имеют определенное значение.

Некоторые выводы по биологии креветки *Leander adpersus*

1. Креветка *L. adpersus* встречается в северо-западной части Черного моря во всех биоценозах, за исключением только самых глубоководных илистых фаций.

2. В теплое время года креветки концентрируются по побережью северо-западной части Черного моря в таких спокойных от волнения местах, как бухты, заливы.

3. Весеннее движение креветок из открытых частей моря в заливы и бухты начинается в начале апреля, при температуре воды от 6—7° Ц и длится весь май и первую половину июня.

4. Массовое движение креветок в конце лета и в начале осени (август, сентябрь) из бухт и заливов в более открытые части водоемов наблюдалось при падении температуры ниже 16°.

5. В промысловом отношении важно весеннее передвижение креветок из глубин на более мелкие места, хотя и более короткие осенние передвижения креветок могут быть также использованы для промысла.

6. Суточные миграции креветок связаны, главным образом, с инсоляцией и состоянием поверхности воды. При ясной солнечной погоде и при отсутствии волнения креветки передвигаются в прибрежную зону на глубины до 1,5—2 м.

7. Промыслом должно быть использовано также движение креветок в проливах. В северо-западной части Черного моря в этом отношении важны устья закрытых лиманов (Сухой, Григорьевский), Софиевская перебоина Джарылгачского залива, часть Егорлыкского залива между островом Долгим и Свободным Портом и т. п.

8. *L. adspersus* в своем развитии с момента выхода из яйца до вполне сформировавшейся особи проходит до шести различных личиночных стадий. Последней личиночной стадии соответствуют размеры 7—8 мм.

9. На основании обработки планктонного материала можно сказать, что время появления личинок *L. adspersus* приходится на первые числа июня. Время исчезновения личинок из планктона совпадает с первой половиной августа.

10. Рост *L. adspersus* в различных водоемах и на разных участках северо-западной части Черного моря вследствие различия экологических условий происходит не одинаково.

11. Как следствие различия роста, линейные размеры *L. adspersus* для этих водоемов являются неодинаковыми.

12. Максимальные размеры креветок *L. adspersus* достигают 71 мм.

13. Годными для промысла могут считаться креветки, достигшие 35—40 мм длины. Число промысловых креветок в мае и июне достигает 50—70 %.

14. Половой состав массы креветок изменяется по месяцам.

15. Опытные ловы по Сухому лиману показали, что половой состав массы креветок изменяется и в зависимости от времени суток.

16. *Leander adspersus* из Черного моря является довольно плодовитым животным. Число икринок этой креветки достигает от 160 до 3603 штук.

17. В северо-западной части Черного моря креветки имеют определенное значение для питания глоссы, бычков, камбалы, морского кота, ликши, ставриды и других рыб. В пищу рыбам идут не только половозрелые особи, но и их личинки.

18. Анализы химического состава свежей креветки показывают, что содержание жира и белков у икряных самок большее, чем у самцов и стерильных самок.

19. Содержание жира и углеводов у креветок в летнее время (июнь, июль) увеличивается по сравнению с весенним.

ЛИТЕРАТУРА

Зернов С. А., К вопросу об изучении жизни Черного моря, Зап. Акад. наук, 1913.

Ильин Б. С., Некоторые данные по распространению ракообразных и бычков кубанских лиманов, Труды Азово-черноморской рыбохозяйственной станции, 7, 1930.

Кесслер К., Путешествие с зоологической целью к северному берегу Черного моря и в Крым в 1858 году, Киев, 1860.

Никитин В. Н., Устрицы, мидии и креветки как объект промысла в Черном и Азовском морях, Рыбное хозяйство, 3, 1933.

Совинский В., Введение в изучение фауны Понто-Каспийско-Аральского морского бассейна, Зап. Киевск. об-ва естествоиспытателей, 28, 1904.

Чернявский В., Прибрежные, десятиногие ракообразные Понта, Харьков, 1884.

Havinga B., Der Granat (Crangon) in den holandischen Gewässern, Der Fischerbote, 22, 19, 1930.

МАТЕРИАЛЫ ПО БИОЛОГИИ ЧЕРНОМОРСКОЙ КРЕВЕТКИ *Leander squilla* (L.)

С. М. Ляхов

ВВЕДЕНИЕ

Наблюдения над биологией креветки *Leander squilla* были осуществлены нами в 1940—1941 гг. на Карадагской биологической станции Академии наук Украинской ССР в ряду других подобных же исследований биологии важнейших черноморских организмов, предпринятых в те годы научным коллективом станции. Работы эти должны были выяснить характер, направление и интенсивность процессов воспроизводства биомассы в прилегающем к Карадагу районе Черного моря.

Исследователями были поставлены следующие вопросы: сроки размножения изучаемых видов, количественное соотношение полов в популяции, возраст, темп роста и продолжительность жизни, число генераций в течение года, плодовитость и пр. Другими словами, была поставлена задача выяснения динамики популяций важнейших массовых форм. Решение этих вопросов дало бы возможность вплотную подойти к подсчету биологической продукции важнейших форм, а следовательно, и к количественной оценке продуктивности водоема в целом, поскольку продуктивность обычно определяется сравнительно небольшим числом массовых видов.

Прерванные Великой Отечественной войной, наши наблюдения не претендуют на полноту данных. Однако, нам кажется, что и в настоящем виде они представляют некоторый интерес тем более, что биология и аутоэкология отдельных форм является в современной гидробиологии пока еще наименее разработанной главой. Краткие выводы из этой работы на основании нашего предварительного отчета приведены Виноградовым (1949) в обзорной статье, посвященной исследованиям Карадагской биологической станции по биологии Черного моря за 30 лет.

Выбор данного объекта определялся прежде всего его массовостью у берегов Карадага. По данным Шпарлинского (1932) и Макарова (1937), в Черном море массовыми, а следовательно, и промысловыми, являются три вида креветок: *Crangon crangon* (L.) и оба вида *Leander* — *L. squilla* (L.) и *L. adspersus* (Rathke). Однако промыслом используется только *L. adspersus*, которая в массе встречается в северо-западном районе Черного моря. Этот же вид широко и в промысловых количествах распространен и в Азовском море.

Как показало наше изучение фауны Decapoda Карадагского района (Ляхов, 1940), *L. adspersus* и *Crangon* — у Карадага сравнительно редкие формы, причем последний встречается обычно единичными экземплярами. Зато *L. squilla* в летнее время весьма обычна в прибрежных каменистых биотопах. Здесь ее можно собирать в значительных количествах, которые необходимы для массового биологического анализа.

Что касается *L. adspersus*, то значительный материал по биологии этой креветки был собран А. К. Макаровым в северо-западном районе Черного моря. Большая работа, написанная им по этому материалу, осталась неопубликованной¹. Однако краткие выводы из нее были приведены автором в томе «Гидрологического справочника морей СССР», посвященном Черному морю (1937).

Немалый интерес представляет тот факт, что креветки рода *Leander* успешно прижились в Каспийском море, будучи перевезенными туда в 1931—1934 гг. вместе с акклиматизированной тогда черноморской кефалью. Макаров (1940) указал, что, кроме *L. adspersus*, в значительных количествах в Каспии живет также и *L. squilla*. По данным Шорыгина и Карпевич (1948), креветки теперь заселяют все западное побережье Каспия южнее Махач-Кала, являясь пищей для многих рыб. Биология креветок в новом для них бассейне в сравнении с тем, что имеет место в исходных условиях, ждет еще своего исследователя.

Методика

В основу наших наблюдений были положены периодические сборы креветок сачком или мелкочаеистой волокушей в их обычном местообитании среди прибрежных камней и зарослей макрофитов. Всякий раз мы стремились к тому, чтобы собрать возможно большее для данного момента количество креветок. На месте креветки фиксировались 10%-ным формалином. В лаборатории собранные пробы подвергались биологическому анализу. У креветок определялся пол, измерялась их длина от

¹ Работа А. К. Макарова и А. Е. Пилиавской публикуется в настоящем выпуске «Трудов Карадагской биологической станции» (Ред.).

конца рострума до конца тельсона. Взвешивание производилось на технических весах с предварительным просушиванием на фильтровальной бумаге. Для подсчета плодовитости яйца снимались с абдоминальных ножек и пересчитывались в небольшой навеске с последующим пересчетом на общий вес яиц; взвешивание навески и всей массы яиц производилось на торсионных весах с точностью до 1 мг.

Для выяснения некоторых вопросов биологии креветки выдерживались в кристаллизаторах емкостью 2—3 л, находившихся в затененном прохладном помещении. Вода в кристаллизаторах регулярно менялась. В качестве пищи креветкам давалось мясо рыб и моллюсков, охотно потреблявшееся ими. Вылупившаяся из яиц молодь воспитывалась в кристаллизаторах меньшего объема. В качестве пищи личинкам креветок давался живой планктон. В аквариумах велись регулярные измерения температуры. Сравнение температуры воды в море с температурой в аквариумах показало, что разница между ними не превышала 1,5° в ту или другую сторону.

В теле периодически линяющих ракообразных нет таких скелетных образований, где происходило бы отложение годовых колец, позволяющих судить о возрасте особи. Для выяснения их возраста применяется метод массовых измерений длины с последующим анализом полученных вариационных кривых. Этот метод успешно был применен Изосимовым (1933) при изучении биологии речного рака в Татарской АССР. Для установления возраста *L. squilla* мы также попытались применить этот метод, причем величина промежутка между классами при обработке материала была принята равной 2 мм. Так как самцы имеют меньшие размеры, чем самки, анализ производился для обоих полов отдельно.

Характерные биотопы

В летние месяцы *L. squilla* в довольно значительном числе встречается у берега среди больших прибрежных камней, покрытых зарослями макрофитов, и в очень небольших мелководных бухтах, которыми изобилует Карадагское побережье. Во время прибоя креветки у берега исчезают, мигрируя, повидимому, на более значительные глубины. Зимой они у берега совершенно отсутствуют, также находясь на глубинах вне воздействия зимних штормов.

Половой диморфизм и количественное соотношение полов

Согласно литературным данным (Бальс, Кубо, 1937) половой диморфизм у креветок семейства *Palaemonidae*, к которому относится род *Leander*, выражается в том, что самцы мельче самок, относительная ширина абдомена у них меньше и на вто-

рых плеоподах, кнаружи от эндоподита, имеется дополнительный отросток *appendix masculina*. В практической работе при анализе массового материала мы обычно пользовались последним признаком, который достаточно четко проявляется у самцов всех возрастов, встречающихся у берега. Массовые промеры самцов и самок показали, что самцы почти в 1,5 раза мельче самок.

За время наших работ всего было собрано и исследовано 1382 экземпляра креветок. Из них самками оказались 944 (или 68,5%) и самцами 438 экземпляров (или 31,5%). Таким образом, количественное соотношение между самками и самцами для всей популяции приблизительно выражается отношением 2:1.

Можно было бы предположить, что самки как особи более крупные и заметные чаще попадали в сачок, являвшийся основным орудием для сбора материала. Однако в одной из проб, собранной 17.VI 1941 г. мелкочейистой волокушей и являющейся тем самым более объективной, чем сачковые пробы, на 162 самки оказалось 84 самца. Таким образом, здесь в точности повторяется то же соотношение, какое установлено для популяции в целом.

Как будет показано ниже, к концу лета в прибрежных уловах появляются сеголетки. В сентябре они уже значительно преобладают над годовиками. При анализе на половой состав оказалось, что в обоих сентябрьских пробах 1940 г. на 345 самок-сеголеток приходился 121 самец. Таким образом, у сеголеток число самок больше, а с возрастом оно относительно уменьшается. Повидимому, самки, отягощенные икрой, вынашиваемой на плеоподах, менее подвижны и поэтому чаще становятся добычей прибрежных рыб, питающихся креветками.

Интересно отметить, что, по данным Макарова (1940), среди акклиматизировавшихся в Каспии *L. squilla* также наблюдалось количественное преобладание самок над самцами. Автор указывает, что в июне 1939 г. в районе Махач-Кала на 60% самок приходилось 40% самцов.

Сроки размножения

По нашим наблюдениям, в 1940 г. креветки появились у берега в первой декаде июня. В первой же пробе, собранной для биологического анализа 10.VI, все три самки, оказавшиеся в ней, имели яйца выметанными на абдоминальные конечности. В дальнейшем в течение всего лета до конца сентября мы встречали яйценосных самок в наших пробах у берега. Позднее ввиду штормовой погоды нам удалось взять только одну пробу 22. XI, которая уже не содержала яйценосных самок. Следовательно, можно считать, что в 1940 г. период размножения нашей креветки продолжался в течение четырех летних месяцев. Первые яйценосные самки появились при среднедекадной темпера-

туре воды 17,6°; последние яйценосные самки наблюдались при температуре воды 18,3°. Креветки совершенно исчезли у берега при температуре воды 12—13°. В 1941 г. первые сборы удалось сделать только в середине июня при температуре воды 21,6°.

Продолжительность инкубации. Число яйцекладок в течение лета

Для решения вопроса о продолжительности одной инкубации мы предприняли в 1941 г. прямые наблюдения за креветками в аквариумах.

Одна из таких подопытных креветок, крупная, несомненно являвшаяся двухлеткой (см. ниже), была отсажена в аквариум 17.VI 1941 г. Креветка носила на абдоминальных конечностях яйца, близкие к вылуплению. Вместе с тем сквозь прозрачные покровы тела креветки просвечивал хорошо развитый яичник, в котором созревали яйца для следующей откладки. Личинки начали вылупляться из яиц 20.VI, а на следующий день вылупление было закончено. Немедленно к самке был посажен самец. Уже 23.VI самка слянула и вновь отложила яйца. Последние нормально развивались, а 10.VII произошло вылупление личинок. Впоследствии самка дожила в аквариуме до конца вегетационного периода, однако вызвать у нее дальнейшие яйцекладки не удалось. Самка лишь регулярно линяла приблизительно раз в месяц. По всей вероятности, на втором году существования потенциальная половая производительность этой самки была исчерпана; возможно также, что аквариумные условия не соответствовали требованиям ее к условиям среды.

Другая такая же крупная самка, отсаженная в аквариум одновременно с первой, освободилась от развивающихся яиц 21.VI и через пять дней — 26.VI вновь отложила яйца, развитие которых продолжалось до 17.VII.

Таким образом, согласно этим наблюдениям, инкубация в аквариумных условиях продолжалась 18—22 дня, а межинкубационный период составлял 3—5 дней.

Наши материалы по соотношению яйценосных и стерильных самок в полевых пробах представлены в табл. 1.

Как уже указывалось, яйценосные самки в 1940 г. начали появляться у берега в середине июня. В течение всего июня стерильных самок в пробах почти не было. Поэтому можно полагать, что подавляющее большинство самок приступило в июне к инкубации. В июле число стерильных самок относительно велико и составляет приблизительно третью часть общего числа. По всей вероятности, часть самок, отродив первую порцию потомства, находилась в июне в межинкубационном периоде. Позднее мы не находим столь резкого проявления межинкубационного периода, так как сроки икрометаний отдельных особей в силу их индивидуальных свойств смещаются по отношению друг к другу. Отметим, что общее количественное соот-

ношение между яйценосными и стерильными самками за все лето составляет 6 : 1, что приблизительно совпадает с соотношением продолжительности инкубационного и межинкубационного периодов в наших аквариумных наблюдениях.

Таблица I

Соотношение яйценосных и стерильных самок креветки *Leander squilla* в 1940 г.

Месяцы	Числа	Число самок	
		яйценосных	стерильных
Июнь	11	3	—
	15	5	—
	17	3	1
	26	28	—
	Всего	39	1
	В процентах . .	97,5	2,5
Июль	9	41	19
	19	19	18
	Всего	60	28
	В процентах . .	68,2	31,8
Август	2	86	2
	13	50	2
	16	7	1
	22	43	1
	Всего	186	6
	В процентах . .	94,9	3,1
Сентябрь	7	18	1
	26	10	17
	Всего	28	18
	В процентах . .	60,9	39,1
	Всего за лето .	313	53

Если считать, что массовое икрометание у креветок продолжается 90 дней (с середины июня до середины сентября), а срок одного инкубационного периода, считая и межинкубационное время, 21—27 дней, то очевидно, что самка может успеть за летний период отложить яйца 3—4 раза.

Возраст и продолжительность жизни

Для анализа возрастного состава популяции мы применили метод массового измерения креветок. Так как самцы имеют

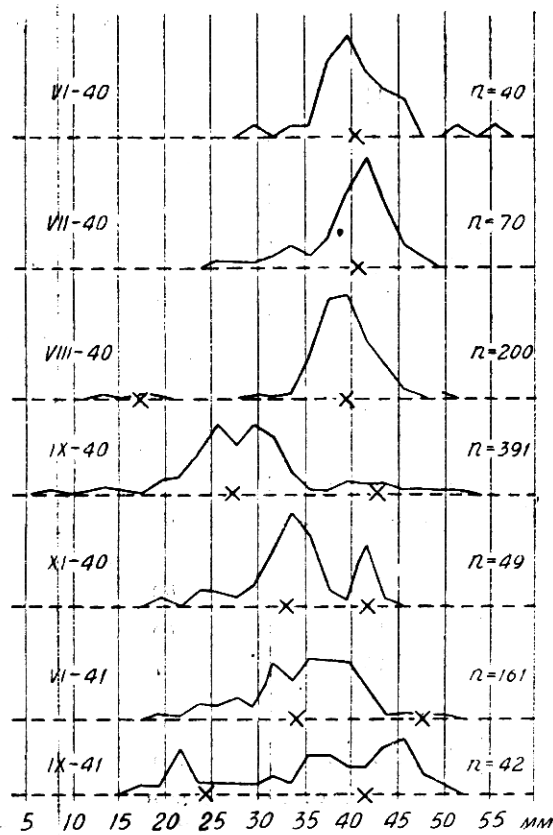


Рис. 1. Суммарно-месячные кривые длины самок *Leander squilla*, выраженные в %: X—средняя для данного возраста длина.

меньшие размеры, чем самки, анализ производился для обоих полов раздельно.

Данные о самках представлены на рис. 1. Чтобы выразить имеющиеся материалы более компактно, мы суммировали отдельные пробы помесечно.

Первая проба, собранная 11.VI, содержала в себе всего три самки длиной от 45 до 55 мм со средним размером 51 мм. Самок длиной 45 мм мы не встречали позднее середины июля. Можно предположить, что мы имеем здесь дело с немногими экземплярами старшего возраста, пережившими зиму и первыми приступившими к яйцекладке. Далее в течение июня и июля самки дают более или менее четкую одновершинную кривую, что указывает на возрастную однородность популяций. Очевидно, что эти самки на год моложе тех крупных самок, которые были обнаружены в первой пробе. Средний размер этих самок в различных пробах составляет 38—42 мм.

В пробе, взятой 16.VIII, мы впервые встречаемся с новой группой креветок не половозрелых и резко отличающихся по размеру от бывших ранее. Средний размер их в этой пробе 15,6 мм. Общая кривая получается двувершинная, что говорит уже о наличии двух возрастов. Относительно преобладает пока еще старший возраст. В сентябре и далее до конца вегетационного периода эта двувершинность сохраняется, причем средний размер новой группы креветок неуклонно увеличивается. Количественно они значительно преобладают.

Таким образом, в течение вегетационного периода мы встречаемся с тремя группами креветок: первой, обнаруженной в самом начале лета, второй, являющейся в первой половине вегетационного периода основной, и третьей, появляющейся лишь во второй половине лета. Остается решить вопрос о возрасте каждой из этих групп. Для этого необходимо знать промежутки времени, нужный для прохождения метаморфоза креветки от вылупления личинок из яйца до имаго, которыми уже можно считать креветок третьей группы, вполне сформированных морфологически, хотя и не половозрелых.

Многолетние полевые наблюдения Долгопольской (1940) над планктоном Черного моря у Карадага не представляют данных для суждения по этому вопросу; автор лишь указывает, что зоеа *Leander* sp. (имеются в виду совокупно оба вида) встречаются в планктоне с начала июня до октября. Данные этого же автора (1948) по району Севастопольской бухты гораздо полнее, так как здесь, во-первых, дифференцированы зоеа обоих видов *Leander*, а во-вторых, прослежено последовательное появление стадий зоеа. Автором указывается, что I стадия зоеа *Leander squilla* появляется в планктоне в июне и встречается затем в течение всего лета до октября. Дальнейшие стадии появляются каждая последовательно через месяц: II — в июле, III — в августе, IV — в сентябре, и также исчезают вместе с I стадией в ноябре, повидимому, переходя в наддонные слои воды. Отсюда можно было бы сделать вывод, что для личиночного метаморфоза *L. squilla* требуется весь летний период времени.

Как указывалось выше, мы изучали развитие личинок *L. squilla* в лабораторных условиях. Однако, несмотря на тщательный уход, личинки обычно погибали на различных стадиях зоеа¹. Лишь в одном случае изучение удалось провести несколько дольше. Несколько десятков только что вылупившихся личинок 21.VI были помещены в кристаллизатор. В первые дни отход был значительный, но затем он снизился. В конце концов, осталась в живых одна личинка, которая дожила до 23.VII и погибла на мизидной стадии.

Как мы указывали выше, креветки третьей (самой мелкой) размерной группы появились у берега в 1940 г. в середине августа. Легко допустить, что за три недели (с двадцатых чисел июля до середины августа) в естественных условиях креветки совершили развитие от мизидной стадии, которую они проводят, повидимому, у дна в сублиторали, до имаго, выходящих в самое прибрежье. Следовательно, группа мелких неполовозрелых креветок, появляющаяся у берега в середине лета, представляет собой сеголеток, отродившихся из первой яйцекладки перезимовавших самок. Весьма вероятно, что в сентябре в прибрежье успевает выйти молодь, появившаяся из второй яйцекладки, тем более, что сентябрьская кривая в левой половине очень растянута. Молодь последующих яйцекладок, по всей вероятности, уже не выходит к берегу и остается в сублиторали на зиму.

Если креветки третьей группы являются сеголетками, то очевидно, что вторая группа, составляющая основную массу популяции в первой половине лета, является годовиками, а крупные особи, икру мечущие первыми в июне, — немногими двухлетками, перезимовавшими вторую зиму.

В 1941 г. нами было взято для анализа две пробы — 17.VI и 3.IX. Биологические кривые, составленные по этим пробам, даны на рис. 1 в нижней части. В обоих случаях более или менее ясно выражены две вершины. Мы полагаем, что в июньской пробе основную массу со средним размером 34,3 мм составляют годовики. К двухлеткам должны быть отнесены три экземпляра с длиной 45—49 мм и средней 47,5 мм. В сентябре левая группа мелких креветок (все они были не половозрелые) является сеголетками, а годовикам принадлежит правая часть кривой со средним размером 41,5 мм. Следует отметить, что средние размеры по возрастам в 1941 г. несколько ниже, чем в 1940 г.

Биометрические данные по самцам представлены на рис. 2. В июньских пробах было собрано всего пять экземпляров самцов, выразить размеры которых в виде кривой не представляется возможным. Июльская кривая дает одну резкую вершину, кото-

¹ А. Долгопольская (1948), проводившая на Севастопольской биологической станции АН СССР большие работы по воспитанию личинок черноморских Decapoda, также отмечает чрезвычайно слабую выносливость личинок *Leander squilla* в лабораторных условиях.

рую мы по аналогии с самками можем считать выражающей однолетний возраст. Не исключена возможность, что несколько крупных экземпляров длиной 35—40 мм являются двухлетками, причем в июне мы также имели два экземпляра длиной 35 и 37 мм. Во второй половине августа появляются мелкие креветки, относимые нами к сеголеткам. В сентябре и ноябре кривые явственно двувершинные. Левая вершина принадлежит сеголеткам, которые количественно преобладают уже в сентябре.

В 1941 г. июньская проба содержала большое число самцов, причем средний размер их значительно ниже июльского 1940 г. В сентябрьской пробе 1941 г. мы не находим характерных двух вершин; однако проба эта немногочисленна и потому может быть недостоверной.

Рост, линьки, вес

О линейном росте креветок за летний период мы можем судить по средним арифметическим величинам, вычисленным по примерам массовых проб. Разумеется, средние размеры вычислялись отдельно для разных возрастных групп, а также для самцов и самок, резко отличающихся друг от друга по величине.

Средние величины зоологической длины для различных групп креветок представлены на рис. 3. Цифры недостоверные, основанные на недостаточном количестве измерений, во внимание не приняты. Наиболее четкие данные получены для самцов-годовиков. Кривая роста в этом случае почти точно ложится на точки средних размеров. Самцы-годовики за три месяца — с начала июля до начала октября — вырастают на 5 мм — с 29 до 34 мм. Значительно более разбросаны на рисунке средние размеры самок, однако все же приблизительно проведенная кривая роста идет параллельно кривой роста самцов. Линейный прирост их за три с половиной месяца с середины июня до начала октября составляет также приблизительно 5 мм.

Рост сеголеток значительно интенсивнее, чем у годовиков,

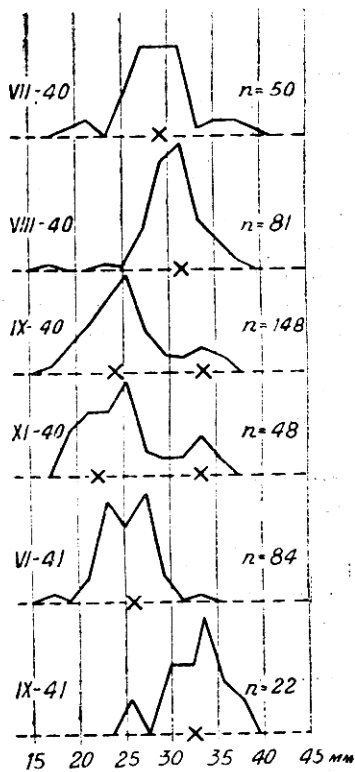


Рис. 2. Суммарно-месячные кривые длины самцов *Leander squilla*, выраженные в %. × — средняя для данного возраста длина.

особенно у самок. За период времени с начала сентября до конца ноября они дали прирост 8 мм. Самцы за этот же промежуток времени выросли на 4 мм. Хотя данные по росту самцов оказались довольно разбросанными, все же можно сделать

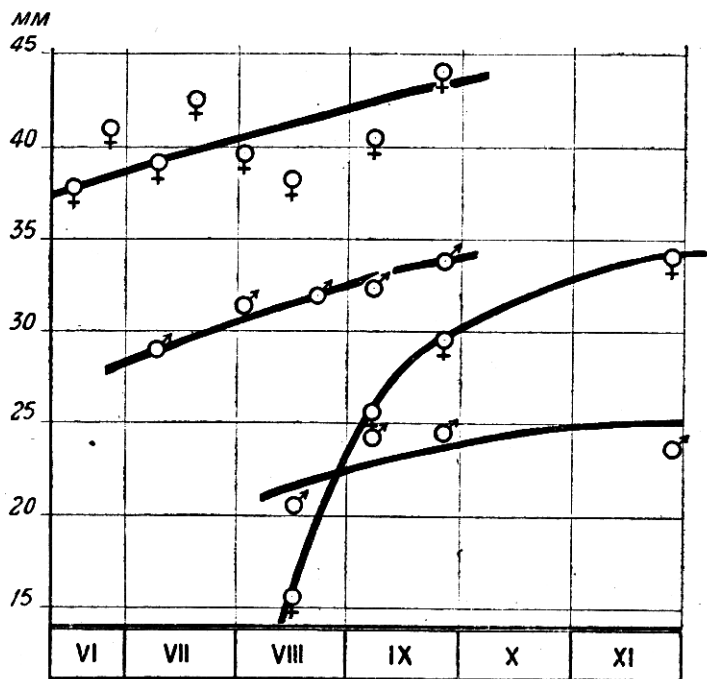


Рис. 3. Кривые роста *Leander squilla* по средним размерам.

предварительный вывод о том, что самки опережают в росте самцов на протяжении осеннего периода первого года жизни. В дальнейшем в период плодоношения, когда значительная доля энергетических ресурсов в теле самок затрачивается на воспроизведение большого числа яиц, их рост идет параллельно росту самцов.

Прямые наблюдения за ростом креветок проведены нами в течение осенне-зимнего периода 1940 г. В конце сентября в индивидуальные аквариумы было помещено 22 экземпляра креветок, из которых три вскоре погибли и выпали из наблюдения. Пол креветок определен не был, но, судя по размерам, можно предположить, что из 19 оставшихся — пять были самки, а остальные самцы. За время до середины декабря креветки измерялись шесть раз приблизительно через равные промежутки времени. Регулярно отмечались даты линек креветок, причем наблюдения за линькой велись позднее, до конца мая 1941 г.

Кривая, нанесенная по средним размерам, вычисленным для

всех креветок (рис. 4), обнаруживает неравномерность роста за период наблюдения. За первые 20 дней средний размер креветок увеличился на 3 мм, в то время как за последующие два месяца средний прирост составил всего 2 мм, сойдя почти на-нет к середине декабря.

Рост креветок интересно сопоставить с частотой их линек, так как рост и линька тесно связаны между собой и являются

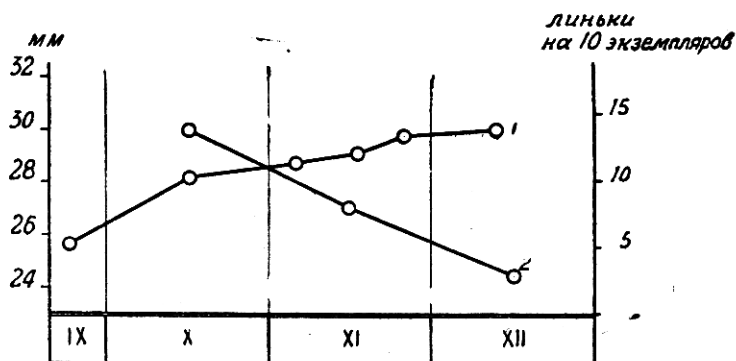


Рис. 4. Рост (1) и линьки (2) *Leander squilla* по наблюдениям в аквариумах.

сторонами одного процесса. На рис. 4 вторая кривая выражает число линек в месяц на десять креветок. Рис. 5 графически показывает, как часто креветки линяли. Если в октябре на десять креветок приходилось 14 линек, то в ноябре число линек снизилось до восьми на десять креветок. Позднее, к 11.XII, слиняло еще пять креветок, после чего линьки прекратились совершенно. В соответствии с этим в декабре рост креветок сходит на-нет. Вновь линьки возобновляются в начале марта, однако интенсивность их значительно ниже, чем осенью: в марте и апреле на десять креветок в среднем приходится шесть линек. Мы объясняем это тем, что жизненный тонус креветок, пробывших полгода в аквариумных условиях, был резко понижен. Именно поэтому с середины марта креветки начали гибнуть, а некоторые из них, прожив до 1 июня, так и не слиняли ни разу. Тем не менее ясно, что с начала марта после зимнего покоя креветки вновь начинают линять, а параллельно с этим и расти.

Взвешиванию подвергались только яйценосные самки. Средний вес креветок в течение лета 1940 г. с июня по сентябрь изменился с 0,53 г до 0,77 г, то есть прирост веса за этот период составил 45% к первоначальному. Максимальный наблюдавшийся нами вес самок составляет 1 г.

Плодовитость

Предварительные данные по плодовитости *L. squilla* были получены нами ранее при исследовании индивидуальной плодовитости¹ некоторых черноморских десятиногих (Ляхов, 1947). Тогда по этому виду мы располагали материалом, состоящим из 35 яйценосных самок. Оказалось, что средняя индивидуальная плодовитость нашей креветки при средней длине тела 39 мм и

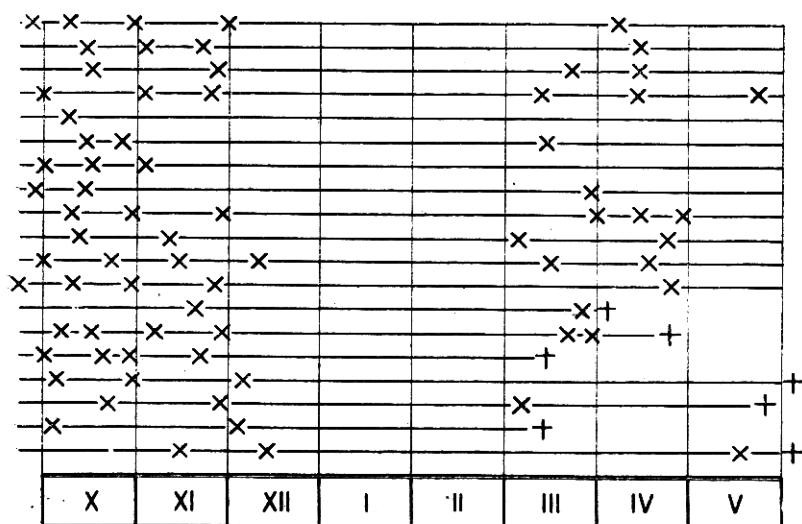


Рис. 5. Линьки (X) *Leander squilla* в аквариумах.
Погибшие особи (X).

среднем весе 0,51 г составила тогда 670 яиц. Крайние индивидуальные колебания выражались цифрами в 151 и 1715 яиц.

В ходе настоящей работы был собран значительно больший материал, состоящий из 301 яйценосной самки, на основании которого можно не только получить более точные цифры средней индивидуальной плодовитости, но и установить некоторые закономерности, связанные с плодовитостью креветок.

Чтобы установить зависимость индивидуальной плодовитости от размеров тела, мы вычислили среднюю плодовитость для отдельных размеров креветок с промежутком длины между классами в 1 мм. Полученные данные нанесены на график (рис. 6), где по горизонтальной оси отложены средние размеры креветок, а по вертикали — вычисленные для каждого размера средние величины индивидуальной плодовитости. Разбросанность точек

¹ Под индивидуальной плодовитостью понимается число яиц, выметываемое самкой за один раз.

на графике можно считать умеренной, что свидетельствует о достаточной достоверности данных.

График показывает, что между длиной тела и плодовитостью существует почти прямолинейная зависимость. Следовательно, плодовитость каждой креветки увеличивается в течение летнего вегетационного периода прямо пропорционально увеличению ее размера.

Для того чтобы установить, остается ли индивидуальная плодовитость стабильной для каждого размера в течение лета, мы вычислили среднюю плодовитость для каждого месяца, ограничившись размерами от 37 до 46 мм, так как по этим размерам мы имели данные для всех летних месяцев от июня до сентября. Результаты подсчета приведены в табл. 2.

Таблица 2

Средняя индивидуальная плодовитость креветки *Leander squilla* (L.) по месяцам 1940 г.

Число креветок и плодовитость	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
Число креветок	33	55	155	27
Плодовитость	548	828	848	883

Из табл. 2 видно, что в течение лета плодовитость в среднем для одних и тех же размеров не является одинаковой. Первая июньская яйцекладка характеризуется сравнительно небольшим числом яиц. В последующих летних кладках число яиц увеличивается по сравнению с первой в полтора раза, причем замечается некоторое увеличение числа яиц от месяца к месяцу.

Средняя индивидуальная плодовитость самок-годовиков, вычисленная из всего материала, составляет 803 яйца.

По двухлеткам мы располагали весьма ограниченным материалом, состоящим всего из трех самок, пойманных в июне 1940 г. Несмотря на крупные размеры (от 46 до 55 мм), эти самки имели относительно немного яиц на абдоминальных ножках. В среднем плодовитость их составляет 546 яиц, что в 1,5 раза меньше, чем у годовиков. Отсюда можно было бы сделать вывод, что к концу жизни плодовитость креветок снижается вследствие того, что потенциальные возможности организма исчерпываются. Так, по данным Никольского (1944), у большинства рыб с началом старения число икринок в яичниках начинает убывать. Однако наш материал слишком ограничен, чтобы такой вывод считать окончательным.

Зная среднюю индивидуальную плодовитость у самок различных размеров, их возраст и количество яйцекладок в течение жизни, можно подсчитать потенциальную плодовитость самки в данной популяции.

Выше мы установили, что в течение первого года жизни самка *L. squilla* за период с июня по сентябрь может отложить яйца три-четыре раза. Во время первой июньской яйцекладки самки-годовики откладывают сравнительно немного яиц — в среднем 550 штук. В каждую из последующих яйцекладок самка откладывает в среднем от 800 до 850 яиц. Если считать, что

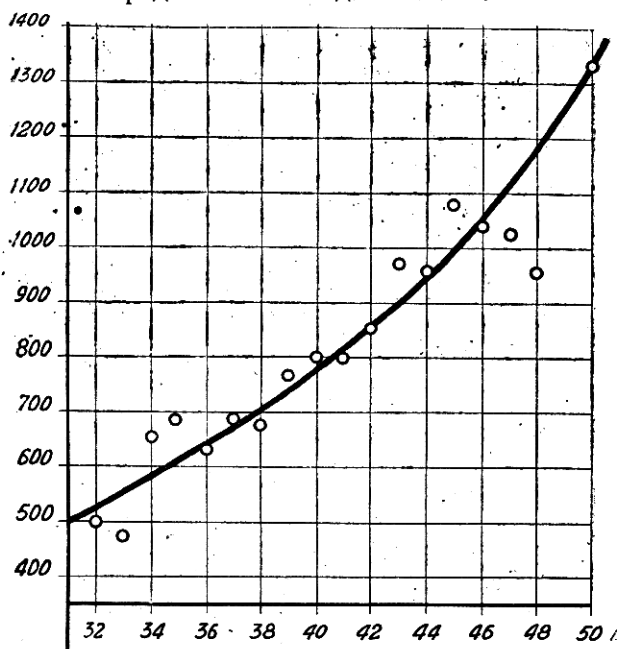


Рис. 6. Кривая зависимости индивидуальной плодовитости *Leander squilla* от длины тела.

самки-годовики откладывают икру три раза, то за первый год жизни общее число выметываемых яиц составляет приблизительно 2200 штук; при четырехкратной кладке оно достигает 3000 штук. Средняя плодовитость самок-двухлеток — 550 яиц. Таким образом, потенциальная плодовитость самок *L. squilla* в Черном море у берегов Крыма (Карадага) составляет 2750—3500 яиц.

Биология *Leander squilla* в сравнении с *L. adspersus*

Как мы указывали выше, биология черноморской *Leander adspersus* изучалась Макаровым (1937). Приведем сравнительную таблицу (табл. 3) по тем биологическим признакам, которые выяснены у обоих видов.

Приведенные в табл. 3 данные ясно свидетельствуют о том, что оба вида в общих чертах весьма сходны по своей биологии.

Таблица 3

Сравнительная таблица биологических особенностей черноморских креветок *Leander squilla* и *Leander adspersus*

Биологические показатели	Виды креветок	
	<i>L. squilla</i>	<i>L. adspersus</i>
Возраст и темп роста	Сеголетки достигают к зиме: ♂ — в среднем около 25 мм, ♀ — в среднем 35 мм Годовики достигают к зиме: ♂ — около 35 мм, ♀ — около 45 мм Двухлетки достигают весной до 55 мм	Сеголетки к зиме достигают 40 мм; годовики — 55—60 мм, двухлетки — 70 мм
Период размножения	С июня по сентябрь	С мая по сентябрь, особенно интенсивно в июне
Появление сеголеток	В августе — длиной 12—15 мм	В июле — длиной 11 мм
% яйценосных самок	Июнь — 97,5 Июль — 68,2 Август — 94,9 Сентябрь — 50,9	Май — 5,7 Июнь — 45,2 Июль — 1,8 Август — 5,5 Сентябрь — 0,2
Число яйцекладок	У годовиков 3—2; у двухлеток — одна в начале сезона	Исходя из процента яйценосных самок, у большинства особей — одна в июне, у некоторых возможна вторая
Индивидуальная плодовитость	От 280 до 1600 в зависимости от размеров; в среднем 800	От 160 до 3600

Однако между ними есть и существенные отличия. В то время как самки *L. squilla* во второе лето своей жизни мечут икру 3—4 раза и, перезимовав вторую зиму, откладывают яйца еще один раз, подавляющее большинство самок *L. adspersus* мечут икру один раз на первом и один раз на втором году жизни.

Мейер (1937), подробно изучавший биологию икрометания *L. adspersus* в Висмарской бухте Балтийского моря, указывает, что там эта креветка в своем большинстве откладывает икру один раз в год — в мае—июне, причем яйца вынашиваются самками почти в течение всего лета. Лишь 6,9% самок, преимущественно крупных, в июле откладывают яйца второй раз.

К сожалению, в материалах Макарова данные по плодовитости самок *L. adspersus* недостаточны. По нашим данным (Ляхов, 1947), средняя индивидуальная плодовитость самок *L. ad-*

spersus у берегов Карадага составляет 1200 яиц. Отсюда следует, что потенциальная плодовитость *L. adspersus* составляет 2400 яиц, то есть несколько ниже, чем у *L. squilla*.

Заключение

Имеющиеся в нашем распоряжении материалы по биологии *Leander squilla* у берегов Карадага дают основание сделать следующие выводы:

1. *Leander squilla* в летне-осеннее время с июня по ноябрь обычно встречается среди прибрежных камней и зарослей макрофитов. Зимой креветка исчезает, уходя в сублитераль.

2. Количественное соотношение самок и самцов выражается для всей популяции в целом отношением 2 : 1. В раннем возрасте относительное число самок выше.

3. Креветки начинают размножаться в начале июня при температуре воды 17—18°. Период яйценошения продолжается в течение всего лета. Последние яйценосные самки встречались до конца сентября. Процент яйценосных самок в течение лета был не ниже 68%.

4. Судя по продолжительности инкубации в аквариумных условиях и соотношению яйценосных и стерильных самок в полевых пробах, они успевают за летний период отложить икру 3—4 раза.

5. Основную массу популяции составляют креветки-годовики. Начиная с августа, в прибрежье начинают появляться сеголетки, которые осенью преобладают в популяции. Единичные экземпляры достигают двухлетнего возраста. В начале третьего года жизни они еще один раз откладывают яйца.

6. Самки значительно крупнее самцов. Они обгоняют самцов в росте в течение первого года жизни; на втором году рост самок и самцов идет параллельно. Рост и линьки креветок прекращаются в декабре и вновь возобновляются в марте.

7. Индивидуальная плодовитость самок-годовиков находится в почти прямой пропорциональной зависимости от длины тела. В течение лета она не одинакова. Средняя плодовитость при первой яйцекладке составляет 550 яиц, при дальнейших — 800—850 яиц. Потенциальная плодовитость составляет 2750—3500 яиц.

8. Биология *Leander squilla* имеет много сходного с биологией *L. adspersus*. Отличие между ними выражается в большем числе у *L. squilla* яйцекладок в течение ее жизни.

ЛИТЕРАТУРА

Виноградов К. А., Обзор работ Карадагской биологической станции по фауне и флоре Черного моря за 30 лет (1917—1947), Усп. совр. биологии, XXVI, 2(5), 1948.

Долгопольская М. А., Зоопланктон Черного моря в районе Карадага, Тр. Карад. биол. ст., 6, 1940.

Долгопольская М. А., Материалы по фенологии личиночных стадий Decapoda Севастопольской бухты, Тр. Севастоп. биол. ст., VI, 1948.

Егерова И. В. и Изосимов В. В., Длиннопалый рак *Potamobius leptodactylus* Esch. в Татреспублике, Тр. Тат. отд. ВНИОРХ, 1, 1933.

Ляхов С. М., Decapoda Карадагської ділянки Чорного моря, Тр. Карад. біолог. ст., в. 6, 1940.

Ляхов С. М., К индивидуальной плодовитости черноморских Decapoda, Природа, 3, 1947.

Макаров А. К., Креветки, Гидрологический справочник морей СССР, т. IV, Черное море, в. 2, Гидрометеониздат, 1937.

Макаров А. К., Новая для Каспийского моря черноморская креветка, Природа, 4, 1940.

Никольский Г. В., Биология рыб, Сов. наука, 1944.

Шорыгин А. А. и Карпевич А. Ф., Новые вселенцы Каспийского моря, Крымиздат, 1948.

Шпарлинский В., Новые объекты промысла, Моллюски и ракообразные, Снабтехиздат, 1932.

Balss H., Decapoda, Die Tierwelt der Nord-und Ostsee, X, 2.

Kubo J., Sexual dimorphism in abdominal appendages of some Palaemonid Shrimps of Japan, Bull. Jap. Soc. Fish., 5, 1937.

Meyer, P., Ein Beitrag zur Frage der Brutbiologie der Ostseekrabbe *Leander adpersus* (Rathke) var. *fabricii* Rathke in der Wismarischen Bucht, Zool. Anz., 117, 7/8, 1937.

МАТЕРИАЛЫ ПО БИОЛОГИИ ЧЕРНОМОРСКОГО МРАМОРНОГО КРАБА *Pachygrapsus marmoratus* (Fabr.)

С. М. Ляхов

ВВЕДЕНИЕ

В предыдущей работе, посвященной биологии креветки *Leander squilla* Linné, мы указывали на общее значение работ Карадагской биологической станции Академии наук Украинской ССР по изучению биологии различных черноморских организмов, предпринятых в 1940—1941 гг. В те же годы, одновременно с работами по изучению *L. squilla*, нами велись наблюдения над биологией мраморного краба *Pachygrapsus marmoratus*, весьма обыкновенного в литорали Черного моря. Крабик этот летом в огромном числе обитает в прибрежных каменистых россыпях. В зимнее время с понижением температуры он исчезает у берега, перекочевывая, повидимому, в сублитораль.

Сам по себе *P. marmoratus* вследствие своих небольших размеров не является промысловым видом. Вместе с тем из-за специфичности биотопа он потребляется в пищу очень немногими рыбами, да и то не промысловыми или полупромысловыми; так, по данным Виноградова (1949), он встречается в желудках морской лисицы (*Raja clavata*), горбыля (*Corvina umbra*), перепелки (*Crenilabrus quinque maculatus*), морского ерша (*Scorpaena porcus*), морского петуха (*Trigla lucerna*) и морского налима (*Gaidropsarus mediterraneus*). Однако при своем массовом развитии *P. marmoratus* не может не иметь заметного значения в общей биоэкономике моря, поскольку метаморфоз его проходит в толще и в придонном слое воды. Здесь промежуточные стадии его развития, несомненно, становятся добычей планктоноядных и нектоно-бентосоядных рыб и в свою очередь сами принимают участие в редукации биомассы других мелких животных. Таким образом, для раскрытия общих закономерностей движения органической материи в море, биология этого краба должна представлять известный интерес.

При проведении работы нами были применены те же принципы и методические приемы, что и при изучении *L. squilla*, то есть в основу был положен биологический анализ периодически собираемых проб.

Как и в первом случае, наблюдения над крабом были прерваны летом 1941 г. и поэтому не претендуют на полноту. Наши предварительные выводы опубликованы Виноградовым (1948) в его отчетной статье о работах Карадагской биостанции.

Половой диморфизм и количественное соотношение полов

Половой диморфизм у крабов обычно выражается в форме абдомена, подогнутого под головогрудь, и в строении и степени развития абдоминальных конечностей.

Абдомен у здоровых, не зараженных саккулиной самцов имеет клиновидную форму. На стернитах головогруды посередине имеется впадина, куда подогнутый абдомен вкладывается, как в футляр. Из абдоминальных конечностей хорошо развита лишь первая пара, превращенная в копулятивный аппарат, по которому во время копуляции стекает сперма. Вторая пара сохраняется в виде рудимента; остальные отсутствуют совершенно.

Под влиянием паразитарной кастрации саккулиной абдомен у самцов сильно видоизменяется и приобретает типично женскую форму. Одновременно с этим может возникнуть одна или несколько женских абдоминальных конечностей, однако типичная мужская первая пара сохраняется во всех случаях.

Абдомен у взрослых самок *P. marmoratus* имеет округлую форму и по краям окаймлен густо сидящими волосками. Будучи подогнутым под головогрудь, он почти совершенно прикрывает стерниты последней. Абдоминальных конечностей самка имеет четыре пары — 2, 3, 4 и 5-ю. Конечности двуветвисты. Эндоподит состоит из 13 члеников, сочленения которых усажены довольно редкими щетинками. С помощью этих щетинок к эндоподитам на подобие отдельных гроздий во время инкубации прикрепляется икра. Экзоподиты нечленистые, слегка серповидно изогнутые, густо опушенные щетинками. Икры они не вынашивают, а лишь поддерживают ее и защищают щетинками от внешних повреждений.

Важно отметить, что форма абдомена у самок в сильной степени зависит от их возраста. Абдомен молодых самок с длиной карапакса от 3 до 12 мм имеет клиновидную форму, мало отличающуюся от клиновидного абдомена самца. После нескольких линек он расширяется и приобретает сердцевидную форму; минимальный размер таких самок 8—12 мм. Далее, по мере роста самки, абдомен постепенно становится шире и к половозрелости достигает нормальной формы.

Таким образом, вследствие изменения формы живота у самцов при паразитарной кастрации и его вариаций у самок в зависимости от возраста надежным признаком для распознавания пола является строение абдоминальных конечностей, в частности наличие у самцов характерной первой пары.

За весь период исследования нами было просмотрено для определения полового состава 1908 экземпляров крабов. В различных пробах соотносительное количество самцов и самок колеблется весьма значительно. В сумме из названного общего количества крабов самцами оказались 874 экземпляра, что составляет 45,8%, соответственно самками — 1034, или 54,2%. Практически можно считать, что количественное соотношение полов у *P. marmoratus* выражается отношением, близким к 1 : 1, с некоторым преобладанием самок над самцами.

Паразитарная кастрация саккулиной

Паразитарная кастрация — явление нередкое в животном мире (Догель, 1947, стр. 322—325). На десятиногих ракообразных подобным образом действуют некоторые представители *Isopoda* (*Boopryidae*) и *Rhizocephala*¹. Широко распространенными представителями последних являются виды рода *Sacculina*, часто поражающие некоторых крабов.

Саккулина оседает на свою жертву в циприсовидной стадии. Отбросив брюшной и грудной отделы, она внедряется внутрь тела хозяина. Взрослая саккулина прорезывается наружу в области брюшка хозяина во время его линьки. Она выглядит в виде округлого мешка, отгибающего абдомен. Эта стадия ее развития называется стадией externa. Период пребывания паразита внутри хозяина носит название стадии interna.

Касаясь механизма кастрации, Догель указывает, что под воздействием паразита изменяется весь обмен веществ хозяина, в частности, у самцов увеличивается количество жира в крови, что сближает их с самками. Подобно яичнику, паразит отводит в сторону приток в кровь питательных веществ (пищевая девиация). Изменение обмена веществ влечет за собой нарушение нормального состояния половых желез, выражающееся в паразитарной кастрации.

Как предполагают, эти процессы сопровождаются образованием в организме самцов особых гормональных веществ, что, в свою очередь, резко влияет на строение вторичных половых признаков в сторону их феминизации.

¹ Изменение абдоминальных конечностей при паразитической кастрации черноморского рака-отшельника *Diogenes varians* Heller изучалось О. В. Чекановской (Докл. АН СССР, А, 18—19, 1928), пришедшей к выводу, что абдоминальные конечности заражаемых самцов показывают иногда далеко идущие изменения, развивающиеся в двух направлениях: в сторону утери некоторых конечностей и в сторону приобретения женских признаков. (Ред.).

Характер изменений в строении самцов *P. marmoratus*, пораженных саккулиной, рассмотрен Пере (1933). Эти изменения выражаются в том, что abdomen самца постепенно приобретает типичную женскую форму и на нем возникают несколько пар типичных для самок двуветвистых конечностей. Булгурков (1938) на материале из окрестностей г. Варна (Болгария) установил, что видоизменение абдоминальных конечностей у самцов *P. marmoratus* может принимать самые разнообразные формы — от легкого утончения первой пары до их рудиментации с одновременным возникновением четырех пар женских придатков. Возможно, что степень феминизации, то есть степень видоизменения abdomen и конечностей, зависит от давности заражения хозяина паразитом; встречаются крупные особи с очень слабыми признаками феминизации.

Что касается самок, то Смит (1905) указывал, что при инвазии саккулиной им не свойственно принимать признаков противоположного пола. Вместе с тем Пере (1933) на примере краба *Macropodia rostrata* показал, что саккулинизация приводит к полной стерилизации самок.

Как показывают литературные данные и наши материалы по Карадагскому району, черноморский мраморный краб *P. marmoratus* в значительной степени заражен саккулиной. Попов (1929), исследовавший фауну паразитических ракообразных Севастопольской бухты, называет два вида саккулин, встречающихся на нашем крабе — *Sacculina carcini* Thompson и *S. benedeni* Kossman, причем первый из них, по мнению автора, встречается «нередко», а второй является «характерным». Третий вид *S. pauli*, описанный автором вновь, найден им в одном экземпляре на крабе *Heterograpus lucasi*. Мы не определяли саккулин из наших сборов и ограничиваемся распространением данных Попова на наши материалы.

О зараженности нашего краба саккулиной мы судили или непосредственно по наличию на брюшной стороне мешковидного выроста паразита, когда он находился в стадии externa, или косвенно — по изменениям в abdomen и абдоминальных конечностях самцов.

Из 453 самцов, просмотренных нами в 1940 г., с конечностями, видоизмененными в той или иной степени, оказалось 112 экземпляров, что составляет 24,7%. Отметим, что, по данным Булгуркова (1938), зараженность самцов *P. marmoratus* саккулиной в окрестностях Варны составляет в среднем 30,2%, а в отдельных пробах достигает 38,8%. Что касается Севастопольской бухты, то Попов (1929) констатировал всего лишь 10%-ную пораженность краба саккулиной. Не исключено, что последний автор судил о зараженности крабов лишь по наличию паразитов, заметных снаружи, то есть находившихся в стадии externa. В нашем материале стадию externa мы обнаружили

только у десяти крабов, что составляет 2,2% к общему числу просмотренных самцов.

Среди самцов мы находили, как и Булгурков, особей с различной степенью феминизации. Из общего числа 112 феминизированных самцов 71 (или 63,4%) отличались от типичных лишь более или менее расширенным абдоменом; у некоторых из них плеоподы первой пары были несколько тоньше, чем у нормальных самцов. У 27 экземпляров (24,1%) вторая пара плеопод, нормально рудиментарная, была преобразована в двуветвистые женские конечности. Всего лишь два экземпляра испытали феминизацию полностью, у них развились все четыре пары женских абдоминальных конечностей. Остальные 12 самцов имели разное число таких конечностей.

Что касается самок, то в нашем материале за 1940 г. из 609 экземпляров с саккулиной в стадии externa оказалось всего 20 экземпляров, что составляет 3,3%. При вскрытии у саккулинизированных самок яичник представляет собой белесоватую волокнистую массу. Обнаружить у самок при вскрытии саккулину в стадии interna не удалось. Отметим, что Булгурков на массовом материале из окрестностей Варны обнаружил саккулину в стадии interna всего лишь у трех самок из 335.

Сравнивая зараженность саккулиной самок *P. marmoratus* у Карадага и в окрестностях Варны, следует отметить, что так же, как и у самцов, она в первом случае значительно ниже. Отметим и то, что в обоих случаях зараженность самцов выше, чем у самок.

Сам факт паразитической кастрации краба *P. marmoratus* саккулиной имеет, несомненно, большое отрицательное значение для популяции в целом, так как значительная часть особей, будучи кастрированными, выпадает из процессов воспроизводства.

Размножение

Весной 1940 г. впервые в массовом количестве крабы были замечены в литорали и собраны 25.V при среднедекадной температуре воды 14,1°. С этого времени они стали постоянными обитателями литорали на весь вегетационный период. Первые самки с выметанными яйцами были обнаружены 9.VI при среднедекадной температуре воды 17,6°. Период размножения, то есть промежуток времени, в течение которого в пробах встречались яйценосные самки, продолжался до 5.VIII. В последующем крабы продолжали находиться в литорали в стерильном состоянии. Последняя проба была собрана 15.XI при температуре 13,7°, после чего они исчезли на всю последующую зиму. В 1941 г. в массе крабы были обнаружены 19.V при температуре 13,7°.

Таким образом, период массового размножения у *P. marmoratus* длится приблизительно 50—55 дней — с начала июня до начала августа.

Долгопольская (1940, 1948) указывает, что ранние стадии зоеа *P. marmoratus* в планктоне у Карадага и в Севастопольской бухте встречались в июне, июле и августе. Повидимому, последующие стадии метаморфоза обитают и развиваются в самых придонных слоях воды.

О продолжительности одной инкубации мы можем судить по непосредственному наблюдению в аквариуме. Взрослая половозрелая самка *P. marmoratus* была отсажена в кристаллизатор вместе с самцом 13.VI 1941 г. Через три дня, 16.VI, самка выметала яйца на абдоминальные конечности. Вылупление зоеа произошло 10.VII, то есть через 25 дней после откладки яиц.

Для решения вопроса о числе яйцекладок у одной самки за вегетационный период мы предприняли вскрытие самок как яйценосных, так и свободных от яиц с целью рассмотрения состояния половых желез. Этот вопрос тем более интересен, что в аквариумных условиях мы наблюдали повторную яйцекладку. Так, 16.VI 1941 г. в кристаллизатор была отсажена яйценосная самка, у которой 30.VI из яиц вылупились личинки. После этого к самке был подсажен самец, а уже 3.VII самка вновь отложила немного икры.

Состояние яичников при вскрытиях оценивалось нами грубо визуально, причем по степени зрелости яичников мы делили самок на три группы:

- 1) самки с заторможенными яичниками, в которых на глаз нельзя было различить зернистости;
- 2) самки с ясно развивающимися яичниками на разных этапах развития;
- 3) самки, у которых яичник раздут, так как яйца в нем созрели.

Результаты вскрытий сведены в табл. 1.

В таблице прежде всего обращает на себя внимание то, что с начала периода размножения в каждый данный момент вынашивает яйца только половина или меньше половины самок. Следовательно, самки приступают к икрометанию не одновременно, лишь постепенно включаясь в процесс размножения, что может быть объяснено различным физиологическим состоянием отдельных особей.

Вскрытия показывают, что в период с конца мая до середины июня у самок происходит развитие яичников, хотя у значительной части они еще находятся в покое; у некоторых яиц уже готовы к вымету. У первых яйценосных самок, собранных нами 9 и 16.VI, яичники были обнаружены развивающимися. Следовательно, после вылупления личинок самки эти должны отложить по второй партии яиц. В первой половине июля такие самки, хотя и в небольшом числе, еще встречаются в уловах. Позднее яйценосные самки имеют только заторможенные яич-

Таблица 1

Состояние половых желез у половозрелых самок *Pachygrapsus marmoratus* в период размножения (1940 г.)

Дата	Самки без яиц				Яйценосные самки				Всего поло- возрелых самок
	Яичник в покое	Яичник разви- вается	Яйца, гото- вые к вымету	Всего	Яичник в покое	Яичник разви- вается	Яйца, гото- вые к вымету	Всего	
25.V	4	3	4	11	—	—	—	—	11
9.VI	7	10	4	21	—	2	—	2	23
16.VI	—	9	5	14	—	14	—	14	28
3.VII	9	2	1	12	6	1	1	8	20
15.VII	11	4	—	15	6	4	1	11	26
24.VII	10	7	—	17	5	—	—	5	22
5.VIII	26	—	—	26	4	—	—	4	30

ники. Таким образом, часть самок, ранее других приступившая к икрометанию, успевает отложить яйца по второму разу.

Возникает вопрос, какой процент самок успевает отложить икру дважды? В наших пробах из общего числа 42 яйценосных самок с развивающимися яичниками оказалась 21 самка, то есть ровно половина. Поскольку наши пробы собирались через более или менее равные сроки и число особей в пробах было приблизительно одинаковым, можно предположить, что повторное икрометание происходит приблизительно у 50% самок. Очевидно, это будут те самки, которые весной ранее других присту- пают к размножению.

Возраст, рост

Как и в случае с креветкой *L. squilla*, для суждения о возрасте нашего краба мы использовали измерения его длины, в данном случае длины головогруды, с последующим построением вариационных кривых. Для того чтобы представить наши данные более компактно, мы суммировали кривые по месяцам.

Рассмотрим сначала материалы по возрасту самцов *P. marmoratus*.

На рис. 1 представлены суммарно-месячные кривые длины их головогруды за 1940 и 1941 гг.

Июньская и июльская кривые являются типично одновершинными, что говорит о возрастной однородности популяции. Возможно, мы имеем дело с годовиками, составляющими всю массу популяции. Лишь некоторая растянутость кривых в правой части

дает основание предполагать, что, помимо годовиков, в популяции сохраняются в некотором небольшом проценте двухлетки.

Августовская кривая имеет две явственные вершины. Новая вершина, выражающая появление группы более мелких особей, впервые возникает 25.VIII. В предыдущей пробе от 15.VIII эти

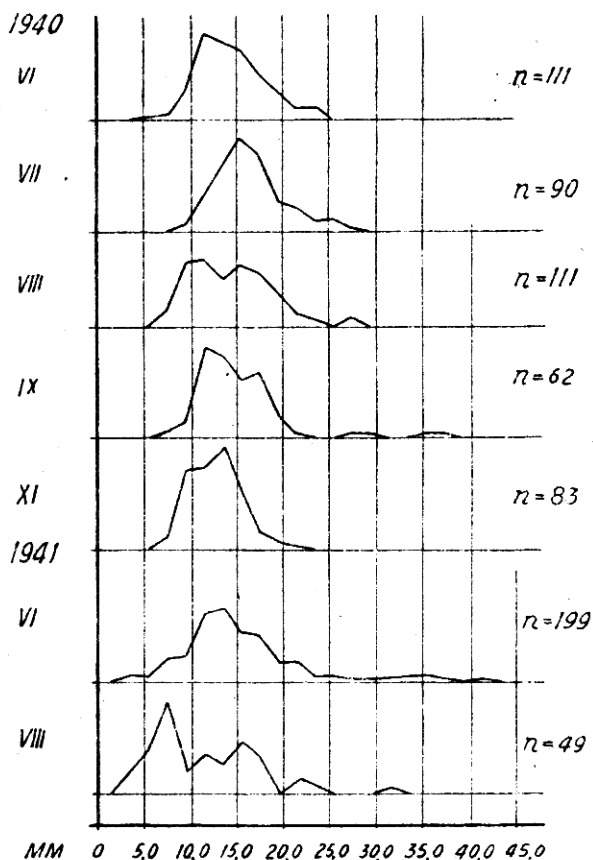


Рис. 1. Суммарно-месячные кривые длины карапакса самцов *Pachygrapsus marmoratus*, выраженные в процентах.

мелкие крабы были представлены лишь единичными экземплярами.

Выше, говоря о размножении краба, мы указывали, что самки приступают к откладке яиц в первой половине июня. При продолжительности инкубации 20—25 дней в начале июля происходит вылупление первых личинок. Можно с достаточным основанием, хотя бы по аналогии с *L. squilla* (Ляхов, 1951), предположить, что за 1,5 месяца с начала июля крабы проходят

весь свой метаморфоз и в конце августа в виде вполне сформировавшихся сеголеток выходят в литораль.

Такую же двухвершинную кривую с вершинами, несколько передвигающимися вправо, можно видеть и в сентябре. В обоих

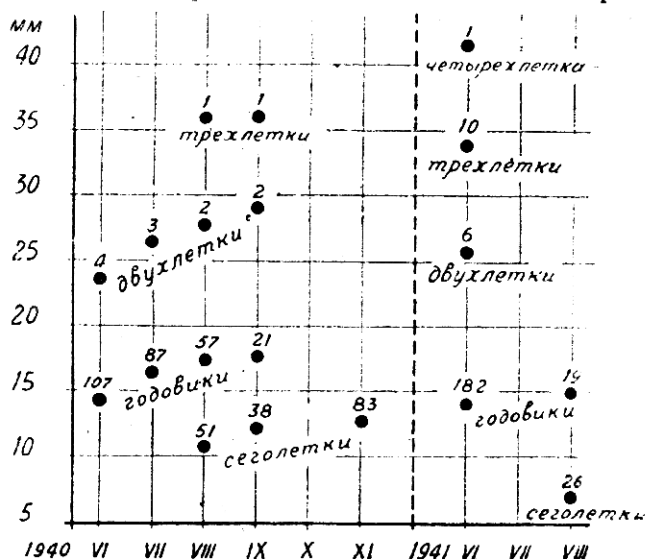


Рис. 2. Средние размеры длины карапакса самцов *Pachygrapsus marmoratus* различного возраста. Цифрами выражено количество особей для каждого возраста.

случаях — и в августе и в сентябре — справа ясно выражены две небольшие вершины, принадлежащие двух- и трехлеткам.

В ноябре кривая вновь становится одновершинной, причем вся масса популяции теперь состоит уже из сеголеток. Таким образом, элиминация годовиков происходит в конце вегетационного периода — в сентябре—октябре.

Для сравнения рассмотрим данные за отдельные месяцы 1941 г.

Июльская кривая в своей левой, несколько растянутой части имеет одну вершину, выражающую группу годовиков, которые составляют большую часть популяции. Правее можно различить две небольшие вершины, принадлежащие двух- и трехлеткам. Один экземпляр с длиной карапакса 41 мм, по всей вероятности, является четырехлетним. В августе — две вершины, из которых одна принадлежит сеголеткам, а другая годовикам. Промежуточная небольшая вершина возникла, по всей вероятности, вследствие интерференции крайних вариантов названных возрастов.

Для того чтобы более или менее наглядно выразить данные по росту самцов, средние размеры различных возрастов нане-

сены нами на календарную сетку (рис. 2). Из графика видно, что прирост сеголеток 1940 г. за год до августа 1941 г. составил 5,5 мм длины карапакса. Годовики 1940 г. за вегетационный период к началу их массовой элиминации выросли приблизительно на 3 см. Средние размеры более старших возрастов по-

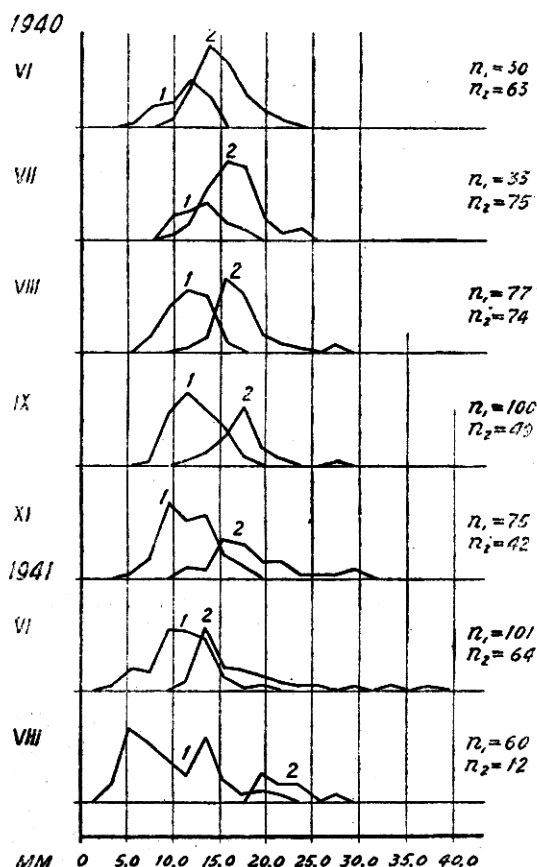


Рис. 3. Суммарно-месячные кривые длины карапакса самок *Pachygrapsus marmoratus*, выраженные в процентах к общему количеству особей: 1—самка с узким абдоменом; 2—самка с широким абдоменом.

лучены на основании измерений единичных экземпляров и не претендуют на достоверность.

Годовики и сеголетки в сумме составляют основную массу популяции; на них падает 95,3% всех особей. Двухлетнего возраста достигает 2,8%, трехлетнего 1,8% особей. Предположительно четырехлетним из 705 самцов оказался всего один.

Суммарно-месячные кривые длины карапакса самок представлены на рис. 3.

Как мы уже указывали выше, молодые самки отличаются от половозрелых узким абдоменом. Такие самки обнаружены были нами в первой же пробе 25.V 1940 г. Очевидно, эти

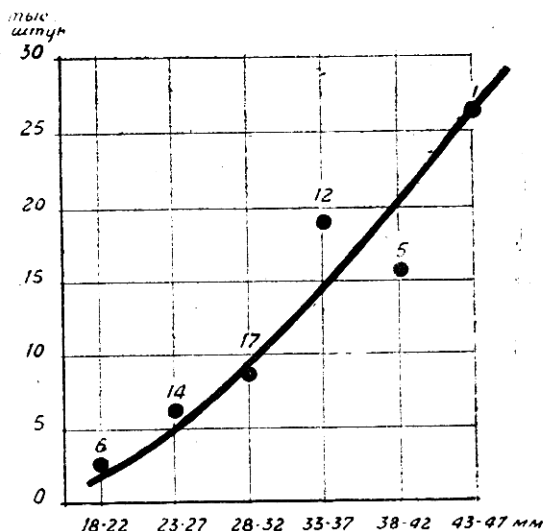


Рис. 4. Зависимость индивидуальной плодovitости самок *Pachygrapsus marmoratus* от общей длины тела. Цифрами выражено количество особей для каждой размерной группы.

самки, являющиеся годовиками, не могут принять участия в размножении в данный вегетационный период. Поэтому остается предположить, что икрометание у самок *P. marmoratus* происходит на исходе второго года жизни, а весь предыдущий период уходит на формирование их гонад и внешнего облика.

Кривые на рис. 3 построены таким образом, что самки с узким абдоменом, то есть годовики, а во второй половине лета и сеголетки представлены в каждом месяце отдельной самостоятельной кривой. Такая кривая в июле сдвигается вправо по сравнению с июньской, так как за месяц крабы успевают вырасти. В августе вершина кривой резко сдвигается влево, потому что популяция пополняется сеголетками. Надо полагать, что в это же время неполовозрелые годовики постепенно приобретают типичную половозрелую форму с широким абдоменом и, следовательно, переходят во вторую кривую. Небольшие вершины справа принадлежат единичным экземплярам следующего возраста, то есть трехлеткам.

Данные за 1941 г. дают подобную же картину. Весьма характерную форму имеет августовская кривая неполовозрелых самок. Она имеет две явственные вершины, из которых первая принадлежит только что вышедшим в литораль сеголеткам, а вторая — годовикам.

Подсчет средних размеров показывает, что прирост самок двухлеток за вегетационный период с июня по ноябрь составляет 2,7 мм. Прирост годовиков и сеголеток остается неясным, так как на протяжении второй половины вегетационного периода они встречаются одновременно и разделить их с помощью измерений не всегда удается.

Таким образом, массу популяции составляют годовики и двухлетки, а во второй половине вегетационного периода — сеголетки. Трехлетнего возраста достигают только 1,8% самок.

Подметить влияние саккулинизации на рост краба нам не удалось.

Плодовитость

Для суждения о плодовитости нашего краба мы располагали 38 яйценосными самками, собранными в 1940 г., и 46 самками, собранными в 1941 г. (у вторых самок длина тела не была измерена). Для полноты данных мы привлекли материалы по плодовитости *P. marmoratus* за 1938—1939 гг., опубликованные нами ранее (Ляхов, 1947)¹. Настоящим значительно большим материалом данные за эти годы уточняются.

На рис. 4 дана кривая зависимости индивидуальной плодовитости от общей длины тела самок. Кривая показывает, что плодовитость находится в прямой зависимости от длины тела, а следовательно, и от возраста.

Средняя плодовитость двухлеток составляет от 2500 до 18 700 яиц. Трехлетки вынашивают несколько десятков тысяч яиц. Плодовитость наиболее крупных экземпляров доходит до 87 000.

Средняя индивидуальная плодовитость для популяции в целом, независимо от размеров, составляет около 14 000 яиц.

Заключение

На основании проведенных в 1940 и 1941 гг. в окрестностях Карадага исследований биологии краба *Pachygrapsus marmoratus* можно сделать следующие выводы:

1. Мраморный краб *P. marmoratus*, являющийся в Черном море типичным литоральным обитателем, встречается в прибрежной зоне моря с конца мая до середины ноября.

2. Количественное соотношение полов в популяции в общем выражается отношением 1:1.

3. Крабы в значительной степени заражены саккулиной: самцы на 25%, самки на 3,3%. Саккулинизация, ведущая к

¹ В 1938—1939 гг. при подсчете плодовитости крабы измерялись.

кастрации зараженных особей, снижает биотический потенциал популяции.

4. Период массового размножения краба продолжается с начала июня до начала августа при температуре воды выше 17°. Самки приступают к икрометанию неодновременно. Продолжительность инкубационного периода составляет 25 дней. Приблизительно половина самок за период размножения успевает отложить яйца дважды.

5. Основную массу самцов в начале вегетационного периода составляют годовики. К концу лета они заменяются сеголетками, появившимися в литорали с конца августа. Двух- и трехлетки составляют всего около 5%. Единичные экземпляры достигают четырехлетнего возраста.

6. Самки достигают половозрелости на исходе второго года жизни. Вместе с годовиками, а в конце лета и с сеголетками двухлетки составляют в популяции основную массу самок. Трехлетнего возраста достигает 1,8% самок.

7. Средняя индивидуальная плодовитость самок-двухлеток в зависимости от размера варьирует от 2500 до 18 700 яиц. Максимальная плодовитость определена в 87 000 яиц. В среднем для всей популяции индивидуальная плодовитость составляет 14 000 яиц.

ЛИТЕРАТУРА

Булгурков Кирил, Изучаване на *Rhizocephala* и *Bopyridae* по нашето Черноморско крайбрежие, Трудове на Черноморск. биол. ст. в Варна, 1938.

Виноградов К. А., Обзор работ Карадагской биологической станции по фауне и флоре Черного моря за 30 лет (1917—1947), Усп. совр. биол., XXVI, 2(5), 1948.

Виноградов К. А., Список рыб Черного моря, встречающихся в районе Карадагской биологической станции, с замечаниями об их биологии и экологии, Труды Карадагской биологической станции, в. 7, 1949.

Догель В. А., Курс общей паразитологии, изд. 2, 1947.

Долгопольская М. А., Зоопланктон Черного моря в районе Карадага, Труды Карадаг. биол. ст., 6, 1940.

Долгопольская М. А., Материалы по фенологии личиночных стадий Decapoda Севастопольской бухты, Тр. Севаст. биол. ст., 6, 1948.

Ляхов С. М., К индивидуальной плодовитости черноморских Decapoda, Природа, 3, 1947.

Ляхов С. М., Материалы по биологии черноморской креветки *Leander squilla* L., Тр. Карад. биол. ст., 11, 1951.

Попов В. К., *Rhizocephala*, *Bopyridae* Севастопольской бухты, Тр. Севаст. биол. ст., 1, 1929.

Perez Ch., Action de la Sacculine sur les caractères sexuels extérieurs, C. R. Soc. Biol., CXIII, 25, 1933.

Perez Ch., Restriction de la fécondité chez les femelles d'un Crabe *Macropodia rostrata* sous l'influence de la Sacculine, C. R. Soc. CXII, 10, 1933a.

Smith G., Fauna und Flora des Golfes von Neapel, vol. 29, *Rhizocephala*, 1906.

СОДЕРЖАНИЕ

Б. И. Гарбер Наблюдения за развитием и размножением <i>Calanipeda aquae dulcis</i> Krösch. (Copepoda, Calanoida)	3
М. В. Желтенкова, Некоторые данные о размножении и росте <i>Idothea baltica</i> (Pallas) (Isopoda) в Черном море	56
З. А. Виноградова, Материалы о плодовитости десятиногих раков (Decapoda) Черного моря	69
А. К. Макаров и А. Е. Пилявская, Материалы по биологии черноморской креветки <i>Leander adspersus</i> Rathke	92
С. М. Ляхов, Материалы по биологии черноморской креветки <i>Leander squilla</i> (L)	110
С. М. Ляхов, Материалы по биологии черноморского мраморного краба <i>Pachygrapsus marmoratus</i> (Fabr)	128

Редактор *М. А. Артеменко.*

Техредактор *Н. П. Рахлина.*

Корректор *О. М. Смоляр.*

БФ 04473. Зак. № 1659. Тираж 1000. Формат бумаги $60 \times 92 \frac{1}{16}$. Печ. листов 9.
Учетно-издат. листов 8,5. Бум. листов 4,5. Подписано к печати 15/XI 1951 г.
Цена 10 руб.

Типография Издательства АН УССР, Киев, Чудновского, 2.