

УДК 595.384.12

## О РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ САМОК КРЕВЕТКИ *CRANGON CRANGON* (L.) (DECAPODA, CRANGONIDAE)

© 2015 г. Р. Н. Буруковский, Е. С. Иванов

Калининградский государственный технический университет, Калининград  
e-mail: burukovsky@klgtu.ru

Поступила в редакцию 16.12.2013 г., после доработки 21.04.2014 г.

В качестве рабочей гипотезы предложена трехвариантная схема репродуктивной стратегии самок креветки *Crangon crangon*. (1) Субарктическая: нерест летний, растянутый с начала июня до середины июля. Каждая самка в течение этого периода нерестится один раз. Несмотря на летнее время, размеры яиц соответствуют “зимним” яйцам бореальной части ареала. (2) Бореальная: нерест происходит почти круглогодично. В нем участвуют две группировки: зимненерестующая (конец ноября–начало марта), откладывающая крупные “зимние” яйца, с более крупными размерами тела и летненерестующая (конец марта, начало апреля–июль), откладывающая мелкие “летние” яйца, меньших размеров. (3) Субтропическая: нерест зимний, с ноября по конец марта–начало апреля. Размеры яиц, предположительно, соответствуют размерам “летних” яиц бореальной части ареала. Такая репродуктивная стратегия самок *C. crangon* соответствует логике “исключенного четвертого”: или откладка зимних яиц летом (в Субарктике), или летних – зимой (в Субтропиках), или и то, и другое (в Бореальной зоне). Четвертого не дано.

DOI: 10.7868/S0030157415010025

### ВВЕДЕНИЕ

Креветка *Crangon crangon* обитатель верхней части шельфа Восточной Атлантики. Она распространена от Белого и Баренцева морей на севере [11, 16] и до атлантических вод Марокко на юге [38]. В 2003 г. обнаружен у западных и южных берегов Исландии [30]. Самые южные находки – в бухте Пуэрто Кансадо (28°05' с.ш., 12°30' з.д.) [38]. Встречается во всех североевропейских морях [33, 34, 36, 41, 44, 46, 47]. Известна в Средиземном [25, 29, 42, 48], Мраморном [27] и Черном морях [12, 22, 24, 31]. Это обитатель илистых и листо-песчаных грунтов на глубинах до 120 м, но преимущественно от уреза воды и до 50 м. В водах Северного моря *C. crangon* – объект многотлетнего традиционного прибрежного промысла. Ее вылов здесь достигал почти 40 тыс. т, в настоящее время (последние данные – 2010 г.) составляя около 36 тыс. т [20].

Исследования *C. crangon* имеют более чем вековую историю [26], но основные представления о его репродуктивной биологии сформулировал Хавинга [32], описавший ее для креветок из голландских вод Северного моря, где образуются наиболее плотные скопления *C. crangon*, служащие объектом активного промысла. Именно Хавинга обнаружил феномен “летних” и “зимних” яиц, отличающихся не только сезоном откладки, но и разной длиной (зимние в среднем на 15% длиннее летних [32]), трехразовый массовый не-

рест креветки (один зимний и два летних) при фактически круглогодичной встречаемости яйценосных креветок, а также сильную зависимость длительности инкубации яиц от температуры воды. Результаты большинства более поздних исследований лишь дополняли и уточняли полученные Хавингой результаты (например, [21, 39]). Беглый обзор французских работ, содержащих сведения об особенностях размножения *C. crangon*, дал Лагардер [38]. К сожалению, сведения об особенностях репродуктивной биологии этого вида в Балтийском и Белом морях фрагментарны [36, 37] или недостаточно обоснованы [14, 15, 16].

Цель нашей работы – исследовать особенности репродуктивной биологии *C. crangon* в летнее время в юго-восточной Балтике (Куршская коса, Калининградская область) и Белом море (Ругозерская губа Канда拉克шского зал.), и на этом основании попытаться реконструировать репродуктивную стратегию самок этого вида.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в районе Беломорской биологической станции МГУ в июле–начале августа 2006 и 2007 гг. (801 экз креветок) и у морского побережья Куршской косы (Балтийское море) в районе пос. Рыбачий 27.06–01.07.2010 г. (498 экз.) (табл. 1)

**Таблица 1.** Объем материалов по биологии *Crangon crangon*, использованных в статье

№	Места сбора материалов	Дата	Количество исследованных креветок, экз
Белое море, Ругозерская губа Кандалакшского зал.			
1	ББС МГУ. Еремеевский порог	15–17.07.2006	267
2	ББС МГУ. Еремеевский порог	28–31.07.2007	89
		03.08.2007	
3	ББС МГУ. Губа Чернореченская	26.07.2007	114
		07.08.2007	
4	ББС МГУ. Губа Кислая	05.08.2007	331
Итого			801
5	Балтийское море, Куршская коса	27.06–01.07.2010	468

Креветки были пойманы на глубинах от уреза воды до 2 м, преимущественно 0.5–1 м. Орудия лова: сачок с диаметром устья 0.5 м, размер ячеей 5 мм, и прямоугольная драга с шириной рабочей стороны 1 м и вертикальным раскрытием 0.5 м, с ячейей 5 мм, а также невод длиной 9 м, высотой 1.5 м, с ячейей 10 мм.

Выловленные креветки были зафиксированы 4% формалином и позднее подвергнуты биологическому анализу [4]. В его состав входили: измерение, взвешивание, определение пола (путем тотального вскрытия всех креветок, а не по вторичным половым признакам), стадии зрелости гонад у самок по пятибалльной шкале [4], измерение длины яиц (среднее от измерения 10 произвольно взятых яиц из кладки), подсчет числа яиц в кладке (абсолютная реализованная индивидуальная плодовитость), определение стадии развития эмбриона в яйце по пятибалльной шкале [4]. Измерение производилось от конца рострума до заднего края карапакса посередине спинной стороны (длина карапакса) с точностью до 0.1 мм с помощью окуляр-микрометра бинокулярного микроскопа МБС-10. Для сравнимости с результатами авторов, измеряющих полную длину креветок, мы использовали коэффициент пересчета, равный 4.35 [11].

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**1. Белое море.** Облов креветок производился во время малой воды и в самом начале прилива. В это время креветки держались у самой верхней границы сублиторали от уреза воды до глубины примерно 70 см. Это были участки с илесто-песчаным грунтом протяженностью 5–10 м между более или менее крупными валунами, что позволяло использовать для отлова креветок только сачок. В губе Кислой креветок ловили на участке песчано-илистой сублиторали, почти свободном от камней. Это позволило нам использовать драгу. Поскольку ее нижняя кромка имеет длину 1 м,

мы смогли установить, что средняя плотность населения *C. crangon* в Кислой губе равна примерно 1 особи на кв. м.

Температура и соленость воды во время лова креветок не измерялись, но, например, в районе Еремеевского порога температура воды в июне–августе 1995–1998 гг. варьировала в пределах 9.4–12.5°C, а соленость воды на поверхности в Белом море – 24–26‰ [18].

Размеры креветок (длина карапакса) варьировали от 4.5 до 10.6 мм у самцов (длина тела от 20 до 46 мм) и от 4.2 до 15.2 (длина тела от 18 до 66 мм) у самок. Для самцов характерна унимодальная кривая размерного состава с модой (длина карапакса) 7.5 мм. У самок эта кривая бимодальная, с модами 8.5 и 11.5 мм (длина карапакса) (рис. 1а).

В уловах всегда преобладали самки. Доля самцов варьировала от 26.3 до 45.5%, в среднем составив 37.1% (рис. 1б). Следовательно, соотношение самок к самцам в среднем равно 1.7 : 1.

Среди самок присутствовали креветки с гонадами во всех стадиях зрелости (рис. 1г), но преднерестовые особи (с гонадами в IV и V стадиях зрелости) были встречены единично (3 особи) в середине июля. В конце июля и начале августа они полностью отсутствовали. В зависимости от состояния репродуктивной системы и этапа репродуктивного цикла, среди самок выделялись несколько групп, каждая со своей размерной структурой (рис. 1в).

Неполовозрелые особи (гонады в I стадии зрелости).

Длина карапакса 4.2–9.0 (у 98.5% – до 7.9) мм, мода 6.5 мм 26.9% от общего числа самок.

Нагульные особи (гонады во II стадии зрелости, без яиц на плеоподах). Это самая многочисленная группировка самок – больше половины их количества (59.4%). Имеют длину карапакса 6–15.2 мм и бимодальную размерную структуру (моды 8.5 и 11.5 мм). Нагульные креветки – сборная группировка, так как они представлены

(1) особями, гонады которых впервые достигли II стадии зрелости (длина карапакса 6–10 мм, мода 8.5 мм; их большинство: почти половина всех самок и 73% от всех нагульных особей), и (2) самками, явно уже носившими на плеоподах яйца, но больше пока не спаривавшимися (“яловыми”). Их длина карапакса 10–15.2, мода 11.5 мм. Они составляют 27% от всех нагульных креветок.

Самки без яиц на плеоподах, в гонадах которых идет вителлогенез (III–V стадии зрелости). Они имеют длину карапакса 8–14 мм, их сравнительно немного (6.9% всех самок), но тоже образуют две группы: впервые (с длиной карапакса 8–10 мм) и вторично (длина карапакса 10–15 мм) созревающих особей. Их моды совпадают с модами кривой размерного состава нагульных самок.

Последняя группировка – креветки с яйцами на плеоподах. Они составляют 9% от всех самок, и все имеют гонады во II стадии зрелости, длину карапакса, совпадающую с предыдущей группировкой, и тоже содержат впервые и вторично отнерестившихся и несущих яйца на плеоподах. Только что отложенные яйца (I стадия эмбрионального развития) встречены лишь в июле. У большинства креветок этой группировки яйца в кладках в той или иной степени продвинуты в эмбриональном развитии.

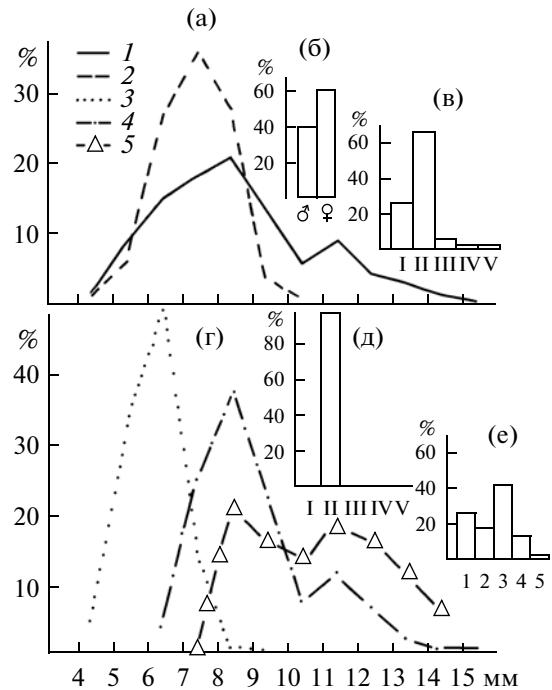
Длина яиц на плеоподах 0.51–0.76 мм абсолютная индивидуальная реализованная плодовитость, подсчитанная у 81 особи, варьировала от 140 до 1848, в основном 500–1000 яиц.

**2. Балтийское море.** У побережья Куршской косы креветки держатся на глубине 0.5–1.5 м. Температура воды, измеренная во время лова креветок, была 16–17°C. Соленость в этих районах Балтики варьирует от 6 до 8‰ [1]. Грунты, на которых здесь обитает *C. crangon*, заметно отличаются от таковых у беломорских представителей этого вида в месте сбора наших материалов. Это объясняется тем, что Куршская коса имеет аккумулятивное происхождение и сложена песками, приносимыми с юго-запада. Дно прибрежных мелководий тоже сложено среднеразмерными песками с примесью гравия. Ил в составе осадков практически отсутствует [2].

Длина карапакса исследованных креветок варьировала от 4.0 до 12.1, а полная длина тела – от 17 до 53 мм. Кривые размерного состава одновершинные (рис. 2а).

Облов креветок у побережья Куршской косы проводился в течение трех дней (27, 29 июня и 1 июля 2010 г.). Среди выловленных 498 особей лишь 40 (8.2%) было самцами и 458 (91.8%) – самками. Преобладание самок (11 : 1) – абсолютное (рис. 2б).

Длина карапакса самцов варьировала от 4.0 до 7.6 мм, а модальная – 5.5–6.5 мм. Можно предположить, что самцы были неполовозрелые или,



**Рис. 1.** Биологическая характеристика креветки *Crangon crangon* у п-ова Киндо (Ругозерская губа Белого моря, июль–август 2006–2007 г.);

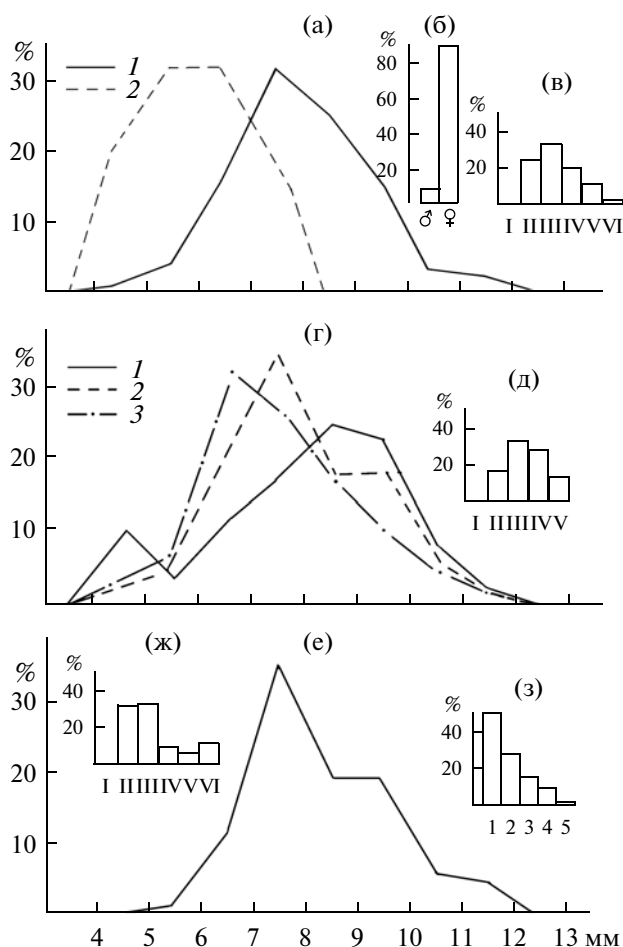
(а) – суммарный график размерного состава; (б) – соотношение полов; (в) – стадии зрелости гонад у самок; (г) – размерный состав самок на разных этапах репродуктивного процесса; (д) – стадии зрелости гонад у яйценосных самок; е) – стадии эмбрионального развития яиц.

1 – самки; 2 – самцы; 3 – ювенильные самки; 4 – самки с гонадами во II стадии зрелости; 5 – самки, в гонадах которых наблюдается вителлогенез (гонады в III–V стадиях зрелости).

самые крупные из них, не готовые к спариванию. Мы судим об этом по внешнему виду петель семяпроводов – относительно тонких, сероватого оттенка.

Наименьшая длина карапакса самок была равна 4.3 мм, а наибольшая достигала 12.1 мм. Модальные размеры креветок были равны 7.5 мм.

В уловах полностью отсутствуют неполовозрелые особи с гонадами в I стадии зрелости. Более 60% креветок имеют гонады во II и III стадиях зрелости (соответственно 25.6 и 36.2%). Встречаются и зрелые особи (гонады в V стадии зрелости – 10%), а также самки в процессе откладки яиц на плеоподы (с гонадами в VI стадии зрелости – 9.7%) (рис. 2в, 2ж). Креветок без яиц в три с лишним раза больше, чем с яйцами на плеоподах (соответственно 76.9 и 23.1%). Среди первых почти половина – созревающие и зрелые особи (гонады в IV и V стадиях зрелости, соответственно 35.1 и 9.2%), а среди вторых более 70% самок имеют гонады во II и III стадиях зрелости и яйца на плео-



**Рис. 2.** Биологическая характеристика креветки *Crangon crangon* у побережья Куршской косы (Балтийское море, конец июня—начало июля 2010 г.):

а — суммарный график размерного состава (1 — самки; 2 — самцы); б — соотношение полов; в — стадии зрелости гонад у самок; г — размерный состав у самок без яиц на разных этапах репродуктивного процесса 1 — самки с гонадами во II стадии зрелости; 2 — III; 3 — IV–V; д — стадии зрелости гонад у самок без яиц на плеоподах; е — размерный состав яйценосных самок; ж — стадии зрелости гонад у яйценосных самок; з — стадии эмбрионального развития яиц.

подах находятся преимущественно на I стадии эмбрионального развития (рис. 2з). Длина только что отложенных яиц 0.32–0.40 мм. Абсолютная реализованная плодовитость, подсчитанная у 154 особей, варьировала от 90 до 1501, в основном 400–1000 яиц.

Судя по преобладанию среди самок еще не отнерестившихся особей, а также по тому, что у большинства отложивших яйца на плеоподы они находятся лишь на I стадии эмбрионального развития, мы наблюдаем активный нерест.

Самки на разных этапах репродуктивного цикла характеризуются, как и у беломорских креветок, разной размерной структурой.

Самки без яиц на плеоподах, в зависимости от стадий зрелости их гонад, имеют три типа кривых размерного состава (рис. 2г).

Нагульные особи (самки с гонадами во II стадии зрелости без яиц на плеоподах). Они составляют около 15% всех не несущих яиц самок (14.6%) и образуют сильно ассиметричную бимодальную кривую, с модами 4.5 и 8.5–9.5 мм, смещенную вправо в сторону большей моды. Мелкие креветки составляют лишь 7.6% от всех самок с гонадами во II стадии зрелости. Моды широко раздвинуты. Следовательно, эта группа лишена внутреннего единства.

Самки с гонадами в III стадии зрелости (начало вителлогенеза) составляют 31.6% от всех креветок без яиц на плеоподах и образуют унимодальную кривую с модой 7.5 мм (рис. 2б и 2в).

Третья группа самок объединяет особей с созревающими и зрелыми, преднерестовыми гонадами (стадии зрелости гонад IV и V). Размерный состав у этих креветок очень сходен, что позволило нам объединить их. Они соответственно составляют 31.6 и 15% всех самок без яиц на плеоподах. Размерный состав этих креветок тоже имеет вид унимодальной кривой, мода которой равна 6.5 мм, то есть еще более сдвинута вправо (рис. 2г).

Яйценосные самки. Они составляют 20.9% от всех самок. Среди них полностью преобладают особи с гонадами во II (35.4%), III (36.5%) и VI (12.5%) стадиях зрелости, то есть это нерестившиеся, только что или относительно недавно отнерестившиеся особи. Вместе они составляют около 90% посленерестовых креветок. Длина карапакса этих самок варьирует от 5.5 до 12.1 мм, а мода равна 7.5 мм. У них на плеоподах находятся яйца с эмбрионами на первых стадиях эмбрионального развития (рис. 2е, 2ж, 2з). Оставшиеся 7.6% самок с яйцами на плеоподах имели гонады в IV–V стадиях зрелости и яйца на 3–5 стадиях эмбрионального развития.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Креветка *Crangon crangon* освоила мелководья европейских морей и северо-восточную Атлантику от примерно 72° до 28° с.ш., то есть Субарктическую, Борральную и Субтропическую климатические зоны. Это, несомненно, предполагает наличие у данного вида соответствующей репродуктивной стратегии. И действительно, как показали исследования Хавинга [32] в голландских водах, *C. crangon* демонстрирует особенности биологии размножения, которые можно считать уникальными среди других десятиногих ракообразных. В борральных водах яйценосные самки *C. crangon* встречаются круглый год, а период размножения здесь длится 46 недель в году, образуя три пика: в ноябре, марте–апреле и июне. Первый пик соответствует пе-

риоду откладки зимних яиц, протекающему с конца октября до начала марта, а второй и третий пики — периоду откладки летних яиц, непрерывно длящемся с конца марта до конца августа. Только что отложенные летние яйца имеют среднюю длину 0.42, а зимние — 0.51 мм. Правда, более поздние исследователи констатировали наличие лишь двух (зимнего и летнего) периодов увеличения доли яйценосных самок в Северном и Ирландском морях [34, 35, 40, 43]. Это явление — зимний и летний пики нереста и вынашивания яиц — наблюдается в районе, ограниченном широтами 54°–51° с.ш. (обзор — [45]). Здесь, в бореальной части его ареала, образуются летняя и зимняя генерации *C. crangon*.

То, что зимне- и летненерестующие креветки — две разных группировки, подчеркивается и тем, что “зимние” креветки откладывают яйца на плеоподы при большей длине тела, чем “летние” (соответственно 55.4 и 62 мм, то есть при ДК 12.7 и 14.2 мм: [43]).

Упомянувшиеся выше Viegas et al. [45] указывают, что *C. crangon* в эстуарии реки Мондего (Португалия, 40° с.ш.) нерестится зимой в море, а летом (в августе) — в эстуарии.

В западном Средиземноморье биология *C. crangon* лучше всего изучена в лагуне Ваккаре (43° с.ш., дельта Роны) [25, 28, 43]. Здесь яйценосные самки встречаются только с ноября по конец марта — начало апреля, то есть только в зимнее время. Кривелли [25] предположил, что такая особенность биологии размножения характерна для этого вида во всем Средиземноморье.

В Черном море биология *C. crangon* изучена очень неравномерно. Имеется небольшое количество информации по находкам взрослых особей и очень детальное описание личиночного развития, особенно в северо-западной части моря [17]. Самые ранние стадии личинок появляются здесь в мае, то есть нерест (откладка яиц на плеоподы) происходил зимой. Но недавно вышедшие из яиц личинки были встречены и летом, хоть и в относительно небольших количествах. Можно предположить, что у *C. crangon* северо-западной части Черного моря существует североморская форма репродуктивной стратегии. Необходимо отметить, что данный район характеризуется бореальным типом климата и в зимнее время море здесь покрыто льдом [13].

В Балтийском море биология размножения *C. crangon* изучена хуже. Известно, что в Кильской бухте, в западной части моря, яйценосные самки встречаются с апреля по октябрь [36], а в Гданьском заливе — с середины мая до конца октября [37]. К сожалению, последний автор не сообщает, что он понимает под термином “размножение”: появление яйценосных самок или какие-то другие аспекты репродуктивной биологии.

О группировке, нерестящейся зимой, ничего не говорится, но и не приводятся доказательства того, что таковой не существует.

В Онежском зал. Белого моря по утверждению Кузнецова [15, 16], продолжительность жизни *C. crangon* обычно не превышает 1 года, и наиболее крупные особи (длина тела 61 мм, т.е. длина карапакса 14.0 мм) имеют возраст 5–6 месяцев. Именно в этом возрасте у самок наступает половозрелость, а нерест происходит 1 раз в году, в октябре. Развитие эмбрионов заканчивается ранней весной, после чего самки погибают. Длина тела яйценосных самок варьирует от 46 до 61 мм (длина карапакса 10.6–14.0 мм) и каждая самка в среднем вынашивает 2810 зародышей.

Кауфман [14], не указывая, о каком районе Белого моря идет речь, сообщает, что период размножения *C. crangon* приходится на сентябрь при температуре 5° в слое (?) 25 м и при солёности 26.7‰. Далее, со ссылкой на Кузнецова [16], он сообщает, что в Баренцевом море нерест происходит в мае–июне, при температуре воды 3–6°. Однако в упомянутой Кауфманом работе Кузнецова [16] раздел, посвященный *C. crangon*, начинается фразой “*C. crangon* в Баренцевом море нами не обнаружен...” (стр. 48). Для обеих этих работ характерно также то, что в них полностью отсутствует информация об орудиях лова, сроках и методах сбора и обработки материалов.

Итак, если следовать вышесказанному, окажется, что у креветки *C. crangon* налицо большая лабильность процессов репродукции. Описывают четыре типа: зимне- и летненерестящиеся креветки в бореальной части ареала, откладывающие соответственно крупные и мелкие яйца; зимненерестящиеся — в Средиземном море (в субтропиках), летненерестящиеся — в Балтийском, и, наконец, осенненерестящиеся — Онежском зал. Белого моря. Правда, в двух последних районах ареала это плохо аргументировано и не совпадает с нашими результатами (см. ниже).

Все цитированные выше работы имеют одну особенность: авторы обсуждают наличие, отсутствие и (или) динамику изменения относительной численности яйценосных самок в качестве главного инструмента познания репродуктивной биологии в исследуемых популяциях *C. crangon*. Лишь в работе [40] приводится описание 7-балльной шкалы для определения стадий зрелости гонад у самок, используемой, к сожалению, очень поверхностно. Поэтому такие важные элементы репродуктивной биологии, как размеры тела самки при первом созревании и первом нересте оказываются постериорными. Действительно, время полового созревания определяется готовностью репродуктивной системы данной особи к первому спариванию, а у креветок первое спаривание и первый нерест всегда разделены неким проме-

жутком времени — от дней до месяцев. Следовательно, цитированные выше авторы имели дело не с нерестом, а с постнерестовым периодом, суть которого — развитие эмбрионов в вынашиваемых на плеоподах яйцах. Мы считаем это чрезвычайно важным.

Главный недостаток нашей работы — короткий отрезок времени, за который были собраны креветки. В Белом море это вторая половина июля — начало августа, а в Балтийском — конец июня — начало июля. Однако применение для анализа и истолкования биологического смысла полученных результатов метода, позволяющего оценить состояние репродуктивной системы самок (шкала для определения стадий ее зрелости), и тесная связь у креветок между линочным и гонадным циклами, позволяет даже на таком материале сформулировать рабочую гипотезу, объясняющую суть репродуктивного цикла конкретного объекта исследования.

У креветок спаривание происходит между самцом с нормальным панцирем и линяющей самкой, у которой гонада всегда в таком случае находится во II стадии зрелости. Следовательно, достижение половозрелости самкой происходит при переходе ее гонады из I во II стадию зрелости. На клеточном уровне это означает завершение образования фолликулярной оболочки у самых продвинутых ооцитов второй фазы протоплазматического роста (“стадия оформленного фолликула” [3, 7, 10]). Спаривание служит сигналом к началу вителлогенеза (“созревание гонады”). Длительность вителлогенеза зависит от дефинитивных размеров зрелых ооцитов и температуры воды. В это время самка не линяет и не растет. У тепловодных каридных креветок перед первым нерестом (откладкой яиц на плеоподы), самка опять линяет и спаривается. После нереста гонада возвращается во II стадию зрелости, а спаривание инициирует следующий цикл созревания гонады. Он синхронизирован со временем инкубации яиц на плеоподах. После вылупления личинок опять происходит линька, спаривание, откладка яиц на плеоподы и так далее. По экологическим результатам данный процесс аналогичен порционности нереста многих гидробионтов, но реализуется принципиально другим способом.

Это явление мы назвали непрерывной цикличностью размножения [6, 7, 8, 9]. Она лучше всего выражена у тропических и субтропических видов, обитающих в условиях длительного периода, оптимального для нереста. Более того, даже у одного вида, ареал которого охватывает несколько климатических зон, степень реализации непрерывной цикличности размножения может варьировать от стопроцентной, до почти полного ее исчезновения. Например, у креветки *Plesionika martia* в западноафриканских водах у Марокко

(субтропики) непрерывная цикличность размножения выражена очень сильно, а в водах Намибии (нотальная зона) она практически отсутствует. 96% креветок с яйцами на плеоподах имеют гонады во II стадии зрелости [5].

А такая холодноводная креветка как *P. borealis* нерестится единожды в течение относительно короткого репродуктивного периода [23], следовательно, “непрерывная цикличность размножения” у нее не наблюдается. У самок этого вида, несущих на плеоподах яйца, гонада всегда находится во II стадии зрелости, а у креветок, перелинявших после вылупления личинок, начинается период нагула (гонада продолжает находиться во II стадии зрелости), длящийся 2–3 месяца, и следующий гонадный цикл начинается после одной из последующих линек и спаривания, которые служат для него “спусковым крючком”. Между этими двумя крайними вариантами репродуктивных стратегий самок каридных креветок имеются все переходы. Благодаря непрерывной цикличности размножения весь контингент самок распадается на группы особей с гонадами на разных стадиях зрелости, имеющих разные размеры тела. Это, а также соотношение креветок с разным состоянием репродуктивной системы в каждый данный момент, позволяет реконструировать, хотя бы в виде рабочей гипотезы, особенности репродуктивной стратегии данного вида.

В Ругозерской губе Белого моря диапазон размерного состава самок (длина карапакса от 4.2 до 15.2, то есть длина тела от 18 до 66 мм) близок к тому, что описан Кузнецовым [16] в Онежском зал. в 1950 г. (длина от 25 до 61 мм, длина карапакса, следовательно, от 5.7 до 14.7 мм). Совпадают модальные размеры: длина карапакса 8.5 мм (длина тела 37 мм) в Ругозерской губе и длина тела 37.5 мм — в Онежском зал. Близки и формы кривых размерного состава, хотя в Онежском зал. она унимодальная. Однако согласиться с тем, что *S. crangon* в Белом море живет один год, что нерест происходит в октябре, и что самки после единственного нереста погибают, невозможно. Структура размерного состава самок с гонадами на разных этапах репродуктивного цикла позволяет утверждать, что в Ругозерской губе в 2006–2007 гг. нерест у этого вида в Белом море не очень растянут, и пик его, вероятно, приходится на конец мая — начало июня, так как во второй половине июля мы наблюдали его завершение. Доля особей с гонадами в IV–V стадиях зрелости уже в июне очень невелика и к концу июля они полностью исчезают из уловов. Если в середине июля мы встречаем довольно много самок с яйцами на плеоподах (до половины всех половозрелых самок: 15 июля 2006 г.) и среди них доминируют особи, только что отложившие яйца, то в течение следующих двух недель возрастает доля особей с продвинутыми в развитии эмбрионами, но гона-

**Таблица 2.** Сравнительная характеристика длины карапакса *C. crangon* Белого и Балтийского морей

Параметры	Белое море			Балтийское море		
	минимум	максимум	мода	минимум	максимум	мода
Ювенильные самки	4.2	8.5	6.5	—	—	—
Самцы	4.5	10.6	7.5	4.0	7.6	5.5–6.5
Самки половозрелые	6.2	15.2	8.5; 11.5	4.3	12.1	7.5

ды самок остаются во II стадии зрелости. Это говорит о том, что период размножения закончен, и в октябре—ноябре креветки никак не смогут отнереститься вновь. В первых числах августа креветки, несущие кладки, исчезают во всех трех районах, где мы собирали материалы: у Еремеевского порога, в губе Кислой и в губе Лапшагина. Правда, имеется небольшая доля самок с гонадами в III стадии зрелости, но это крупные особи. Не исключено просто завышение стадии зрелости уже однажды отнерестившейся креветки при ее визуальном определении из-за того, что гонада не вернулась к тем размерам, которые характерны для впервые созревающих самок. Исходя из этого, можно согласиться с Кузнецовым [15, 16], что самки *C. crangon* в Белом море нерестятся один раз за время репродуктивного сезона, но в разгар лета, а не осенью, а некоторая часть их, с модальной длиной карапакса 11.5 мм (длина тела 50 мм) и более, могут нереститься на следующий год во второй раз.

Длина яиц на плеоподах, варьирующая в пределах 0.51–0.76 мм, хоть они и отложены в Белом море в летнее время, совпадает с таковой зимних яиц этого вида в Северном море (0.51–0.75 мм: [32]). Температура прибрежных вод в районе Еремеевского порога в летнее время (июнь—август 1995–1998 гг.) варьировала в пределах 9.4–12.5°C [18]. Абсолютная реализованная плодовитость (количество яиц в кладке) у *C. crangon* в Ругозерской губе варьировала от 140 до 1848, в основном 500–1000 яиц.

Первая отличительная черта балтийских креветок — меньший диапазон варьирования длины карапакса и меньшие модальные размеры (табл. 2). Для примера: мода балтийских самцов равна или меньше модальных размеров даже ювенильных самок из Белого моря. Это, несомненно, объясняется тем, что Балтийское море, по большому счету, солоноватоводный водоем. Соленость воды у побережья Калининградской области 6–8‰, а в Белом море — 24–26‰.

Отличается и половой состав креветок, и состояние гонад у самок. В прибрежных водах Калининградской области на глубинах 0.7–1 м в конце июня—начале июля происходит массовый нерест *C. crangon*. Здесь нет ювенильных особей и почти полностью отсутствуют самцы. Напротив,

постоянно встречаются преднерестовые, нерестящиеся и только что отнерестившиеся самки. Следовательно, эти глубины летом можно считать нерестовой частью ареала *C. crangon* в данном районе. Налицо радикальные различия в эколого-функциональной роли верхней сублиторали у балтийских и беломорских *C. crangon*.

Короткий отрезок времени наблюдений не позволяет оценить протяженность периода нереста и, следовательно, как функционирует эта часть ареала. Уходят ли отсюда самки после откладки яиц на плеоподы, или же остаются здесь до выклева личинок. Правда, наличие признаков непрерывной цикличности размножения у креветок этой части ареала говорит о том, что нерестовый период у *C. crangon* здесь растянут, и что отнерестившиеся самки, а также самки, пропустившие нерест, могут здесь задерживаться на некоторое время.

Самки без яиц на плеоподах с гонадами во II стадии зрелости образуют бимодальную кривую, моды которой (4.5 и 8.5 мм) широко отодвинуты друг от друга. Первая мода образована всего 5 особями (14% от всех самок этой группы и 2% от всех самок без яиц на плеоподах). Можно было бы предположить, что состояние гонад у этих особей определено неверно, и что их надо отнести к ювенильным особям, но наименьшая самка с гонадами в IV стадии зрелости имеет длину карапакса 4.9 мм. Следовательно, мелкие самки во II зрелости, ооциты которых только что завершили протоплазматический рост, достигли этой стадии зрелости впервые. Еще одним подтверждением их статуса может служить то, что следующая, ближайшая к ним размерная группа самок без яиц на плеоподах с модой 6.5 мм, объединяет особей с преднерестовыми и нерестовыми гонадами (IV и V стадии зрелости). Это вполне объяснимо, так как после линьки спаривания самки закономерно переходят в модальную группу 6.5 мм, а во время протекания начавшегося после этого вителлогенеза они не линяют и не растут. Диапазон размерного состава креветок с гонадами во II стадии зрелости очень широк: ДК от 4.9 до 11.5 мм. Следовательно, это тоже сборная группировка. Они составляют 44.3% от всех самок без яиц на плеоподах. Несомненно, среди самок с длиной ка-

рапакса более 7 мм должно быть много таких, что готовы нереститься, по крайней мере, второй раз.

Две трети остальных самок этой группы имеют длину карапакса 7–11 мм и это, конечно, нагульные особи, пропустившие нерест. Так называемые “яловые” самки составляют 10.9% от всех самок без яиц на плеоподах.

Перелинявшие перед нерестом и отнерестившиеся самки с модой 6.5 мм переходят в группу с модой 7.5 мм и яйцами на плеоподах (рис. 2д). Среди них преобладают особи с гонадами во II стадии зрелости. У большинства яйца находятся на 1 или 2 стадиях эмбрионального развития, то есть только что отложены. Длина только что отложенных яиц 0.32–0.40 мм, что соответствует летним яйцам этого вида в Северном море [32]. Абсолютная реализованная плодовитость, однако, варьирует практически в тех же пределах, что и у беломорских креветок. Это, видимо, объясняется более мелкими размерами балтийских особей.

Гонады у части самок уже демонстрируют начало вителлогенеза (III стадия зрелости). Что и свидетельствует о непрерывной цикличности размножения и растянутом нерестовом сезоне, в течение которого самки *C. crangon* могут выносить как минимум две кладки.

Но имеется и небольшое количество самок (рис. 2е), в кладках которых яйца находятся на стадии “глазка” (3 и 4 стадии эмбрионального развития), и даже готовые к вылуплению. Следуя логике, изложенной выше, можно предположить, что некоторое количество самок (в данном случае 7%) могут выносить и третью кладку за нерестовый сезон. Длина карапакса этих самок 7–11 мм.

Особняком от всех остальных самок находятся креветки без яиц на плеоподах с гонадами в III стадии зрелости, составляющие 31.6% всех самок без яиц на плеоподах. Они никак не сочетаются с предыдущими группами самок. Это позволило нам предположить, что данная группа креветок относится к группировке, вылупившейся из зимних яиц, чем и обусловлены их более крупные размеры по сравнению с преднерестовыми особями. Возможно также, что крупные креветки с гонадами во II стадии зрелости, упоминавшиеся выше, представляют как раз ту часть самок, которая и будет нереститься зимой.

Если это так, то репродуктивная стратегия самок *C. crangon* в восточной части Балтийского моря аналогична таковой в Северном море, несмотря на различия в размерах тела. К сожалению, по техническим причинам облов креветок в зимнее время нам не доступен и наличие зимненерестующих креветок в Балтийском море остается пока гипотетическим. Но мы не видим возможности по-другому объяснить размерную структуру самок на разных этапах репродуктивного цикла в данном районе.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на вопиющую нехватку сравнимых между собой данных из разных частей ареала *C. crangon*, вырисовываются лишь три разновидности репродуктивной стратегии самок этого вида в разных частях его ареала. Их условно можно назвать “субарктической”, “бореальной” и “субтропической”.

**Субарктическая.** Нерест летний, протекающий примерно с начала июня до конца июля. Каждая самка в течение этого периода нерестится один раз. Несмотря на летнее время, размеры яиц соответствуют “зимним” яйцам бореальной части ареала.

**Бореальная.** Нерест происходит как в летнее, так и зимнее время, почти круглогодично. В нем участвуют две группировки: зимненерестующая (конец ноября – начало марта) с более крупными размерами тел, откладывающая крупные “зимние” яйца, и летненерестующая (конец марта, начало апреля–июль) меньших размеров, откладывающая мелкие “летние” яйца. По крайней мере, в летнее время самки могут вынашивать яйца более одного раза.

**Субтропическая.** Нерест зимний, растянутый с ноября по конец марта – начало апреля. Можно предположить, что размеры откладываемых здесь яиц соответствуют размерам “летних” яиц бореальной части ареала, а у самок наблюдается непрерывная цикличность размножения.

Такой тип репродуктивной стратегии самок у *C. crangon* вполне соответствует логике “исключенного четвертого”: или откладка зимних яиц в летнее (в Субарктике), или летних – в зимнее время (в Субтропиках), или и то, и другое (в Бореальной климатической зоне). Четвертого не дано.

Мы предлагаем эту схему в качестве рабочей гипотезы, которая требует, конечно, всесторонней проверки для ее подтверждения или опровержения.

Кроме авторов в сборе материалов для данной работы принимали участие О.Г. Глушко, Д.О. Гусева, Р. Дитрих, О.М. Потютко, С.А. Судник, А.Б. Цетлин, С.В. Цигвинцев (во время экспедиций на Белое море), а также студенты факультета Биоресурсов и природопользования Калининградского государственного технического университета из группы 08-ВА под руководством С.Ю. Кузьмина (во время летней практики 2010 г. на Куршской косе). Е.В. Лисицкая из Института биологии Южных морей (Севастополь) прислала нам информацию о крангоне Черного моря, а Ч.М. Нигматуллин помог с переводом аннотации на английский язык. Мы выражаем всем перечисленным выше лицам свою самую искреннюю благодарность.



## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Беренбейм Д.Я., Маркова Л.Л., Нечай С.И. Балтийское море // Очерки природы. Калининград: Янтарный сказ, 1999. С. 92–123.
2. Блащизин А.И. Типы донных осадков // Геология Балтийского моря. Вильнюс: Мокслас, 1976. С. 187–213.
3. Буруковский Р.Н. Некоторые вопросы оогенеза у розовой креветки (*Penaeus duorarum*) // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. 1970. Т. 58. № 6. С. 56–66.
4. Буруковский Р.Н. Методика биологического анализа некоторых тропических и субтропических креветок // Промыслово-биологические исследования морских беспозвоночных. М.: Тр. Всес. н.-иссл. ин-та рыбн. хоз. и океаногр., 1992. С. 77–84.
5. Буруковский Р.Н. О распространении и биологии креветки *Plesionika martia* (A. Milne-Edwards, 1883) в водах Западной Африки // Питание морских беспозвоночных в разных вертикальных и широтных зонах. М.: ИО РАН, 1993. 41–54.
6. Буруковский Р.Н. Зоология беспозвоночных. СПб.: Проспект науки, 2010. 960 с.
7. Буруковский Р.Н. Глубоководные креветки семейства Nematocarcinidae: история изучения, систематика, географическое распространение, биологическая характеристика. СПб.: Проспект науки, 2012. 287 с.
8. Буруковский Р.Н., Андреева В.М. О географическом распространении, батиметрическом распределении и биологии креветки *Acanthephyra pelagica* (Risso 1816) (Decapoda, Orphoridae) // Journ. of Siberian Federal University. Biology. 2010. № 3. С. 303–321.
9. Буруковский Р.Н., Островский И.С. О биологии креветки *Plesionika heterocarpus* (Costa, 1871) (Decapoda, Natantia, Pandalidae) у Атлантического побережья Марокко // Биологические науки. 1983. № 1. С. 35–45.
10. Буруковский Р.Н., Судник С.А. Некоторые аспекты оогенеза креветки *Aristeus varidens* (Decapoda, Aristeidae) // Зоол. журн. 2004. Т. 83. № 3. С. 288–298.
11. Буруковский Р.Н., Трунова А.В. О питании креветки *Crangon crangon* (Decapoda, Crangonidae) в Кандалакшском зал. Белого моря в июле и сентябре 2004 года // Морские промысловые беспозвоночные и водоросли (биология и промысел). К 70-летию со дня рождения Б.Г. Иванова. Тр. Всес. н.-иссл. ин-та рыбн. хоз. и океаногр. 2007. Т. 147. С. 181–203.
12. Гринцов В.А., Мурина В.В., Киселева Г.А., Безвушко А.И. Отряд десятиногие раки // Карадаг. Гидробиологические исследования. Сб. науч. тр., посвящ. 90-летию Карадаг. науч. станции им. Т.Н. Вяземского и 25-летию Карадаг. природного заповедника НАН Украины. Симферополь: СОНАТ, 2004. Кн. 2. С. 378–384.
13. Зенкович В.П. Черное и Азовское моря // Океанографическая энциклопедия. Л.: Гидрометеиздат, 1974. С. 583–588.
14. Кауфман З.С. Особенности половых циклов беломорских беспозвоночных, как адаптация к существованию в условиях высоких широт. Л.: Наука, 1977. 265 с.
15. Кузнецов В.В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М.-Л.: Изд-во Академии наук, 1960. 322 с.
16. Кузнецов В.В. Биология массовых и наиболее обычных видов ракообразных Баренцева и Белого морей. М.-Л.: Наука, 1964. 243 с.
17. Макаров Ю.Н. Десятиногие ракообразные // Фауна Украины. Т. 26. Высшие ракообразные. К.: Наукова думка, 2004. 430 с.
18. Марфенин Н.Н., Бек Е.В. Межгодовые различия в размножении мидий вблизи ББС МГУ // Материалы V научной конференции Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова. 10–11.08.2000 г. Сборник статей. М.: “Русский университет”, 2001. С. 48–49.
19. Судник С.А. Оогенез креветки *Glyphus marsupialis* Filhol, 1884 (Decapoda, Pasiphaeidae) // Морские промысловые беспозвоночные и водоросли (биология и промысел). К 70-летию со дня рождения Б.Г. Иванова. Тр. Всерос. н.-иссл. ин-та рыбн. хоз. и океаногр. 2007. Т. 147. С. 237–253.
20. Anonym. Report of the Working group on *Crangon* fisheries and life history (WGCRAN). Intern. Council Explor. Sea (ICES CM 2011/SSGEF:11). 2011. 43 p.
21. Boddeke R. The occurrence of “winter” and “summer” eggs in the brown shrimp (*Crangon crangon*) and the impact on recruitment // Intern. Council Explor. Sea (ICES). С.М./К:27. Shellfish Committee. 1981. 22 p.
22. Borcea L. Nouvelles observations sur la fauna côtière du littoral Roumain de la mer Noire // Ann. Sci. De l’Université de Jassy. 1929. Т. 15. P. 287–298.
23. Burukovsky R.N., Sudnik S.A. On realized fecundity of Northern shrimp (*Pandalus borealis*) at Flemish Cap during spring–summer 1996 // Northwest Atlantic Fisheries Organization (NAFO). Scient. Council meeting. September 1997. Serial № 2941. 5 p.
24. Caspers H. Quantitative Untersuchungen über die Bodentierwelt des Schwarzen Meeres in bulgarischen Küstenbereich. Archiv für Hydrobiologie. 1951. Bd. 45. 192 S.
25. Crivelli A.J. Biology of three malacostraca (Decapoda) in a mediterranean lagoon with particular emphasis on the effect of rapid environmental changes on the activity (catchability) of the species // Estuaries, Coastal and Shelf Sci. 1982. № 15. P. 591–604.
26. Ehrenbaum E. Zur Natugeschichte von *Crangon vulgaris* Fabr. // Mitt. der Section für Küsten- und Hochseefischerei. Berlin: W. Möser Hofbuchhandlung, 1890. 124 S.
27. Geldiay R., Kocataş A. Report on a collection of Natantia (Crustacea Decapoda) from the Bay of Izmir and its neighbourhood // Sci. Rep. Fac. Sci., Ege Univer. 1968. № 51. P. 3–46.
28. Gelin A., Crivelli A.J., Rosecchi E., Kerambrun P. Is the brown shrimp *Crangon crangon* (L.) population of the Vaccarès lagoon (Camargue, France, Rhône delta) an annual population? // Com. Rendu. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie. 2000. № 323. P. 741–748.
29. Georgiades C., Georgiades G. Zur Kenntnis der Crustacea Decapoda des Golfes von Thessaloniki // Crustaceana. 1974. V. 26. № 3. S. 240–248.

30. *Gunnarsson B., Asgeirsson P.H., Ingolfsson A.* The rapid colonization by *Crangon crangon* (Linnaeus, 1758) (Eucarida, Caridea, Crangonidae) of Icelandic coastal waters // *Crustaceana* 2007. V. 80. № 6. P. 747–753.
31. *Gutu M.* Recent changes in the Decapod fauna of Romanian black sea littoral // *Trav. Mus. Hist. nat. "Grigoriu Antipa"*. 1980. V. XXI. Bukureşti. P. 103–109.
32. *Havinga B.* *Der Granat (Crangon vulgaris Fabr.)* in den holländischen Gewässern // *J. Council.* Bd. V. 1930. № 1. S. 57–87 S.
33. *Hayward P.J., Ryland J.S.* The marine fauna of the British Isles and North-West Europe // Oxford: Clarendon Press. 1990. V. 1. 628 p.
34. *Healy B., McGrath D.* Marine fauna of Co Wexford – 10. The Crustacea Decapoda of inertial and brackish water habitats // *Ir. Nat. J.* 1988. V. 22. № 11. P. 470–473.
35. *Heerebout G.R.* Distribution and ecology of the Decapoda Natantia of the estuarine region of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt // *Netherlands J. Sea Res.* 1974. V. 8. №1. P. 73–93.
36. *Köhn J., Gosselck F.* Bestimmungsschlüssel der Malakostraken der Ostsee // *Mitt. Zool. Mus. Berl.* 1989. Bd. 65. 114 S.
37. *Komassara P.* Brown shrimp *Crangon crangon* (L. 1758) from the southern Baltic // *Bull. of the Sea Fisheries Institute. Gdynia:* 1984. V. 15. № 1–2 (81–82). P. 38–44.
38. *Lagardère J.-P.* Les crevettes des côtes du Maroc // *Travaux de l'Institut Scientifique Cherifien et de la Faculté des Sciences. Serie Zoologie.* Rabat. 1971. № 36. 140 p.
39. *Meixner R.* Reproduction of the sand shrimp, *Crangon crangon* (L.) // *FAO Fisheries Report.* 1968. № 57. V. 2. P. 259–264.
40. *Oh C.-W., Hartnoll R.G.* Reproductive biology of the common shrimp *Crangon crangon* // *Marine Biology.* 2003. V. 144. P. 303–316
41. *Plymouth Marine Fauna.* Compiled from the Records of the Laboratory Marine Biological Association of the United Kingdom. Third Edition. 1957. 310 p.
42. *Rosecchiet E., Noël P.-Y., Crivelli A.J.* Fresh and brackish waters decapod Crustacea of the Camargue (Rhône delta, France) // *Crustaceana.* 1998. V. 71. № 3. P. 281–298.
43. *Siegel V., Damm U., Neudecker T.* Sex-ratio, seasonality and long-term variation in maturation and spawning of the brown shrimp *Crangon crangon* (L.) in the German Bight (North Sea) // *Helgoland Mar. Res.* 2008. V. 62. № 4. P. 339–349.
44. *Thurston M.H.* The marine flora and fauna of the Isles of Scilly. Crustacea, Eucarida // *J. nat. Hist.* 1970. № 4. P. 239–248.
45. *Viegas I., Martinho F., Neto J., Pardal M.* Population, distribution and secondary production of the brown shrimp *Crangon crangon* (L.) in a southern European estuary. Latitudinal variations // *Scientia Marina.* 2007. V. 71. № 3. P. 451–460.
46. *Walker A.O.* Revision of the Podophtalmata and Cumacea of Liverpool Bay to May, 1892 // *Proc. Trans. Liverpool Biol. Soc.* 1892. V. VI. Liverpool: P. 96–104.
47. *Wollebaek A.* Remarks on Decapod Crustaceans of the North Atlantic and Norwegian fiords. I. Notes on various Macrura // *Bergens Museum Aarbog.* 1908. № 12. P. 24–30.
48. *Zariquiey Alvarez R.* Crustaceos decapodos ibéricos // *Inv. Pesq.* 1968. V. 32. 510 p.

## Female Reproductive Biology of Shrimp *Crangon crangon* (L.) (Decapoda, Crangonidae)

R. N. Burukovsky, E. S. Ivanov

The current hypothesis on the latitude intraspecific variations of the reproductive strategy in shrimp *Crangon crangon* is developed. (1) *Subarctic type*. The summer spawning is from June to the middle of July. The egg size is equal to “winter” eggs in shrimps of the boreal zone. (2) *Boreal type*. The spawning period is nearly year-round. There are two seasonal spawning groups: winter-spawning (November–March) large-sized females with large “winter” eggs, and summer-spawning (April–June) middle-sized females with small “summer” eggs. (3) *Subtropical type*. The spawning is in winter (November–April), the egg size is admittedly similar to “summer” eggs of boreal shrimps. This spectrum of reproductive strategies corresponds to the logic of “excluded fourth”: or summer spawning by “winter” eggs (Subarctic), or winter-spawning by “summer” eggs (Subtropics), or both variants (Boreal zone). The fourth is not given.