

В. В. КУЗНЕЦОВ

ПЕРИОДЫ РАЗМНОЖЕНИЯ РАКООБРАЗНЫХ В ПРИБРЕЖНЫХ ЗОНАХ ВОСТОЧНОГО МУРМАНА

(Представлено академиком Е. Н. Павловским 6 IX 1950)

В гидробиологии прочно укрепилось представление о том, что бореальные по своему происхождению виды могут размножаться в наших северных морях лишь в период максимального прогревания воды, т. е. летом. Нередко утверждают, что период зимы для размножения не только бореальных, но и северных видов совершенно непригоден ввиду крайне низких температур, опускающихся значительно ниже нуля. Такое представление настолько укоренилось, что вошло даже и в учебную литературу⁽³⁾. Укреплению этого, по существу ошибочного, представления особенно помогли работы Ортона⁽⁴⁾ и Рунштрома⁽⁵⁾, утверждавших, несмотря на ограниченность фактического материала, что, распространяясь от центра своего ареала, виды сохраняют неизменной свою способность к размножению и нормальному развитию при тех температурах, при которых это имело место в центре их ареала. Эти авторы в категорической форме утверждали, что температуры нормального развития и размножения являются величинами постоянными в любых частях ареала того или иного вида. А. Я. Базикалова⁽¹⁾ и Г. Б. Гаврилова⁽²⁾, пытаясь разрешить вопрос о происхождении фауны Байкала, исходили из представления о неизменяемой способности к размножению при определенной температуре у ракообразных не только в пределах их современного ареала, но и на протяжении целых геологических эпох.

Изучая изменчивость процессов роста и размножения морских беспозвоночных Восточного Мурмана и Белого моря, автор на протяжении ряда лет собрал обширный материал, позволяющий заявить об ошибочности представления о неизменной и господствующей роли температуры и вообще какого-либо иного, отдельно взятого фактора внешней среды.

Процесс размножения представляет собой цепь последовательно идущих превращений и для наших целей может быть разбит на 4 стадии: 1) созревание половых продуктов; 2) оплодотворение и откладывание яиц; 3) развитие оплодотворенных яиц; 4) переход молоди или личинок к самостоятельному существованию вне материнского организма.

Все ракообразные вынашивают зародышей в особо приспособленных выводковых камерах до вполне сформировавшейся молоди или личинок и поэтому при непрерывных наблюдениях представляют возможность легко проследить время наступления перечисленных стадий размножения.

В качестве примера приводим таблицы времени откладки яиц в выводковую камеру и выхода личинок или рождения молоди среди обычных, в большинстве своем массовых, видов прибрежных ракообразных Восточного Мурмана (табл. 1 и 2).

Сезонные колебания температуры прибрежных вод Восточного Мурмана лежат в пределах от $-1,4$ до $10-12^{\circ}$, самые низкие температуры в феврале — марте, а самые высокие в августе — сентябре.

Из табл. 1 мы видим, что определенной приуроченности времени откладки яиц к какому-либо периоду не наблюдается, а общее число

Таблица 1

Время откладки яиц у ракообразных Восточного Мурмана.
По наблюдениям 1948—1950 гг.

В и д	М е с я ц											
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
<i>Balanus balanoides</i> (L.)												
<i>B. balanus</i> (L.)												
<i>B. crenatus</i> Brug.												
<i>Verruca strömia</i> (Müller)												
<i>Idothea baltica</i> (Pallas)												
<i>I. granulosa</i> Rathke												
<i>I. pelagica</i> Leach.												
<i>Iaera marina</i> (Fabricius)												
<i>Orchomenella minuta</i> (Kr.)												
<i>O. pingius</i> (Boeck)												
<i>Anonyx nugax</i> (Phipps)												
<i>Calliopius laeviusculus</i> (Kr.)												
<i>Cammarellus homari</i> (Fabricius)												
<i>Gammarus locusta</i> (L.)												
<i>G. marinus</i> Leach.												
<i>Amphithoe rubricata</i> (Mont.)												
<i>Ischyrocerus anguipes</i> Kr.												
<i>Paprella septemtrionalis</i> Kr.												
<i>Candulus borealis</i> Kr.												
<i>P. goniurus</i> Stimp.												
<i>Spirontocaris spina</i> (Sow.)												
<i>S. turgida</i> (Kr.)												
<i>Heptocartus pusiola</i> (Kr.)												
<i>Hetairus polaris</i> (Sab.)												
<i>Eualus gaimardi</i> (M.-Edw.)												
<i>Sclerocrangon boreas</i> (Phipps)												
<i>Sabinea septemcarinata</i> (Sab.)												
<i>Hyas araneus</i> (L.)												
<i>H. coarctatus</i> (Leach.)												
<i>Pagurus pubescens</i> (Kr.)												
Общее число видов, откладывающих яйца	12	11	11	16	14	16	13	11	6	8	12	10

видов, проходящих данную стадию размножения, более или менее равномерно распределено на протяжении всего года. Это позволяет определенно говорить об отсутствии прямой зависимости времени откладки яиц от температуры окружающей среды.

Совершенно иначе обстоит дело с временем выхода личинок или рождения молоди. Хотя и этот процесс может иметь место в любое время года, но здесь ясно выражен максимум, падающий на начало весны (апрель — май). В это время года повышение температуры воды только еще начинается и в конце мая она едва достигает 3° . Совершенно очевидно поэтому, что переход большинства видов и к этой стадии размножения определяется не температурой, а естественным ходом развития отложенных ранее яиц. Мы можем констатировать, что у 24 из 30 видов, приведенных в таблицах, развитие отложенных яиц нормально протекает и заканчивается в самое холодное время полярной зимы. Как уже сказано, принято считать, что размножение бореальных видов

в северных водах может происходить только летом, а северных видов в бореальных водах только зимой. Может быть, в нашем списке оказались лишь арктические и высокоарктические виды, обладающие «врожденной» способностью размножаться при низких температурах? Однако в приведенных списках мы в равной мере встречаем как представителей арктической, так и бореальной фаун. Например, типичные бореальные *Idothea baltica*, *Gammarus marinus* и др. размножаются или в любое время года или преимущественно в более холодное. У бореальных *Hyas*

Таблица 2

Время выхода личинок или рождения молоди у ракообразных Восточного Мурмана. По наблюдениям 1948—1950 гг.

В и д	М е с я ц											
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
<i>Balanus balanoides</i> (L.)												
<i>B. balanus</i> (L.)												
<i>B. crenatus</i> Brug.												
<i>Verruca strömia</i> (Müller)												
<i>Idothea baltica</i> (Pallas)												
<i>I. granulosa</i> Rathke												
<i>I. pelagica</i> Leach.												
<i>Iaera marina</i> (Fabricius)												
<i>Orchomenella minuta</i> (Kr.)												
<i>O. pingius</i> (Boeck)												
<i>Anonyx nugax</i> (Phipps)												
<i>Calliopius laevisculus</i> (Kr.)												
<i>Gammarellus homari</i> (Fabricius)												
<i>Gammarus locusta</i> (L.)												
<i>G. marinus</i> Leach.												
<i>Amphithoe rubricata</i> (Mont.)												
<i>Ischyrocerus anguipes</i> Kr.												
<i>Caprella septemtrionalis</i> Kr.												
<i>Pandalus borealis</i> Kr.												
<i>P. goniurus</i> Stimp.												
<i>Spirontocaris spina</i> (Sow.)												
<i>S. turgida</i> (Kr.)												
<i>Heptacartus puslola</i> (Kr.)												
<i>Hetairus polaris</i> (Sab.)												
<i>Eualus gaimardi</i> (M.-Edw.)												
<i>Sclerocrangon boreas</i> (Phipps)												
<i>Sabinea septemcarinata</i> (Sab.)												
<i>Hyas araneus</i> (L.)												
<i>H. coarctatus</i> (Leach)												
<i>Pagurus pubescens</i> (Kr.)												
Общее число видов	2	5	8	19	24	16	13	10	5	2	1	1

coarctatus и *Pandalus borealis* все развитие отложенных яиц происходит в течение самого холодного времени года. Вместе с этим виды, тяготеющие в своем распространении к северным областям, обнаруживают способность размножаться или в любое время года, или преимущественно летом (*Caprella septemtrionalis*, *Iaera marina* и др.). Иными словами, никакой связи между зоогеографической природой вида и сроками его размножения обнаружить не удастся. Такое положение станет совершенно понятным, если отказаться от представления о способности организма сохранять неизменными требования к окружающей среде в различных частях его географического ареала. Обитая длительное время в различных условиях среды, организм не может оставаться сам неизменным.

Сроки размножения морских беспозвоночных, как и иные биологические явления, не могут определяться каким-либо одним фактором; они определяются всем комплексом условий окружающей среды и направлены на то, чтобы предоставить развивающимся в дальнейшем личинкам или молоди наиболее благоприятные условия, способствующие снижению их гибели.

Для тех видов, у которых имеются ведущие самостоятельный образ жизни личинки (*Cirripedia*, *Decapoda*), наиболее благоприятным периодом года, когда эти личинки с наименьшими потерями могут закончить развитие, является лето, и именно поэтому все такие виды, независимо от их географической природы, обладают способностью проходить до личиночные стадии размножения в самое холодное время года.

У видов, вынашивающих зародышей до вполне сформировавшейся молоди (*Isopoda*, *Amphipoda*), время рождения молоди определяется характером сезонной изменчивости условий среды в местообитании. В тех случаях, когда эти условия в течение года мало изменяются и могут обеспечить дальнейшее развитие молоди, рождение последней может происходить как зимой, так и летом. Хорошими примерами такого рода могут служить обитающие под литоральными камнями *Gammarus locusta*, *G. marginus*, а также *Idothea ballica*, населяющая обычно заросли *Desmarestia aculeata*.

В других случаях виды занимают местообитания, условия существования в которых резко изменяются в разное время года, и поэтому рождение молоди у них имеет место лишь тогда, когда эта молодь может здесь нормально развиваться. Например, *Ischyrocerus anguipes* *Calliopius laeviuscus* населяют заросли бурых нитчаток, а с исчезновением их уходят в заросли ламинарий, где не имеют собственных местообитаний. Совершенно естественно, что наиболее благоприятным периодом для молоди этих видов будет период массового развития бурых нитчаток, служащих им пищей и убежищем.

Убедительным доказательством того, что сроки размножения определяются не одним температурным фактором, служит сравнение наших данных по Восточному Мурману с данными из Белого моря. Например, выход в планктон личинок *Balanus balanoides* на Восточном Мурмане наблюдается с ноября по май, а на Белом море это происходит только в июне. В первом случае температура колеблется в пределах от $-1,4$ до $+3^{\circ}$, а во втором от 10 до 16° . У *Hyas araneus* на Восточном Мурмане откладывание яиц происходит почти непрерывно с апреля по февраль, с максимумом в апреле—мае, а на Белом море только в июне—июле. Если в первом случае температура воды колеблется от $-1,4$ до $10-12^{\circ}$, при максимальном напряжении этого процесса при температурах $1,6-3^{\circ}$, то во втором — при $10-16^{\circ}$.

Приведенный материал с очевидностью показывает, что при изучении факторов среды, определяющих сроки размножения морских организмов, следует учитывать все разнообразие условий среды, непосредственно окружающей организм. Несостоятельной будет всякая попытка найти какой-либо один ведущий фактор, одинаково действующий в разные годы (тем более в разные геологические эпохи) и в разных частях географического ареала того или иного вида.

Мурманская биологическая станция
Академии наук СССР

Поступило
1 IX 1950

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ А. Я. Базикалова, Изв. АН СССР, сер. биол., № 3 (1941). ² Г. Б. Гаврилов, ДАН, 64, № 5 (1949). ³ С. А. Зернов, Общая гидробиология, 1948. ⁴ G. H. Orton, Journ. Mar. Biol. Assoc., 12 (1919). ⁵ Runnström, Sv. Berg. Mus. Aarbog., N. 1 (1936).