

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ МОРФОЛОГИИ И БИОЛОГИИ HIPPOLYTE LONGIROSTRIS (CZERN.) ЧЕРНОГО МОРЯ

Е. Б. МАККАВЕЕВА

Институт биологии южных морей АН УССР

В Средиземном, Адриатическом, Черном и Красном морях широко распространены мелкие десятиногие рачки *Hippolyte longirostris* (Czern.), обитающие преимущественно в прибрежных зарослях водорослей и морских трав — зостеры и посидонии.

Систематическое положение этого вида было определено Хольтхуйсом (Holthuis, 1961) сравнительно недавно. Путаница, существующая долгие годы в систематике этого вида, была вызвана индивидуальными вариациями в строении рострума этих креветок, которому придавали слишком большое значение. Даже теперь некоторые зоологи дробят этот вид на ряд видов и подвидов.

В наиболее ранних работах по систематике десятиногих раков авторы неоднократно отмечали большое сходство описываемых видов *Hippolyte*. Так, в монографии по ракообразным британского побережья (Bell, 1853) приведено описание двух видов рода *Hippolyte* — *H. varians* и *H. prideauxiana*.

Оба вида, как указывает автор, отличаются только формой рострума. У обоих рострум прямой, заостренный, однако у *H. varians* он вооружен шипом у основания и конца на верхней стороне, у *H. prideauxiana* на верхней стороне рострума шипов нет. Нижняя сторона рострума несет два шипа у первого и один-два у второго вида (рис. 1, E). Рострум *H. prideauxiana* более широкий в передней части, и все представители этого вида мельче, чем вида *H. varians*. Однако автор не указывает на то, что различия между этими двумя видами могли быть лишь возрастными.

Более чем через двадцать лет русский ученый О. Паульсон (1875), исследуя фауну ракообразных Красного моря, описал

вид *H. longirostris* под названием *Virbius proteus*. Давая совершенно новое название, автор исходил из заведомой «специфичности» красноморской фауны. Заслугой Паульсона является то, что он объединил в один вид всех креветок, отличающихся

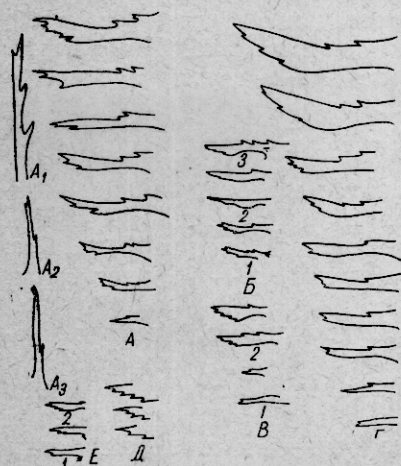


Рис. 1. Рострумы:

А—А₃ — черноморские виды (по Чернявскому, 1884): А — *Virbius gracilis*, А₁ — *Virbius rectifrons*, А₂ — *Virbius Erullei*, А₃ — *Virbius tenuirostris*; В — адриатические виды (по Pesta, 1918): 1 — *Hippolyte varians*, 2 — *Hippolyte prideauxianus*, 3 — *Hippolyte gracilis*; В — красноморский вид *Virbius proteus* (по Паульсону, 1875): 1 — первый отдел, 2 — второй отдел; Г — красноморский вид *Hippolyte longirostris*. Снизу вверх расположены рострумы креветок, имеющих следующие размеры (в мм): 5; 5,5; 6; 6,5; 8; 7; 10; 13 и 15; Д — североморский вид *Heptacarus pusiola* (по Яшнову, 1948); Е — атлантические виды: 1 — *H. prideauxiana*, 2 — *H. varians* (по Bell, 1853).

только формой лобного отростка. Автор логично отмечает, что иначе ему «пришлось бы установить массу видов представляющих незначительные переходы». Анализируя различия в строении рострума отдельных экземпляров, он разбивает вид на два отдела (рис. 1, В). К первому отделу он относит креветок, у которых лобный отросток низкий, т. е. имеет одинаковую высоту на протяжении всей длины, ко второму — креветок с расширенным к концу лобным отростком. Подразделяя эти два отдела на группы, автор руководствуется исключительно строением рострума. Стремясь объяснить причину такого разнообразия в строении рострума, Паульсон ничего не говорит о возможных возрастных вариациях, но делает вывод, что в Красном море когда-то существовали два вида и полиморфизм является следствием гибридизации. Второе предположение, высказанное Паульсоном, заключается в том, что в период его исследований вид подвергался «сильным индивидуальным изменениям», другими словами, находился в процессе видообразования.

Начало монографическому изучению ракообразных в Черном море было положено В. Чернявским (1884). Описывая вид *Virbius gracilis*, он в списке синонимов указывает на *V. proteus* Паульсон, 1875, т. е. считает, что в Черном и Красном морях обитает один и тот же вид. Кроме основного вида автор выделяет еще две вариации — *V. longirostris* и *V. brevirostris*. Помимо вышеуказанных автор приводит еще три вида и две

разновидности: *Virbius tenuirostris* Czern., *Virbius rectifrons* Czern, *Virbius brullei* Guerin, *V. brullei* var. *elongata* Czern. и *V. brullei* var. *fortior* Czern (рис. 1).

Описание всех перечисленных видов начинается со строения рострума и количества шипов на нем. Все виды обитают в одном биотопе. Количество экземпляров, по которым автор устанавливал новые виды, в ряде случаев невелико. Так, *Virbius tenuirostris* в его сборах был представлен двумя, а *V. rectifrons* — только одним экземпляром.

Наиболее полной сводкой по систематическому составу фауны Черного моря является монография В. Совинского (1904). В списках десятиногих раков Черного моря он приводит четыре вида и три разновидности рода *Hippolyte*. Это в основном те же виды, которые описывает Чернявский, однако *V. gracilis* у В. Совинского имеет только одну вариацию — *V. gracilis* var. *viridis* Hell.

В Адриатическом море, более близком по солености к Черному, чем Средиземное, О. Песта (Pesta, 1918) отмечает три вида из рода *Hippolyte*: *H. prideauxiana* Leach., *H. varians* Leach. и *H. gracilis* (Hell.). Говоря о распространении этих видов, автор указывает на то, что первый и последний виды встречаются также в Черном море. В определительной таблице Песта рассматриваются только морфологические различия рострума. У *H. prideauxiana* рострум значительно длиннее головогруды, у *H. gracilis* передний зуб верхнего края рострума далеко удален от острия, а у *H. varians* аналогичный зуб очень приближен к острию (рис. 1, Б). Сам автор не считает различия в строении рострума, а также в строении веерообразных чувствительных волосков у этих трех видов неопровержимым доказательством их принадлежности к разным видам. Он отмечает, что различия в строении рострума у *H. prideauxiana* включают различия в строении рострумов у *H. gracilis* и *H. varians*, и делает вывод, что, возможно, *H. gracilis* «является определенной стадией развития *H. varians*». Приведенные автором размеры креветок подтверждают эту точку зрения: размеры *H. prideauxiana* (12—33 мм) включают размеры двух других видов, а из этих последних — *H. varians* (18—32 мм) включает размеры *H. gracilis* (18—20 мм). Несмотря на рассуждения Песта, систематикой этих видов за последующие 45 лет никто специально не занимался, и Ридл (Riedl, 1963), описывая фауну Адриатики, приводит эти же три вида.

В результате изучения фауны Средиземного моря у берегов Португалии Нобре (Nobre, 1936) приводит список пяти видов креветок из р. *Hippolyte*, из которых четыре — *H. varians*, *H. viridis* (Otto), *H. prideauxianus* и *H. gracilis* — можно было бы исключительно на основании литературных данных

объединить в один вид, однако автор ограничивается замечанием, что, согласно мнению Каруса и Чернявского, виды *H. viridis*, *H. gracilis* и *H. prideauxianus* — справедливые синонимы и вид *H. prideauxianus* «подобен очень» виду *H. varians*.

Только З. Б. Хольтьюис (Holthuis, 1961) впервые в своих работах утверждает, что в Средиземном и Черном морях живет тот же вид, который обитает и у южного берега Англии, вдоль атлантического побережья Франции. Кроме того, имеются «сомнительные сведения», что он встречается также у западного побережья Африки. Исследуя фауну р. *Hippolyte* южного побережья Турции (1947), греческого побережья Эгейского моря и югославского побережья Адриатического моря, автор дает новое название этому виду, сохраняя авторский приоритет за Чернявским — *Hippolytae longirostris* (Czerniawski, 1869).

При составлении определителя фауны Черного и Азовского морей в 1965 г. Долгопольская и Кобякова, учитывая данные Хольтьюиса (1961), указывают для Черного моря только один вид — *H. longirostris*, а все приводимые ранее сводят в синонимику, в том числе *H. gracilis* и *H. prideauxiana*.

Изучая литературу по ракообразным Красного моря, мы заинтересовались причиной многочисленных вариаций в строении роострума рода *Hippolyte*. Не считая возможным согласиться с рассуждениями Паульсона о том, что различия в строении роострума этих креветок связаны с гибридизацией, мы проанализировали морфологические признаки обоих отделов *V. proteus* по Паульсону и пришли к заключению, что к первому отделу автор относит ранние возрастные группы креветок, ко второму — старшие. К первому отделу относятся креветки с низким, одной ширины на всем протяжении, роострумом, ко второму — с листовидным роострумом, расширенным к концу. Для проверки этого предположения мы проанализировали строение роострумов у всех имеющихся в материале креветок этого вида, собранных в период экспедиций на э/с «Академик Ковалевский» в Красном море. Все роострумы были зарисованы при одном увеличении и расположены по порядку в соответствии с их размерами (рис. 1, Г). Для сравнения с роострумами красноморских креветок были также зарисованы в большом количестве и при одинаковом увеличении роострумы черноморских креветок этого же вида (рис. 2, А, Б, В, Г, Д, Е).

Как видно, из приведенных рисунков и табл. 1 (рис. 1, Г; рис. 2, А, Б, В, Г, Д, Е), у красноморских и черноморских креветок отличия в строении роострума можно систематизировать. Ранние стадии имеют на рооструме, который в дистальной части не расширен, 1—3 шипа. Поздние стадии имеют на нижней стороне роострума, который расширен в дистальной части (ли-

Таблица 1

Вариации количества шипов на роструме *H. longirostris* разных размеров

Общее количество шипов на роструме	Размер рачков, мм						
	8	9	10	11	12	13	14
	Количество рачков, %						
1	25	25	25	25	—	—	—
2	29	14	43	—	14	—	—
3	7	43	36	14	—	—	—
4	2	26	26	26	8	12	—
5	—	—	18	36	—	37	9
6	—	—	—	—	—	100	—
7	—	—	—	—	—	100	—

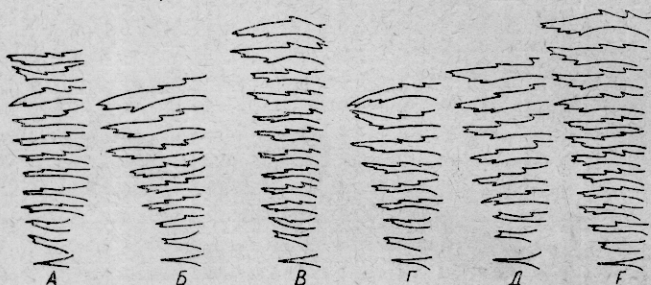


Рис. 2. Возрастные изменения формы рострумов у *Hippolyte longirostris*:

А, Б, В, Г, Д, Е — серии.

стовидный), до 6 шипов. Следовательно, полиморфность *H. longirostris* связана с возрастом, хотя и не исключена индивидуальная изменчивость (табл. 2).

С ростом креветки растет также и рострум, но рост его неравномерен. Как видно из рис. 3, А, при образовании первого шипа вначале образуется на конце трещина, которая расходится по мере роста в ширину. Затем наблюдается усиленный рост одного из отщепившихся концов (рис. 3, Б и В). Темп роста его может варьировать, что определяет в последующем форму и количество шипов на роструме у взрослых особей. Различия в темпе роста рострума приводят к тому, что у взрослых креветок на нижней стороне рострума бывает 2—5 шипов. Это явление можно легко проследить на шести сериях рисунков рострумов черноморских креветок, подобранных по принципу увеличения рострумов, количества шипов, расстояние между ними и роста шипов в дистальном направлении (см. рис. 2). Для всех серий характерна постоянная общая закономерность — чем старше возраст, тем крупнее рострум и больше шипов с нижней его стороны. Расстояние между шипами увеличивается

в основном за счет преимущественного роста верхнего шипа, от которого последовательно отщепляются следующие шипы.

Подобная возрастная изменчивость формы рострума свойственна, очевидно, всем представителям сем. *Hippolytidae*. Так, в определителе фауны и флоры северных морей СССР описываются представители р. *Spirontocaris*. Все эти виды отличаются тем, что у них характер зубчатости и форма конца рострума сильно варьируют (Яшнов, 1948). У вида *S. turgida* верхний край рострума имеет 6—9 зубцов, нижний — 4—7 зубцов. У вида *S. eualus* рострум сверху с 3—6, чаще с 4 зубцами. У двух вариаций этого вида количество шипов на роструме изменяется: у var. *gibba* 4—6 сверху и 2—4 снизу, у var. *belcheri* — 4—10 сверху и 3—6 снизу.

Отмечается, что у вида из р. *Heptacarus* (сем. *Hippolytidae*) *H. pusiola* рострум шиповидный, но о количестве шипов ничего не упоминается, хотя из приведенных на рисунках трех вариаций рострума видно, что количество их также различное (см. рис. 1, Д). Таким образом, в Черном море обитает один вид креветок *H. longirostris*, которому свойственна возрастная изменчивость рострума.

Биология *Hippolyte longirostris* почти не изучена. Поэтому мы нашли возможным опубликовать результаты на-

Таблица 2

Сезонные изменения численности и биомассы *H. longirostris* в Казачей бухте (в расчете на 1 кг сырого веса цистозиры)

Год	Январь	Февраль	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь
1954	—	—	—	—	—	107	11	303	246	125	30
1955	76	23	41	0	3	1788	183	1279	1427	1535	201
1956	511	16	44	0	50	62	107	63	132	9	6
	70	—	—	—	—	1138	131	1724	1286	104	78
	1544	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Количество самок с яйцами, % от общего количества	—	—	—	—	33	22	25	7	5	—	—

Примечание: Верхняя цифра — численность (в экз.), нижняя — биомасса (в мг).

ших наблюдений над этим видом, проведенные в Черном море. Наиболее многочислен *H. longirostris* в прибрежных зарослях водорослей *Cystoseira barbata*. В районе Севастополя (Козачья бухта) он почти постоянно встречается в зарослях цистозир в течение всего года (см. табл. 2). В отдельных случаях креветки отсутствовали в наших сборах, например 31 мая 1955 г., что было связано со штормом или сильным прибоем. В это время креветки прячутся в расщелины скал или уходят на большую глубину.

Наибольшая численность и биомасса *H. longirostris* наблюдалась с июля по ноябрь, что связано с появлением и ростом новой генерации. Размножение креветок этого вида начинается примерно с июня и заканчивается в октябре—ноябре, однако уже с сентября интенсивность размножения резко снижается (см. табл. 2). В июне начинают размножаться перезимовавшие формы

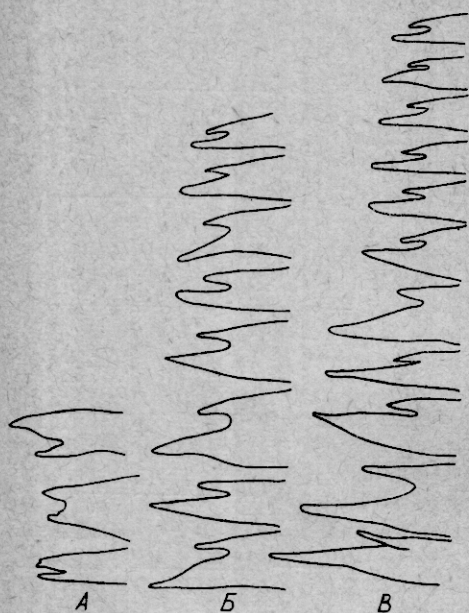


Рис. 3. А — расщепление конца рострума у *Hippolyte longirostris*; Б и В — неравномерный рост отщепившихся половин рострума.

длиной 13—17 мм, а в сентябре среди самок с икрой преобладают молодые особи, достигшие 7—8 мм. В октябре размножающиеся самки имеют длину 13—15 мм. При увеличении размеров самки повышается ее плодовитость. Ниже приведены данные повышения плодовитости в зависимости от увеличения размеров самки:

Длина, мм	Количество яиц
10	36
13	62
17	118

С ноября по июнь в прибрежных зарослях цистозир численность *H. longirostris* гораздо ниже, чем в теплый период года. Возможно, в значительной мере это объясняется зимними миграциями на большую глубину с более высокой и менее подверженной колебаниям температурой. В результате исследова-

Таблица 3

Численность, биомасса и размерный состав *H. longirostris* в зарослевых биоценозах западного побережья Крыма на различных глубинах (февраль 1957 г.)

Глубина, м	Численность, экз/кг водорослей	Биомасса, мг/кг водорослей	Размерный состав, %				
			4 мм	7 мм	8 мм	10 мм	13 мм
8	10	30			100		
10	12	30			100		
10	80	285			100		
12	10	40			100		
13	4	44					100
15	10	70			100		
16	12	52		66,7		33,3	
20	20	190	50		50		

ний, проведенных нами на девяти станциях у западного побережья Крыма в феврале 1957 г. на э/с «Академик Ковалевский», было установлено, что на глубине 8—22 м в зарослях цистозиры и филлофоры *H. longirostris* встречается постоянно. Численность его здесь значительно превышает таковую представителей этого вида в прибрежных зарослях цистозиры в это же время года. Анализ размерного состава показал, что на глубине более 8 м зимуют в основном взрослые формы длиной 7—13 мм (табл. 3). Более мелкие креветки (4 мм) были найдены на глубине 20 м на цистозире, где, возможно, размножение продолжается до более позднего времени, чем у берега. Максимальный вес взрослых *H. longirostris* не превышает 30 мг. Креветки на ранних стадиях развития весят до 1 мг. Ниже приведен средний вес *H. longirostris* в зависимости от размера:

Длина, мм	Вес, мг	Длина, мм	Вес, мг
3	0,6	8	10,0
4	1,3	9	12,5
5	2,7	11	14,7
6	3,6	12	24,0
7	7,4		

Исследования в ряде бухт в районе Севастополя показали, что *H. longirostris* не встречается в районах с сильным загрязнением, а также избегает мелководных мест. Так, 13 августа 1954 г. были исследованы заросли цистозиры мелководного загрязненного кута Стрелецкой бухты, но, несмотря на большое количество просмотренных водорослей, ни одной креветки этого вида обнаружить не удалось. На побережье открытого моря, у подножья горы Карадаг численность креветок в сентябре невелика (16 экз/кг сырого веса цистозиры) по сравне-

нию с численностью их в Казачьей бухте (60—300 экз/кг) в это же время года. Очевидно, сильный прибой здесь препятствует развитию популяции этого вида. Следовательно, наиболее благоприятным местообитанием для *H. longirostris* в прибрежной полосе являются большие, глубокие бухты с мощными зарослями цистозиры и чистой водой.

ВЫВОДЫ

Морфологическая изменчивость роострума у *H. longirostris* является преимущественно возрастной. Чем старше индивидуумы, тем больше шипов у них на рооструме и шире сам роострум в дистальной части.

2. Индивидуальная изменчивость, выражающаяся в различном вооружении роострума у креветок одного размера, связана с темпом роста концов роострума.

3. В Черном море *H. longirostris* является одним из типичных представителей биоценоза цистозиры. Рачки этого вида встречаются в зарослях цистозиры в течение всего года. Наиболее многочисленны они в летне-осенний период (до нескольких сотен на 1 кг цистозиры). Размножение происходит летом и осенью. Зимой значительная часть креветок мигрирует с малых глубин прибрежной зоны на глубину до 20 м, где обитает в зарослях цистозиры и филлофоры.

4. *H. longirostris* избегает загрязненных участков моря. На побережье открытого моря численность креветок ниже, чем в бухтах.

ЛИТЕРАТУРА

Паульсон О. Исследования ракообразных Красного моря. Ч. I, К., 1875.

Совинский В. Введение в изучение фауны Понто-Каспийско-Аральского бассейна, рассматриваемого с точки зрения самостоятельной зоогеографической провинции, 1904.

Чернявский В. — В кн.: Тр. О-ва испытателей природы. Т. XIII. Приложение. Прибрежные десятиногие ракообразные Понта. Харьков. 1884.

Яшнов В. А. Класс ракообразные. Определитель фауны и флоры северных морей СССР. «Советская наука», 1948.

Bell Th. A history of the british stalk-eyed Crustacea. London, 1853.

Holthuis L. B. Report on a Collection of crustacea decapoda and stomatopoda from Turkey and the Balkans. — Zoologische verhandelungen, 47. Leiden, 1961.

Nobre A. Fauna marina de Portugal, IV Crustaceos decapodes e stomatopodes mariuhos de Portugal, 1936.

Pesta O. Die Decapodenfauna der Adria. Leipzig und Wien, 1918.

Riedl R. Fauna und Flora der Adria. Hamburg und Berlin, 1963.