

НАЦИОНАЛЬНАЯ
АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
им. А.О. КОВАЛЕВСКОГО

Одесский филиал

Ф А У Н А УКРАИНЫ

В Сорока томах

Редакционная коллегия

*И.А. АКИМОВ (председатель), В.А. ТОПАЧЕВСКИЙ, В.Г. ДОЛИН,
В.И. МОНЧЕНКО, М.Д. ЗЕРОВА, Э.М. ПИСАНЕЦ, А.Г. РАДЧЕНКО,
В.П. ШАРПИЛО, В.И. ЛЫСЕНКО, А.Я. ЩЕРБУХА, Г.А. ГОРОДИСКАЯ,
И.В. ДОВГАЛЬ (секретарь)*

КИЕВ
НАУКОВА ДУМКА
2004

НАЦИОНАЛЬНАЯ
АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
им. А.О. КОВАЛЕВСКОГО
Одесский филиал

ФАУНА УКРАИНЫ

Том 26

ВЫСШИЕ РАКООБРАЗНЫЕ

Выпуск 1—2

Ю.Н. МАКАРОВ

ДЕСЯТИНОГИЕ
РАКООБРАЗНЫЕ

ПРОЕКТ
«НАУКОВА КНИГА»

КИЕВ
НАУКОВА ДУМКА
2004

В монографии изложены сведения о внешнем и внутреннем строении десятиногих раков, показаны функции отдельных органов в нормальном состоянии и в связи с изменением условий внешней среды. Приведены данные об онтогенезе, экологии, болезнях и хозяйственном значении раков. Даны определительные таблицы, характеристики семейств, родов и видов. Рассмотрены экологические особенности каждого вида, а также его распространение.

Для зоологов-систематиков, гидробиологов, экологов, специалистов рыбного хозяйства, преподавателей вузов, студентов.

В монографії викладено відомості щодо зовнішньої та внутрішньої будови десятиногих раків, показано функції окремих органів у нормальному стані та у зв'язку зі зміною умов навколишнього середовища. Наведено дані щодо онтогенезу, екології, хвороб і господарського значення раків. Дано визначальні таблиці, характеристики родин, родів і видів. Розглянуто екологічні особливості кожного виду, а також його поширення.

Для зоологів-систематиків, гідробіологів, екологів, фахівців у галузі рибного господарства, викладачів вузів, студентів.

The monograph presents information a outer and inner structure of decapods, functions of their organs in norm and under conditions of environmental variations, ontogenesis, ecology, diseases and practical significance «Déterminants, characteristics of families, genera and species are given» Ecological peculiarities of each species and its propagation are described.

Intended for zoologists dealing with taxonomy, for hydro-biologists, ecologists, specialists in fish farming, lecturers and students of higher schools.

Редактор выпуска
В.И. МОНЧЕНКО

*Утверждено к печати ученым советом
Института биологии южных морей им. А. О. Ковалевского
Одесский филиал*

Редакция медико-биологической, химической
и геологической литературы

Редакторы *Т.Л. Горбань, М.Н. Гусарь*

ПРЕДИСЛОВИЕ

Десятиногие раки — это большая группа беспозвоночных животных, встречающихся практически во всех широтах Мирового океана и заселяющих морские, пресные и солоноватые водоемы. Большинство из них ведут придонный образ жизни на небольшой глубине. Однако встречаются роды, например *Pontophylus*, обитающие на глубине более 4000 м. Некоторые виды десятиногих раков либо совершенно покидают водную среду, либо периодически возвращаются в нее. Известно также, что многие креветки обитают в подземных водах в условиях полной темноты.

Всего в Мировом океане насчитывается около 40 тыс. видов (Map, 1980). Многие из них являются ценными пищевыми объектами и используются промыслом. Так, список только креветок, имеющих промысловое значение, насчитывает 342 вида, в том числе 3 вида в южных морях бывшего СССР. Кроме креветок во многих странах добывают крабов, лангустов, омаров и речных раков. Учитывая пищевую ценность этих животных, в последнее время все большее значение приобретает их использование в аквакультуре. Искусственное выращивание десятиногих раков успешно может осуществляться только при глубоких знаниях биологических особенностей конкретных видов. Особенно важны знания по экологии личинок, ведущих, как правило, планктонный образ жизни.

Данный выпуск является итогом многолетних исследований автора по экологии десятиногих раков и их личинок в Черном и Азовском морях. В отечественной литературе вопросы, связанные с морфологией, анатомией и физиологией, онтогенезом и размножением десятиногих раков, освещены недостаточно. Поэтому автор счел необходимым привести эти данные в соответствующих главах, обобщив имеющиеся литературные источники за последнее столетие.

Материалы для собственных исследований были получены в многочисленных экспедициях в Черное море на нис «Миклухо Маклай», включая все прибрежные воды Украины, России, Грузии, Болгарии и Румынии в период с 1969 по 1985 г., а также в береговых экспедициях в различные акватории Черного моря от Голубой бухты (Геленджик) до Дуная, где работы проводились с помощью маломерных судов. Кроме того, были обработаны пробы нейстона, собранные сотрудниками Одесского филиала Института биологии южных морей НАН Украины в восточной и западной областях Черного моря, а также в Азовском море в период с 1965 по 1967 г. Эти материалы дополнили собственные исследования автора.

В связи с тем что личинки десятиногих раков обитают преимущественно у поверхности воды, в качестве основного орудия лова применяли трехъярусную планктонно-нейстонную сеть конструкции Ю.П. Зайцева (1970), позволяющую вести синхронный облов личинок как из слоя нейстона

0—5 см, так и из подстилающих микрогоризонтов воды 5—25 и 25—45 см. Применение этой сети дает возможность сравнительной количественной оценки населения верхнего слоя пелагиали от пленки поверхностного натяжения до глубины 45 см. В некоторых случаях использовали другие сети (ПНС-2, НС, сеть Джеди), для качественного учета применяли нейстонный трал. Для сбора и учета послеличиночных стадий креветок и крабов с борта судна использовали трал Сигсби, который для прибрежных сборов специально переоборудовали так, чтобы нижняя подбора огибала неровные поверхности грунта и не собирала водоросли. По упомянутой выше методике было получено более 3 тыс. проб нейстона и планктона и более 500 траловых проб.

Идентификацию личинок декапод проводили двумя путями: 1) яйценосных самок известного вида содержали в аквариуме до выклева личинок с дальнейшим изучением их метаморфоза; 2) методом исключения, т. е. когда известно, что в данном закрытом от моря водоеме живет и размножается только один известный вид.

Всего в Черном море за последнее столетие зарегистрировано 38 видов представителей отряда Decapoda. В представленный выпуск не вошли виды, попытка акклиматизации которых предпринималась в некоторых водоемах северо-западного Причерноморья. Это дальневосточная креветка *Pandalus kessleri* в Хаджибейском лимане и *Macrobrachium niponensis* в Кучурганском лимане (водоем-охладитель Молдавской ГРЭС). Первый из них не прижился в связи с изменением среды обитания, второй — по наблюдениям 2002 г., успешно живет и размножается. В предлагаемые идентификационные таблицы не вошли также такие крабы, как *Planes minutus* и *Cancer pagurus*, упомянутые в «Определителе Черного и Азовского морей» (1969). До настоящего времени нет достоверных источников о нахождении в Черноморско-Азовском бассейне этих видов.

За время подготовки к печати в Черном море обнаружен новый вселец — краб *Egioricheir sinensis*, краткие сведения о котором приводятся в соответствующем разделе. В Черноморско-Азовском бассейне вид требует дальнейшего изучения.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КЛАССА РАКООБРАЗНЫХ

Класс ракообразных (Crustacea) относится к типу членистоногих (Arthropoda). Имеется гипотеза, согласно которой представители класса происходят от тралобитов — ныне вымерших морских членистоногих. Однако по многим признакам строения ракообразные, как и все представители членистоногих, близки к кольчатым червям. Принято считать, что в очень далекие геологические эпохи именно от кольчатых червей, близких к полихетам, отделились предки современных членистоногих. В результате длительной эволюции панцирь ракообразных стал выполнять функцию скелета. Не исключена возможность, что упрочнение внешних покровов водных червеобразных предков служило приспособлением к защите внутренних органов от повреждений.

В ходе дальнейшего эволюционного процесса предки ракообразных приобрели расчлененные подвижные конечности, которые приводились в движение специализированными группами мышц. Последние, как правило, поперечнополосатые и обладают исключительно высокой способностью к сокращению. Они всегда прикрепляются к панцирю.

Одним из наиболее важных признаков, характеризующих класс ракообразных, является наличие антенн, часто двух пар. В соответствии с этим признаком в последнее время выделен отдельный подтип членистоногих (Antennata), объединивший животных, ранее относящихся к подтипам хелицерных, у которых клешня аналогична антеннам ракообразных и трахейнодышащих, имеющих пару усиков, также аналогичных антеннам. В подтип Antennata вошли все ракообразные.

Характерным признаком ракообразных является наличие жабр. С их помощью дышат все те ракообразные, которые приспособились к жизни на суше, но в этом случае жабры находятся во влажной среде. Они имеют очень тонкие стенки, через которые растворенный в воде кислород проникает в кровь. У большинства ракообразных жабрами служат выросты грудных ног, у некоторых групп (ротоногие и равноногие) в жабры превращены брюшные конечности. В связи с изложенным выше в современной систематике класс ракообразных принято относить к подтипу жабродышащих (Branchiata). Однако следует помнить, что у многих ракообразных жабры отсутствуют. К таковым относятся усонogie, веслонogie, мистакокариды и ракушковые. Дыхание этих животных совершается всей поверхностью тела.

Характерная особенность ракообразных — наличие хитинового покрова, разделенного на ряд сегментов. К каждому сегменту прикрепляется соответствующая пара конечностей. Однако у многих представителей (например, отряд Decapoda) сегменты сливаются и становятся трудноразличимыми. Особенно это касается сегментов передней части тела.

В головной части располагаются зрительные органы и антеннулы, за которыми следуют антенны, мандибула и две пары максилл. В области груди находятся ногочелюсти, или максиллоподы, а также ходильные ноги (переоподы), служащие для передвижения животных в пространстве. Брюшко, или задняя часть туловища, часто не имеет конечностей либо они слабо выражены. У многих групп на конце брюшка имеются особые парные выросты — фурка, у Машсовтхаса — небольшой сегмент, называемый тельсоном. У многих представителей Malacostraca, например у десятиногих раков, на ранних стадиях личиночного развития имеется фурка, но в конце метаморфоза она превращается в тельсон.

У большинства ракообразных есть глаза, которые устроены так же, как и у других членистоногих. У одних представителей глаза сидят на стебельках, у других они расположены непосредственно на поверхности тела. При этом часто в начале личиночного развития глазные стебельки отсутствуют, а затем образуются и по сравнению с телом достигают значительных размеров. У ветвистоусых ракообразных сложные глаза сливаются в один непарный глаз. У личинок на стадии науплиуса сложные глаза еще не развиты, но имеется один непарный простой — науплиальный глаз. У многих видов этот глаз сохраняется и после завершения метаморфоза, у веслоногих он служит в качестве светочувствительного органа в течение всей жизни. У подземных видов глаза не развиваются, и животные ориентируются в пространстве с помощью таких органов чувств, как антенны и антеннулы, которые у всех представителей ракообразных богаты различными чувствительными щетинками, осуществляющими функции обаяния, осязания и познания химического состава воды.

У наиболее примитивных ракообразных грудные конечности выполняют три основные функции: двигательную, дыхательную и подачи пищи ко рту. Каждая конечность снабжена несколькими лопастями, расположенными на ее внутреннем и наружном краях. Некоторые из наружных лопастей превращены в жабры, другие вызывают ток воды ко рту, третьи служат веслами. Однако у большинства ракообразных наблюдается разделение функций между разными конечностями.

У таких ракообразных, как веслоногие, мистакокариды, усонogie, ракушковые, жабры отсутствуют, дыхание осуществляется всей поверхностью тела. Кислород доставляется от жабр, если они имеются, до других органов тела с помощью гемолимфы или крови по так называемой незамкнутой кровеносной системе. Если кровеносная система имеется, например у высших ракообразных, то кровь приводится в движение биением сердца, которое размещено либо в грудном отделе, либо в брюшном, но всегда на спинной стороне. У большинства ракообразных кровь движется по полостям между внутренними органами. В крови часто растворены дыхательные пигменты: гемоглобин и гемоциан, в котором железо заменено медью. Дыхательные пигменты связывают большое количество кислорода.

Органами выделения у ракообразных служат антеннальные и максиллярные железы.

Большинство ракообразных раздельнополы, но среди них встречаются и гермафродиты. Имеются виды, которые способны развиваться партеногенетически, т. е. без оплодотворения. Яйца редко откладываются в водную толщу. Чаще всего самка носит их на себе в особой выводковой камере или в яйцевых мешках. У десятиногих раков (кроме семейств *Repaeidae* и *Decapoda*) яйца вынашиваются на брюшных конечностях — плеоподах. Из яиц выклеваются личинки, которые развиваются с метаморфозом. Выклев происходит чаще всего на стадии науплиуса, превращающегося затем в метанауплиус. У большинства семейств десятиногих раков стадии наупли-

ус и метанауплиус протекают во время эмбриогенеза, выклев — на стадии зоэа. Каждая из стадий свободноплавающих личинок заканчивается линькой, после которой особь увеличивается в размерах, возникают дополнительные образования или редуцируются имеющиеся.

Более детальное описание ракообразных, обитающих в водах Украины и сопредельных территорий, приводится в отдельных выпусках монографического издания «Фауна Украины». Сведения о представителях отряда Decapoda приведены в соответствующей части данной книги.

В целом систематика ракообразных окончательно не разработана и, очевидно, в настоящее время не совершенна. Это объясняется тем, что постоянно обнаруживаются новые представители, которых исследователи относят к этой обширной группе. Так, вначале класс Crustacea было принято делить на 2 подкласса — низшие Entomostraca и высшие Malacostraca. Однако, как указывает Ф.Д. Мордухай-Болтовской (1969), низшие ракообразные состоят из нескольких однородных групп, не имеющих никаких общих признаков. Поэтому обширную группу низших ракообразных теперь подразделяют не на отряды, как было принято ранее, а на подклассы, отличающиеся друг от друга не менее, чем от высших ракообразных. Схема классификации класса Crustacea имеет следующий вид:

<i>Подклассы</i>	<i>Надотряды</i>	<i>Отряды</i>	<i>Подотряды</i>
Cephalocarida		Phillopoda	Cladocera Notostraca
Branchiopoda		Anostraca	Conchostraca
Remipedia		Myodocopida	
Ostracoda		Podocopida Ascothocarida	
		Copepoda	Harpacticoida Calanoida Cyclopoida
Maxillopoda		Branchyura Mystacocarida	
		Cirripedia	Thoracica Acrotocarica Rizocephala
	Hoplocarida Philocarida	Stomatopoda Leptostraca Thermosbaenacea Tanaidacea Isopoda Cumacea	
	Peracarida	Amphipoda Speleogriphacea Misidacea Bathynellacea	
Malacostraca	Syncarida	Anospidocea Amphionidacera Euphausiacea Decapoda	
	Eucarida		

Отряды, относящиеся к подклассу Malacostraca, также разделяются на большое количество подотрядов. Таким образом, принято различать 6 подклассов Crustacea.

Таблица для определения подклассов Crustacea

- 1 (2). Антенны расположены позади рта **Cephalocarida**
- 2 (3). Антенны расположены впереди рта.
- 3 (4). Тело заключено в двустворчатую неприкрепленную раковину **Ostracoda**
- 4 (5). Двустворчатая раковина отсутствует или же иной формы.
- 5 (6). Грудные конечности служат одновременно для плавания, дыхания и направления пищи ко рту **Branchiopoda**
- 6 (7). Грудные конечности функционально разделены.
- 7 (8). Голова помимо обычных двух пар антенн несет парные лобные выросты **Remipedia**
- 8 (9). Голова иного строения.
- 9 (10). Брюшные конечности отсутствуют. Число сегментов тела не превышает 4—6 **Maxillopoda**
- 10 (9). Брюшные конечности всегда присутствуют. Количество сегментов тела состоит из 20—21. **Malacostraca**

Если большинство подклассов Crustacea принято делить на отряды, то подкласс Malacostraca, самый многочисленный по количеству видов, делят еще на 5 надотрядов.

Таблица для определения надотрядов Malacostraca

- 1 (2). Карапакс отсутствует. Грудные и брюшные сегменты одинаковы и имеют сходное строение **Syncarida**
- 2 (3). Карапакс имеется. Грудные и брюшные сегменты отличаются друг от друга.
- 3 (4). Карапакс имеет вид тонкой двустворчатой раковины . . . **Phillocarida**
- 4 (5). Карапакс иной формы.
- 5 (6). Голова срастается только с одним (иногда с двумя) грудными сегментами. Имеется выводковая сумка **Peracarida**
- 6 (7). Голова срастается с большим количеством сегментов. Выводковая сумка отсутствует.
- 7 (8). Карапакс короткий, не превышает трех задних грудных сегментов **Норюса^а**
- 8 (7). Карапакс покрывает все головные и грудные сегменты . . . **Еиса1^а**

Количество известных видов представителей класса ракообразных значительно варьирует в пределах подклассов и надотрядов. Ниже приведено количество видов и родов по различным регионам:

	Мировой океан	Азово-Черноморский бассейн
Подкласс		
Malacostraca	20 586 (3184)	217 (116)
Maxillopoda	10 480 (1372)	172 (89)
Ostracoda	5650 (695)	95 (47)
Branchiopoda	821 (94)	15 (10)
Cephalocarida	10 (4)	Не обнаружен
Remipedia	1 (1)	"
Надотряд		
Eucarida	10 086 (1286)	37 (27)
Peracarida	9980 (1744)	180 (89)
Норюса	350 (68)	Не обнаружен
Phillocarida	10 (4)	" "
Syncarida		

Всего в Мировом океане насчитывается немного менее 40 тыс. видов ракообразных, из них в Черноморско-Азовском бассейне обитают лишь 504 вида, принадлежащие 265 родам.

Ракообразные встречаются в водоемах любого типа. Трудно найти водоем, в котором не жили бы представители класса Crustacea. Они приспособились к жизни в очень разнообразных условиях: обитают в морской или пресной воде, на дне или в толще воды, в подземных источниках и в гипергалинных водоемах. Многие ведут паразитический образ жизни, некоторые виды приспособились к наземному образу жизни.

Размеры ракообразных варьируют от долей миллиметров до нескольких десятков сантиметров, иногда длина тела, включая конечности, измеряется метрами.

Ракообразные играют очень важную роль в круговороте веществ и в энергетике природы в целом. Они выступают в качестве посредников, делающих создаваемое в водоемах органическое вещество доступным для рыб и других крупных водных животных. Например, большинство пелагических рыб питаются планктонными ракообразными, некоторые киты употребляют в пищу эуфазиевых рачков. Важно еще и то, что ракообразные используют в пищу огромные массы погибших водных животных, обеспечивая таким образом очищение водоемов.

Многие ракообразные непосредственно используются человеком в качестве деликатесного продукта питания. В промышленном масштабе добывают эуфазиевых раков, креветок, крабов, омаров, речных раков, лангустов и других представителей Crustacea. Из ракообразных также добывают витамины, хитизан и другие необходимые в человеческой деятельности продукты.

Большой спрос на мировом рынке на съедобные виды ракообразных, а также ухудшение экологической обстановки во многих регионах нашей планеты привели к уменьшению природных запасов этих животных. Поэтому в последнее десятилетие проводится активная работа по искусственному выращиванию ценных видов ракообразных.

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

Наружное строение

ПОКРОВЫ ТЕЛА

Для всего отряда Decapoda, как и для многих других представителей ракообразных, общим признаком является отсутствие осевого скелета. Его заменяют внешние покровы тела (*экзоскелет, кутикула, экзувий*), обычно твердые, упругие и пропитанные известковыми образованиями. Подвижность отдельных участков тела достигается за счет сегментации. Как правило, тело десятиногих раков состоит из ряда сегментов и разделяется на три основных отдела: *головогрудь, абдомен и тельсон*. Каждый отдел снабжен придатками в виде выростов и конечностей различного функционального назначения. Как сегменты тела, так и их придатки покрыты панцирем, толщина которого зависит от видовой принадлежности, возраста или физиологического состояния животного, а также от других факторов, связанных с экологическими особенностями вида. Например, у личиночных стадий внешние покровы тела тонкие, часто прозрачные, у послеличиночных стадий сразу после линьки они также тонкие и утолщаются по мере затвердения покровов.

Кутикула — это многослойное и сложное образование (рис. 1). Наружный слой кутикулы принято называть *эпикутикулой*, которая, в свою очередь, состоит из двух слоев — поверхностной мембраны и более толстого базального слоя, от последнего отходят шипы, или микротрихии. Шипы и базальный слой содержат вертикальные каналы, наполненные минерализованными кристаллами.

Под эпикутикулой находится *экзокутикула*, состоящая из пластинок, в них проходят горизонтальные фибриллы. Смежные пластинки связаны вертикальными или косыми фибриллами. Во всей экзокутикуле, за исключением ее наружной зоны, просматриваются отдельные призмы, разделенные интерпризматическими участками, или перегородками. Форма поперечного сечения и диаметр призм варьируют: чем меньше призмы, тем больше интерпризматические перегородки, наружная зона, лишенная призм, полностью минерализована. Основным минеральным компонентом экзокутикулы является кальций. В хорошо минерализованных областях находятся относительно большие кристаллы и агрегаты кристаллов, а также большие кристаллы; в плохо минерализованных областях имеются маленькие плоские кристаллы. Поровые каналы пронизывают как призмы, так и минерализованные области.

За экзокутикулой следует так называемый пигментный слой, содержащий каротиноиды. У креветок *Processa edulis* и *Lysmata seticaudata* в этом слое находится 95 % каротиноидов, где основным компонентом является астаксантин, достигающий 60 % всех каротиноидов (Noël, Couturier, Bhaud, 1981).

Внутренний слой — *эндокутикула* — состоит из отдельных пластин. В них фибриллы и длинные оси кристаллов расположены горизонтально и

параллельно друг другу. Фибриллы проходят в трубках, образованных неорганическими кристаллами, поровые каналы содержат нитчатый материал с небольшими кристаллами.

Описанное выше строение карапакса изучено на примере краба *Cancer pagurus* L. Хергдатом и соавт. (Hegdahl et al., 1977). Слоистость кутикулы определяется изменением направления фибрилл и от осей кристаллов на разных вертикальных уровнях, а также различием в степени минерализации различных ее участков.

Связь с окружающей средой происходит благодаря наличию в кутикуле вертикальных каналов, через которые проходят всевозможные сигналы от чувствительных щетинок и пор к нижним слоям — *гиподерме и эпидерме*, состоящим из клеток. На поверхности кутикулы краба *Carcinus maenas* находится около 4 тыс. так называемых воротниковых органов, которые представлены в виде овальных углублений диаметром 8—9 мкм и глубиной 12 мкм. Со дна этих органов поднимаются конусообразные выросты высотой до 1,5 мкм с порами на вершинах (Gnatzy et al., 1984).

Самый нижний слой кутикулы заканчивается базальной мембраной.

За время онтогенеза в кутикуле десятиногих раков происходят сложные физиологические процессы, связанные прежде всего с ростом и линькой. Развитие и минерализация кутикулы совершаются за счет деятельности эпидермальных клеток одновременно с разрушением и резорбцией самого экзоскелета в предлиночном периоде. Отлагаемая клетками органическая матрица состоит из аморфного основного вещества и концентрических волоконистых пластинок. Минерализация этой матрицы осуществляется путем отложения уже упомянутых кристаллов и наблюдается, например, у речных раков лишь на второй день после линьки. Она происходит внутри и вдоль волокон в процессе деятельности эпидермальных клеток и их тонких отростков в поровых каналах. Кристаллы карбоната кальция не обнаруживают никакой упорядоченной ориентации. В поровых каналах и в основном субстрате между волокнами в области соединения экзокутикулы с эндокутикулой имеются системы более крупных кристаллов кальцита, образующихся в результате перекристаллизации (Travis, 1963).

У краба *Carcinus maenas* предлиночная ресорбция кальция заключается в активном транспорте его внутрь гиподермы, послелиночная кальцификация — в активном выведении кальция из гиподермы. Активный транспорт кальция в двух направлениях, осуществляемый гиподермой, сопровождается изменением формы и размеров эпителиальных клеток (Roer, 1980). Образование матрицы происходит в первые сутки после линьки одновременно с обезызвествлением (Yano, 1980).

В момент линьки новая кутикула у краба *Callinectes sapidus* состоит в основном из белка и хитина, предшественники которого, вероятно, синтезируются в клетках крови железы средней кишки (Stevenson, Hettick, 1980) и совершенно не содержат кальция. Через несколько часов после линьки основным компо-

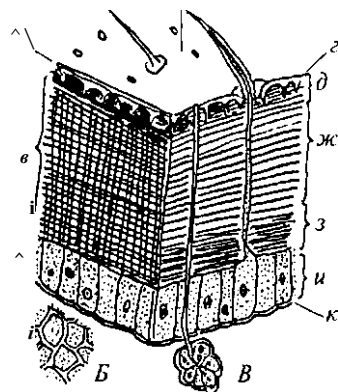


Рис. 1. А — схема строения кутикулы декапод: а — поверхность, б — интерплазматические перегородки, в — эндокутикула, г — эпикутикула, д — пигментный слой, ж — слой кальция, з — некальцинированный слой, и — гиподерма и эпидерма, к — базальная мембрана; Б — горизонтальный срез через пигментный слой эндокутикулы; В — пористый канал, вертикальный срез через эпикутикулу (из М. Вассеско, 1967)

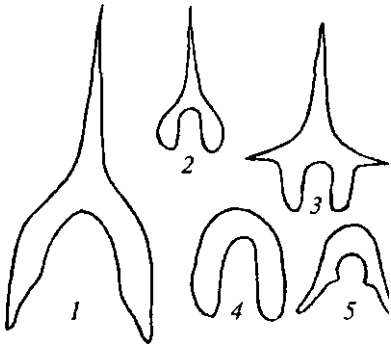


Рис. 2. Схема строения карапакса личинок крабов (вид спереди):
 / — *Inachus*, 2 — *Carcinus*, 3 — *Portunus*, 4 — *Ebalia*,
 5 — *Pinnotheres*

нентом кутикулы становятся соли кальция, в то время как относительное содержание белка и хитина снижается. В первые 15 мин после линьки упругость новой кутикулы возрастает в 3 раза, с ростом минерализации кутикула становится более твердой, но утрачивает упругость. У этого краба кальцификация кутикулы начинается между 10 и 24 ч после линьки. Абсолютное количество кальция повышается к 10²-м суткам послелиночного периода и в это время достигает 15,4 мг/м² поверхности (Dendirger, Alterman, 1983).

Кроме уже упомянутых белка, солей кальция и хитина кутикула содержит микроэлементы — железо, марганец, свинец и др.

Опытным путем установлено, что в сброшенном панцире *Carcinus maenas* прежде всего разрушается мембранный слой — он полностью исчезает за 11 сут. Наиболее устойчива эпикутикула, первые признаки изменений в которой обнаруживаются через 64 сут (Yoss-Foucart et al., 1984).

Головогрудь (цефалоторакс). Первые 13 сегментов (тергитов) тела срослись вместе (что характерно для всего отряда Decapoda) и покрыты как сверху, так и по бокам несегментированным панцирем — *карапаксом* (рис. 2, 3). Он выполняет как защитную функцию от повреждения внутренних органов, так и опорную функцию; к нему прикрепляются определенные группы мышц. С нижней стороны имеются сегментированные образования — так называемые *стерниты*, к которым прикрепляются придатки тела.

У речных раков и у некоторых креветок заднебоковые края карапакса образуют жаберные крышки — *бранхиостегниты*, прикрывающие жаберные полости. У крабов передние края бранхиостегнитов срастаются с надротыми пластинками.

Общая форма карапакса десятиногих раков очень разнообразна у разных таксономических групп. Так, у креветок в разрезе она имеет либо круглую, либо овальную форму, сплюсненную вентрально или дорсально. У крабов форма тела чаще всего трапециевидная, уплощенная. Если у креветок личинки по форме тела в большинстве случаев напоминают взрослых особей, то личинки крабов совершенно не похожи по внешнему виду на своих родителей (рис. 2).

У большинства десятиногих раков на карапаксе имеются всевозможные образования: шипы, бугорки, ямки, бороздки, поры и щетинки. Специальные исследования с помощью сканирующего микроскопа (Pohle, Telfond, 1981) позволили выделить следующие типы щетинок: простые, перистые, перистые плавательные, перистозубчатые, зазубренные, остроконечные, хоботообразные и эстетактные. Наиболее сложное строение имеют перистозубчатые щетинки. В месте соединения щетинки этого типа с эпидермой на последней образуется небольшое выпячивание (пьедестал), основание щетинки несколько расширено в виде ампулы, переходящей в щетинковый черенок, от которого в стороны отходят перистые ответвления. Проксимальная часть перистозубчатой щетинки отделяется от черенка пояском и снабжена зубчиками; на вершине зубчатого проксимального края имеется пора. У краба *Ocypode* обнаружены щетинки особого вида — гигрофильные. Они пучками размещаются вокруг задних отверстий жабер-

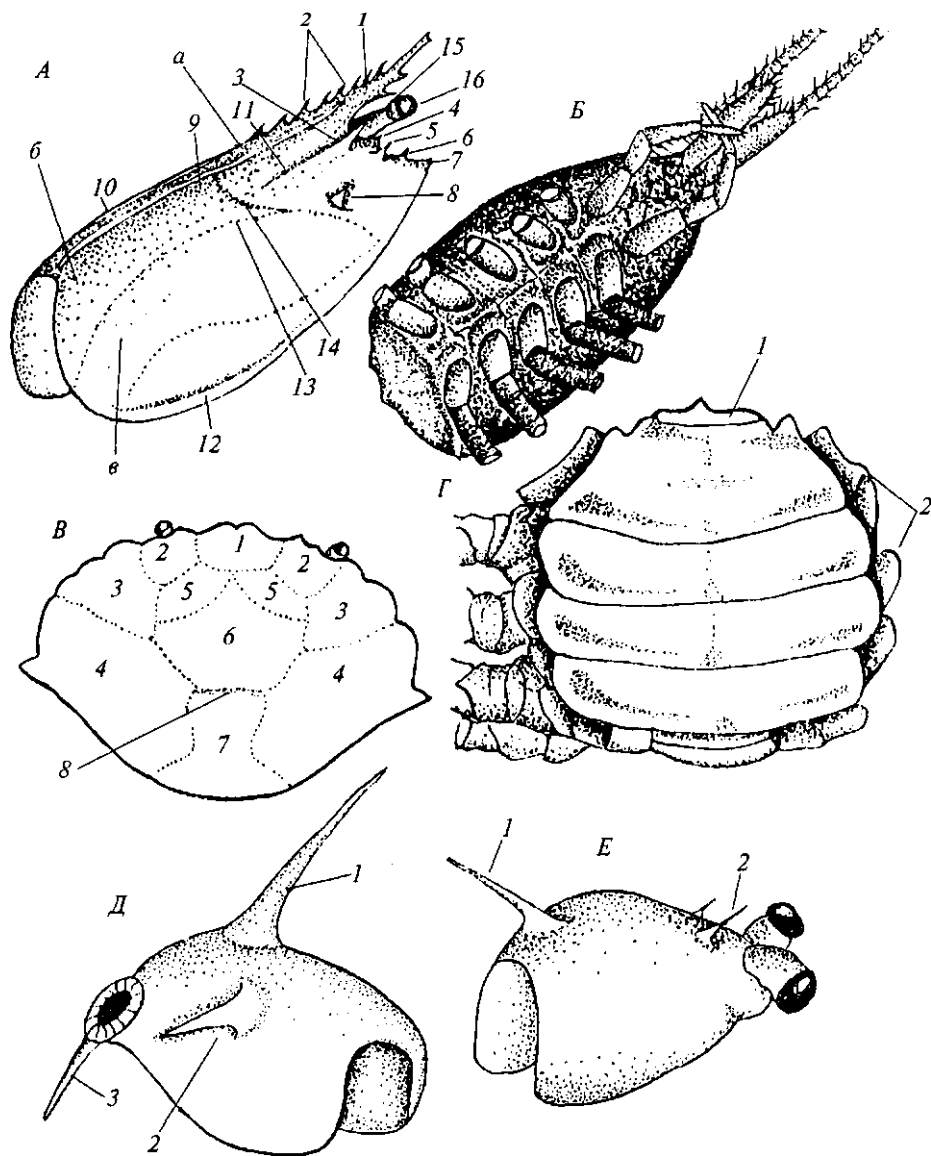


Рис. 3. Схема строения головогруды декапод:

A — карапакс креветки: *a* — гастральная, *b* — кардиальная, *v* — бронхиальная области; / — рострум, 2 — дорсальные шипы рострума, 3 — супраорбитальный, 4 — суборбитальный, 5 — антеннальный, 6 — бронхиостенальный, 7 — птеригостомальный, 8 — бронхиальные шипы, 9 — предростральная борозда, 10 — бронхиокардиальная, // — горизонтальная, 12 — птеригостомальная, 13 — жаберно-кардиальная, 14 — цервикальная борозды, 15 — глазной стебелек, 16 — роговица; *B* — sternites креветки; *B* — карапакс краба: / — фронтальная, 2 — орбитальная, 3 — хелетические, 4 — бронхиальные, 5 — эпигастральная, 6 — гастральная, 7 — интерсциальная области, 8 — цервикальная борозда; *Г* — брюшная сторона краба: / — эпистом, 2 — эпистерниты; *Д* — карапакс личинок: / — дорсальный, 2 — вентральный шипы, 3 — рострум; *Е* — мегалона: / — дорсальный, 2 — посторбитальные шипы

ных камер, от которых к центру пучка проходит канал. Если краба поместить на влажный песок, то с помощью биения скафогаитидов в жаберной камере создается разрежение до 10^3 Па, вследствие чего вода «высасывается» из песка. За час из песка влажностью 5 % всасывается 0,1 % воды относительно массы тела (Шоисоп, 1984). Щетинки других типов выполняют самые разнообразные функции.

На карапаксе условно принято различать фронтальную, орбитальную, гепатическую, бранхиальную, эпигастральную, гастральную и кардиальную области. Каждая из них оконтуривается бороздками или углублениями и соответствует расположению внутренних органов. Некоторые исследователи рассматривали поперечные борозды как остатки границ между сегментами и связывали их с филогенетическими отношениями, однако детальное изучение сравнительной анатомии на примере омаров и речных раков показало, что они являются вторичными механическими структурами, назначение которых сводится к прикреплению мускулатуры (Albrecht, 1981). У разных форм десятиногих раков скульптура карапакса топографически различается и имеет разную выразительность (рис. 3). Так, у пенеидных креветок в дорсальной части карапакса имеется бранхиокардиальная борозда, несколько сбоку вдоль почти всего карапакса тянется предростральная, а несколько ниже находится горизонтальная. У речных раков и каллианасид фронтальная область отделена поперечной церкиальной бороздой, вдоль карапакса хорошо видна жаберно-кардиальная борозда, ограничивающая жаберную полость. У крабов церкиальная борозда может пересекать карапакс как прямо посередине, так и косо назад к антериолатеральному краю.

У многих видов креветок наиболее выразительным шипом является передняя часть тела — *рострум*, который, в свою очередь, также может быть снабжен шипами как с верхней, так и с нижней стороны; шипы часто снабжены щетинками. Форма рострума и расположение шипов на нем часто используются в качестве диагностического признака вида. У креветок рода *Spirontocaris* рострум массивный и занимает по величине 1/3 всего карапакса, у других креветок он тонкий и длинный либо совсем короткий. Кроме защитной функции у некоторых креветок рострум служит орудием для закапывания в грунт (Буруковский, 19726). Другие шипы у креветок (суборбитальный, супраорбитальный, антеннальный, бранхиостегнальный, птеригостомальный) также расположены в переднебоковой части карапакса, а несколько сзади от них находится бранхиальный шип. Назначение этих шипов не установлено, очевидно, все они несут защитную функцию.

Головогрудь личинок десятиногих раков также не имеет сегментации, переднебоковой край ее часто бывает с зазубринами, рострум либо совсем короткий, либо длинный у креветок; у личинок крабов ростральный шип наклонен вниз, на стадии мегалопы в большинстве случаев он редуцируется до небольшого выроста, изломанного по продольной оси. У личинок *Wgachyuga* имеются хорошо развитые дорсальные, а у многих видов и латеральные шипы. Наличие шипов как бы увеличивает личинку в размерах и тем самым препятствует хищнику проглотить свою жертву. Ю.П. Зайцев (1970) считает, что несмачиваемые шипы личинок *Porcellanidae* способствуют прилипанию к поверхностной пленке воды. Обычно шипы у личинок крабов очень твердые, хрупкие и содержат большое количество кальция. Именно в шипах откладывается кальций про запас и после ресорбции его в предличиночной стадии используется для построения нового экзоскелета (Freeman, Costlow, 1983). Дорсальный шип карапакса, например у личинок краба семейства *Majidae*, сохраняется также на стадии мегалопы.

Карапакс личинок крабов на всех стадиях развития по морфологическому строению имеет сходство в пределах разных семейств. Зоэа крабов могут служить для выявления филогенетических отношений животных на разных таксономических уровнях, так как они благодаря обитанию в сходных пелагических условиях сохраняют больше черт родства, чем взрослые особи, заселяющие самые разнообразные биотопы (Rise, 1981).

Нижний край головогрудки образован сегментированными хитиновыми образованиями — стернитами. Передний, или антеннальный, стернит за-

канчивается ротовой пластинкой, или *эпистомом*. Эпистом — это пластинка, имеющая разнообразную форму и лежащая между верхней губой (*labrum*) и основанием антенн; у плавающих форм эпистом сравнительно узкий и от латеральных участков карапакса отделяется бранхиальными, или *эфферентными*, каналами, выводящими воду от жабр. К жабрам вода подходит через *эфферентный* канал, проходящий через птеригостомальный район карапакса. У большинства *Reptantia* эпистом образован широкой пластинкой, входящей в контакт с карапаксом по обе стороны, что особенно выражено у крабов. Ближе к ротовой части находится часть эпистома, называемая *эндостомом*, ограниченная (иногда очень слабо) буккальной рамкой, внутри которой находится буккальная полость с располагающимися в ней ротовыми частями. У многих крабов стороны буккальной рамки сформированы тремя переднебоковыми и частями карапакса.

Латеральную часть стенки сегментов тела, расположенную между тергитом и придатками тела, называют *эпимером*, часть карапакса, нависающая по обе стороны, прикрывающая жабры и не срастающаяся вентрально с торраксальными сомитами, принято называть *бранхиостегнитом*, или жаберной крышкой. У плавающих форм края этих крышек никогда не срастаются с тергитами, у крабов передний край их срастается с надротовой пластинкой. У последних верхняя сторона головогруды отделена от боковой резким краем, который не является, однако, границей соединения верхней и нижней частей панциря. У рода *Paradasygius* латеральные края карапакса помещаются в бороздке плевральных стенок, наружный край которых остается заметным в виде плевральных пластинок. После завершения предпоследней линьки дорсальные края плевритов сочленены с внутренней стороной карапакса (Drach, Guinot, 1983).

Абдомен (брюшко) образован брюшными сегментами, количество которых у всех десятиногих раков одинаково: их всегда семь, включая последний видоизмененный сегмент — *тельсон*. Абдомен прикрывает наиболее развитые (у *Natantia*) группы мышц, кишечник и часто половые протоки. С помощью сильно развитой мускулатуры тельсона плавающие формы способны к толчкообразному передвижению в толще воды. Скорость такого движения у черноморской креветки *Palaemon elegans* может достигать 100 см/с (Игнатьев, 1982). Кроме локомотивной абдомен выполняет опорную функцию для прикрепления и вынашивания яиц. У *Reptantia* абдомен менее развит, всегда загнут под карапакс и прикрывает стерниты. Между абдоменом и стернитами образуется выводковая камера. У самок краба *Ebalia tuberosa* абдоминальная камера связана с жаберной камерой каналами, которые могут закрываться специальными клапанами. При закрытии тельсона вода всасывается в абдоминальную, а затем через каналы в жаберную камеру и, таким образом, происходит аэрация кладки. Вода при этом фильтруется через щетинки ротовых придатков (Schembry, 1981). Все сказанное выше свидетельствует о том, что у *Reptantia* функция абдомена как локомотивного органа частично утрачивается, хотя на личиночных стадиях абдоминальные сегменты одинаково хорошо развиты как у креветок, так и у крабов (включая наземных), что обусловлено характером их передвижения в толще воды: большинство пелагических личинок совершают непрерывные толчкообразные движения.

В общих чертах абдомен имеет либо треугольную, либо четырехугольную форму, иногда образует вздутие в средней части. У раков-отшельников абдомен имеет вид спирально закрученного и малокальцинированного кожистого мешка, который животные прячут в пустые раковины брюхоногих моллюсков.

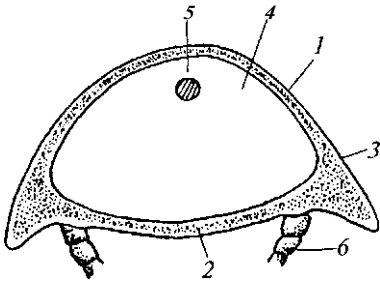


Рис. 4. Поперечный разрез через абдоминальный сегмент:

1 — тергит, 2 — стернит, 3 — плеврон, 4 — мышца, 5 — кишечник, 6 — плеоподы

Каждый членик абдомена покрыт хитиновым кольцом (рис. 4), состоящим из двух основных частей: верхнего полукольца *тергу́ма*, или *тергита*, и нижнего *стернума*, или *стернита*. Латеральные части нависают в виде так называемой *плевральной*, или *эпимеральной*, пластинки и образуют *плеврон* (плевру). Все сегменты абдомена подвижны в сочленениях. На примере креветки *Palaemon serratus* было показано, что ее тергиты соединяются пластинкой, представляющей собой вентральную складку на задней границе. Она загибается вперед, затем снова назад и переходит в соединительную мембрану. На краю этой складки имеются зубчатые выросты, составляющие гребенку. Задний край карапакса и задние края первых трех тергитов имеют длинные выросты, на четвертом тергите они тупые и короткие, на пятом зубчатые выросты заменяются уплощенными образованиями, которые вовсе исчезают на тергитах шестого сегмента. При сгибании и разгибании абдомена упомянутые выросты очищают край следующего тергита от чужеродных тел, которые могли бы проникнуть в щель между сегментами и ограничить их подвижность. На последних трех тергитах имеются щетинки, которые заменяют выросты в этой роли. У креветок, кроме того, изменение угла между четвертым и пятым тергитами при движениях абдомена значительно меньше, чем между двумя первыми тергитами, поэтому роль выростов, защищающих межсегментные соединения в этом районе, утрачивается. В процессе линьки все краевые выросты секретирются апикальной поверхностью эпителиальных клеток, каждая из которых способна секретировать от одного до трех образований (Dgach et al., 1982).

Тельсон — последний сегмент абдомена — имеет разное строение у различных таксономических единиц Decapoda (рис. 5). У большинства креветок он всегда сильно удлинненный, вооружен шипами и щетинками. У крабов тельсон чаще всего закругленный на конце; он может быть четырехугольным или треугольным. У личинок креветок на первых двух стадиях развития тельсон слит с шестым абдоминальным сегментом, задний край его либо вогнут, либо выпуклый, имеет срединную вы-

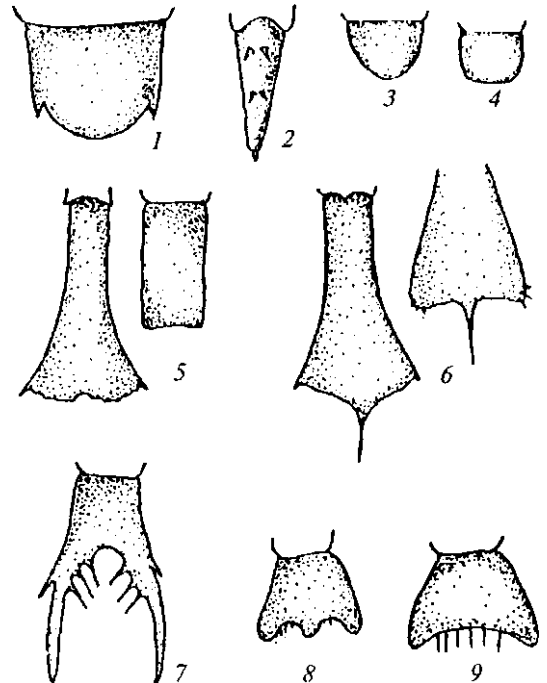


Рис. 5. Форма тельсона Decapoda: / — *Astacus*; 2 — *Palaemon*; 3, 4 — крабы; 5 — личинка *Palaemon*; 6 — личинка *Calinassa*; 7 — личинка *Cancer*; 8 — личинка *Ebalia*; 9 — личинка *Macropodia*

емку, или срединный шип, что является удобным признаком идентификации личинок на ранних стадиях развития. В середине метаморфоза тельсон отделяется от шестого абдоминального сегмента и в процессе дальнейших линек утрачивает лопатообразную форму, приближаясь к очертаниям тельсона послеличиночных стадий. У личинок крабов тельсон в большинстве случаев имеет вилкообразную форму с двумя длинными выростами, однако у некоторых видов он может иметь три лопасти, либо задний край его широкий, вогнутый и вооружен щетинками. Как у личинок креветок, так и у личинок крабов количество щетинок тельсона может изменяться в процессе метаморфоза, и по этой причине в качестве диагностического признака наличие щетинок может быть использовано только на первых стадиях развития.

ПРИДАТКИ ТЕЛА

У десятиногих раков 19 пар придатков тела имеют разнообразное строение как у личинок, так и у их родительских форм. Это мандибулы, антенны, антеннулы, две пары максилл, три пары максиллопед, пять пар перепод, пять пар плеопод и пара уropод. Каждый из перечисленных придатков соответствует определенному сегменту тела.

Первая пара антенн (антеннулы, внутренние усики, антенны-1, состоит из трехчленного стебля и двух (иногда трех) жгутиков (бичей). Базальный членик стебля у креветок снабжен острым чешуевидным выростом, называемым *стиллоцеритом* (рис. 6, В). Жгуты антенн либо короткие, либо могут превышать длину тела. Сильно укорочены антеннулы у *Вгаспуига*. Имеются крабы, у которых антеннулы укладываются продольно ИЛИ поперечно в особые углубления на нижней поверхности карапакса. В базальном членике стебля антеннулы находитсястатоцист — орган равновесия, состоящий из полости, в которую животное укладывает песчинку или иной твердый предмет. У личинок антеннулы развиваются на ранних стадиях онтогенеза в виде несегментированных образований, вооруженных пучком чувствующих щетинок на дистальном конце с внешней стороны и оперенной щетинкой с внутренней. У взрослых животных на антеннулах имеются оперенные и неоперенные щетинки, а также куполообразные структуры. Так, у краба *СаШпе^ев зарпСи5* на каждом сегменте жгута количество чувствительных щетинок, собранных в пучки, достигает 750 (вкзоп, 1982). На латеральной стороне антеннулярного жгута *Ноттагш гаммагус* с помощью электронной микроскопии были обнаружены куполообразные образования, располагающиеся в небольших углублениях. Каждый купол (диаметр 4-5 мкм) окружен кутикулярным воротничком и связан с клеткой, тонкая структура которой характерна для кожной железы позвоночных (*ОнШу йа1.*, 1984).

Вторая пара антенн (наружные усики, антенны-П, А^п) состоит из пятичленного стебля и жгута, который у креветок, речных раков и langустов может превышать длину тела, у крабов он значительно короче. У крабов первые три членика антенны сливаются с лобным краем карапакса, а также с надротовой пластинкой, и таким образом, образуется часть стенки глазной орбиты. У некоторых представителей десятиногих раков срастаются второй и третий членики антенны. На базальном членике находится выводной проток антеннальной железы, продуцирующий мочу. Второй членик антенны с особым образованием — в виде экзоподита — *скафоцеритом*, или антеннальной чешуйкой, которая редуцирована до шипа (ацикла). Пластинчатый скафоцерит, как правило, снабжен длинными щетинками с

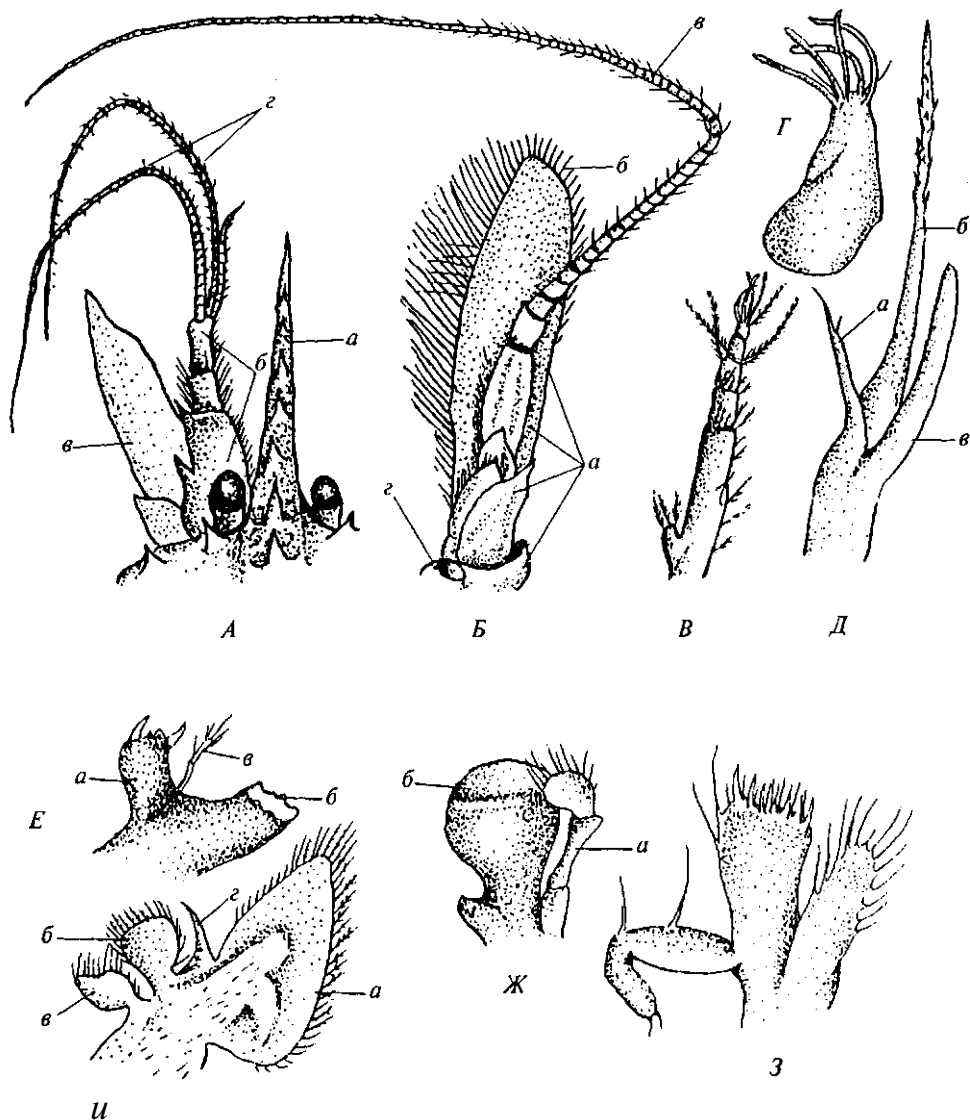


Рис. 6. Придатки тела Оесаросиа:

A — антеннула Раїаеаоп: *a* — роотрум, *б* — стебелек, *в* — стиллоцерит, *г* — жгуть; *B* — антенна Раїаеаоп: *a* — стебелек, *б* — скафоцерит, *в* — жгуть, *г* — выводяной проток антеннальной железы; *B* — антенна личинки Раїаеаоп; *Г* — антеннула личинки ХапИю; *Д* — антеннула личинки Раїаеаоп; *E* — мандибула Раїаеаоп: *a* — режущая часть, *б* — жующая часть, *в* — щупик; *Ж* — мандибула ХапИю: *a* — щупик, *б* — жующая часть; *З* — первый максиллопед Хамо; *И* — второй максиллопед ВрасьупоШз: *a* — экзоподит, *б* — базоподит, *в* — коксоподит; *г* — пальпа

внутренней стороны, а также имеет апикальный шип на антеролатеральном крае. Дистальный край скафоцерита часто расширенный и закругленный или заостренный на конце.

У некоторых видов десятиногих раков на дорсальной стороне антенны имеется шип, называемый *базиподитом*.

У личинок креветок прежде всего начинает развиваться скафоцерит с перистыми щетинками, затем жгут — вначале одночленистый, в конце метаморфоза и на мизидной стадии количество члеников увеличивается. С каждой линькой у молодых креветок увеличивается количество члеников жгута, и, таким образом, по количеству члеников жгута антенны можно судить о возрасте животного. Количество сегментов на жгуте антенны реч-

ного рака может достигать 150. В дистальной части каждого сегмента имеются чувствительные щетинки двух типов: гладкие остроконечные (400-800 мкм) и перистые (длиной до 1,2 мм), лежащие на поверхности антенн и окружающие межсегментные соединения. Количество щетинок обоих типов достигает 1 тыс. на каждый жгутик. Оба типа щетинок реагировали на колебания воды малой амплитуды, гладкие — непосредственно на водные колебания, в то время как оперенные — только на соответствующие сгибания жгутика антенны (Tautz et al., 1981).

Оперенные щетинки покрыты кутикулярным чехлом и сочленяются с сегментами антенны. У основания перистых щетинок начинается канал, проходящий через кутикулу и связанный на противоположном конце с группой 11 — 14 клеток. Через неделю после линьки от этих клеток в полость канала отходят дендритоподобные отростки, а через месяц эти отростки уже не существуют (Bender et al., 1984). Подобные щетинки имеются также на базальном членике и на скафоцерите речного рака (Староброд, 1981). В результате специальных исследований (Sandeman, 1985) показано, что у австралийского речного рака антенна может отклоняться в горизонтальной плоскости от средней линии к противоположной стороне тела на 10°, в свою сторону — на 170°. В вертикальной плоскости она опускается вперед на 10° ниже горизонтали и поднимается назад на 180°. Таким образом, с помощью жгутов антенн животное получает информацию об окружающей среде на значительном расстоянии.

У некоторых креветок (Penaidae, Sergestidae) дистальные части длинных антенн при плавании тянутся параллельно оси их тела, проксимальные занимают перпендикулярное положение по отношению к телу. Дистальные части антенн у этих креветок играют роль боковой линии у рыб (Denton, 1985).

Мандибулы (верхние челюсти, Md) — жесткие хитиновые образования (рис. 6, *Е, Ж*), которые у многих креветок разделены на две основные части — режущую (инцизорную) и жующую (молярную). Режущая часть на дистальном конце снабжена различными зубчиками, а жующая заканчивается плоскостной бугристой поверхностью. Мандибулы некоторых крабов имеют чуть ли не грушевидную форму, где режущая часть образована небольшим шиловидным отростком. Мандибулы у многих групп десятиногих раков имеют всевозможные образования — шупики, состоящие из одного, двух или трех члеников; дистальный членик снабжен щетинками. В процессе метаморфоза мандибулы обычно не претерпевают значительных изменений. Сразу за мандибулами следует две пары нижних челюстей, или максилл.

Первая пара максилл (максиллулы, Mx₁) обычно состоит из относительно широкого эндоподита, часто расчлененного на две части, дистали которых снабжены щетинками разного типа, и одночленистого более узкого экзоподита. У личинок максиллулы часто состоят из трех лопастей и членистого либо нечленистого шупика.

Вторая пара максилл (Mx^{II}) состоит из пластинчатого экзоподита и расчлененного эндоподита, который подразделяется на базиподит и коксоподит, часто также расчлененных. У многих представителей Decapoda на второй паре максиллопед имеется одночленистый шупик, или пальпа. Экзоподит личинок часто имеет вид очень широкой пластинки с длинными перистыми щетинками, количество которых возрастает с каждой стадией. Некоторые авторы называют экзоподит второй максиллы *скафоэнатидом*; его основное назначение — приводить в движение воду и загонять ее в жаберные камеры. Таким образом, скафоэнатид участвует в процессе дыхания. У пагурид вторая пара максилл может использоваться

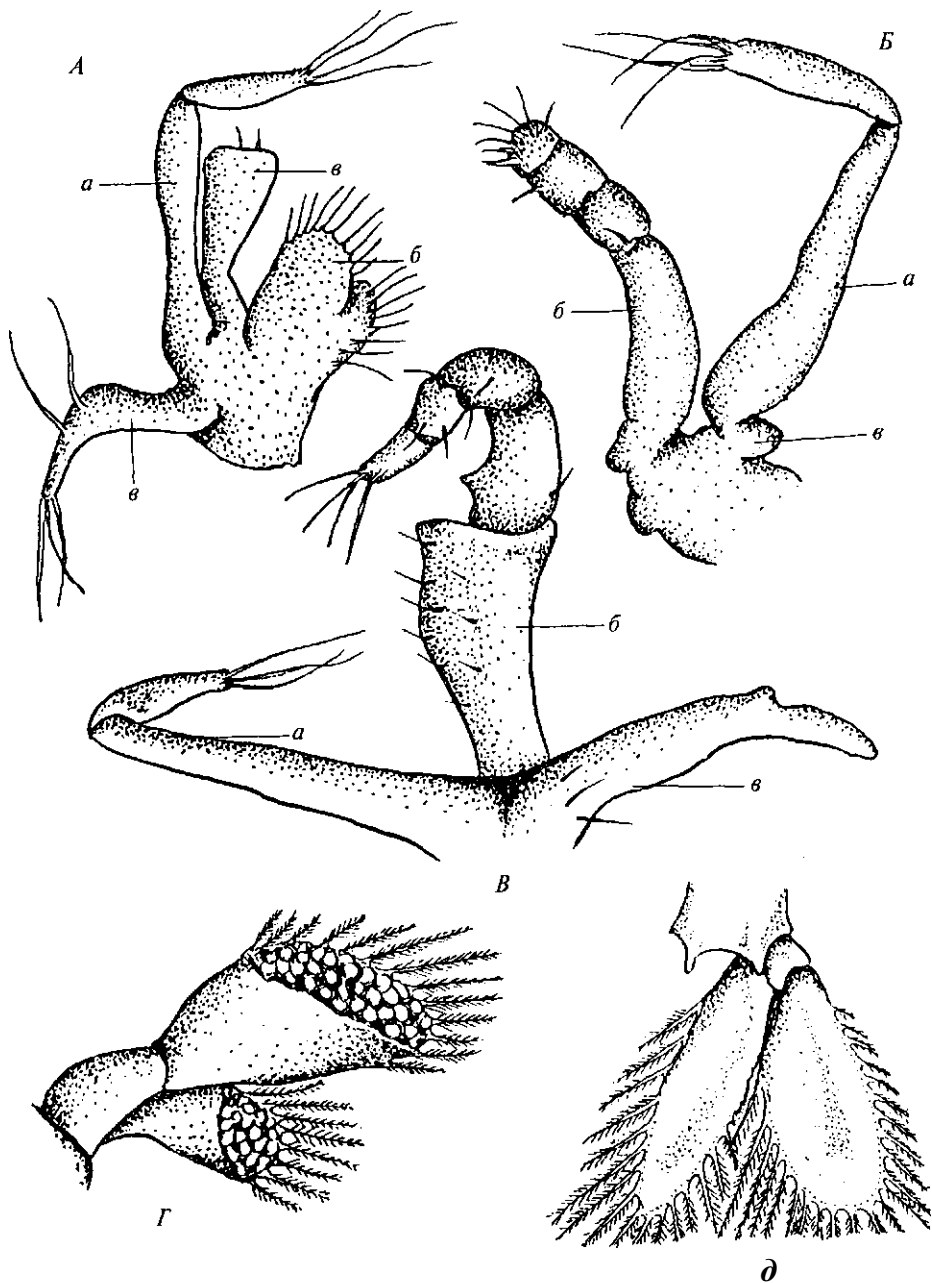


Рис. 7. Конечности *Vesarocia*:

A-B — максиллопеды I — III: *a* — протоподит, *б* — эндоподит, *в* — экзоподит; *Г* — уроподы рака-отшельника; *Д* — уроподы креветки

как фильтрационный орган — их щетинки образуют заслонку, через которую проходят частицы определенного размера, проталкиваемые другими придатками тела.

Максиллопеды (максиллярные ноги, ногочелюсти) у *Oesaroa* представлены тремя парами (рис. 7) и вместе с переоподами входят в состав грудных ног.

Первая пара максиллопед (Mxp₁) состоит из пластинчатого протоподита (эндогнатид) и относительно широких экзоподита и эндоподита (экзо-

гнатида). Эндоподит часто бывает с глубокоизрезанными краями, образующими своеобразные лопасти, которые принято называть «эндоподит-I» и «эндоподит-II», что особенно выражено на личиночных стадиях.

Вторая пара максиллопед (Mxp₂) у большинства Decapoda состоит из двух отростков — протоподита и эндоподита; последний может иметь несколько члеников. Экзоподит может отсутствовать либо он редуцирован.

Третья пара максиллопед (наружные ногочелюсти, Mxp₃) у плавающих форм часто сходна с ходильными ногами: имеет удлинненную форму эндоподита, состоящего из нескольких члеников. У Reptantia наружные ногочелюсти несколько укорочены, третий и четвертый членики прикрывают ротовой аппарат, три последних членика укорочены и снабжены преимущественно эстетактными щетинками. У разных форм количество члеников эндоподита может сокращаться, эндоподит иногда исчезает совсем; у некоторых видов имеется эпиподит.

Максиллопеды личинок более развиты по сравнению с другими конечностями и выполняют преимущественно локомотивную функцию при плавании в толще воды. Количество щетинок на максиллопедах увеличивается в процессе метаморфоза. По мере развития других конечностей и при переходе к донному образу жизни функции максиллопед как органов движения (парения) утрачиваются и они используются животными в других целях. Так, антеннулы у большинства Decapoda очищаются от обрастателей с помощью третьей пары максиллопед (Baueg, 1981). У детритофагов пагурид во время питания частицы детрита скапливаются на двух последних максиллопедах, затем съедаются. У некоторых крабов щетинки различных типов на максиллопедах образуют экраны, препятствующие выпадению пищевой массы. Щетинки всех ротовых конечностей служат в качестве сита для воды, омывающей жабры, и, таким образом, играют значительную роль в процессе дыхания. Кроме того, третья пара максиллопед может участвовать в очистке жабр и других участков тела.

Переоподы (ходильные ноги) представлены пятью парами придатков головогруди. В отличие от описанных выше придатков тела, приуроченных ко рту, переоподы у большинства видов десятиногих раков утрачивают как эндоподиты, так и экзоподиты и, таким образом, состоят только из одной ветви (у пенеид и других примитивных Natantia сохраняется экзоподит). У личинок одноветвистые переоподы начинают развиваться только в середине метаморфоза и окончательно формируются на постличиночной стадии, т. е. при переходе животного к донному образу жизни. На мизидной стадии также у всех послеличиночных стадий каждый переопод состоит из семи члеников (за исключением немногих видов, у которых пятая пара редуцирована). Каждый сегмент имеет свое название. Первый (от головогруди) членик называют *коксой*, за ним следуют *базис*, *ишиум*, *мерус*, *карпус*, *проподус*, заканчивается конечность *дактилуsom* (дактиллоподитом, пальцем, коготком) (рис. 8).

Первая пара переопод (хелипеды) отличается наибольшим разнообразием строения, особенно это касается проподуса, который у большинства видов расширен и образует клешню. Принято различать настоящую и ложную клешни. У ложной клешни расширенный в дистальной части проподус сочленяется с дактилуsom несколько сбоку таким образом, что при смыкании последний прижимается к расширенному зубчатому переднему краю.

У настоящей клешни дистальная часть проподуса вытянута в виде пальца, дактилуs с проподусом сочленяется так, что образуется оконечность в виде пинцета. Первые переоподы у многих видов обнаруживают

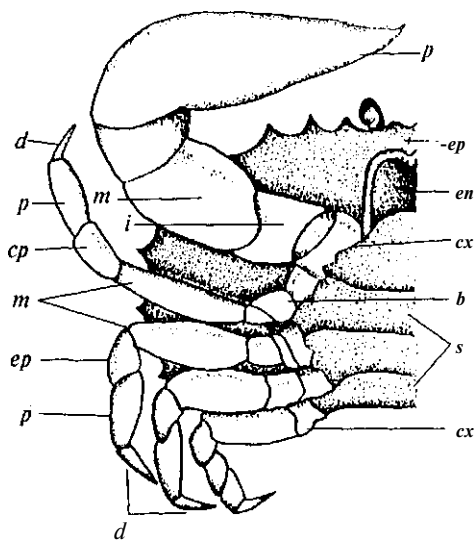


Рис. 8. Ходильные ноги краба:
 cx — кокса, B — базис, i — ишиум; m — мерус,
 cr — карпус, p — проподус, d — дактилус, J —
 стерниты, ep — эпистом, en — эндостом

асимметрию: либо правая, либо левая значительно менее развита. У краба СаШпе^ев зарпсiб правая и левая клешни выполняют разные функции — правая давящая, левая режущая. Внутренние поверхности клешней снабжены различного рода выпячиваниями, приспособленными для разрыва или для раздавливания пищи, иногда они узкоспециализированы. Так, у некоторых представителей семейства Хapтiidae, а также у других крабов и креветок имеются режущие струк-

туры, используемые для извлечения из раковин тела гастропод. Проподусы у многих крабов снабжены поверхностями с хорошо развитыми ребрами, которые используются в качестве стридуляционного органа, издающего звуки с помощью трения. Клешни ракообразных снабжены также чувствительными рецепторами, благодаря которым животные могут определять вкус пищи и ориентируются в необходимости ее удержания. Эти вкусовые рецепторы аналогичны таковым антенн и специализированно отвечают на химические компоненты в экспериментальных условиях. У речного рака рефлекс удержания предметов, в том числе и пищевых, запускается только при наличии сигналов от внутренней поверхности дактилусов, которые обеспечивают щетинковидные рецепторы (Федотов и др., 1981).

Вторая пара переопод (P²) у многих видов также снабжена клешней¹, но менее развитой по сравнению с первой парой, однако у большинства креветок клешня отсутствует, проподус напоминает вид коготка. У некоторых креветок карпус второго переопода может быть сегментированным и состоять из различного количества вторичных члеников.

Третья — пятая пары переопод (P³ — P^v) преимущественно тоньше, чем остальные переоподы, проподусы с дактилусами образуют клешню очень редко.

Дактилусы всех переопод снабжены различного типа щетинками, однако преобладают зубчатые уплощенные щетинки, имеющие поры на дистальном своем конце, которые напоминают поры хемосенсорных сенсилл насекомых. Детальное изучение щетинок дактилусов показало, что некоторые из них универсальны и выполняют как хеморецепторные, так и хемосенсорные функции (Hamilton, 1983).

Переоподы как локомоторный орган у Decapoda используются преимущественно для ходьбы по субстрату. Специальные изучения на креветках показали, что они могут передвигаться по грунту со скоростью 2—20 см/с (Игнатьев, 1982). Кроме того, у креветок переоподы вместе с некоторыми ногочелюстями очищают тело от обрастателей или других твердых загрязняющих частиц.

¹ Если имеется клешня на второй переоподе, то такую переоподу называют второй *хелипедой*.

У личинок десятиногих раков переоподы в начале развития либо отсутствуют, либо имеются в виде зачатков (иногда двуветвистых). Полностью формируются переоподы в конце метаморфоза при переходе к донному образу жизни. Однако у креветок, личинки которых проходят метаморфоз в придонных горизонтах воды, развитые переоподы используются для ходьбы по грунту уже через 2 мин после выклева, что наблюдается, например, у *Palaemonetes pugio* (Berg, Sandifer, 1984).

Плеоподы (плавательные ножки, брюшные ножки, P1, — PIV) также построены по типу двуветвистой конечности и служат как для плавания, так и для вынашивания яиц в период их инкубации. Обычно обе ветви плеопод прикрепляются к стебельку, состоящему из двух члеников — коксы, присоединяющейся специальным приспособлением к стерниту, и более длинного членика — базиса (рис. 9). На внутренней стороне эндоподита плеопода имеется еще одно ответвление — внутренний отросток (*appendix interna*). Экзоподит обычно мало изменен, пластинчатый и при движении работает, как весло, эндоподит, например у креветки *Stangon stangon*, несколько укорочен, снабжен щетинками разного типа, в том числе и специфическими — у самок имеются специальные щетинки для удержания яиц (рис. 9). В некоторых случаях длинные яйценосные щетинки, как это наблюдается у *Palaemonidae*, появляются только во время

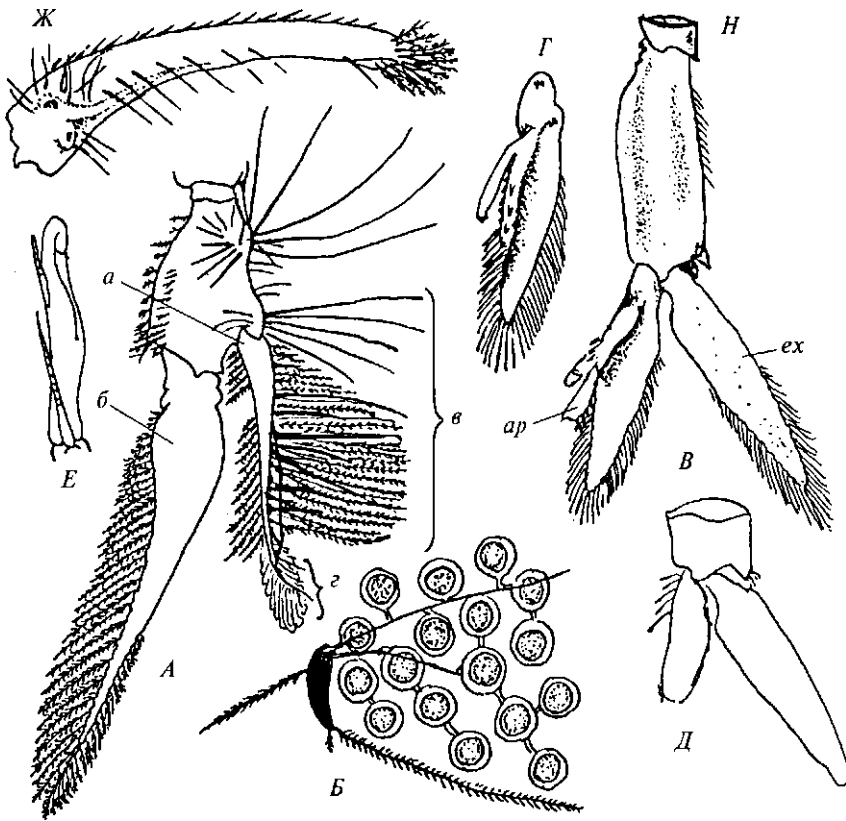


Рис. 9. Плеоподы:

A — первая плеопода самки *Stangon stangon*; *a* — эндоподит, *b* — экзоподит, *v* — щетинки разного типа, *z* — яйценосная щетинка; *B* — прикрепление яиц; *V* — вторая плеопода *Palaemonetes pugio* с мужским отростком (*ap*) и экзоподитом (*ex*); *G* — эндоподит с внутренним отростком; *D* — терминальная часть первой плеоподы; *E* — вторая плеопода *Asiatichia turgida*; *Ж* — вторая плеопода самца *Brachyopa zehdeni* (из М. Васеева, 1967)

брачного наряда перед откладыванием яиц (Lee, Fielder, 1982), и по состоянию этих щетинок представляется возможным определять стадию личиночного цикла. Вторая пара (иногда и первая) плеопод самцов преобразована в половые органы *гоноподы* (penis), или мужской отросток (appendix masculina), который находится между внутренним отростком и эндоподитом. У самцов креветок семейства Penaeidae копулятивный орган преобразован в сложное образование, называемое *петазмой*. Упомянутые органы служат для прикрепления сперматофоров к *твликуму* самки — наружный семенной приемник, лежащий на стернуме головогруды в виде вращающегося последнего и предпоследнего торракальных сомитов. Гоноподы самцов имеют различное строение и это чисто используется для идентификации видов.

Уроподы (рулевые ноги, хвостовые ноги) являются придатками шестого абдоминального сегмента и служат для сохранения равновесия тела и управления при движении как при плавании, так и во время ходьбы по грунту. Уроподы обычно соединяются с последним абдоминальным сегментом с помощью коксального членика и очень развиты у плавающих форм, в то время как у настоящих крабов они полностью отсутствуют. Как и большинство других придатков тела, уроподы состоят из двух широких тонких пластинок (экзоподита и эндоподита), латеральные края которых обильно снабжены длинными перистыми щетинками (рис. 7, Д). У раков-отшельников уроподы изменены и имеют специальные приспособления для удержания в раковинах моллюсков. У плавающих форм уроподы вместе с тельсоном образуют хвостовой веер, который может использоваться при плавании. Так, плавание креветок с помощью хвостового веера является наиболее скоростным и достигает 50—150 см/с (Игнатъев, 1982). На примере речного рака показано, что при хождении по наклонному субстрату или при повороте тела вокруг продольной оси уроподы раскрываются на поднятой стороне тельсона, на опущенной стороне они закрываются (Takahata et al., 1984).

У личинок уроподы в большинстве случаев появляются на третьей стадии развития путем расчленения широкого лопатообразного тельсона.

На особых придатках тела располагаются глаза. В общем виде глаза десятиногих раков напоминают стебелек, состоящий из двух члеников — базального и конечного. На конечном членике располагается роговица. У крабов глазные стебельки могут укладываться в особые желобки или ямки на переднем крае карапакса, называемые глазничными. У личинок глазные стебельки часто короткие в начале развития и удлиняются в процессе метаморфоза. Глаза могут быть направлены либо в стороны, либо вперед. У креветок рода *Lysemata* глазные стебельки очень длинные и направлены горизонтально в стороны.

Представленное выше описание морфологического строения отдельных органов с использованием специальных терминов и их синонимов носит общий характер, присущий всему отряду Decapoda. Описание других диагностических признаков креветок, крабов и раков-отшельников, обитающих в южных морях¹, дано в специальной части, физиологические, экологические особенности и онтогенез представлены в соответствующих разделах монографии.

¹ Здесь и далее под южными морями следует понимать Черное, Азовское, Каспийское и Аральское.

Внутреннее строение

ОРГАНЫ ПИЩЕВАРЕНИЯ

Частично раздробленная пища с помощью переопод, максиллопед и максилл поступает в желудочно-кишечный тракт. Желудочно-кишечный тракт имеет вид прямой или слегка изогнутой трубки и в общих чертах делится на три отдела: переднюю кишку, в состав которой входят пищевод и желудок, среднюю и заднюю кишки. Порошица открывается на брюшной стороне тельсона. Ротовое отверстие расположено сразу же у основания максиллопед. Чаше оно направлено вниз и вооружено парой мандибулл. Спереди над ртом лежит верхняя губа (*labrum*), которая состоит из трех долей; за ней можно найти сравнительно меньших размеров нижнюю губу (*metastoma*).

Общая схема пищеварения описана В.В. Макаровым (1939) для раков-отшельников. Процесс приема пищи можно представить следующим образом: обычно левая нога с клешней (первая пара переопод) подает куски пищи ногочелюстям; последние передают их далее к челюстям, размельчающим пищу. Через пищевод размельченная пища поступает в желудок, где с помощью специальных образований подлежит конечному размельчению до кашеобразного состояния. Далее кашеобразная пищевая масса через пилорическую часть желудка проталкивается к средней кишке, та часть пищи, которую не удастся раку размельчить, выталкивается в обратном направлении через рот. Сразу после продвижения из желудка пища перемешивается с секретом гепатопанкреаса; возможно, что частично секрет попадает в пилорическую часть желудка, где и начинается пищеварение. Однако бьющую часть процесса пищеварения берет на себя средняя кишка. По мере продвижения пищи по средней кишке совершается всасывание. Непереваренные остатки перельстатическими движениями мышц задней кишки выбрасываются наружу через анальное отверстие. Однако, как отмечает В.В. Макаров (1939), не совсем ясно, каким образом удаляются фекалии из раковины, где живет рак-отшельник. Возможно, они выносятся током воды, а часть из них уничтожается мелкими амфиподами, часто живущими в раковине вместе с раком-отшельником.

Пищевод (*oesophagus*) представляет собой толстостенную трубку, внутренняя часть которой выпячивается в виде трех мощных продольных складок в просвет пищевода. Внутренняя стенка пищевода краба *Xantho bidentatus* ограничена двумя слоями — наружным толстым и внутренним бесструктурным. При этом внутренний слой состоит из коллагена, наружный — из элластина. Пищевод имеет многочисленные железы, расположенные главным образом в субэпителиальной соединительной ткани. Выводные протоки желез открываются на внутренней стенке. Подобные железы можно найти и на губах. Обычно на передних срезах видно, что железы состоят из 4—8 конических клеток (Babu et al., 1979). Центральная полость желез соединяется с просветом пищевода с помощью узкого канала. В цитоплазме железистых клеток найдены сульфамицины, сиаломицины, гиалуровая кислота и гликопротеиды. Секрет желез пищевода помогает продвижению пищи, он берет также участие в процессе пищеварения.

На примере *Homarus gammarus* изучены рецепторы пищевода (Robertson, Laverjack, 1979) — это билатерально расположенные чувствительные органы: передний и задний. Передний рецептор пищевода расположен на уровне клапана, разделяющего пищевод и кардиальную часть желудка. Зад-

ний рецептор пищевода расположен на уровне входа в кардиальную часть желудка.

В экспериментальных условиях при раздражении пищевода экстрактом из мидии наблюдается начало и увеличение частоты сокращений тканей, в то время как раздражение переднего рецептора пищевода уменьшает или совсем останавливает перистальтику. Передний рецептор пищевода состоит из двух симметрически расположенных областей в форме полумесяца. Эти области не имеют кутикулярных волосков. Диаметр волосков составляет 8—10 мкм, их длина достигает 200—500 мкм. Волоски густо покрывают прилегающую поверхность пищевода. Внутри упомянутых областей имеются горбовидные образования диаметром до 50—70 мкм с углублениями на верхушке. Кроме этих образований, занимающих большую часть площади области, можно наблюдать узкую зону коротких редко расположенных щетинок (длиной 7—10 мкм и диаметром 1—2 мкм) и клубневидных образований. В центрах клубневидных и горбообразных образований имеются поры.

Анатомически структура, вызывающая запуск перистальтики, бывает двух типов: она может состоять из коротких щетинок, подобных описанным выше, либо из углублений в кутикуле диаметром до 10 мкм, которые в центре имеют узелки диаметром до 2 мкм.

Передний рецептор пищевода иннервируется двумя группами билатеральных нейронов: 250—300 небольших клеток с длиной тела 15—30 мкм. Обе группы нейронов имеют короткие разветвления, заканчивающиеся в эпикутикуле. Задний рецептор пищевода иннервируется тремя—четырьмя группами биполярных и униполярных нейронов, общее количество которых достигает 300—600. Тела клеток длиной 10—15 мкм имеют короткие разветвления, заканчивающиеся в эпикутикуле. В связи с тем что рецепторы пищевода имеют прямой контакт нервного окончания с окружающей средой, а также большое количество чувствительных клеток, морфологически их можно квалифицировать как контактные хеморецепторы.

Желудок (аяег), или передняя кишка, состоит из двух отделов: большая передняя часть называется кардиальной, меньшая задняя — пилорической (рис. 10). Внутренняя часть желудка покрыта кутикулой, насыщенной известью. С помощью извести стенки желудка никогда не спадаются. Кроме того, из такого же материала в кардиальной части желудка образуются так называемые жевательные пластинки, сильно зубчатые на свободном конце. Такие же пластинки на спинной части и боковых стенках желудка; они являются производными от эктодермы. У речного рака и некоторых других ракообразных в кардиальной части и в пилорической области твердые пластинки образуют так называемую желудочную мельницу, имеющую сложное строение. Все упомянутые образования служат довольно эффективным аппаратом для размельчения пищи. Кроме того, в пилорической части желудка тонкие кутикулярные выросты образуют вентральный фильтр, через который проходит только хорошо размельченная пища. Пилорическая часть желудка заканчивается пятью клапанами: верхний, средний, пара верхнебоковых и пара нижнебоковых. Кроме того, на верхней стенке пилорической части желудка находится пара гребней, вооруженных щетинками. Упомянутые гребни и клапаны преграждают поступление пищи в обратном направлении из средней кишки в желудок, в то время как пища в среднюю кишку проходит свободно.

В кардиальной части желудка находится еще одно образование, не имеющее отношения к процессу пищеварения. Это гастролит. Во время линьки речной рак может запастись кальций в желудке в виде гастролитов. Образование этих органов и линька регулируются гормонами глазных сте-

белков. Выделение гормонов благоприятствует образованию гастролитов и наступлению линьки (Whinnie, 1962).

Твердые хитиновые образования найдены в желудках почти всех ракообразных. Иногда их еще называют желудочной арматурой. В процессе онтогенеза она изменяется. Так, у личинок креветки *Stangon septemspinosa* хитиновые образования постепенно появляются в кардинально-пилорическом ходе во время метаморфоза. При этом максимальное развитие и специализация наблюдаются непосредственно перед метаморфозом, затем желудочная арматура почти полностью исчезает. Желудочная арматура развивается очень медленно и приобретает эффективность только на пятой стадии развития, хотя смена режима питания начинается уже на третьей личиночной стадии (Regnault, 1972).

Средняя кишка (mesentron) начинается за пилорической частью желудка, это наиболее длинная часть желудочно-кишечного тракта. Однако у разных видов она может быть разной длины. Например, у речного рака она, наоборот, короткая и сводится к 1/20 части по отношению ко всей длине желудочно-кишечного тракта. Средняя кишка образует боковые выпячивания железистого происхождения. На дорсальной части рядом с пилорическим отделом желудка находятся два хорошо развитых пилорических придатка. Один из них (*coeca anteriora dorsalia*) в виде тонких трубок проходит на небольшом расстоянии по верхней стенке желудка, затем резко поворачивает вниз, опускаясь по его боковым стенкам, и, проходя немного вперед, оканчивается под желудком, сворачиваясь в клубочки. На дорсальной стороне средней кишки в месте перехода ее в заднюю кишку появляется непарный пилорический отросток (*coecum dorsalia posterior*), проходящий вперед и оканчивающийся небольшим клубочком. У пагурид этот клубочек заканчивается на уровне третьего абдоминального сегмента, причем у самцов он часто бывает более длинным по сравнению с самками (Макаров, 1939). Вообще, длина непарного пилорического отростка бывает разной у различных видов представителей десятиногих раков.

Задняя кишка (rectum) представляет собой толстостенную трубку с хорошо развитой мускулатурой. Как и желудок, задняя кишка характеризуется наличием хитиновой кутикулы. Стенки ее пронизаны большим количеством желез, очень похожих на таковые пищевода; кроме того, внутри стенки имеют складчатое строение. Установлено, что задняя кишка имеет хроматофоры. Так, у креветки *Palaemon affinis* (Namara, 1979) хроматофоры с диспергированными пигментами находятся на дорсальной поверхности и имеют вид плоских дисков, от которых отходят радиально направленные короткие клеточные отростки. Хроматофоры с агрегированными пигментами представляют собой полусферические образования, лишенные вытянутых клеточных отростков.

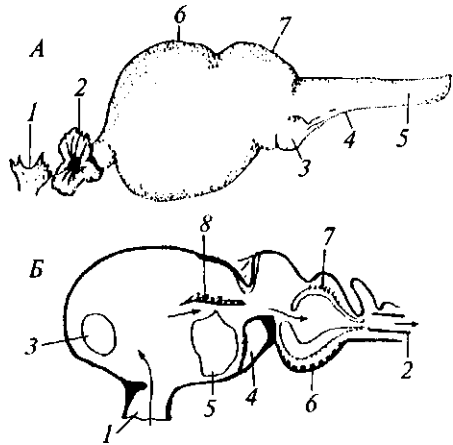


Рис. 10. Желудок десятиногих раков: А — общий вид желудка креветки *Stangon septemspinosa* (оригинал): 1 — мандибула, 2 — пищевод, 3 — пилорические ампулы, 4 — придаток гепатопанкреаса, 5 — средняя кишка, 6 — кардиальная часть желудка, 7 — пилорическая часть желудка; Б — продольный разрез желудка речного рака (стрелками обозначено движение пищи из пищевода к средней кишке): 1 — пищевод, 2 — средняя кишка, 3 — гастролит, 4 — кардиопилорический отросток, 5 — вентральные клапаны (ампулы), 6 — вентральный, 7 — дорсальный фильтры, 8 — желудочная мельница (из М. Карамана, 1976)

Модификации форм клеток хроматофор задней кишки при свободном их расположении на поверхности не имеют плотного контакта с окружающими тканями. Клетки хроматофор одеты только тонкой мембраной.

Анальное отверстие (anus), или порошица, десятиногих раков расположено на нижней поверхности тельсона и имеет замыкающий мускул (сфинктер).

Таким образом, желудок и задняя кишка эктодермального происхождения, средняя кишка с ее пилорическими отростками — эктодермального. При линьке большинство раков освобождают сначала тело, затем конечности, в конце — абдомен. В последнюю очередь при линьке освобождается кутикула желудка, которая выталкивается через рот, кутикула задней кишки выталкивается через анальное отверстие.

Слепая кишка (сесум). У десятиногих раков была обнаружена относительно недавно (Roux, 1977). Функции этого органа пока не выяснены. Известно, что у личинок краба *Pisidia longimana* найдены большие изменения слепой кишки в процессе метаморфоза. На первой стадии развития слепая кишка личинки краба еще не сформирована и представляет собой накопление клеток, расположенных дорсально между средней и задней кишками. За несколько часов до начала линьки на последней личиночной стадии слепая кишка, раньше невидимая невооруженным глазом, становится заметной; она увеличивается в результате вакулизации. Затем, на стадии мегалопы, она снова уменьшается и у взрослых особей представлена еле заметным рудиментом. Смена у личинок слепой кишки во время метаморфоза свидетельствует о том, что последняя берет участие в процессе линьки.

Гепатопанкреас (hepatopancreas). Как уже было сказано выше, в желудочно-кишечном тракте, особенно в средней кишке, имеется много желез, выделяющих различные вещества для пищеварения. Как бы в стороне находится наибольшая железа, которая в литературе приводится под разными названиями: печень, пищеварительная железа, гепатопанкреас. Физиологическое изучение секрета «печени» (этот термин распространен довольно широко) десятиногих раков показывает, что название «печень» не совсем правильное; функция этого органа соответствует совместно функции печени и поджелудочной железы позвоночных, откуда и пошло название «гепатопанкреас». Секрет печени рака не только может расщеплять жиры, переводя их в состояние эмульсии, но и способен переводить крахмал в сахар, что характерно для поджелудочной железы. Кроме секреторной функции печень рака может запасать кальций во время линьки, как это наблюдается в желудке, а также способна к фагоцитозу: ее клетки захватывают мелкие частички пищи и способны переваривать их внутриклеточно. Критический обзор литературных данных, представленных П. Белом (Weal, 1974) по функции печени, показывает, что последняя действительно выполняет функции, характерные для поджелудочной железы, — выделение пищеварительных ферментов, однако не имеет (или имеет незначительно) функций печени. Следовательно, гепатопанкреас, по мнению П. Вела, это панкреас, но не гепато-, тем более, что печени и поджелудочной железе не свойственно поглощать переваренную пищу. Поджелудочная железа не способна к фагоцитозу. На этом основании автор предложил название «железа средней кишки», так как эта железа принадлежит средней кишке и тесно связана с ней. Позже Р. Гибсон (Gibson, 1979) опубликовал обзор истории изучения анатомии, морфологии и функции средней кишки десятиногих раков, где он подтверждает правильность названия «гепатопанкреас», так как гепатопанкреатическая функция этого органа — синтез пищеварительных ферментов — не подлежит сомнению, а метаболизм углеводов (особенно гликогенов) и выработка веществ-эмульгаторов свидетельствуют

о выполнении им роли печени. В дальнейшем этот орган мы будем называть гепатопанкреасом.

Гепатопанкреас у разных видов десятиногих раков имеет разные форму и размеры. Так, у речного рака он образован парой выростов, каждый из которых может слегка разветвляться. Это так называемые гепатопанкреасные придатки. Большой гепатопанкреас речного рака состоит из множества мелких трубочек, собирающихся в один проток и впадающих в среднюю кишку. У раков-отшельников гепатопанкреас представляет собой очень длинный парный орган, проникающий далеко в абдомен. Каждая доля также состоит из мелких трубочек, заполняющих полость абдомена. Кишечник, например у раков-отшельников, проходит либо между долями гепатопанкреаса, либо вдоль правой доли. Осевые протоки тянутся вдоль мышц-сгибателей, однако в месте перехода к головогрудии они плотно прилегают к вентрально-латеральным стенкам кишечника и открываются в средней кишке на ее нижней стенке вблизи пилорической части желудка и впереди того места, где отходят передние пилорические отростки.

Гепатопанкреас состоит из клеток двух типов: высоких цилиндрических альвеолярных клеток, которые очень часто содержат жировые капельки и гликоген, и ферментных. Последние имеют большие вакуоли, содержащие жидкость коричневого цвета — секрет, проникающий вовнутрь трубки, или непосредственно через разрыв вакуоли, возможно, и посредством отторжения самой клетки. Вероятно, эти клетки кроме секреторной несут также экскреторную функцию. На дистальных концах железистых трубок находятся клетки с крупными ядрами и гомогенной массой (плазмой), которые митотическим делением образуют фибриллярные клетки, из которых, в свою очередь, образуются ферментные клетки.

Таким образом, гепатопанкреас выделяет ферменты, переваривающие белки, жиры и углеводы. Известно, что все ракообразные секретируют амилазу. Например, у краба *Scarcinus maenas* она оказывает действие, подобное а-амилазе позвоночных животных в отношении инактивации ионами хлора и кальция. Однако очищенный фермент этого краба имеет в 4 раза меньший молекулярный вес по сравнению с сx-амилазой поджелудочной железы (Blandamer, Beechey, 1966).

У креветки *Palaemon serratus* найдены сезонные ритмы активности амилазы и протеазы с максимумом зимой или летом и минимальными значениями осенью или весной (Wormhoudt, Sellos, 1980). В данном случае активность фермента зависит от состояния освещения — фотофазы. Опыты показывают, что при одной и той же Температуре 15 °С активность ферментов высока в период продленной фотофазы, равной 16 ч/сут (июль), и, наоборот, понижена в осенние месяцы (сентябрь) при сокращенной фотофазе до 13 ч. Параллелизм в изменении активности обоих ферментов наталкивает на мысль о существовании гуморального механизма. Так, удаление глазных стебельков у упомянутой креветки в период высокой активности ферментов (май — сентябрь) понижает ее, что указывает на наличие в глазных стебельках фактора, стимулирующего синтез этих ферментов. Удаление глазных стебельков зимой показывает, что в это время года гормон малоактивен либо совсем отсутствует.

Липиды в гепатопанкреасе крабов *Pachygrapsus marginatus* содержатся только в двух из четырех клеток: в абсорбирующих и секреторных, а также внутри канальцев (Lautier, Vernet, 1972). Количество липидов, минимальное после линьки, начинает увеличиваться в зависимости от интенсивности питания и достигает максимума в период перед тем, когда животное сбрасывает старый скелет. Благодаря этому запасы липидов расходуются и перед линькой становятся почти равными их послелиночному уровню. После уда-

ления глазных стебельков периодичность в наличии липидов сохраняется, однако их количество остается на значительно низшем уровне. Следовательно, понижение количества липидов после удаления глазных стебельков является скорее следствием сокращения межлиночного периода и периода питания, чем нарушения специфического эндокрильного механизма.

Известно, что у крабов *Uca pugilator* питание стимулируется четырьмя аминокислотами, такими, как серии, алаин, аспаргин и глутаминовая кислота, а также рядом углеводов, включая нерастворимый декстрин (Robertson et al., 1981). Среди химических пищевых стимуляторов в эксперименте наибольший эффект вызывают сахароза и мальтоза. В данном случае эти компоненты вызывают больший пищеварительный эффект, чем серии, который принято считать как наиболее интенсивно стимулирующий аминокислоты.

Количество углеводов и белков в пище раков имеет большое значение для роста и развития животных. Так, у креветок *Palaemon serratus* массой 80—380 мг отмечается оптимальный рост при использовании пищи, содержащей 3,5 % углеводов и 69 % протеина (Wormhoudt et al., 1980). Пища, которая содержала очень много углеводов и мало протеина, вызвала малоинтенсивный рост и высокую смертность животных в эксперименте. Это справедливо также для кормов с высокой концентрацией только одного протеина. Изменение сырой массы гепатопанкреаса и общей пищеварительной активности связано с различными скоростями роста креветки. Максимальная активность амилазы наблюдается в том случае, когда количество ассимилирующих углеводов достигает 2,8 %; максимальная активность протеазы наблюдается в то время, когда протеины в пище достигали уровня 45 %.

Как это было показано на примере краба *Scylla serrata*, пищеварение у десятиногих раков является главным образом внеклеточным. Пищеварительные ферменты синтезируются клетками типа F_Р которые потом развиваются в секреторные β-клетки перед освобождением фермента (Barker, Gibson, 1978). У упомянутого краба представляется возможным выделить три фазы активности секреции ферментов: через 1 ч, через 3 или 8 ч после приема пищи. Первая фаза включает выработку индоксилацетатэстеразы, а также 1-нафталацетатэстеразы. Фазы внутриклеточного пищеварения (с помощью экстераз) наблюдаются через 2 или 10 ч после приема пищи. В клетках гепатопанкреаса найдены кислые и щелочные фосфатазы, которые явно связаны с несколькими фазами пищеварительного цикла, в том числе и с синтезом, и с секрецией пищеварительных ферментов, последующей абсорбцией продуктов внеклеточного пищеварения и активным транспортом метаболитов через клеточные мембраны. Фосфатазы и экстеразы присутствуют в эпителии средней кишки. Наличие щелочной фосфатазы на конце средней кишки указывает на активное употребление питательных веществ из кишечника, что связано с небольшой длиной этой части кишечника. «Блуждающие клетки» в субэпителиальной соединительной ткани передней части задней кишки содержат полисахариды. Эти клетки, возможно, могут участвовать в образовании эпикуткулы задней кишки.

С помощью меченых атомов удалось проследить скорость пищеварения норвежского омара *Nerphrops norvegicus* (Dali, 1981). Омаров кормили пищей с добавлением меченого углерода (¹⁴C). По миграции и накоплению метки показано, что пищеварение и абсорбция пищи в желудке заканчиваются на протяжении 8—12 ч после еды. Метка начинает оставлять гепатопанкреас через 4 ч после еды и распространяется в органах и тканях в прямой пропорции количеству в них липидов. Однако не существует доказательств преимущественного накопления липидов в пищеварительном трак-

те. Большая часть липидов, поступающих вместе с пищей, окисляется на протяжении суток. Гепатопанкреас — единственное потенциальное живое депо у самцов. У них количество липидов в нем достигает 8,9 % сырой массы против 1 % в других тканях. У самцов после 18-, у самок после 35-дневного голодания не наблюдается значительного снижения концентрации липидов, в то время как количество нелипидных веществ в теле без гепатопанкреаса самцов уменьшалось до 6 % общей сырой массы тела. Понижение массы тела самцов при длительном голодании происходит главным образом за счет мышечных белков. Можно предполагать, что могучая мускулатура брюшка служит не только пропульсивным органом при движении, но и резервом живых веществ, которые при необходимости расходуются без значительного ущерба для животных. Вероятно, гепатопанкреас не является главным источником липидов у десятиногих раков. Липиды гепатопанкреаса выполняют главную роль в линочном цикле и, возможно, второстепенную в оогенезе, но как источник кормовых резервов они могут иметь большое значение только на некоторое время при голодании. Таким образом, гепатопанкреас в синтезе липидов десятиногих раков не выполняет руководящей роли.

МЫШЕЧНАЯ СИСТЕМА

У разных групп десятиногих раков мышечная система развита неодинаково. Ее развитие зависит от способа жизни животных. Так, представители группы Апотига имеют хорошо развитое брюшко, в котором мышечная система особенно мощная. У креветок мышцы брюшка используются для плавания и для поддержки тела в толще воды. У раков-отшельников, ведущих малоподвижный образ жизни, мышцы брюшка служат главным образом для удержания животного в раковине моллюска. Эти мышцы настолько сильны, что рака-отшельника никакими силами не удастся вытащить из своего жилища. У представителей группы Вгасбуига мышцы брюшка менее развиты в связи со значительной его редукцией.

Мышцы клешней первой пары переопод у многих видов десятиногих раков также хорошо развиты. Это относится почти ко всем крабам, речным ракам, ракам-отшельникам и некоторым креветкам. Главное назначение мощных мышц клешней заключается в добыче и размельчении пищи. С помощью клешней краб способен разрушить даже очень крепкую раковину моллюска.

Как и у других животных, функции мышц ракообразных кроме добычи пищи и перемещения в пространстве самые разнообразные. Например, мышцы служат для передвижения пищи по пищеварительному тракту, продвижения крови в кровеносной системе, изменения воды вокруг жабр. Кроме того, мышцы выполняют функции, связанные с выделением и размножением. Обычно мышцы внутренних органов сокращаются медленно. Такие мышцы принято называть *тоническими*. Мышцы конечностей, абдомена и некоторых других органов сокращаются быстро, их называют *фазными*. Фазные мышцы образуют часть рычажной системы и работают либо изотонически (становятся более короткими в процессе сокращения), либо изометрически, развивая напряжение при постоянной длине. Однако ни один мускул не работает только изотонично или только изометрично — он может только приближаться к одному из этих вариантов.

Фазные мышцы принято делить на две главные группы в зависимости от их функций: *сгибатели*, сгибающие конечности и другие органы движения, и *разгибатели*, разгибающие эти органы.

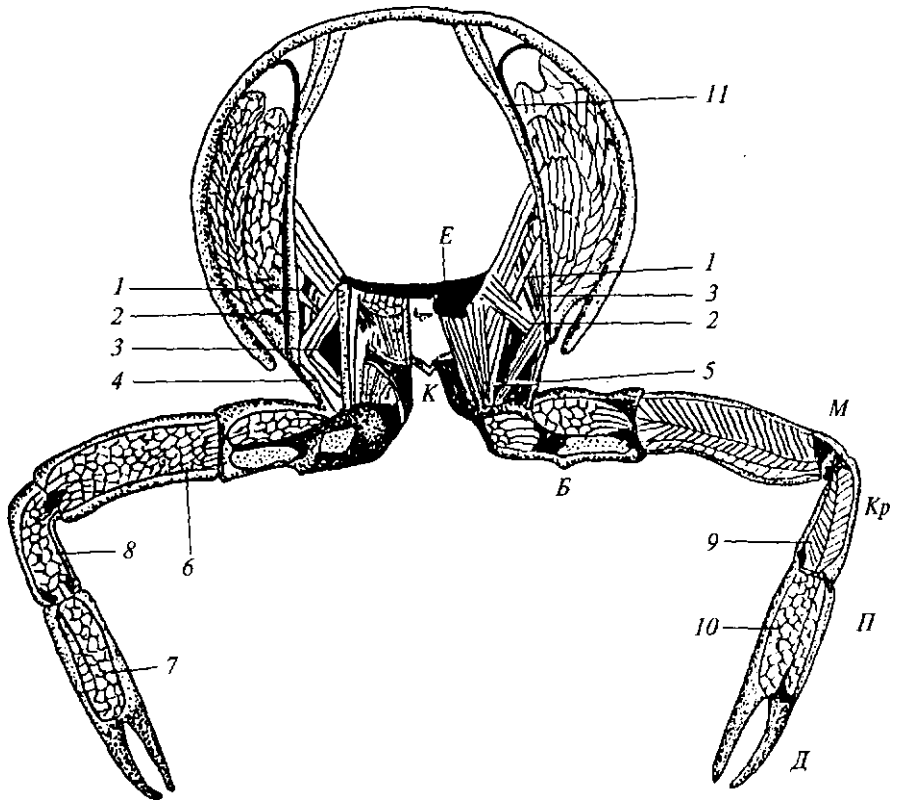


Рис. 11. Мускулатура тораксального отдела рака *Avicula avicula* B (передний вид):
 1—3 — боковой, верхний и средний мускулы-разгибатели; 4 — редуктор ишиоподита; 5 — абдуктор карпоподита; 6 — абдуктор мероподита; 7 — абдуктор проподита; 8 — абдуктор карпоподита (дорсально); 9 — продукт карпоподита; 10 — абдуктор дактилоподита; 11 — эпимеральный аттрактор; Kr — карпоподит; B — базоподит; M — мероподит; K — коксоподит; E — эндостернит; D — дактилоподит; (по М. Васевсо, 1967)

Как отмечает В.В. Макаров (1939), у раков-отшельников в связи с их образом жизни сгибатели более сильно развиты по сравнению с разгибателями. При этом сгибатели правой стороны, в свою очередь, развиты сильнее, чем мышцы левой стороны. Однако такое положение наблюдается только у взрослых животных, живущих в раковинах моллюсков. Так, у этих же животных на стадии глаукотое расположение мышц мало отличается от обыкновенного: разгибатели еще хорошо развиты и имеют продольное направление, сгибатели состоят из поперечного, продольного и петлеобразного мускулов; плеоподы также имеют самостоятельные сгибатели. Позже у взрослого животного поперечные мышцы постепенно исчезают, от боковых продольных мускулов сохраняются только небольшие останки; разгибатели остаются слабыми, сгибатели состоят из мощного вентрального и петлеобразного мускулов. Мышцы плавательных конечностей у раков-отшельников дегенерируют.

Следует отметить, что в процессе онтогенеза у всех групп десятиногих раков мышечная система изменяется. Например, на более поздних личиночных стадиях у крабов сильнее развита мускулатура брюшка. Это связано с возрастающей функцией этого органа у личинок при плавании в толще воды. Сравнительно менее развито брюшко мегалоп крабов, еще менее — у молодых особей.

Некоторые наиболее значительные мышцы десятиногих раков на примере речного рака показаны на рис. 11.

Мышечная система десятиногих раков хотя и имеет свои особенности, очень сходна с таковой позвоночных животных. Развитие мышечного аппарата связано с появлением членистых конечностей и высокоразвитой поперечно-полосатой мускулатурой, функционально приспособленной для выполнения быстрых и сложных движений. Характерное устройство сочленений отдельных сегментов, упорядочение в клешнеоносной конечности по типу модифицированных шарнирных суставов обеспечивают разносторонность плоскостей поворачивания (Кунцова, 1975).

СТРУКТУРА МЫШЦ

Главным структурным элементом любых мышц является мышечное волокно (нить), или протофибрилла, состоящая из сократительного белка. В целом мышцы состоят из многих параллельных мышечных волокон диаметром 0,01—0,1 мм. Длина волокон может достигать нескольких сантиметров. Протофибриллы бывают толстыми (диаметром 15—25 нм) и тонкими (4,5—6,5 нм). Длина толстых протофибрилл приблизительно равна 1,5 мкм. Тонкие фибриллы, как правило, длиннее — от 2,0 до 2,6 мкм. Тонкие протофибриллы состоят из миозина, толстые — из актина. Мышечные волокна могут быть одно- или многоядерными. Волокна соединяются с помощью соединительной ткани, количество которой очень колеблется в разных типах мышц.

Мышцы условно делят на уже упомянутые поперечно-полосатые и гладкие. Для поперечно-полосатых мышц характерно, что под микроскопом они имеют вид правильной поперечной исчерченности. Такие мышцы всегда связаны со скелетными образованиями. Поперечно-полосатые мышцы имеют следующую особенность: расположение в них толстых и тонких протофибрилл носит упорядоченный характер. Гладкие мышцы — протофибриллы, которые разветвляются и соединяются в единую нить. Они не имеют поперечного исчерчения, однако сокращение их связано с белками. Отсутствие поперечного исчерчения объясняется тем, что в гладких мышцах не наблюдается упорядоченного расположения толстых и тонких протофибрилл.

Гладкие мышцы всегда находятся в органах желудочно-кишечного тракта, в кровеносных сосудах, яичниках и в других органах. По сравнению с поперечно-полосатыми гладкие мышцы менее изучены. Это обусловлено несколькими причинами. Одна из них состоит в том, что волокна гладкой мускулатуры часто перемешаны с соединительнотканными волокнами. Вторая причина заключается в том, что волокна гладких мышц не образуют правильных параллельных пучков, которые можно было бы изолировать и изучить. Кроме того, гладкомышечные клетки значительно мельче, длина их часто составляет долю миллиметра. И последнее, гладкие мышцы сокращаются во много раз медленней, чем поперечно-полосатые.

Рассмотрим более детально строение поперечно-полосатых мышц. В строении они имеют системы продольных и поперечных каналцев (трубочек). Поперечное исчерчение является результатом чередования участков с сильным и слабым лучепреломлением — анизотропных и изотропных дисков (рис. 12). Изотропные диски разделяются на две равные части так называемыми 7-пластинками, представляющими собой поперечные границы между структурными единицами волокна — *саркомерами*. Изотропный диск состоит из тонких активных нитей, а анизотропный — из толстых миозиновых нитей. Толстые и тонкие нити крепятся к 2-пластинкам.

Турбулярная система поперечно-полосатых мышц, или система каналцев, состоит из впячиваний сарколемы, проникающей в волокно на

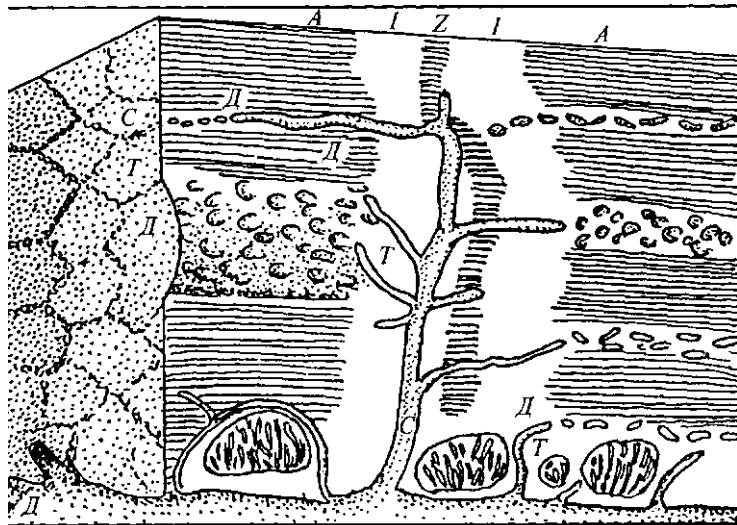


Рис. 12. Модель мышечного волокна речного рака. Видно впячивание сарколемы (С и Т-каналы — С я Т), которые с примыкающими к ним СР-канальцами образуют диады (Д):

А — анизотропные диски, /— изотропные диски, Z— пластинки

разные расстояния в области Z-пластинки либо на границе анизотропных дисков. Эти впячивания называют поперечными канальцами (Т-каналы). Другой вид канальцев в поперечно-полосатых мышцах — сетка продольных канальцев (саркоплазматический ретикулум) и пузырьков между миофибриллами, образующих воротниковую «облетку» вокруг саркомера. Эти канальцы, примыкающие к Т-канальцам, имеют утолщения (цистерны). По Т-канальцам мембрана сарколеммы впячивается вовнутрь волокна, и по мембране возбуждение передается с наружной стороны, обеспечивая переход от возбуждения к сокращению.

В мышцах ноги речного рака можно найти большие впячивания сарколеммы во многих участках саркомера, которые разветвляются на канальцы диаметром 30 нм, контактируя с канальцами саркоплазматического ретикула на границе анизотропного и изотропного дисков, образуя диады (рис. 12). Расстояние от Т-канальцев к центру фибриллы не превышает 0,4 мкм. Подсчитано (Reuben et al., 1967), что общая поверхность мембран турбулярной системы, включая поперечные канальцы, приблизительно в 10 раз превышает таковую наружной мембраны волокна. Подобные впячивания или щели встречаются в мышечных волокнах крабов, где на уровне Z-пластинки они дают начало слепым капальцам, на уровне анизотропных и изотропных дисков — Т-канальцам, образующим диады с элементами саркоплазматического ретикула.

Скорость сокращения мышц зависит от следующих факторов: длины саркомера, упорядоченности и плотности упаковки протофибрилл, количества митохондрий и липидных капелек, присутствия или отсутствия миоглобина в саркоплазме. Быстрые мышцы с так называемой фибриллярной структурой бедны саркоплазмой, содержат много правильно расположенных нитей (обычно вокруг одной толстой нити находятся шесть тонких); их турбулярная система имеет постоянную структуру: Z-пластинки проходят точно поперек волокна. Другие, более медленные мышцы богаты саркоплазмой, с менее правильным расположением нитей и канальцев, с большим количеством митохондрий и зигзагообразной Z-пластинкой. Напря-

жение мышц, которое развивается мускулом на единицу поперечного сечения, в мышцах с длинными саркомерами, как правило, большее, так как при одинаковом расстоянии между расположенными параллельно мостиками их общее количество, находящееся в одной нитке, будет большим (что позволяет развить большее напряжение). В то же время мышцы, имеющие короткие саркомеры, способны к быстрым сокращениям.

МЕХАНИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА МЫШЦ

Мышцы имеют определенные механические свойства, влияющие на их сокращения. Схематически мускул можно изобразить в виде системы, состоящей из сократительного элемента, соединенного с эластическими элементами, которые в соответствии с их размещением по отношению к сократительному элементу делятся на последовательные и параллельные.

В скелетных мышцах последовательными эластическими элементами являются главным образом сухожилия и некоторые другие виды соединительной ткани на окончаниях мышц. В мышцах с короткими волокнами разница между последовательными и параллельными эластическими элементами четко не выражена. Напряжение последовательных эластических элементов может быть измерено в том случае, если изометрически сокращенному мускулу дать возможность сокращаться при разных нагрузках либо если напряжение параллельных элементов выводится при напряжении. Податливость последовательных эластических элементов может быть увеличена (в эксперименте), если к концам мускула прикрепить пружины; скорость развития напряжения в этом случае уменьшится, высота одиночного сокращения также снизится, отношение величины тонуса (длительного сокращения) к одиночному сокращению увеличится.

В расслабленном состоянии сократительные элементы очень пластичны. В возбужденном мускуле их твердость резко возрастает и может сохраняться после окончания активного состояния. О свойствах сократительных элементов можно судить по скорости укорочения, по эффекту растяжения или расслабления во время сокращения и максимальному напряжению при изометрическом сокращении.

Значительная сила, которая наблюдается в клешне краба, состоит в особом строении как самой клешни, так и ее мышц. Мускул в клешне краба имеет перистое строение: волокна проходят не параллельно направлению образованной ими силы, а под углом, что дает им большое преимущество (рис. 13). В замкнутом пространстве клешни перистый мускул данного объема может иметь более короткие волокна и большее их количество по сравнению с мышцами с параллельными волокнами. Увеличение силы благодаря такому механическому устройству достигается за счет расстояний, на которые может быть передвинута точка крепления мускула. Ад-

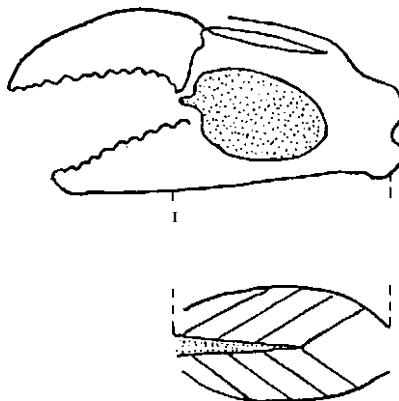


Рис. 13. Расположение мышц в клешне краба или омара дает механическое превосходство. Перистое строение позволяет также мышцам утолщаться во время сокращения, что было бы невозможным в ограниченном пространстве клешни (по К. Шмидт-Нильсену, 1982)

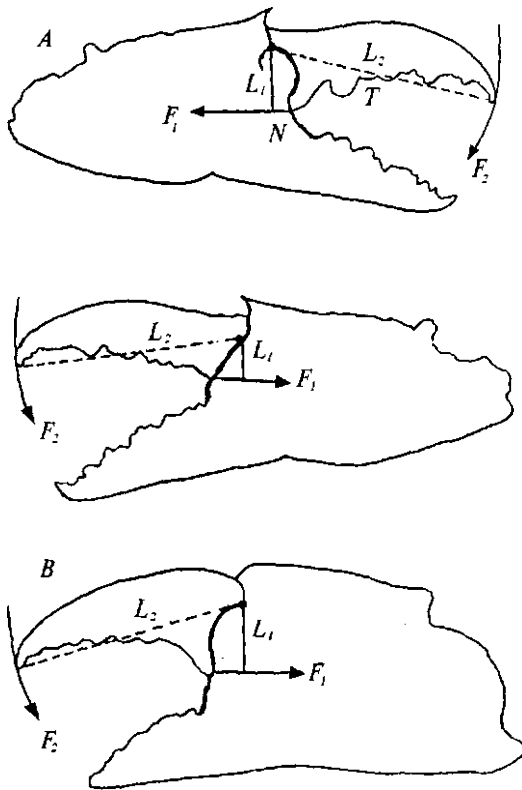


Рис. 14. Зарисовка по фотографиям клешней одинаковой длины разного типа 2 видов крабов:
 А — *Macropus depurator*, «сильная» клешня; В — *M. depurator*, «скоростная» клешня; В — *Cancer pagurus* (стрелками показано направление сил F_1 и F_2), Т — зуб, N — выемка, L_1 , L_2 — длина плеч (по G. Warner, 1976)

дуктор клешни краба благодаря перистому строению способен развить силу, приблизительно в 2 раза большую, чем если бы он состоял из параллельных волокон.

Второе преимущество перистых мышц в клешне краба связано с ограниченным пространством, в котором она работает. Когда сокращаются мышцы с параллельными волокнами, их поперечное сечение увеличивается, в твердом панцире клешни это составило бы определенную трудность. Однако перистые мышцы благодаря своему строению могут почти полностью заполнить полость клешни, так как

при сокращении волокон угол, под которым они лежат, изменяется таким образом, что образуется пространство для их утолщения. Для мышц с параллельными волокнами в ограниченном пространстве это невозможно.

Перистые мышцы могут выполнять такую же работу, как и мышцы равного объема с параллельными волокнами, так как в противовес большей силе сокращения уменьшается.

Сила, которая используется клешней краба, зависит не только от особенностей строения мышц и их иннервации, но и от морфологического строения самой клешни. Показано, что разные клешни одной и той же особи краба имеют разный выигрыш в силе. Для того чтобы найти возможную связь между выигрышем в силе при закрывании клешни, сравнивали 2 вида крабов — *Macropus depurator* и *Cancer pagurus* (Warner, Jones, 1976). Клешни этих видов различаются отношением плеч рычага, на который действует мышца, двигая дактиллоподит. В силу разной длины плеч рычага одна клешня обеспечивает большую силу сжатия, другая — большую скорость движения. «Скоростная» клешня у этого вида имеет меньше механических преимуществ по сравнению с «сильной» (рис. 14). Разница в механическом преимуществе клешни одного и того же животного является результатом дифференциации в расстоянии между точками соприкосновения крепления мышц. Иная специализация у *M. depurator* (как и у других плавающих *Portunidae*) заключается в наличии большого шипа на «сильной» клешне у основания дактилуса. Этот шип наклонен в направлении к наружной поверхности клешни и в процессе прикуса в нижнюю выемку проподуса. Базальный шип и выемка, очевидно, обеспечивают применение относительно больших сил. Подобные или более специализированные клешни краба *Salora* используются для открывания раковин гастропод (Shoup, 1968).

В приведенном примере выигрыш в силе «скоростной» клешни *M. depurator* достигает 0,177, в «сильной» — 0,248. У краба *Cancer pagurus* выигрыш в силе равен 0,329. Эти относительные величины не изменяются с возрастом крабов.

Все три типа рассмотренных клешней имеют разную длину саркомеров. Длина саркомеров мышц *C. pagurus* большая по сравнению с клешней *M. depurator*, однако у последнего вида «сильная» клешня имеет более длинные саркомеры по сравнению со «скоростной». При изометрическом сокращении клешня *C. pagurus* развивает большее усилие, чем обе клешни *M. depurator*.

ПОСТСИНАПТИЧЕСКИЕ ПОТЕНЦИАЛЫ МЫШЦ

Мышцы клешней крабов имеют свои физиологические особенности, связанные с возбуждающими потенциалами. Так, в закрывателе клешни краба *Carcinus* некоторые волокна дают крупные возбуждающие постсинаптические потенциалы, в которых возникают одиночные сокращения. Они электрически не возбуждаются, относительно не чувствительны к торможению, имеют значительную иннервацию от быстрого аксона, небольшое сопротивление мембраны и временную константу, которая равняется 5 мс. В другой группе волокон в ответ на раздражение медленного аксона появляются крупные и длительные возбуждающие постсинаптические потенциалы, а в ответ на раздражение быстрого аксона — небольшие; эти волокна электрически не возбуждаются, чувствительны к торможению, временная константа их мембраны составляет 30—60 мс. И наконец, третья группа волокон дает как быстрые, так и медленные возбуждающие постсинаптические потенциалы с облегчением в обоих случаях (Atwood, 1963).

У открывателя клешни рака возбуждающие постсинаптические потенциалы, наблюдающиеся в дистальных волокнах, приблизительно в 5 раз превышают возбуждающий постсинаптический потенциал центральных волокон. Установлено также, что у *Paralithodes camchatica* закрыватель имеет два возбуждающих аксона: один быстрый в проксимальной части вызывает крупные или слегка облегченные возбуждающие постсинаптические потенциалы, в дистальной части — мелкие. В центральной части эти потенциалы имеют умеренную величину с сильным облегчением. Второй медленный аксон в дистальной части вызывает появление крупных возбуждающих постсинаптических потенциалов с умеренным облегчением в центральной части (Lang et al., 1970).

У краба *Uca* общий возбуждающий аксон обслуживает два мускула — открыватель и растягиватель, однако тормозные нервы у них разделены, а торможение возникает рефлекторно: тормозной аксон открывателя дает залп импульсов после разрядов возбуждающего аксона, залп тормозного аксона растягивателя предупреждает их. Это действие отвечает тому, что открыватель тормозится преимущественно пресимпатически, а растягиватель — постсимпатически (Spirito, 1970).

РОЛЬ МЕДИАТОРОВ В НЕРВНО-МЫШЕЧНОЙ СИСТЕМЕ

У ракообразных найдена химическая передача с помощью медиаторов. Последние могут освобождаться квантами благодаря действию наивысшего потенциала (Катц, 1968). Работами А. Такеуши (Takeuchi, 1971) показано, что наиболее вероятным медиатором является глутамат, деполяризующий мышцу и вызывающий сокращение. Он синергически воздействует

вместе с возбуждающими нервными импульсами. Возможно, этот медиатор воздействует на те же рецепторы, что и возбуждающие аксоны. Так, в закрывателе клешни *Rachygrapsus* высокая концентрация магния блокирует передачу возбуждения. В этом случае в облегчающих окончаниях возбуждающего аксона имеется множество синаптических пузырьков. Количество участков, чувствительных к глутамату, пропорционально числу нервных окончаний.

Существует мнение, что тормозным медиатором в нервно-мышечной системе может быть гамма-аминомасляная кислота (ГАМАК), а возбуждающим медиатором является глутаминовая кислота. Большое количество ГАМАК было найдено в нервной ткани омара. Концентрация ее в тормозных аксонах в 100 раз превышает таковую в возбуждающих аксонах (Dudel et al., 1963). В последнее время наряду с ГАМАК решается вопрос о роли других тормозных веществ, берущих участие в синаптической передаче. К ним относятся катехоламин, адреналин, норадреналин, допамин, индоламин, 5-НТ и глицин. Роль этих веществ как медиаторов пока не выяснена полностью: не существует данных, доказывающих существование периферических адренергических синапсов, хотя физиологические эффекты катехоламинов изучены в мышцах разных видов десятиногих раков (Кунцова, 1975).

Таким образом, медиатор возбуждения может вызывать как быстрые, так и медленные сокращения в зависимости от нервных окончаний. Тормозной медиатор может выполнять действие пре- и постсинаптически, повышая проницаемость ионов хлора.

ОРГАНЫ ДЫХАНИЯ

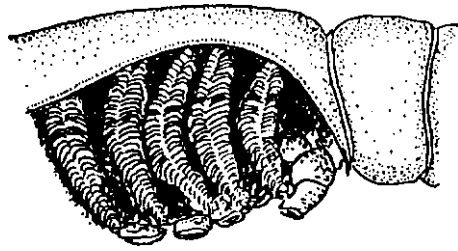
Органы дыхания десятиногих раков, включая наземные виды, представлены жабрами. Жабры расположены в специальных жаберных камерах, с наружной стороны покрытых боковой стенкой карапакса (бранхиостогмитами). Начинаются жабры у основания ногочелюстей и заканчиваются у основания ходильных ног. Следовательно, они занимают почти всю поверхность головогруды (рис. 15). По своей природе жабры являются выростами боковой части тела.

По расположению жабры принято делить на три типа: подобранхии, артробранхии и плевробранхии. Подобранхии крепятся к коксоподитам переопод; артробранхии прикрепляются к сочлененной поверхности мембраны базоподита, плевробранхии находятся непосредственно на туловище.

Р.Н. Буруковский (1974) указывает на то, что у креветок на каждом сегменте должно быть по одному подобранхию и плевробранхию, а также по два артробранхии. Однако это соотношение сохраняется только на отдельных сомитах переопод некоторых креветок, тогда как в остальных случаях большее или меньшее число жабр на отдельных сомитах всегда отсутствует. Так, никогда не бывает плевробранхий на первой паре максиллопод, почти всегда отсутствуют подобранхии и артробранхии на пятой паре переопод. В плевробранхиях креветки *Palaemonetes pugio* встречаются экзокрильные железы с эпикуткулярными каналцами (Doughtie, Rao, 1981).

Со сравнительно-анатомической точки зрения артробранхии и плевробранхии следует рассматривать как видоизмененные эпиподиты прекокссы, передние артробранхии — как видоизмененные эпиподиты коксы.

Рис. 15. *a* — общий вид жабр креветки *Crangon crangon* (оригинал), *b* — жабры речного рака (стрелками показано направление движения воды к жабрам): / — карапакс, 2 — абдоминальные сегменты, 3 — скафогаитид, 4 — максиллопеда, 5 — эпиподиты (по М. Караману, 1976)



По структуре принято отличать следующие типы жабр: филобранхии представляют собой стебелек, на котором двумя рядами расположены плоские листочки. Этот тип жабр встречается у представителей всех Hippidae, большинства Brachyura и Eucyphidae (рис. 16).

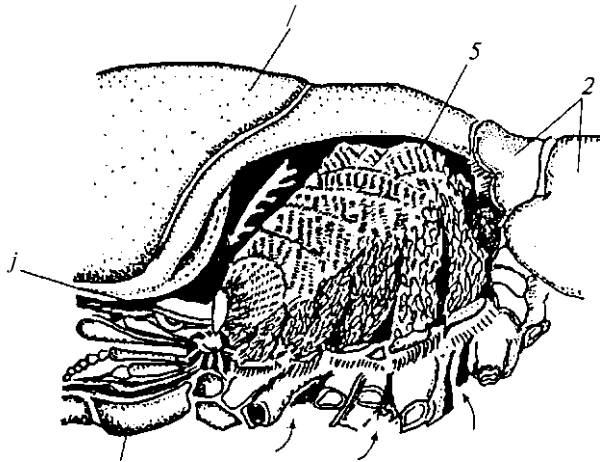
Более сложное строение имеют трихобранхии. Как и филобранхии, они также представляют собой стебелек, от которого отходят многочисленные трубочки разной длины, утолщенные у основания. Трихобранхии встречаются у

представителей семейств Astacura, Paguridae, Eryonidae, Scillaridae, Stenopodidae, Thalassinidae, Galatheidae и Drominacea.

Менее распространены дендробранхии, встречающиеся исключительно у креветок-пенеид. Дендробранхии — это жабры, у которых расположенные в два ряда на стебле трубочки дают кустовые разветвления. Например, у креветки *Penaeus aztecus* дендробранхии состоят из центральной оси, на которой в два ряда расположены разветвления, в свою очередь, делящиеся на филаменты. Септа делит просвет разветвлений на афферентный и эфферентный каналы (Foster, Howse, 1978).

Некоторые виды десятиногих раков, например *Crangon crangon*, закапываются в грунт. В данном случае вода к жабрам поступает через специальное образование, находящееся у основания антеннальной чешуйки. В случае, когда креветка закопалась в грунт, выходное отверстие находится над грунтом, кроме того, вода к жабрам может поступать через щель в передней части карапакса. Направление потока регулируется положением второй и третьей пар максиллопед (Dyer, Uglow, 1978).

Независимо от структуры жабры всех десятиногих раков располагаются рядами и всегда соединяются с конечностями. У всех раков к жаберной полости вода поступает через щель между головным отделом и грудью, выталкивается с противоположного конца. При этом направленные движения воды может периодически изменяться. Проведению воды через жаберные полости способствует постоянное движение особого отростка второй пары максиллопед, который может колебаться со скоростью до 200 колебаний в минуту (Догель, 1981). Для очистки жабр слу-



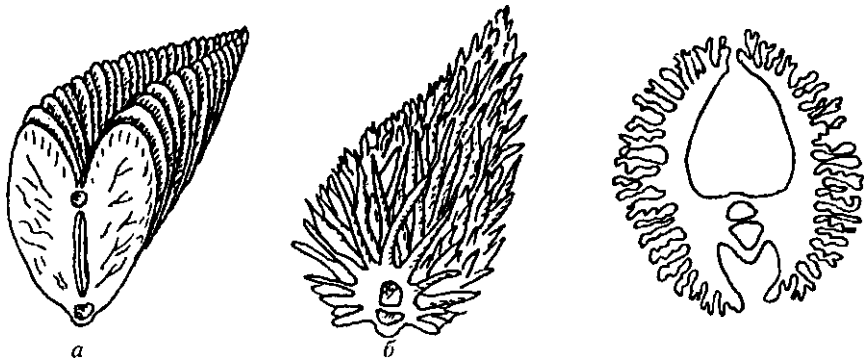


Рис. 16. Типы жабр десятиногих раков: филобранхии (общий вид), б — трихобранхии (общий вид), в — дендробранхии (поперечный срез) (из Р.Н. Буруковского, 1974)

жит четвертая пара переопод. Отростки второй пары максилл, приводящие в движение воду и загоняющие ее к жаберным камерам, называют скафогнатидами. Движение скафогнатид похоже на движение плавников рыб.

В жабрах осуществляются обмен газов и насыщение кислородом крови. У креветки *Penaeus aztecus* гемолимфа от стернального синуса течет через афферентные каналы к филаментам, оттуда направляется к эфферентным каналам и, наконец, доходит до перикардиальной полости. Кроме этих каналов жабры пронизаны многочисленными кровеносными сосудами. Кутикула, перекрывающая жабры, лежит сверху тонкого эпителия, отделенного от гемолимфы базальным слоем. Эпителий имеет ряд столбчатых выростов, образующих субкутикулярные лакуны. Апикальные мембраны эпителиальных клеток в гипо- и в гиперосмотической среде складываются. Гранулярные клетки, содержащие развитые аппараты Гольджи и несколько типов гранул, представлены в жабрах очень часто. Эфферентные каналы выстланы нефроцитами. По оси жабр проходит относительно большой нерв (Forster, Nowse, 1978). У раков-отшельников кровь, проходящая от жабр-филлобранхий, собирается в инфрабранхиальных синусах, каждый из которых соединяется со стернальным синусом, а он, в свою очередь, с кровяными полостями грудных конечностей. От инфрабранхиальных синусов берут начало приносящие бронхиальные сосуды, которые проходят по наружной стороне каждой жабры, затем в виде выносящих бронхиальных сосудов опускаются по внутренней стороне каждого стебелька. Выносящие сосуды собираются в жаберные вены, проходящие к перикардию (Макаров, 1939).

Жабры десятиногих раков имеют так называемые бронхиальные железы, постоянно выделяющие слизистый секрет.

Крабы, живущие на нижней литорали, владеют более развитыми жабрами по сравнению с таковыми, обитающими в средней и верхней литорали. У водных крабов, ведущих активный образ жизни, общая поверхность жабр большая ($1367 \text{ мм}^2/\text{г}$ — у *Callinectes*), чем у литоральных форм ($624 \text{ мм}^2/\text{г}$ — у *Uca*), а у последних, в свою очередь, большая, чем у сухопутных крабов ($325 \text{ мм}^2/\text{г}$ — у *Ocypode*). У некоторых наземных крабов семейства *Crapidae* количество и размеры жабр уменьшены, в бронхиальную полость выступают сосудистые пучки, которые только время от времени приходится увлажнять для того, чтобы обеспечить поглощение кислорода на суше (Проссер, 1977а).

РОЛЬ ДЫХАТЕЛЬНОГО ПИГМЕНТА В ОКИСЛИТЕЛЬНЫХ ПРОЦЕССАХ

Кислород в гемолимфе десятиногих раков связывается с помощью дыхательного пигмента — гемоциана. В связывании и переносе к тканям кислорода очень важную роль играет также гемоглобин. Свойства гемоциана проявляются по-разному и зависят от возраста животного и условий окружающей среды. Например, у краба *Callinectes sapidus* роль гемоциана изменяется в зависимости от уровня двигательной активности. Она бывает разной у мелких и крупных особей этого вида (Mangum, Weiland, 1975). Краб *Callinectes* при повышении температуры от 20 до 30 °С проявляет уменьшение сродства кислорода к гемоциану. Даже при постоянной температуре у крабов существуют отличия в свойствах гемоциана. Это касается наземных видов крабов, у которых менее выражено сродство гемоциана к кислороду по отношению к значению рН среды. У этих крабов также менее выражена зависимость сродства к кислороду гемоциана от температуры. Температурная зависимость сродства гемоциана к кислороду у наземных видов крабов *Goniopsis cruentata* и *Cardiosoma gunnumi* приводит к тому, что даже качественный характер влияния концентрации кислорода на интенсивность дыхания изменяется при повышении температуры. При этом крабы ведут себя сначала как регуляторы, а при повышенной температуре — как осмоконформеры (Young, 1973).

У эвритермного и эвригалинного *Callinectes sapidus* дополнительная потребность в кислороде проявляется в поведенческих реакциях при пониженной солености окружающей среды и ограниченном содержании кислорода. При понижении солености так же, как и при повышении температуры, сродство гемоциана этого краба к кислороду должно быть пониженным. Однако такое явление не наблюдается благодаря активной регуляции рН крови животного, и связывание кислорода гемоцианом проходит одинаково интенсивно как при пониженной, так и при нормальной солености (Виленкин, Виленкина, 1979).

РОЛЬ ВЕНТИЛЯЦИИ В ПРОЦЕССЕ ДЫХАНИЯ ДЕСЯТИНОГИХ РАКОВ

Как уже было упомянуто, в процессе дыхания десятиногие раки с помощью скафогагатид постоянно вентилируют свои жабры, прокачивающие воду через жаберную камеру. Значит, скафогагатида также следует относить к органам дыхания: они выполняют роль насоса. Г. Хьюгесом (Hughes, 1969) на примере краба *Carcinus* были изучены направление движения и механизм образования водного потока к жаберным камерам. Вода в жабрах течет в направлении, противоположном такому движению крови, однако она может протекать и обходным путем около жабр. Движение скафоцеритов изменяет давление в окружающей среде, которое дополнительно повышается до 339—1156 Па. В свою очередь, в жаберной камере давление немного понижено относительно окружающей среды. Разница в давлении и обуславливает движение воды к жабрам. В природе ракообразным время от времени необходимо прочищать свои жабры от разносторонних примесей, постоянно присутствующих в воде. Для этого животные периодически изменяют направление тока воды, и «мусор» выталкивается в воду. Акт обратной прокачки жаберной камеры осуществляется рефлекторно (рис. 17).

Усиление жаберной вентиляции происходит при уменьшении количества кислорода в окружающей среде — гипоксии. В этих условиях вентиля-

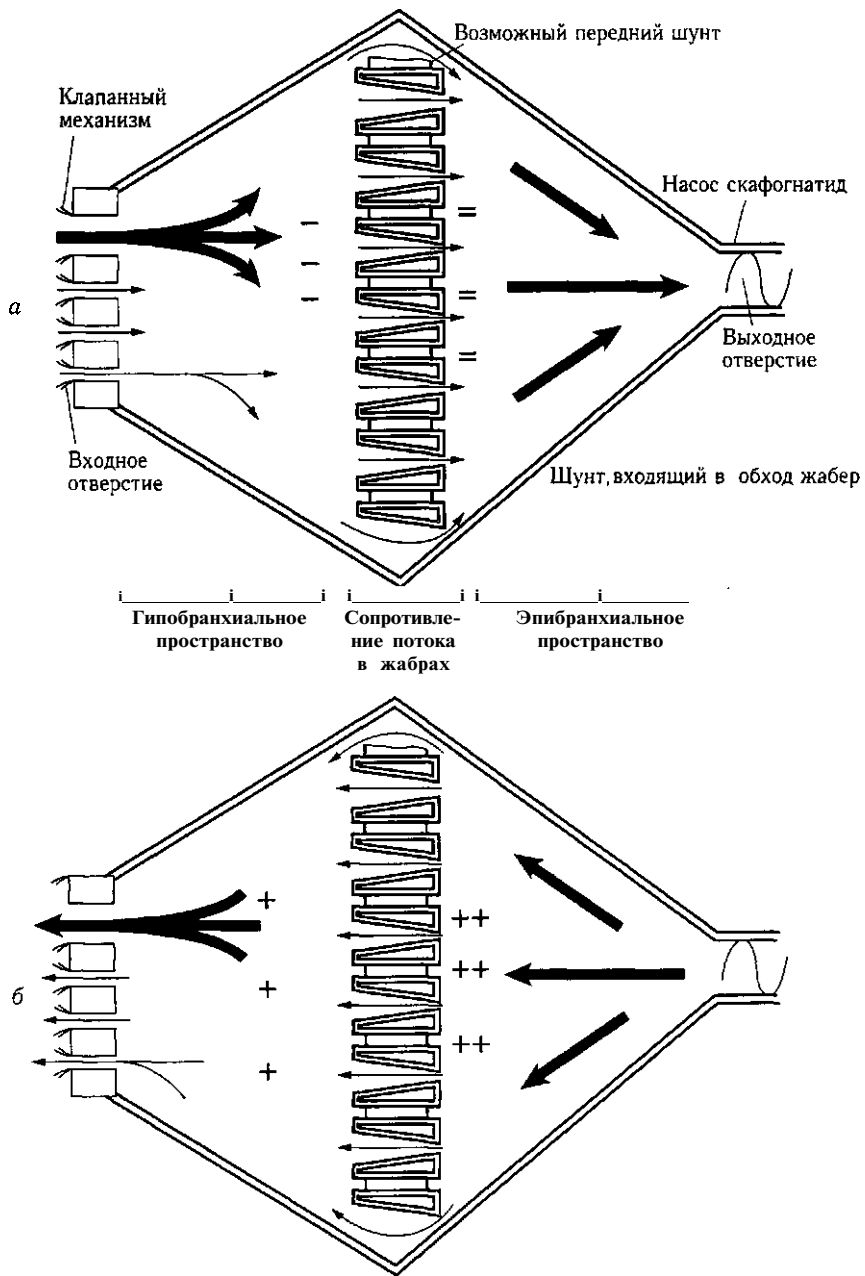


Рис. 17. Схемы прямого (а) и обратного (б) прокачивания воды через жаберную камеру краба *Carcinus*.

Знаками «+» и «←» показано гидростатическое давление по отношению к обратному давлению, принятому за нуль (из G. Hughes, 1969)

ция жабр краба *Carcinus maenas* значительно увеличивается и поддерживается на довольно высоком уровне на протяжении 70 ч.

При гипоксии у крабов наблюдается алкалоз, который можно вызвать с помощью принудительной вентиляции жаберной камеры водой с нормальным содержанием кислорода. Однако только одной гипервентиляцией невозможно объяснить алкалоз при гипоксии. Допускается, что изменение кислотно-щелочного равновесия связано как с продукцией углекислоты,

так и с интенсивностью вентиляции. Искусственная гипервентиляция при нормальном содержании кислорода приводит к дыхательному алкалозу, который полностью компенсируется через 16 ч метаболическим ацидозом (Burnett, Johansen, 1981).

Содержание уровня кислорода в воде по-разному действует на вентиляцию жабр у различных видов. Например, в отличие от *Carcinus* у омара при уменьшении количества кислорода в воде с 5,8 до 2,4 мл/л вентиляция не изменяется и равномерно прокачивается 9,5 л воды за 1 ч.

Однако при этом эффективность извлечения кислорода из воды увеличивается с 31 до 55 % (Thomas, 1954).

У некоторых креветок (*Pandalus*, *Squilla*) при снижении парциального давления кислорода наблюдается усиление вентиляции. У речного рака *Astacus* при снижении количества кислорода с 6,6 до 2,1 мл/л частота дыхательных движений возрастает в 3 раза, объем вентиляции удваивается и так же, как у омара, потребление кислорода падает линейно с уменьшением парциального давления кислорода, но процент кислорода, извлекаемого из воды, не изменяется (рис. 18). Прокачка воды усиливается у *Astacus* при низкой концентрации кислорода и падает при высоком содержании углекислоты, частота сокращений сердца снижается при низком уровне кислорода. Действие гипоксии опосредуется через рецепторы, находящиеся где-то в системе кровообращения. Они приводят к брадикардии и усилению вентиляции. Действуя диоксидом углерода на основания переопод или на жабры, у речного рака можно вызвать брадикардию. В обычных условиях углекислота почти не влияет на дыхание, однако если панцирь рака покрыть коллодием, то чрезмерное выделение углекислоты вызывает повышенные частоты дыхательных движений (Проссер, 1977а).

У краба *Carcinus maenas* гипоксия вызывает длительные периоды обратного тока воды в бронхиальных камерах. При этом ритм сердца замедляется, концентрация кислорода в артериальной крови снижается. Кроме того, в этом случае более полно используется кислородная емкость крови, так что скорость дыхания **не** уменьшается. Довольно глубокая гипоксия вызывает у этого вида накопление кислородного долга при условии отсутствия периодов воздушной вентиляции. **Критические** концентрации кислорода вызывают изменения, которые бывают различными при разных температуре и солености (Taylor, Butler, 1973). Скорость потока воды через жаберные камеры у упомянутого вида разная при трех уровнях активности, но при каждом уровне пропорциональна ширине карапакса. При любых уровнях активности вентиляция, отнесенная к массе животного, ботшая у мелких крабов. Сам процесс вентиляции

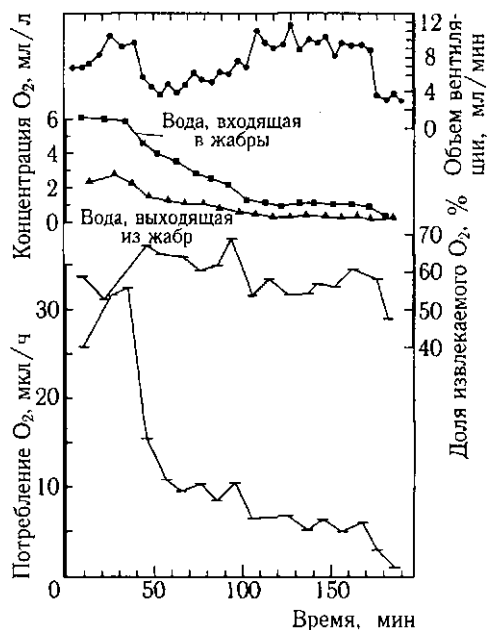


Рис. 18. Изменение дыхания и потребление кислорода у речного рака (самец массой 14,0 г, размером 14 x 12 x 60 мм) при концентрации кислорода (мл/л), поступающего к жабрам при 200-минутной экспозиции в замкнутом пространстве (по Л.П. Проссеру, 1977а)

регулируется частотой движения скафогаитид, однако амплитуда колебаний остается постоянной. Частота может увеличиваться только при увеличении температуры в пределах 7—8 °С (Dimock, Groves, 1975). У речного рака *Pacifastacus levisculus* вентиляция остается в широких пределах постоянной, снижаясь в области наиболее низких концентраций кислорода. В данном случае возрастает эффективность экстракции кислорода (Moshiri et al., 1970).

На примере краба *Callinectes sapidus* показано, что вентиляция не зависит от концентрации углерода, но она возрастает при низком содержании кислорода. Так как эффективность экстракции кислорода всегда постоянна, то скорость дыхания при низкой концентрации кислорода резко снижается, несмотря на простоту вентиляции (Batterton, Cameron, 1978).

СКОРОСТЬ ДЫХАНИЯ ДЕСЯТИНОГИХ РАКОВ

Обычно скорость дыхания измеряется количеством кислорода, который потребляется животным за единицу времени. Скорость дыхания отличается от довольно распространенного в литературе термина — «интенсивность дыхания», означающего скорость дыхания, деленную на массу животного. Другими словами, интенсивность дыхания показывает, сколько раз за единицу времени обновляется запас кислорода в тканях. Обычно скорость дыхания измеряется в миллилитрах кислорода в час, интенсивность дыхания — также в граммах кислорода в час (Виленкин, Виленина, 1979).

Потребление кислорода зависит от температуры окружающей среды, активности животного и его размеров, стадии онтогенеза и других факторов. Например, у краба *Hemigrapsus* при низкой солености воды уровень обмена веществ в летний период выше, чем зимой. В условиях высокой солености такого отличия не наблюдается, иногда зимой обмен немного увеличивается. У морских креветок потребление кислорода достигает наибольшей величины в случае, если воду разбавляют в 4 раза; креветки, обитающие в солоноватой воде, наиболее активно потребляют кислород в пресной. Если краба из морской воды поместить в менее соленую воду, то потребление кислорода этим животным увеличится: у *Sarcinus* — на 33 % в 55 %-й морской воде, у *Callinectes*, *Eriphia*, *Uca*, *Hemigrapsus* и *Potamon* — на 53 % в 50 %-й морской воде. У *Palaemonetes*, *Ocipode* и *Metapenaeus* потребление кислорода минимально в солоноватой воде, тогда как у *Eriocheir* оно одинаково при всех уровнях солености (Kind, 1965).

При разных температурах (от 5 до 30 °С) изучали скорость обмена у креветки *Palaemon adspersus*. Минимальная и максимальная температуры приводили к увеличению скорости обмена, а при промежуточных температурах такой положительной зависимости не наблюдалось (Ивлева, 1973). В опыте с пресноводным крабом *Barytelphusa guerinii* показано (yenkatachari, Amboge, 1979), что скорость потребления кислорода достаточно выразительно изменялась с температурой при ее понижении до 15 °С и относительно не изменялась при более высокой температуре. Однако зависимости скорости потребления кислорода от размеров животного с изменением температуры не наблюдалось. Более крупные животные были чувствительны к низкой температуре, более мелкие — к высокой. Самцы крабов *Barytelphusa* отличались меньшими изменениями потребления кислорода при температурных изменениях по сравнению с самками. В то же время у крабов *Pachygrapsus marmoratus*, *Sarcinus mediterraneus*, а также у креветки *Palaemon adspersus* выявлена прямая связь между размерами животного и скоростью потребления кислорода (Ивлев, Сушения, 1961). У крупных осо-

бей скорость дыхания в большей степени зависит от температуры, чем у мелких животных, что наблюдается в пределах одного вида (Newell et al., 1972).

Изучая респираторные и осморегуляторные реакции рака-отшельника *Clibanarius vittatus*, Т. Саборайн и В. Стайкл (Sabourin, Stickle, 1980) пришли к выводу, что зимой скорость потребления кислорода выше, чем летом, причем зимой не выявлено влияния солености на скорость потребления кислорода. Скорость потребления кислорода изменялась обратно пропорционально солености при полусуточном ее изменении 10, 30, 10 ‰. При солености 30, 10, 30 ‰ таких изменений не наблюдалось. Средняя скорость потребления кислорода при полусуточных режимах была значительно ниже, чем при суточных режимах, при которых статистически достоверной разницы не отмечено. При 8-часовом фотопериоде краб *Pachygrapsus* потребляет на 55 % кислорода больше, чем при 16-часовом (Dehnel, 1960). У краба *Uca* потребление кислорода в 6.00 на 30–50 % выше, чем в 18.00, в соответствии с местным циклом оно на 30–50 % выше верхнего либо нижнего прохождения Луны над меридианом, чем когда Луна находится у горизонта. Скорость дыхания краба *Cancer pagurus* ночью в 5 раз выше, чем днем (Webb, Brown, 1959).

Скорость дыхания в воде всегда отличается от таковой на воздухе. Так, у *Scapinus maenas* в воде она на 30 % выше, чем на воздухе, так как воздушное пространство увеличивается с ростом температуры, в воде поверхность жабр немного больше, чем у доставленного из воды краба. Скорость потребления кислорода этим крабом с длиной карапакса 26 мм на воздухе составляет 177 л/ч, в воде — 231,3 (Newell et al., 1972).

При гипоксии *Callinassa californensis* обнаруживает ускоренную работу сердца. При этом большее количество кислорода извлекается из крови, но эти изменения не компенсируют ухудшение газообмена, поэтому при уменьшении количества кислорода в среде вскоре начинается анаэробный обмен. Мягкие перелинявшие раки дышат значительно интенсивнее, чем раки с отвердевшим экзоскелетом. Гемолимфа в нормальной среде всегда насыщена кислородом, но эффективность его потребления тканями невелика. Если животное обескровить, то скорость его дыхания возрастает и превышает таковую интактного животного. Предполагается, что в обычных условиях дыхательная функция крови небольшая, главный поток кислорода поступает путем диффузии и, так как скорость дыхания *Callinassa* вообще сравнительно небольшая, в данном случае заметно присутствие анаэробного обмена. Роль крови и гемоциана должна возрасти при увеличении потребления кислорода, которое возникает во время активного движения (Miller et al., 1976). При изучении связи дыхания с аминокислотным обменом показано (Gilles, 1973), что аминокислоты (аланин, аргин, лейцин, глутамат, аспарат и серии) окисляются в теле краба *Callinectes sapidus*. При этом в гиперосмотических условиях увеличиваются выход углекислоты и потребление кислорода, в гипоосмотических эти показатели уменьшаются.

Постоянные наблюдения за дыханием рака *Orconectes nais* показали, что скорость потребления кислорода самая большая в период наибольшей частоты линьки. У самцов отмечен осенний максимум скорости потребления кислорода, который не связан непосредственно с линькой, но отображает повышенную активность в период спаривания (Rice, Armistage, 1974).

В литературе имеются сведения, что у десятиногих раков, совершающих вертикальные миграции значительной амплитуды, скорость дыхания сохраняется относительно постоянной. Но это происходит при условии,

что в опыте брали участие животные, подвергшиеся действию повышенных давления и температуры, как это наблюдается при их миграции в толще океана. Такое постоянство скорости дыхания осуществляется благодаря общему эффекту стимуляции действия повышенного давления и тормозного влияния пониженной температуры (Teal, 1971).

Все приведенные выше примеры по изучению дыхания относятся только к взрослым особям десятиногих раков. Работ, посвященных дыханию личиночных стадий, пока что сравнительно мало. Известно (Caruzzo, 1979), что скорость потребления кислорода у голодных личинок *Homarus americanus* и личинок во время кормления увеличивается по мере перехода их с одной личиночной стадии в другую, после превращения в первую личиночную стадию — уменьшается. Личинки креветки *Penaeus monodon* массой 3,7 мг и длиной 11,2 мм при температуре воды 30 °C потребляют 0,0162 мг O₂/ч, более крупные личинки этого вида (48-52 мм) — 0,25—0,48 (Banerjee et al., 1979).

КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА

Кровеносная система десятиногих раков относится к незамкнутому типу. Это значит, что гемолимфа частично двигается внутри сосудов, покрытых собственным эпителием, частично — по участкам полости тела, лишенной специальных стенок (тканевые синусы). Перенос с помощью гемолимфы газов, питательных веществ и продуктов метаболизма проходит по сосудам из одной части тела в другую благодаря сокращению сердца.

У всех ракообразных сердце находится в так называемой перикардиальной полости, расположенной в границах цервикальной борозды и восьмого грудного сегмента — в заднем отделе головогруды. У раков-отшельников непосредственно под перикардиальной полостью проходит средняя кишка, сверху перикардий прилегает к карапаксу. Таким образом, сердце расположено под кардиальной полостью груди.

От сердца кровь выталкивается в систему синусов и лакун и далее в сосуды жабр. От них кровь снова подымается к окологердечному синусу и через остии к сердцу. Такова общая схема кровооборота десятиногих раков. По мере разветвлений артерий кровь оставляет сосуды и начинает продвигаться между тканями, доходит до жабр и там насыщается кислородом. Благодаря такому устройству сердце ракообразных получает непосредственно кислородную кровь, которая потом насыщает ткани (рис. 19). Это противоположно кровообращению рыб: у рыб в сердце поступает бескислородная венозная кровь, которая от сердца проходит к жабрам и тканям. Однако сама ткань сердца рыб обеспечивается кровью, насыщенной кислородом, через одну из веток жаберной системы циркуляции и, таким образом, оксигенизированная кровь из жабр поступает непосредственно к сердечным мышцам.

Наружный вид сердца у отдельных групп десятиногих раков бывает разным. Так, у большинства креветок, лангустов и омаров, а также у речных раков сердце продолговатой формы и состоит из пяти остиев, расположенных, как правило, в дорсальной, латеральной и вентральной частях (рис. 20). Некоторые крабы имеют сердце с двумя дорсальными и одной латеральной частями, где расположены остии. Остии — это образования, через которые во время диастолы выталкивается кровь от перикардиального синуса к сердцу. Возвращению крови в обратном направлении во время систолы преграждают путь специальные клапаны. У раков-отшельников сердце формы неправильного пятиугольника (рис. 21). Стенки его

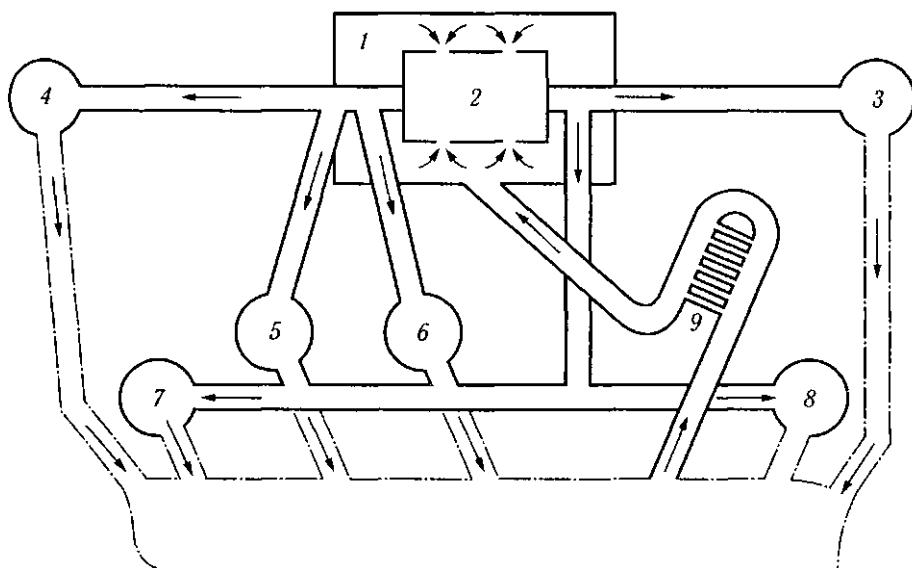


Рис. 19. Схема кругооборота крови у десятиногих раков. Сплошные линии обозначают сосуды, прерывистые — лакуны. Стрелками показано направление движения крови (из М. Карамана, 1976):

/ — перикардиальный синус; 2 — сердце с остиями; 3 — тельсон, брюшко, мускулатура; 4 — антенула, центральная нервная система, глаза; 5 — антенна, антеннальная железа, головогрудь, желудок; 6 — брюшко, пилорический отдел желудка, брюшной дивертикул и мускулатура внутренних органов; 7 — ротовой отдел; 8 — головной мозг; 9 — жабры

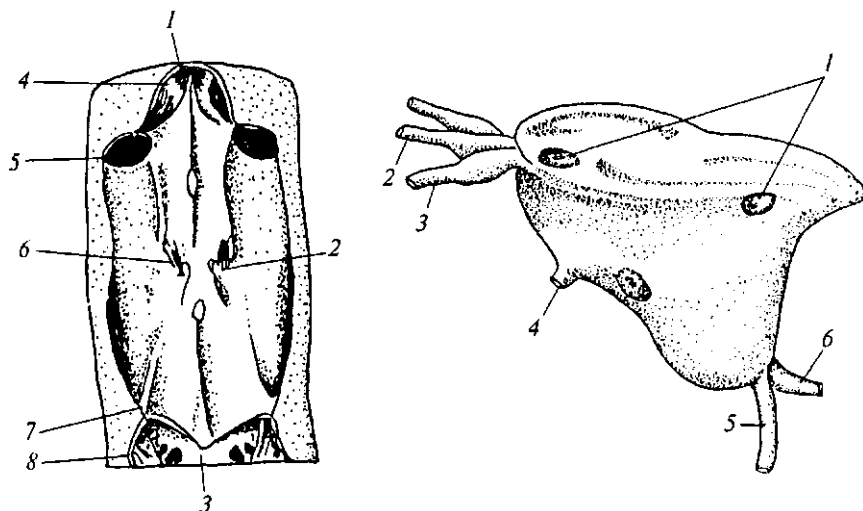


Рис. 20. Сердце рака *Asiatiscus* (дорсальный вид):

/ — средняя аорта, 2 — дорсальные остии, 3 — головка дорсальной артерии, 4 — передний лигамент, 5 — дорсомедиальный лигамент, 6 — дорсоантериальный лигамент, 7 — заднелатеральный лигамент, * — задний лигамент (по М. ВасеБю, 1967)

Рис. 21. Сердце *Pagurus Bergarsi* (дорсолатеральный вид):

/ — остии, 2 — среднемозговая артерия, 3 — боковая артерия мозга, 4 — печеночная артерия, 5 — нисходящая артерия, 6 — задняя аорта (из А.К. Макарова, 1939)

утолщенные и имеют только три пары остиев, через которые кровь проникает вовнутрь перикардиальной области: одна пара остиев расположена дорсально спереди, другая — нейтрально и немного сбоку, третья — латерально сзади.

Стенка сердца состоит из наружного адвенциального слоя фибробластов и внутреннего слоя поперечно исчерченных клеток. Смежные фибропласты образуют соединительные связи и щелевые соединения. Между клетками миокарда можно встретить интерполярные диски и плотные мембранные накладки, в самом миокарде находятся нейромышечные синапсы. Клетки, которые принято называть запасными, удерживают плотные цитоплазматические включения, которые образуют щелевые соединения с клетками миокарда.

В последние годы прослежено эмбриональное развитие сердца десятиногих раков (Sherman, Buggare, 1979). Например, сердце эмбрионов *Notaspis gammarus* растет за счет увеличения размеров и количества клеток. У эмбрионов 6-недельного возраста оно достигает длины 20 мкм и ширины 160 мкм. У 6-месячных эмбрионов сердце увеличивается до 300 мкм в длину и 250 мкм в ширину. Сердечные саркомеры у эмбрионов омара плотно прилегают к внутренней поверхности сарколеммы, где закрепляются миофиламенты.

СОСУДЫ РАКООБРАЗНЫХ

Обычно от сердца десятиногих раков отходят семь сравнительно крупных сосудов, из которых три проходят в переднем направлении (*arteria mediana cephalica* и парные *arteria lateralis cephalica*), три направляются книзу (парные *arteria hepática* и *arteria descendes*) и, наконец, одна артерия проходит в заднем направлении (*aorta posterior*). Эти наиболее важные сосуды, описанные В.В. Макаровым (1939), приводятся ниже.

1. *Arteria mediana cephalica* (*arteria ophthalmica*) проходит над желудком, затем опускается и делится на две ветви, обеспечивающие доставку крови к лобной доли головы. Сразу же после выхода из сердца аорта образует луковичное расширение, называемое *cor frontale*.

2. Парная *arteria lateralis cephalica* (*arteria antennarie*) выходит из сердца по сторонам непарной средней аорты, поворачивает наружу и заканчивается разветвлением, которое снабжает кровью желудок, органы выделения, мышцы мандибул, антенны, антеннулы и глазные стебельки.

3. Парные *arteria hepaticae*, которые слабо развиты у раков-отшельников. В данном случае название не соответствует действительности, так как упомянутые артерии не связаны с печенью: они оканчиваются в средней кишке.

4. Непарная *arteria descendes* (*arteria sternalis*) является самым большим сосудом, выходящим из сердца. Она начинается от заднеventрального угла сердца, затем поворачивает влево и направляется книзу, далее проходит с правой стороны кишечника и поворачивает вперед, идет горизонтально в области пятого—седьмого грудных сегментов, затем снова направляется книзу и проходит через центральную ганглиевую массу между нервами второй и третьей пар переопод. Под нервной цепочкой эта артерия разветвляется на переднюю ветвь, проходящую к голове, и заднюю ветвь, направляющуюся к хвостовому отделу тела. Упомянутые ветви имеют специальное название — *arteriae subneuralis*. Передняя ветвь обеспечивает кровью первую пару переопод и ротовые части, а также дает разветвление на ветви, ведущие к нижней и передней частям желудка, пилорическим отросткам и выделительным органам. Задняя ветвь имеет разветвления, проводящие кровь по всем переоподам.

Непарная *aorta posterior* (*aorta abdominalis dorsalis*) обеспечивает кровью абдоминальную часть тела и все органы, находящиеся в абдомене. В соответствии с особенностями изменения абдомена у раков-отшельников

этот сосуд также имеет своеобразные изменения. Выходя из сердца над *arteria descendens*, задняя аорта в виде очень крупного ствола тянется над кишечником и достигает первого абдоминального сегмента, где разветвляется на две асимметрические ветви. Одна ветвь — сегментальная артерия — проходит вниз и немного вправо. Она доходит до вершины мускулов-сгибателей, на уровне третьего абдоминального сегмента делится на две ветви: субмускулярную и супрамускулярную. Первая ветвь направляется по ходу нервной цепочки и заканчивается у последнего ганглия. Супрамускулярная ветвь дает разветвления, доходящие до гонад, печени, задней кишки, уропод и тельсона. Вторая из асимметрических ветвей отклоняется влево, проходит по поверхности гепатопанкреаса и заканчивается разветвлением, доходящим до половых органов, уропод и плеопод. Причем у самок каждый из яичников обеспечивается кровью обеих ветвей, тогда как у самцов правый семенник снабжается кровью только от левой ветви, левый семенник — от правой ветви.

Венозная кровь собирается в кровяные синусы, которые соединяются и образуют один общий синус. Принято отличать следующие кровяные синусы: 1) дорсальный синус, располагающийся впереди от желудка; 2) стернальный синус (вентральный), проходящий вентрально по всей длине груди; 3) абдоминальный синус, являющийся продолжением стернального синуса в абдоминальной части тела; 4) парные инфрабранхиальные синусы, расположенные по обе стороны головогруди; каждый из последних синусов с помощью пяти канальцев соединяется со стернальным синусом; кроме того, в эти же синусы открываются кровяные полости грудных конечностей. От инфраорбитальных синусов берут начало бронхиальные сосуды, поднимающиеся по наружной стороне ствола каждой жаберной пластинки и в виде выносящих бронхиальных сосудов опускающиеся по внутренней стороне ствола. Последние собираются с каждой стороны в четыре бронхиокардиальных канала (жаберные вены), открывающиеся в полость перикардия тремя щелями с каждой стороны и приносящие к сердцу оксигенную кровь.

В жаберных пластинках стенки приносящих сосудов гладкие, пронизаны рядами отверстий, ведущих в гемоцелы самих пластинок. Из стенок гемоцелы выступают нерегулярные ряды столбчатых клеточек, образующие каналы преимущественного направления течения гемолимфы. Эпителий утончается к выводной части пластинки, он особенно тонок в периферийном канале, идущем вокруг пластины. У начала выводного сосуда имеются вытянутые клетки, образующие подобие клапана, пропускающие гемолимфу только в нужном направлении. Течению в обратном направлении оказывается сильное сопротивление. Такое устройство позволяет избежать обращения течения гемолимфы при повышении ее периферийного давления, например из-за сокращения мышц конечностей (Taylor, 1986).

КРОВЬ

Кровь десятиногих раков представляет собой почти прозрачную жидкость, которая слегка опалесцирует. До недавнего времени принято было считать, что кровь десятиногих раков состоит из форменных элементов, таких, как амебоциты, гранулоциты и тромбоциты. В циркулирующей крови имеется только один вид клеток — гранулоциты (Drach, Jacques, 1978). Однако эти клетки очень лабильны и при нарушении гомеостаза могут деградировать и изменять форму, давая начало полугранулоцитам и гиаминным клеткам. Еле заметный красноватый оттенок крови придают каротиноиды. Для ракообразных характерно наличие в крови дыхательного

пигмента — гемоциана. Он содержит не железо, а медь, которая при длительном нахождении на воздухе окрашивает кровь в фиолетовый цвет. Такой цвет образуется с помощью реакции гемоциана с каротиноидами. Вообще гемоциан является тем элементом, который связывает кислород.

Кровь ракообразных содержит ионы калия, натрия, кальция, магния и других элементов. Наибольшее значение имеет кальций, количество которого может изменяться как на протяжении суток у одного и того же вида (Kannan, Ravindranath, 1980), так и в течение индивидуального развития, особенно во время линьки — перед линькой кровь заметно обогащается карбонатом кальция (Макаров, 1939). На примере краба *Callinectes sapidus* показано, что в сыворотке крови колеблется также количество глюкозы, причем такое изменение наблюдается на протяжении всего года (Lynch, Webb, 1973). У упомянутого краба индивидуальное количество глюкозы варьирует от 2,3 до 125 мг. У самцов и старших самок количество глюкозы достигает наименьшего уровня в конце лета или в начале осени, у молодых самок минимум глюкозы отмечен в начале лета.

В зависимости от условий окружающей среды могут изменяться и белки крови. Так, у гиперосмотических ракообразных (*Carcinus maenas*, *Eriocheir sinensis* и *Callinectes sapidus*) количество белков крови увеличивается в разбавленной морской воде, тогда как осмотическая концентрация уменьшается. В противоположность этому у полуназемных гипер- и гипосморегуляторов (*Uca minax*, *Ocypode quadratus*) повышенная осмотическая концентрация сопровождается большим количеством белков (Requeux et al., 1979).

НЕЙРОФИЗИОЛОГИЯ КРОВООБРАЩЕНИЯ

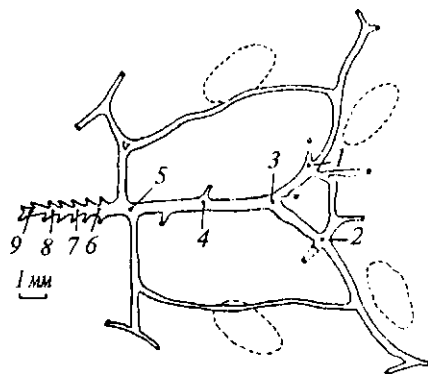
Приведенные выше примеры показывают, что элементы крови ракообразных в значительной степени связаны с физиологическим состоянием организма, их деятельность находится под контролем центральной нервной системы.

Некоторые ганглии центральной нервной системы ракообразных отвечают за деятельность сердечных сокращений. Так, сердечный ганглий омара *Homarus americanus* состоит из девяти нейронов и спонтанного нейропила (Sherman, Browerage, 1979). Нейроны имеют разную величину: передние пять — более крупные, а четыре задних — мелкие (рис. 22). Количество нейронов сердечного ганглия неодинаково у разных представителей ракообразных. Так, у речного рака сердечный ганглий имеет 15 нейронов, у креветки рода *Squilla* их еще больше — 16 (Alexandrovicz, 1932).

От сердечного ганглия исходят импульсы, вызывающие сокращения поперечно исчерченного миокарда. Таким образом, нервные клетки ганглиев дорсальной части сердца генерируют волну возбуждения, вызывающую сокращение сердца. Электрокардиограммы ракообразных отображают быструю начальную деполяризацию, за которой следует непостоянное число осцилляции (Проссер, 1977д). Такая картина типична для тетануса. Каждое отдельное мышечное волокно генерирует несколько синаптических потенциалов соответственно нервному импульсу. У рака-отшельника два таких синаптических потенциала могут, сливаясь, вызывать «овершут» и спайк. Потенциалы сердечной мышцы обусловлены возрастом кальциевой проводимости. У креветки *Squilla* слияние постсинаптических потенциалов облегчается тогда, когда они следуют один за другим с интервалом менее 630 мс.

Рис. 22. Схема нейронов и расположение нервных клеток в сердечном ганглии омара. Пунктиром обозначены остии, цифрами — нейроны (из Л.П. Проссера, 1977д)

Четыре малых нейрона сердечного ганглия Нотагиз атепсапш представляют собой пейсмекерные, либо ведущие, клетки, а более крупные нейроны являются двигательными, или ведомыми. Однако если отделить крупные передние клетки от мелких задних, то у ведомых задних можно наблюдать некоторую спонтанную активность. От ведомых нейронов удалось получить внутриклеточные записи; на них можно четко выделить небольшие градуальные волны, часть из которых является выражением постсинаптических потенциалов, вызванных спайками ведомых клеток. Эти волны могут переходить в спайк, который возникает у основания аксона и распространяется в обратном направлении к телу нейрона. Сами тела нейронов не генерируют спайки; ведомые клетки имеют слабый электрический контакт, вследствие чего передающий потенциал уменьшается здесь в 2-4 раза, медленные потенциалы могут распространяться от клетки к клетке. Регистрация потенциалов крупных клеток показывает, что спайки могут возникать в разветвлениях аксона и не распространяться по всему нейрону. В связи с тем что крупные клетки в отсутствие ведомых способны к спонтанной активности, некоторые медленные волны, зарегистрированные в них, следует считать пейсмекерными потенциалами, но не синаптическими. Источником пейсмекерных волн может служить нейропила, образованная отростками клеток.



Как уже упоминалось, сердечный ганглий креветки *Squilla* имеет 16 нейронов; отличить среди них ведущие и ведомые клетки пока не удалось. Однако известно, что каждый нейрон разряжается 4—6 раз за период сердечного цикла. Клетки, расположенные на концах ганглия, чаще бывают спонтанно активными по сравнению с таковыми, расположенными в средней его части. Скорость проведения возбуждения составляет приблизительно 1,5 мс. Ведущие клетки генерируют потенциалы и спайки. В записях от биполярных нейронов удается уловить спайковые компоненты и собственный потенциал тела клетки. Таким образом, возбуждение может распространяться по телу такого нейрона в двух направлениях. Тормозные импульсы гиперполяризуют сердечные нейроны. Порог для образования спайки обычно отвечает деполяризации 7 мВ, на фоне торможения — 15. Ускоряющие нервы действуют на мембрану ведущих клеток и увеличивают скорость возрастания пейсмекерных потенциалов (Проссер, 1977д).

Изучая влияние различных ионов и препаратов, изменяющих проницаемость мембраны, на электрические ответы волокон изолированной полости миокарда краба *Carcinus maenas* при внутриклеточном раздражении, Е. Бернард (Barnard, 1969) пришел к выводу, что электрическая активность волокон связана с движением ионов кальция. При этом ионы натрия не берут участия в инициации восходящей фазы ответа.

Артериальное давление в системе кровообращения десятиногих раков колеблется в разных сосудах и зависит от видовой принадлежности животного. Так, давление, измеренное в области желудочка омара, в состоянии покоя равно 1469 мм рт. ст. (113 Па); при движении оно повышается до 2951 мм рт. ст. (1469 Па). Давление в сердце краба *Maia* равно 3052 мм рт. ст.

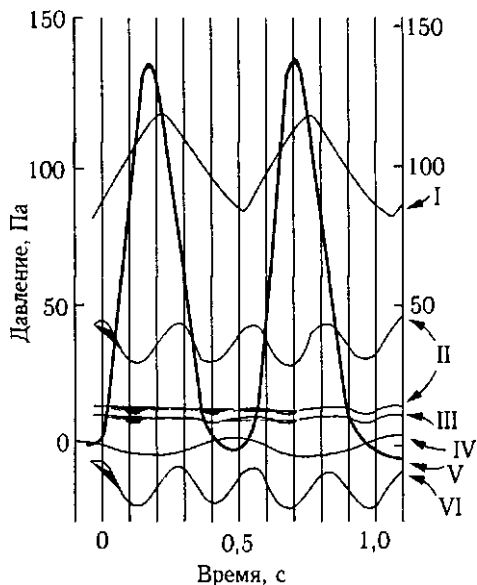


Рис. 23. Давление в разных областях кровеносной системы краба *Saigish* на протяжении двух сердечных циклов (из Л.П. Просера, 1977д):

I — дорсальный перикард, II — ножной синус, III — жаберный синус, IV — жаберная вена, V — латеральный перикард, VI — желудочек

(469 Па), в грудном синусе речного рака оно составляет 2040 мм рт. ст. (2833 Па), в то время как в ножном синусе оно достигает 533 Па. Таким образом, прослеживается разное давление в различных областях кровеносной системы. Это явление можно наблюдать и на примере краба *Saigish* (рис. 23).

Кровоток в синусах регулируется благодаря сокращениям соматических мышц, но не действием самого сердца и сосудов. Следует отметить,

что циркуляция крови очень низкая по сравнению с позвоночными животными. Например, у омара полный кругооборот крови варьирует в пределах от 3 до 8 мин (у позвоночных он измеряется секундами). Такой медленный кругооборот мог послужить фактором, который ограничивает размеры и активность животных с незамкнутой циркуляционной системой.

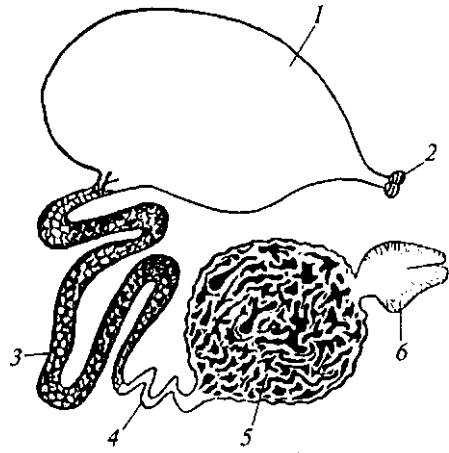
ОРГАНЫ ВЫДЕЛЕНИЯ И ОСМОРЕГУЛЯЦИИ

Выделительная система десятиногих раков отличается строением у разных представителей отряда. Более упрощена она у речных раков и креветок и более сложная у раков-отшельников и крабов. У этих представителей выделительными органами являются так называемые зеленые железы, функции которых аналогичны почкам позвоночных животных. Зеленые железы получили свое название благодаря характерной окраске переднего отдела головогруды. Другое название — «антеннальные железы» — свидетельствует о нахождении их вблизи базального членика антенны. Все сказанное относится к речному раку. Вообще антеннальная железа у десятиногих раков имеет много вариаций окраски, и поэтому название «зеленая железа» не всегда соответствует действительности.

Таким образом, антеннальные железы — это парные образования, расположенные в переднем отделе головогруды позади базального членика антенн. Кроме этих желез у всех десятиногих раков имеются еще максиллярные железы — парные органы, расположенные у основания максилл. Однако эти железы у большинства раков функционируют только на личиночных стадиях развития, а в конце личиночного периода они редуцируются и утрачивают свою функцию. В то же время у всех низших раков максиллярные железы функционируют как выделительные органы на протяжении всей жизни. У раков-отшельников экскреторную функцию выполняют кроме антеннальных желез и так называемые везикулярные массы.

Следует отметить, что все упомянутые выше образования являются специфическими органами экскреторной системы ракообразных. Однако кроме этих специфических органов у представителей отряда десятиногих

Рис. 24. Антеннальная железа речного рака: 1 — мочевой пузырь, 2 — выделительная пора, 3—5 — разные участки канала, 6 — целомический мешок (из В.А. Догеля, 1975)



раков экскреторную функцию выполняют также железистые клетки (нефроцисты), расположенные в жабрах, и ферментные клетки гепатопанкреаса.

Рассмотрим строение антеннальной железы речного рака, которая наиболее совершенно изучена по сравнению с другими ракообразными. Каждая железа состоит из целомического мешка, канала и мочевого пузырька (рис. 24). Целомический мешок (Басиш) является рудиментом целома — выделительного органа наиболее примитивных животных. Целом открывается в так называемый лабиринт, или экскреторный канал (перѢп^от), образованный железистыми стенками эктодермального происхождения. Лабиринт имеет форму извилистого протока (у речного рака он представляет собой уплощенный и разделенный на камеры круг, примыкающий к брюшной части целомического мешка). Лабиринт начинается с сильно расширенной части, почти шарообразной, а затем переходит в образование продолговатой формы и разделяется на прозрачный и белый каналы. Белый канал переходит в мочевой пузырь.

Лабиринт является главным отделом экскреторной системы, имеет довольно сложное строение и представляет собой сплетение лакун и канальцев (целомодуктов), с помощью которых полость целома соединяется с окружающей средой. Сам канал состоит из двух слоев клеток — эпителиального и дырчатого. Клетки окружены густой сетью кровеносных лакун, к которым поступает кровь из антеннальной артерии. Эпителиальные клетки не просто соединяются с дырчатыми: у основания они разграничиваются базальными мембранами и сеткой микрокапилляров. Кровь фильтруется посредством базальной мембраны с помощью микрокапилляров. В лабиринте, включая прозрачный и белый каналы, совершается реабсорбция воды и ионов натрия и калия.

Таким образом, моча образуется путем фильтрации и реабсорбции в лабиринте, к которому добавляется секреция канальцев. Она собирается в небольшом мочевом пузырьке — и выводится с помощью выводного протока через выделительную пору (перпг^огш), открывающуюся на нижней стороне коксоподита антенн, у личинок — у основания второй пары максиллопед. Выводной проток выстлан хитиновой кутикулой, которая обновляется после каждого процесса линьки.

Целомический мешок речного рака характеризуется наличием большого количества кровеносных сосудов и синусов. Лабиринт имеет губчатое строение и также пронизан кровеносными сосудами, которые, однако, не столь богато представлены в мочевом пузырьке. Эпителиальные клетки целомического мешка имеют довольно длинные отростки с многочисленными отверстиями и широкие межклеточные лакуны. Поверхность клеток дистального (прозрачного) канала антеннальной железы со стороны базальной мембраны имеет большое количество складок, а с внутренней стороны она гладкая. Следовательно, активный перенос вещества должен совершаться со стороны, омываемой кровью. Клетки лабиринта вооружены микровор-

синками и большими вакуолями. Эпителиальные клетки целомического мешка и канальцев антеннальной железы речного рака также имеют большие вакуоли. В клетках канальцев образуются тельца, имеющие форму пузырьков, которые входят внутрь канальцев (Rigel, Schmidt-Nielsen, 1966). Это относится как к белому, так и к прозрачному каналу, однако белый канал имеется не у всех десятиногих раков. Например, у краба *Carcinus* он отсутствует.

Состав жидкости, полученной из разных отделов антеннальной железы ракообразных, представлен в табл. 1.

Принято считать, что жидкость целомического мешка и лабиринта представляет собой фильтрат крови, практически изоосмотической по отношению к ней. Предполагается, что в белом канале совершается реабсорбция хлоридов и других растворенных веществ, после чего растворенная моча поступает в мочевой пузырь. Фильтрация появляется в связи с необходимостью удерживать более крупные углеводные полимеры.

Более сложное строение экскреторных органов имеют раки-отшельники (Макаров, 1939). Кроме антеннальных желез эти животные имеют сложно разветвленные везикулярные массы, лежащие в головогрудь, а также непарный абдоминальный пузырь. Везикулярные массы соединяются непосредственно с антеннальными железами (рис. 25).

Везикулярные массы принято разделять на переднюю и заднюю. Передняя везикулярная масса рака-отшельника *Pagurus bernardus* лежит в области головогрудь и соединяется канальцами с антеннальными железами. Каждый каналец расширяется в массу ветвистых трубок, образующих эпигастральную долю; узкий канал от нее приводит к другой массе ветвящихся трубок — парагастральной части, расположенной на обеих сторонах желудка; от этой массы отходит еще одна небольшая эпигастральная ветвь. Под желудком находится непарная срединная область, соединяющая с помощью передней и задней веток парагастральные части.

От парагастральных частей начинается пара ветвистых трубок, которые тянутся вдоль кишечника и достигают абдомена, где сливаются в непарный тонкостенный абдоминальный пузырь (нефросак). Нефросак занимает 3/4 длины абдомена.

У животных, фиксированных спиртом, редко удается найти все части описанной системы, и поэтому рекомендуется окрашивать живых животных крепким раствором метилглурин или раствором фуксина в морской воде: 1—2 см³ раствора вводят шприцем в сочленение мембраны под грудными конечностями. Через 2 сут животное можно вскрывать. При этом методе изучения экскреторной системы антеннальные железы не окрашиваются, вся остальная выделительная система выделяется четко (Макаров, 1939).

Таблица 1

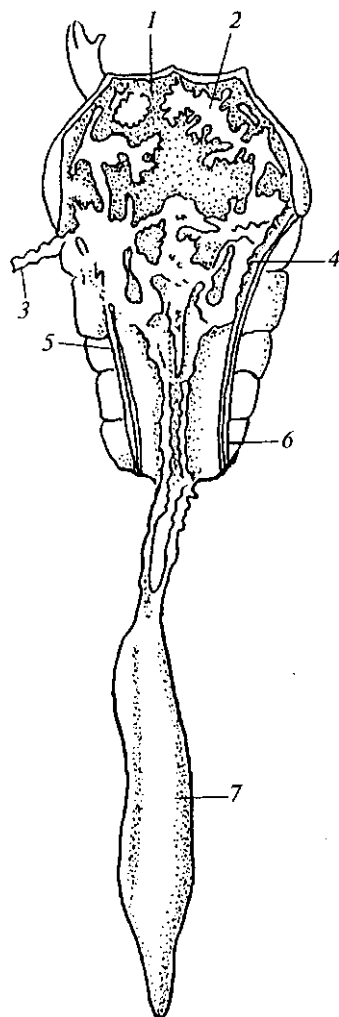
Состав жидкости из разных отделов антеннальной железы ракообразных (Проссер, 1977а)*

Кровь	Целомический мешок	Лабиринт	Прозрачный канал	Белый канал	Лабиринт
196	198,0	209,0	212,0	90	10,0
242	207,0	168,0	168,0	182	12,4
7	8,5	6,8	13,3	12	0,9

Количество ионов выражено в миллимолях на 1 л воды.

Рис. 25. Экскреторная система рака-отшельника *Pagurus bernardus*. Левая эпигастральная доля, все другие органы тела, мышцы и абдомен удалены (полусхематически):

/ — левая антеннальная железа, 2 — эпигастральная, 3 — супрагастральная, 4 — парагастральная, 5 — средняя вентральная доли, 6 — проток между передней и задней везикулярными массами, 7 — нефросак (из А.К. Макарова, 1939)



Так как экскреторная система якобы целиком погружена в венозные синусы, то процесс выделения, вероятно, осуществляется с помощью непосредственной диффузии через стенки. Клетки везикулярных масс выступают в виде прозрачных пузырьков в просвете трубок. Экскреторная жидкость содержит выпавшие пузырьки, а иногда и целые клетки.

Ультрафильтрацию в лабиринте антеннальной железы можно обнаружить путем введения в животное инсулина, который затем появляется в моче. Д. Баргером (Burger, 1957) показано, что у омара концентрация этого препарата в моче остается такой же, как и в крови. Следовательно, можно сделать вывод, что вода во время образования мочи не реабсорбируется. Однако феноловый красный в моче содержится в более значительных концентрациях, чем в крови. Это свидетельствует о том, что инсулин активно выделяется в мочу и что кроме фильтрации и реабсорбции в образовании мочи берет участие секреция. Но такое явление наблюдается не у всех ракообразных. Например, у краба *Carcinus* вода при образовании мочи реабсорбируется. Этот краб способен к значительной осморегуляции и может проникать в воду с пониженной соленостью. Концентрация инсулина в его моче может быть в несколько раз выше по сравнению с таковой в крови. Такое явление может совершаться вследствие реабсорбции воды от начального фильтрата. Движение воды можно объяснить активностью реабсорбции натрия, за которой сразу же начинается пассивная реабсорбция воды. Вследствие этого образуется моча с более низкой концентрацией натрия, чем в крови, и это создает явное преимущество для животного, которое проникает в менее соленую среду, где ему трудно сохранить высокую концентрацию соли в крови (Шмидт-Ниельсен, 1982).

Моча ракообразных кроме воды и разных солей имеет небольшое количество аммиака и мочевины. Как было показано на креветке *Stangon stangon*, выделение аммиака может изменяться в процессе линочного цикла (Regnault, 1979). Незначительное выделение аммиака в межлиночный период увеличивается на 1–17 % в начале предлиночной стадии, затем на протяжении поздней предлиночной стадии выделение аммиака снова снижается до минимальных величин; непосредственно после линьки интенсивность выделения на некоторое время возрастает в 1,5–2,6 раза по сравнению с уровнем аммиака в межлиночный период. Эти колебания связаны с распадом и синтезом белков на протяжении линочного цикла: в период

сбрасывания экзоскелета резкое увеличение выделения связано с уменьшением количества белка (главным образом в покровах, абдоминальных мышцах и гепатопанкреасе). Снижение выделения после линьки и в межлиночном периоде является следствием усиленного роста тканей покровов и мышц. Этот рост характеризуется активным синтезом белка. Таким образом, циклический характер выделения аммиака имеет прямую связь с процессами распада и синтезом белков.

ОСМОРЕГУЛЯЦИЯ

У большинства морских беспозвоночных тканевая жидкость имеет такое же осмотическое давление, как и морская вода. Однако на изменение концентрации окружающей среды животные могут реагировать двумя путями: 1) концентрация жидкости тела может изменяться в соответствии с таковой окружающей среды, и при этом животное остается изоосмотическим (равным) со средой — это животное-осмоконформер; 2) животное поддерживает или регулирует свою осмотическую концентрацию, несмотря на изменение среды, — такое животное принято называть осморегулятором. Среди десятиногих раков встречаются как осмоконформеры, так и осморегуляторы.

Концентрации отдельных веществ, растворенных в жидкости тела животного, в большинстве случаев бывают значительно отличными от их концентрации в окружающей среде (табл. 2). Это относится даже к тем животным, тело которых изоосмотично с окружающей средой. Обычно это отличие тщательно регулируется и носит название ионной регуляции.

Разные количества ионов в организме и в окружающей среде поддерживаются только при условиях, когда поверхность тела, включая тонкую поверхностную оболочку жабр, относительно непроницаема для данного иона. Однако некоторое количество этих ионов все же проникает вовнутрь, так как ни одно животное не бывает полностью непроницаемым и вся пища, проникающая в организм, содержит растворенные вещества. Поэтому животные должны иметь орган, который удалял бы одни ионы, а концентрацию других удерживал на уровне, более высоком, чем в воде. Регуляция выведения растворенных веществ из организма осуществляется благодаря описанным выше антеннальным железам.

Данные о крабах и омаре, представленные в табл. 3, поддерживают концентрацию сульфата (SO_4^{2-}) на уровне, вдвое низшем, чем в морской воде. Такое большое отличие явно указывает на то, что поглощение этого иона и его выделение затруднены. Другими словами, это указывает на то, что в организме осуществляется его регуляция. Регуляция ионов некоторых морских десятиногих раков показана в табл. 3.

Таблица 2

Концентрация* наиболее важных ионов в морской воде и в жидкости тела некоторых десятиногих раков (по N. Potts, C. Parry, 1964)

Среда и животное	Na^+	Mg^{2+}	Ca^{2+}	K^+	СГ	SO_4^{2-}	Белок, г/л
Морская вода	478,3	54,0	10,5	10,1	558,4	28,8	—
Краб <i>Maia</i>	488,0	44,1	13,3	12,3	557,0	14,5	—
Краб <i>Sarcinus</i>	531,0	19,5	13,6	12,4	554,0	16,5	60
Норвежский омар	541,0	9,3	11,9	7,8	552,0	19,8	33

* В миллимолях на 1 л воды.

Таблица 3

Регуляция ионов у некоторых морских десятиногих раков. Концентрация в плазме выражена в процентах таковой в жидкости тела, диализованной против морской воды (Robertson, 1957)

Вид	Na ⁺	Mg ²⁺	Ca ²⁺	г	е г	S04 ²⁻
<i>Oromia vulgaris</i>	97	99	84	120	103	54
<i>Carcinus maenas</i>	110	34	108	118	104	61
<i>Pachigrapsus marmoratus</i>	94	24	92	95	87	46
<i>Nephrops norvegicus</i>	113	17	124	77	99	69

Жидкость в организме ракообразных может заполнять межклеточное пространство. Как показано на примере краба *Сагстш таепа* Б ^еБеге, Ёжи, 1973), величина межклеточного пространства не зависит от количества растворенных солей в воде и, таким образом, не влияет на осмотическую регуляцию. Однако содержание ионов внутри клетки всегда отличается от их концентрации в межклеточном пространстве. Например, концентрации ионов натрия и хлора внутри клеток обычно бывают меньшими, чем снаружи, а для ионов кальция это соотношение увеличивается. В то же время, несмотря на разность в концентрациях отдельных ионов, клетки изоосмотичны с окружающей тканевой жидкостью и кровью. Если солонатоводных крабов *Сагстш тесШеггапеш*, обитающих у северного побережья Адриатического моря при солености 15—37 ‰, акклиматизировать на протяжении месяца к воде соленостью 15,9 ‰, а также к разбавленной морской воде, обогащенной ионами кальция (концентрация 5,8—10,4 ммоль Са²⁺/л), то вследствие обогащения ионами кальция уменьшается скорость выхода ионов натрия как в целом из организма, так и из гемолимфы, жабберных и мышечных тканей. Так, скорость оттока натрия из гемолимфы крабов уменьшилась в данном опыте с 46,31 до 13,86 ммоль Na⁺ (г · ч). Внутриклеточные концентрации ионов натрия и калия в мышцах крабов при этом остаются без изменений (Биси, 1973).

ЕСЛИ принять, что одна и та же клеточная мембрана проницаема для растворенных в ней веществ, то смена внеклеточной концентрации должна вызвать соответствующие изменения объема клетки. При снижении наружной концентрации клетка будет поглощать воду и набухать, при ее повышении вода должна выходить из клетки, и она начнет деформироваться. Однако у большинства животных объем клетки регулируется так, что после начального отклонения она возвращается к первоначальному объему, который в дальнейшем остается относительно постоянным. Так, при изучении кинетики осморегуляции краба *Сагстш таепа* было установлено (Беге\$ е\ а1., 1972), что в процессе акклиматизации животных из воды соленостью 11 ‰ в воде соленостью 38 ‰ через 24 ч депрессия гемолимфы достигала нового стойкого уровня и снизилась более чем в 2 раза. Одновременно с этим увеличилось и количество ионов в сыворотке крови. Повышение солености, в свою очередь, вызвало уменьшение свободных аминокислот и белка в сыворотке в 1,5—2 раза. При этом почти в 2 раза увеличилось содержание свободных аминокислот.

РОЛЬ АМИНОКИСЛОТ В ОСМОРЕГУЛЯЦИИ

Внутриклеточная концентрация свободных аминокислот выполняет важную роль в регуляции объема клеток при изменении солености окружающей среды. При повышении или понижении солености воды количество

аминокислот в клетке возрастает или уменьшается, и клетки остаются изотоническими с окружающей средой. Существует мнение, что снижение концентрации аминокислот могло бы осуществляться путем синтеза белка, а ее обновление — в результате расщепления белков. Допускается также, что аминокислоты выходят из клеток через растянутые вначале клеточные мембраны вместе с осмотически связанной с ними водой, и таким образом восстанавливается начальный объем клетки. В соответствии с этой гипотезой регуляция объема клеток связана с изменениями проницаемости клеточной мембраны, на которую, в свою очередь, влияет наружноклеточная осмотическая концентрация.

На примере краба *Callinectes sapidus* показано, что максимальное количество свободных аминокислот находится в нервной и мышечной тканях, минимальное — в гепатопан-креасе и жабрах. Основу фонда свободных аминокислот составляют пролин, глицин, таурин, аланин и глутаминовая кислота, относительное количество которых изменяется в разных тканях. На долю свободных аминокислот приходится 35—40 % осмотического давления в клетках разных тканей. При акклиматизации к 50%-й морской воде наблюдается понижение осмотического давления за счет уменьшения фонда свободных аминокислот во всех тканях, кроме крови. Одновременно увеличивается и количество аммиака в крови (Gerrard, Gilles, 1972).

Таким образом, осмотические изменения (особенно тканевые) у многих осмотически лабильных организмов обусловлены в большей степени сдвигами в концентрациях аминокислот, чем движением неорганических ионов. Если краба рода *Cancer* перенести в среду более низкой концентрации солей, то содержание аминокислот в его мышцах уменьшится, а в крови увеличится. При этом реабсорбция осуществляется благодаря действию антеннальных желез (Binns, 1969). Сравнивая креветок рода *Palaemon*, которые находились в 100%-й и в 30%-й морской воде, К. Джениакс с соавт. (Jeuniaux et al., 1962) показал, что осмотические концентрации в крови и тканях у животных в нормальной морской воде на 30 % выше. Количество аминокислот в мышцах этих животных также было на 23 % большим, чем у креветок, взятых из разбавленной морской воды. У краба *Egiscraig* концентрации аланина, глутаминовой кислоты, пролина и глицина в мышцах были большими, когда животные обитали в морской воде, по сравнению с теми особями, которые жили в пресной. Аммиак в морской воде также выделяется в меньшем количестве, чем в пресной, что свидетельствует о процессах синтеза аминокислот, которые имеют место при обитании животных в морской воде (Florin et al., 1964).

РАСТВОРЕННЫЕ ВЕЩЕСТВА В МОЧЕ ДЕСЯТИНОГИХ РАКОВ

Краб *Egiscraig* представляет собой морское животное, довольно легко проникающее в пресную воду. Концентрация растворенных веществ в его моче такая же, как и в крови. Однако у некоторых ракообразных содержание растворенных веществ может быть разным как в моче, так и в крови. Например, пресноводный рак *Potamobius fluviatilis* выделяет разбавленную мочу, концентрация которой в 3 раза меньше таковой растворенных веществ в крови. При этом объем мочи такой же, как и *Egiscraig*. Так как концентрация веществ в крови выше, проницаемость должна быть немного ниже. Однако наибольшая экономия достигается путем обратной вытяжки растворенных веществ из мочи, в результате общая осмотическая работа является почти в 2 раза меньшей по сравнению с *Egiscraig*.

Следовательно, выделение у десятиногих раков является важным свойством, которое может благоприятно сказываться на заселении солоноватых

вод, это свойство выражается в способности увеличения объема и разбавления мочи. В морской воде моча Сагстш может быть изоосмотической или немного гиперосмотической, иногда и гипоосмотической по отношению к гемолимфе. В данном случае моча берет участие главным образом в ионной, а не в осмотической регуляции. В разбавленной морской среде моча гипоосмотична по отношению к гемолимфе и поэтому берет участие в процессе осморегуляции, однако при этом она остается более концентрированной по сравнению с морской средой. У Сагспшв выделение мочи с 3,6 % массы тела за сутки увеличивается до 33 % в условиях обычной морской воды. При этом утрата натрия с мочой составляет 2,7 % общего его выделения в морской воде. В 40%-й морской воде утрата его увеличивается до 21 %. При этом соотношение моча/кровь для нереабсорбирующих веществ (например, инулин или сорбитол) в морской воде равняется единице, что свидетельствует об отсутствии воды после фильтрации.

Осмотически лабильный омар Нотагш характеризуется тем, что его внутренняя осмотическая концентрация превышает наружную на небольшую постоянную величину, моча его изоосмотична крови, ректральная жидкость немного гиперосмотическая. У краба Непшгарзиз пибш утрата натрия с мочой равна 0,95 ммольДг · ч) в 100%-й морской воде, в 30%-й она составляет 4,49. При этом соотношение моча/кровь для хлора равняется 1,26 в изотонической среде и 1,63 в гиперосмотической, что свидетельствует о более быстрой реабсорбции по сравнению с хлором. В гипотонической среде отношение моча/кровь составляет 0,64; это значит, что в данном случае реабсорбция хлора проходит быстрее, чем реабсорбция воды.

Таким образом, у морских ракообразных моча выводится в меньшем количестве, чем у эвригалинных форм и у животных, обитающих в солоноватой воде; пресноводные животные, как правило, выделяют меньше мочи, чем прибрежные крабы, помещенные в пресную воду. Уже ранее упомянутый краб ЕпосБегг является исключительно эвригалинным, и объем его мочи при изменении концентрации среды изменяется мало; осморегуляция осуществляется за счет небольшой проницаемости и активного поглощения солей жабрами. Ниже приводятся данные о нормах утраты натрия с мочой некоторых видов десятиногих раков (Проссер, 19776):

Животное	Утрата натрия с мочой, ммоль/(100 гч)
Сагстш	1782 в морской воде
ЕпосБегг	20 в солоноватой воде
Рогатоп	80 в пресной воде
Лв^сш	15 в пресной воде

ОСМОРЕГУЛЯЦИЯ МОРСКИХ И СОЛОНОВАТОВОДНЫХ видов

Крабы, живущие на большой глубине с постоянной морской соленостью, в разбавленной на 20 % воде могут прожить только несколько часов. Так, опыты с глубоководными крабами *Maia* показывают, что сначала животное набухает, затем на протяжении 3 ч его масса постепенно снижается, кровь становится изоосмотической к среде. Подобно упомянутому крабу ведут себя и некоторые другие представители десятиногих раков, относящиеся к разным группам, — лангуст *Palinurus*, крабы *Portunus*, *Cancer*, *Hyas* и *Pagurus*. Камчатский краб *Paralithodes camchatica* может поддерживать концентрацию гемолимфы почти на 15 меем выше любых возможных концентраций среды. При этом изменения в осмотической концентрации крови находятся в прямой связи с изменением содержания солей (Маскау,

Prosser, 1970). Снижение проницаемости поверхности тела и солей является важным условием для поддержания эвригалинности многих видов. Так, прибрежные крабы владеют меньшими возможностями стать менее проницаемыми для солей по сравнению со стеногалинными морскими крабами. Например, пелагический краб *Maia* обновляет свой нормальный объем после начального набухания в разведенной морской воде значительно быстрее, чем прибрежный краб *Cancer*. Изучая кругооборот воды краба *Carcinus*, Р. Смит (Smith, 1970) пришел к выводу, что в разбавленной морской воде проницаемость солей снижается (табл. 4).

Следовательно, в разбавленной морской воде крабы не могут изменять свою проницаемость, как это наблюдается у пресноводных десятиногих раков; в разбавленной морской воде увеличивается как поступление воды, так и ее выделение с мочой.

Вода внутренней среды крабов *Carcinus* и *Mastoripus* в осмотических процессах ведет себя как система, состоящая из двух компонентов: быстрого обменного компонента и пассивного притока. У краба *Mastoripus* быстрый обменный компонент составляет 70 % всей массы животного (рис. 26); у солоноватоводного голландского краба *Rhithropanopeus harrisi* пассивный приток в разбавленной воде меньше, чем в нормальной морской.

Проницаемость воды и ионов разных солей может зависеть от состояния животного. Например, у краба *Pachygrapsus* в межлиночный период обмен натрия проходит со скоростью 20 ммольДг · ч). При этом весь натрий, берущий участие в процессе обмена, делится на две порции: почти 15 % всего количества его не обменивается. На стадии мягкого карапакса обмен проходит в 4 раза быстрее, чем в межлиночный период. Следовательно, виды, которые могут жить в солоноватых водах, имеют меньшую проницаемость для ионов воды по сравнению с морскими, живущими в воде с большей соленостью.

Д. Копелендом (Copeland, 1968) показано, что краб *Callinectes sapidus* активно адсорбирует соли из разбавленной морской воды. Если в водную среду добавить ионы серебра, то через некоторое время можно найти черные пятна на жабрах краба, окрашенные серебром. Эти пятна более интенсивны у животных, которые были посажены в пресную либо в слегка соленую воду. Клетки жабр содержат продолговатые митохондрии, находящиеся между выростами с той стороны, где они соприкасаются с гемолимфой. Краб *Carcinus* в разбавленной морской воде сначала теряет соли до того момента, пока концентрация натрия в

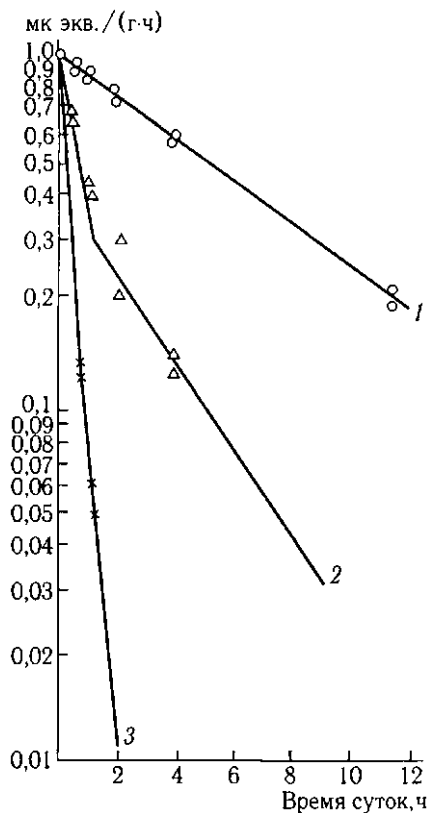


Рис. 26. Проницаемость для воды (в порядке уменьшения) у осмоконформера (*Mastoripus*), умеренного регулятора (*Carcinus*) и пресноводного рака (*A&асш*). Измерено по количеству тритированной воды, оставшейся через разные сроки после удаления животного из меченой среды:

1 — *Mastoripus*, 2 — *Carcinus*, 3 — *A&асш* (из А. К. Прессера, 1977а)

Кругооборот воды *Carcinus* (Smith, 1970)

Изменения жидкости в организме	Морская вода (разбавление)		
	30	75	100
Суточное поступление воды, % массы тела	17,2	11,5	0
Суточный объем мочи, % массы тела	31,3	11,1	3,6
Количество воды в организме, которая обменивается за 1 ч, %	1,76	2,73	2,36

крови не достигает критического уровня, после чего начинаются мобилизация из тканей аминокислот и активное поглощение натрия из внутренней среды (Binns, 1969). Приведенные примеры касаются солоноватых видов. Виды, живущие в чистой морской воде с постоянной соленостью 36 ‰, никогда не адсорбируют активно соли.

Известно, что большинство представителей десятиногих раков изменяют среду на протяжении онтогенеза. Например, взрослые формы живут у дна, часто недалеко от берега, их личинки являются пелагическими формами и находятся в совершенно другой среде. Краб *Callinectes* во взрослом состоянии может жить в пресной воде и подыматься довольно высоко вверх по речным руслам. Однако для размножения он должен вернуться к гирлу реки. Личинки *Callinectes* поглощают воду в период линьки и могут быть значительно чувствительны к пресной воде. Этот краб всю жизнь сохраняет гиперосмотичность, за исключением 48-часового личиночного развития. Краб *Rhithropanopeus* поддерживает гиперосмотичность еще на первой стадии развития, однако уже на 5-е сутки жизни личинка становится осмотически лабильной. На последней стадии личиночного развития краб способен поддерживать гиперосмотичность (Costlow et al., 1966). Следовательно, оба вида могут жить в воде с небольшой концентрацией солей, кроме короткого личиночного периода, который они должны проводить в более соленой воде.

Регуляция образования мочи десятиногих раков изучена недостаточно. Известно (Комемето, Опо, 1968), что удаление глазного стебелька *Procambarus* способствует увеличению количества мочи и уменьшению концентрации крови. Если этому пресноводному раку ввести экстракт из глазного стебелька, то выделение мочи и концентрация крови будут приведены к норме. Гормон центральной нервной системы, тормозящий линьку, в перерывах между линьками уменьшает или тормозит набухание. Передняя кишка краба *Gecarcinus* в перерывах между линьками проницаема для воды и солей, однако при удалении глазного стебелька она теряет это свойство, которое можно обновить с помощью введения экстракта тораксального ганглия (Mantel, 1968).

Все описанные выше опыты подтверждают мнение, что центральная нервная система принимает активное участие в нейрорегуляции выделения.

ЖЕЛЕЗЫ ВНУТРЕННЕЙ СЕКРЕЦИИ

За последние два десятилетия опубликовано много работ по эндокринной системе десятиногих раков. Под влиянием гормонов находятся важнейшие физиологические процессы. Гормоны разносятся по всему телу ракообразного и выполняют координационную роль, дополняя тем самым деятельность нервных элементов. По определению Р. Новалеса и соавт.

(1978): «Гормон — это специфическое химическое вещество, выделяемое специфическими клетками в определенном участке тела (эндокринной железе) и поступающее в кровь, после чего вызывает специфическое влияние на отдельные клетки или органы-мишени, расположенные в другом участке тела, которые приводят к координации функций организма в целом» (с. 411). У ракообразных такое вещество выделяется специальными железами либо группами нейросекреторных клеток. В связи с этим процесс нейросекреции тесно связан с нервной системой.

Доказано, что под влиянием эндокринных факторов находятся такие физиологические процессы, как размножение, линька, частота сердечных сокращений, физиология окраски тела, реакция на изменение факторов окружающей среды, развитие первичных и вторичных половых признаков. Гормоны также берут участие в регуляции процессов обмена веществ.

Гормоны, образованные нейросекреторными клетками, переносятся по их аксонам к специальным образованиям накопления нейросекрета, откуда выводятся в гемолимфу. Таким «депо» нейросекретов у десятиногих раков служат так называемые *синусные железы* и *посткоммисуральные органы*.

Нейросекреторные клетки находятся в разных участках тела ракообразных. Они могут быть локализованы в головном мозге, в глазном стебельке, в тораксальной ганглиевой массе и в других областях.

ГЛАЗНОЙ СТЕБЕЛЕК

Наиболее хорошо изучены железы внутренней секреции в глазном стебельке. Соединяясь с ганглиями головного мозга, он имеет прямое отношение к центральной нервной системе. В глазном стебельке находится так называемый X-орган — большая группа нейросекреторных клеток, расположенных в терминальном ганглии (*medulla terminalis*). Иногда эти клетки называют X-органом терминального ганглия (верхушки продолговатого мозга), или МТХ-органом (рис. 27). Термин «X-орган» вначале был введен Б. Ганстромом (Hanstrom, 1937), однако под этим названием исследователь понимал другое образование, расположенное также в глазном стебельке. X-орган Ганстрема состоит из группы нервных клеток рудиментального сопочка, или чувствительной поры (РХ-орган), групп эпителиальных клеток, а также окончаний нервных волокон, проходящих от клеток мозга, и окончаний нервных волокон, которые идут от терминального ганглия, образуя здесь характерные луковичные тела. У большинства высших раков волокна афферентные, но у креветок некоторые из них представляют собой аксоны нейросекреторных клеток, расположенных в терминальном ганглии. Возможно, X-орган Ганстрема выполняет рецепторную функцию, а у креветок, кроме того, служит местом накопления и выделения нейросекрета. В противоположность этому X-орган терминального ганглия — типичное нейросекреторное образование, вырабатывающее гормоны, которые транспортируются главным образом в синусную железу, у креветок — также в X-орган Ганстрема (Киршенблат, 1965).

Обычно нейросекреторные клетки хорошо окрашиваются разными красителями и их можно видеть под микроскопом. Для фиксации нейросекреторного комплекса глазного стебелька лучшим фиксатором является жидкость Буэна, лучшим красителем — метиловый синий (Kugur, 1972). Гистологическое изучение с помощью красителей показывает, что X-орган имеет два типа нейросекреторных клеток, различающиеся размерами элементарных гранул нейросекрета (Bellon-Humbert et al., 1981).

Рис. 27. Схема передней части нервной системы десятиногих раков с обозначениями локализации важных центров, регулирующих гормоны
 / — мозг; 2 — пазушная железа; 3 — МТХ-орган (верхушка продолговатого мозга); 4 — РХ-орган (чувствительная пора); 5 — секреторная железа в мозге; 6 — постпищеводный спайка; 7 — тораксальный ганглий; 8 — глаз; 9 — соединительный ганглий; 10 — оптический нерв; 11 — верхушка продолговатого мозга; 12, 13 — поры продолговатого мозга

Во время изменения физиологических процессов (например, при линьке) объем и активность Х-органа могут изменяться. Гормоны, выделяющиеся нейросекреторными клетками Х-органа, выполняют разнообразные функции. Предполагается, что у краба *Scapinus taenias* кроме выделения гормонов, размножения и линьки клетками ганглиевой части Х-органа вырабатывается гипергликемический гормон, а также гормон, вызывающий рассеивание пигментов в хроматофорах (Jaros, 1979).

Синусную железу глазного стебелька принято считать тем органом, который содержит заполненные гормоном окончания нейросекреторных клеток Х-органа. Так, доказано, что элементарные гранулы нейросекрета в синусной железе очень сходны с такими же гранулами, находящимися в Х-органе (Bellon-Humbert et al., 1981).

Местонахождение и форма синусной железы варьируют у разных видов. У большинства ракообразных, имеющих стебельчатые глаза, она расположена внутри глазного стебелька. У форм без глазного стебелька синусные железы расположены в головном отделе вблизи мозга. У живых раков они хорошо заметны при разрезе этого отдела благодаря голубоватой опалесценции в оранжевом свете. У большинства раков синусная железа имеет дисковидную или чашевидную форму и всегда находится в тесном контакте с кровеносной системой. Она прилегает к оптическим ганглиям и к кровеносному синусу. Ткани синусной железы состоят из многочисленных раздутых окончаний нервных волокон, содержащих нейросекреты, которые обладают ацидофильными и базофильными свойствами.

Хорошо изучена синусная железа креветки *Eualus gaimardi* (Кулаковский, Батурин, 1979). У этого животного она представляет собой относительно большое образование, расположенное рядом с поверхностью глазного стебелька на уровне первого медулярного ганглия (рис. 28). На горизонтальных срезах глазного стебелька железа имеет кубовидную форму, так как она охватывает почти полностью кровеносный синус, к которому примыкает. Это компактный орган с интенсивно окрашенной секреторной жидкостью, находящейся в расширенных терминалях аксонов, которые прилегают к кровеносным синусам. В оптических ганглиях креветки располага-

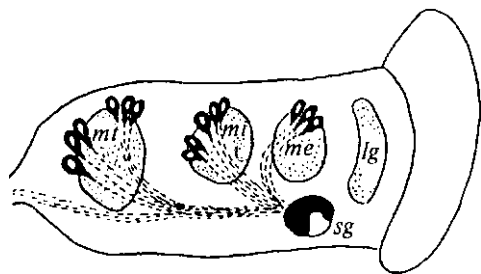


Рис. 28. Схема глазного стебелька креветки *Eualus gaimardi*:
 sg — синусная железа; lg, mi, mi, me — оптические ганглии; lg — Lamina ganglionaris; mi — medulla terminalis; mi — medulla inerma; me — medulla externa (по Э.Е. Кулаковскому, Ю.А. Батурину, 1979)

ется значительное количество нейросекреторных клеток разного типа, главным образом они локализованы в медулярных ганглиях глазного стебелька. Аксоны этих клеток прослеживаются на значительном расстоянии от перикарионов. Аксоны подходят к синусу, их терминали облепляют его по поверхности. В синусной железе удается определить шесть типов терминалей аксонов, отличающихся размерами и плотностью элементарных гранул. Синусная железа окружена оболочкой — продолжением нейрилемы. Она состоит из одного слоя уплотненных клеток. Со стороны кровеносного

синуса такая оболочка отсутствует, и терминали аксонов контактируют с базальной мембраной эндотелиальных клеток толщиной 0,5—1 мкм. Выросты этой мембраны проникают относительно глубоко между терминалями аксонов. Между последними располагаются отростки глиальных клеток.

После пребывания *E. gaimardi* почти 3 ч в воде с повышенной соленостью в синусной железе большинство терминалей аксонов становятся полупустыми. В случае пониженной солености через 3 ч наблюдается другая картина. Со стороны кровеносного синуса рядом и в месте контакта с базальной мембраной терминали почти пустые. Ближе к периферии синусной железы в них можно найти все типы гранул. Таким образом, в нейросекреторной системе креветки имеются элементы, которые принимают участие в регуляции водно-солевого баланса, причем при снижении солености нейросекреторная система воспринимает большее напряжение по сравнению с повышением солености.

В синусной железе оканчиваются аксоны нейросекреторных клеток от нескольких источников: от X-органа терминального ганглия и других подобных образований, расположенных в глазном стебельке, а также от мозга и грудных ганглиев. Волокна, которые проходят от каждой группы нейросекреторных клеток, заканчиваются в определенном участке синусной железы и отличаются от остальных волокон окраской определенными красителями.

Существует мнение, что в синусную железу поступает нейросекрет разностороннего физиологического значения. По разным волокнам в этот орган попадают разные гормоны. Электронно-микроскопические исследования свидетельствуют также об отсутствии в синусной железе разного секреторного материала. Так, в синусной железе *Procambarus clarkii* описано пять типов элементарных гранул (Bunt, Ashly, 1967), у краба *Callinectes sapidus* найдено семь типов гранул, находящихся в разных терминалях. На срезах глазного стебелька креветки *Palaemon serratus* найдено три группы нейросекреторных клеток, одна из которых хорошо ограничена и находится на дорсальной поверхности наружного нервного ядра. Первая группа включает четыре, две последние — три типа нейросекреторных клеток (Неф et al., 1977).

Выделение гормонов синусной железы в гемолимфу совершается дифференцированно и регулируется центральной нервной системой. Возможно, они проводятся, самими же нейросекреторными аксонами, хотя не исключена вероятность присутствия особых эфферентных волокон, иннервирующих окончания нейросекреторных клеток и изменяющих проницае-

мость их оболочек для нейросекретов. Наличие гормонов, поступающих в кровь из синусной железы, еще не установлено (Киршенблат, 1965).

Кроме упомянутых образований в глазном стебельке краба *Carcinus aestuarii* найден еще один более мелкий орган — *глиосекреторный*, или орган М. Он расположен латерально-вентрально на наружной стороне глазного стебелька между *medulla interna* и *medulla terminalis*. Орган окружен нервными клетками, рядом расположены группы нейросекреторных клеток. Глиосекреторный орган имеет овальную форму и сужение, направленное в нейропил *medulla interna*. Его средний размер 36—65 мкм. Глиосекреторный орган образован совокупностью клеток (около 40), бедных цитоплазмой, имеет веретенообразное ядро размером 3—7,5 мкм. В центре находится коллоидное вещество, вырабатываемое клетками самого органа. Оно имеет насыщенный голубой цвет при окраске озаном. Однако остаются невыясненными секреторный цикл глиосекреторного органа и его роль в нейроэндокринной системе (Bressac, 1974).

Многочисленные опыты по удалению глазных стебельков вместе с синусной железой или другими органами свидетельствуют о возможности с помощью этой операции целенаправленно воздействовать на различные процессы: получать яйца на протяжении всего года, вызывать преждевременную линьку, ускорять рост животных и т. п.

ЖЕЛЕЗЫ ГРУДНОГО ОТДЕЛА

В антеннальном участке, а точнее в месте соединения двух головогрудных отделов, десятиногих раков расположены парные эндокринные железы — так называемые У-органы. У крабов они имеют коническую, у креветок — чаще чечевицеобразную форму. Характерной их особенностью является то, что они не связаны непосредственно с нейросекрецией. У-органы не имеют никакой прямой иннервации и регулируются комплексом желез глазного стебелька (Новалес и др., 1978). Они состоят из клеток, цитоплазма которых богата рибонуклеиновой кислотой и фосфатами, но бедна гликогеном и осмофильными липоидами. Иннервируются У-органы от подглоточного ганглия.

У-органы, возможно, являются гомологами головных нефридиев. Как известно, у низших раков во взрослом состоянии из выделительных органов сохраняются только максиллярные, у высших раков — антеннальные железы. У всех раков наблюдается только одна пара У-органов, развивающихся в том сегменте головы, в котором у взрослых особей выделительные органы отсутствуют. Следовательно, у низших раков У-органы образуются в антеннальном, у высших раков — во втором максиллярном сегменте (Киршенблат, 1965).

На примере креветок *Palaemon raucidens*, *Pandalus Kesslery* и краба *Procambarus clarkii* показано, что в процессе онтогенеза происходят циклические изменения У-органов. При этом цитоплазма клеток увеличивается во время предлиньки и уменьшается в период послелиночных стадий. Явные изменения наблюдаются в тонком строении клеток У-органов в межлиночный период: резко увеличиваются размеры митохондрий, эндоплазматический ретикулум с турбулярного трансформируется в везикулярный.

У взрослых самок *Palaemon serratus* У-орган дифференцируется из узкого эпидермального тяжа, расположенного немного ниже складки бронхиостегнита (Roux, 1977). Ядерно-плазменное отношение клеток этого органа достигает максимума в межлиночный период и является минимальным в период линьки. При этом наблюдаются значительные вариации в объеме ядер. Секрет У-органа действует только на узкую полоску кутикульь Благо-

даря неравномерной секреции в зоне контакта клеток этого органа с кутикулой часто видны кутикулярные гребни.

Накоплено много данных о том, что У-органы ракообразных руководят ростом и линькой. Этот орган иногда принято называть «железа линьки». При хирургическом удалении «железы линьки» рост и линька краба *Carcinus maenas* полностью прекращаются (Echalier, 1959). Однако если операция проведена в конце межлиночного периода, процесс линьки все же совершается. Это дает возможность установить критическую фазу межлиночного периода, после которого секрет железы становится необязательным для совершения линьки. Имплантация У-органа крабам, лишенным его, вызывает их нормальный рост.

Принято считать, что истинным гормоном линьки у ракообразных, как и у насекомых, является в-экдизон. Среди других гормонов десятиногих известны гипергликемический гормон и гонадоингибирующий. У рака *Astacus leptodactylus* только синусная железа и несколько нейросекреторных клеток Х-органа *medulla terminalis* обнаруживают иммунную реакцию на гипергликемический гормон. Эти нейросекреторные клетки локализируются в дистальной части Х-органа, их диаметр около 47 мкм, ядер — 22. У упомянутого рака выявлены волокна тракта Х-орган — синусная железа, по которым гипергликемический гормон поступает в нейрогемальный орган (Неф, Buggenum, 1979). Известно, что гонадоингибирующий гормон синусной железы краба *Cancer magister* угнетает откладывание желтка в превиталлогенных ооцитах и развитие гонады. Этот гормон термостабилен и имеет молекулярную массу около 2000 Д (Bomirski et al., 1981).

Мандибулярный орган, или мандибулярные железы, краба *Callinectes sapidus* расположены на переднем конце парных хитиновых сухожилий, проходящих от мандибулы к дорсальной части карапакса. Канальцы с гемолимфой разделяют железы на тяжи, каждый из которых состоит из клеток неправильной формы с эксцентрическими ядрами. Кариоплазма содержит участки с накоплением хроматина. Она расположена вблизи ядерной оболочки. Наиболее характерной чертой мандибулярных желез являются два четких типа исчерченности эндоплазматического ретикулула. Плазматическая мембрана, прилегающая к каналцу с гемолимфой, в разной степени свернута. Эти структурные особенности характерны для клеток, вырабатывающих стероиды. Имплантация мандибулярных желез *Callinectes sapidus* ускоряет линьку личинок. У креветок *Palaemon pauceidens* мандибулярный орган находится у основания слияния мандибулярного и первого максиллярного сегментов (Проссер, 1977г).

Следует помнить, что понятия «мандибулярные железы» и «У-органы» не находят единой точки зрения. Ряд исследователей (Sochasky et al., 1972) пришли к выводу, что мандибулярный орган и У-орган — это структуры, которые хорошо отличаются у крабов, однако у креветок, омаров и речных раков У-орган выступал как мандибулярный орган, который хорошо прослеживается у всех представителей группы *Macruga*, но в классическом смысле не является железой линьки. Следовательно, у представителей группы *Macruga* не найдено структур, гомологичных У-органам крабов.

Очевидно, мандибулярный орган крабов имеет отношение к процессу линьки. Так, показано (Hinsch, 1968), что в клетках мандибулярного органа самца краба *Libinia emarginata* наблюдается изменение субмикроскопических структур в процессе линочного цикла и виталлогенеза. Цитоплазма клеток напоминает таковую тех клеток, которые вырабатывают стероидные гормоны. Однако установлено, что экдизон в клетках мандибулярного органа не образуется. В антеннальном отделе омара (*Homarus americanus*) была найдена еще одна железа — так называемая цефалетиче-

Рис. 29. Схема строения комплекса нейросекреторного посткоммисурального органа *Leander* (из Р. Новалес et al., 1979):

1 — пищевод, 2 — комиссура, 3 — посткоммисуральный орган, 4 — сухожилие, 5 — мышцы, 6 — эндофрагментальный скелет, 7 — окологлоточная коннектива, 8 — двигательное волокно, 9 — нейросекреторное волокно

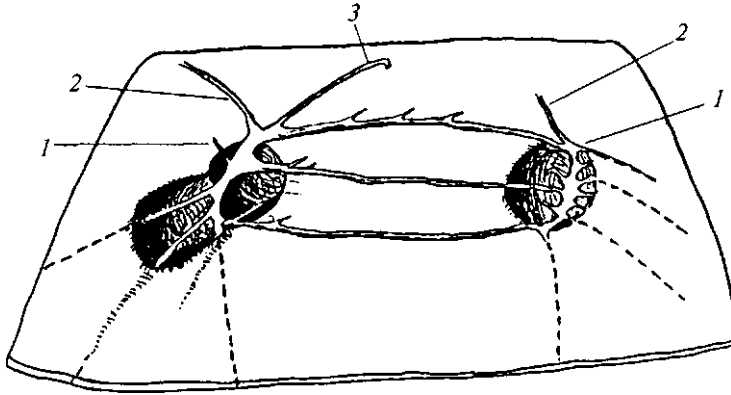
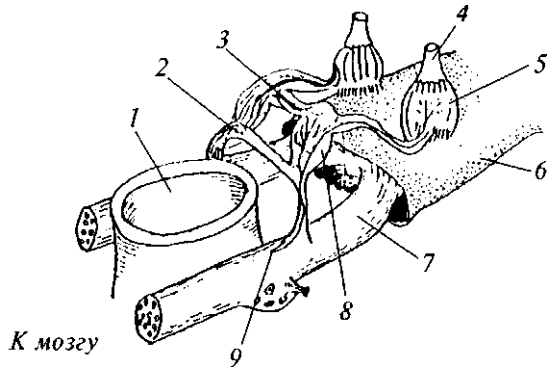


Рис. 30. Перикардиальные органы краба *Мая* и их взаимоотношения с отверстиями бранхиокардиальных вен, открывающихся в перикардиальную полость (по Новалес et al., 1978): / — нити, на которых подвешены нервные стволы; 2 — ветви, иннервирующие мышцы; 3 — дорсальные кардиальные нервы. Пунктиром обозначены нервы, проходящие от центральных нервных органов

екая железа, или *супрастомальный орган*. Он расположен между парной зеленой железой впереди пищевода и лежит поперек продольной оси тела над ротовыми частями.

Супрастомальный орган изучен недостаточно, однако известно, что он имеет непосредственное отношение к процессу линьки. Так, у краба *Ogsopectes limosus* плотные клетки этого органа перед линькой становятся разрыхленными. При этом в клетках появляется много рибосом. Ядра из равноконтурных превращаются в дольчатые, в них наблюдаются многочисленные митозы. Такие же изменения в клетках отмечены также после экстерпации глазного стебелька и У-органа. Таким образом, допускается, что системой глазного стебелька и У-органа осуществляется гормональный контроль цефалитической железы. Супрастомальный орган может вырабатывать экдистероиды. Образованные им субстанции показывают активность, присущую гормону линьки при действии на тест-организмы. В разных системах тонкослойной хроматографии эти субстанции ведут себя подобно экдистероидам и обнаруживаются радиологически антисывороткой, специфической к экдистероидам.

Посткоммисуральные органы образованы утолщением двух небольших нервов, проходящих от тритоцеребриальной комиссуры к мышцам. Они содержат разветвленные окончания тонких волокон, представляющих собой аксоны нейросекреторных клеток протоцеребрума, и проходят через тритоцеребриальную комиссуру и окологлоточные коннективы (рис. 29).

Форма и расположение посткоммисуральных органов у разных ракообразных неодинаковы. Посткоммисуральными органами накапливаются и выводятся в гемолимфу несколько гормонов, берущих участие в регуляции окраски тела (Киршенблат, 1965).

Гематопoэтический орган краба *Carcinus maenas* состоит из узелков, ограниченных соединительным слоем, который связан с фиброцитами и сплюснутыми полужернистыми гемоцитами типа ретикулярных клеток насекомых. Эти клетки имеют хорошо развитые межклеточные соединения и могут превращаться в фиброциты, а в результате дифференциации — в отдельные гемоцитобласты, активно размножающиеся внутри узелка. Гемоцитобласты являются родоначальниками имоцитов и дают начало геалиновым гемоцитам (Francois, Bellon-Humbert, 1979).

В перикардиальной полости находятся так называемые *перикардиальные органы* (рис. 30). В настоящее время известно, что их экстракты увеличивают амплитуду сердечных сокращений и вызывают другие эффекты, которые у разных видов ракообразных бывают различными. Гормон, который выделяется перикардиальными органами, это, возможно, свободный полипептид, не связанный с белком-носителем (Новалес и др., 1978).

ЖЕЛЕЗЫ ДРУГИХ ОТДЕЛОВ ТЕЛА

Клетки, вырабатывающие гормоны, у ракообразных находятся, очевидно, во многих отделах ганглиевой массы, однако они изучены недостаточно.

В результате опытов по имплантации грудных ганглиев у лишенных глазных стебельков молодых крабов *Libinia emarginata* показано, что в будущем особи, выжившие после операции, имеют признаки отложения желтка, в то же время самки в контроле его не имели. Это свидетельствует о том, что грудные ганглии вырабатывают гормоны, которые берут участие в процессе размножения.

Секреторные клетки активного цикла могут находиться и в эпидерме. Так, установлено (Chassard-Bouchand, Hubert, 1973), что в процессе межличного цикла креветки *Palaemon serratus* вырабатываются секреторные гранулы. Внутри них перпендикулярно мембране лежат плотноупакованные трубочки, которые образуют гексагональные паракристаллические структуры. Предполагается, что белковые секреторные гранулы, вырабатываемые внутри эпидермальных клеток, отвечают за синтез и секрецию кутикулы.

Наиболее изучены *андрогенные железы*. Эти образования топографически связаны с наружной поверхностью стенки дистальной части семяпроводов. У разных раков андрогенные железы имеют неодинаковые форму и размеры. Так, у краба *Carcinus* они сильно вытянуты, достигают длины 7 мм и состоят из двух частей, охватывающих семяпровод. У других ракообразных они могут иметь вид пирамиды.

При сравнении андрогенных желез 3 видов креветок, таких, как *Palaemon serratus*, *Crangon crangon* и *Aristeus antennatus*, показано, что у первых 2 видов андрогенные железы образованы сильно анастомозированной и плотной клеточной массой, окруженной хорошо развитой соединительной тканью. Наоборот, у *A. antennatus* андрогенная железа имеет не сильно выраженные анастомозированные клеточные тяжи с тонкой соединительной оболочкой. Следовательно, даже у одной группы десятиногих раков наблюдаются различия в строении андрогенных желез (Niguet, 1971).

Функции андрогенных желез полностью не выяснены. Известно, что при пересадке их неполовозрелым самкам наблюдается выраженная маскулинизация с появлением всех соответствующих признаков, включая развитие придаточных органов половой системы. Яичники превращаются в семенники. Даже поведение таких самок напоминает таковое самцов. После имплантации двух андрогенных желез в половозрелую самку креветок *Palaemon elegans* и *Palaemonetes varians* непосредственно был ампутирован эндоподит второй пары переопод, в результате чего последний приобретал мужской придаток. Такой же придаток появлялся и на симметрическом эндоподите, однако с той разницей, что появление его наблюдалось на один межлиночный период позже (Charniaux-Cotton, Cases, 1979).

В то же время опыты с разнополюми креветками (*Crangon crangon*, *Palaemon serratus*) и гермафродитами (*Lismata seticaudata*) показали, что для сохранения мужских герминативных клеток и для сперматогенеза необходим какой-то гормон, отличающийся от такового андрогенной железы и глазных стебельков. Он существует только у разнополых видов и только у самцов, у гермафродитов — в стадии как самца, так и самки. Предполагается, что этот гормон видоспецифичный (Touier, 1977). Однако гормон андрогенной железы является незаменимым для образования мужских особенностей у гермафродитных видов. Интенсивность сперматогенезной активности регулируется гормоном андрогенной железы посредством его действия на митоз гониев. Для сперматогенеза необходим фактор, обеспечивающий сохранение мужских зародышевых клеток. Яичник креветок под действием андрогенного гормона не маскулинизируется. Маскулинизация гониев совершается, возможно, благодаря андрогенному индикатору. Эта ингибация осуществляется в результате блокировки образования фолликула. Гормон андрогенной железы останавливает виталлогенез даже в том случае, когда он уже активно совершился. Регенерация андрогенных желез во время изменения пола у гермафродитного вида происходит вследствие исчезновения фактора сохранения этих желез. Гормон, необходимый для сперматогенеза, у разных креветок секретируется частью протоцеребрума. Этот гормон нужен также для функционирования сперматогониев, мезодермальных клеток семенника, эпителия семяпроводов и андрогенных желез. У гермафродитных креветок средняя часть протоцеребрума секретирует, видимо, два гормона. Один из них необходим для функционирования мужского полового аппарата, другой — андрогенных желез. Дегенерация этих желез во время изменения пола проходит благодаря исчезновению другого гормона (Touier, 1977).

РЕГЕНЕРАЦИЯ УТЕРЯННЫХ КОНЕЧНОСТЕЙ И ПОКРОВНЫХ ТКАНЕЙ

Десятиногие раки имеют удивительную способность обновления (регенерации) утраченных конечностей. Обычно они начинают отрастать достаточно быстро. После ампутации конечности раневое отверстие закрывается сгустком крови, остаток конечности (культия) превращается в «инкубационную сумку», внутри которой формируется регенерирующая конечность. У креветки *Palaemon serratus* признаки несегментированной конечности в виде папулы видны уже в первую неделю после ампутации (рис. 31). Уже на 7-е сутки после ампутации появляются признаки клешни конечности, на 15-е сутки — расчленения. После первой линьки на месте ампутированной конечности образовывается настоящая членистая ко-

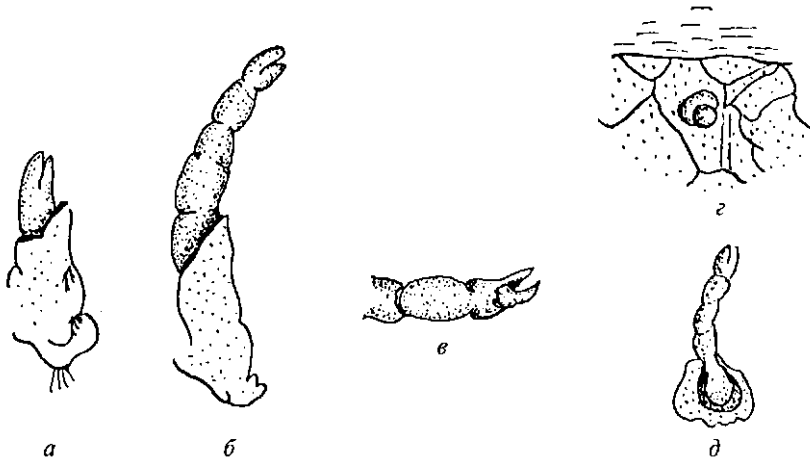


Рис. 31. Регенерация конечности креветки *Palaemon serratus*:
а, б — появление конечности на 7-е и 15-е сутки после ампутации; *в* — конечность как будто отделяется от поверхности во время первой линьки, а затем повторяется снова (*з*). Регенерированная конечность в виде папулы (после второй линьки); *д* — сформированная конечность

нечность. Обычно она меньше по размерам всех остальных. Однако к моменту линьки состояние регенерирующей конечности может быть разным: либо это еще не достигнувшая нормальных размеров и способная к функционированию конечность, либо еще недифференцированная «регенерирующая бластема» (промежуточное состояние встречается очень редко) (Needham, 1942). К определенному критическому периоду ампутация, стимулируя соответственные органы, задерживает наступление очередной линьки, так что регенерат может достигнуть функционального состояния: после этого критического момента ампутация, наоборот, ускоряет линьку, и весь следующий за ним период может быть использован для совершения регенерации (Иванова-Казас, 1979).

Таким образом, регенерация конечностей, как правило, находится в прямой связи с процессом линьки, значит, это явление находится под контролем желез внутренней секреции, в первую очередь У-органа.

В покровах краба *Carcinus maenas* просверливали небольшие отверстия и с помощью микроскопа изучали восстановление кутикулы в течение 105 сут. В пределах 24 ч такие отверстия закрываются коагулирующей гемолимфой и скоплением гемоцитов. Восстановление кутикулы начинается в течение первой недели сначала по краям, затем к центру. При этом кутикула не восстанавливалась. Сначала синтезируемый материал был свободно организован, но позже закладывалась правильная пластинчатая кутикула. Материал вырабатывался на протяжении всего опыта. Это то время, когда толщина «пробки» может превысить соседние участки неповрежденной кутикулы (Halerow, Smith, 1986).

РЕГУЛЯЦИЯ ОКРАСКИ ТЕЛА

В гиподерме ракообразных, а иногда и в других отделах тела находятся специальные клетки, содержащие пигменты. Их принято называть **хроматофорами**. У ракообразных это относительно крупные образования, которые чаще всего бывают многоядерными и имеют многочисленные разветвления. Они содержат зерна черного, бурого, красного, желтого и голубого или белого пигментов. У разных видов, а иногда и у отдельных особей од-

ного вида, живущих в разных условиях, встречаются разные наборы пигментов. Черные и бурые пигменты у всех видов десятиногих раков раньше считали меланинами. По современным представлениям, эти пигменты являются омматинами в большинстве групп ракообразных. Однако в хроматофорах десятиногих раков имеется черный либо коричневатый-черный пигмент, который у некоторых крабов представляет собой меланин (Goodwin, 1960).

Красный и желтый пигменты принадлежат к каротиноидам, которые часто бывают связанными с белками (Kiihn, Lederer, 1953). Среди каротиноидов особенно часто встречаются (3-каротин, ксантофил и астаксин. Голубой пигмент также является каротиноидом, связанным с белками. Кроме того, в хроматофорах ракообразных почти всегда присутствует белый отражающий пигмент, который длительное время считался гуанином. Установлено, что белый пигмент является птерином. Синий пигмент на поверхности тела животного под действием тепла или спирта быстро превращается из водорастворимого синего в жиронерастворимый красный. Благодаря такому действию почти все раки краснеют в спирте и при термической обработке.

Хроматофоры принято делить на монохроматические (содержащие пигмент одного цвета) и дихроматические (с зернами двух цветов). Реже встречаются полихроматические хроматофоры (с зернами многих цветов).

Главная и самая значительная особенность хроматофор заключается в том, что они обладают свойством перераспределения пигментов, содержащихся внутри клетки, и, таким образом, они могут изменять общую окраску тела животного, что имеет большое значение в экологии отдельных видов.

Зерна пигментов перемещаются током цитоплазмы. Они либо концентрируются в центральной части хроматофора, либо рассеиваются по отросткам до самых концевых разветвлений (рис. 32). Во время концентрации зерен пигмента внутри хроматофора вызванная им окраска бледнеет и, наоборот, при рассеивании этих зерен по разветвлениям окраска тела становится более интенсивной. В полихроматических хроматофорах перемещение зерен пигмента разного цвета может совершаться независимо друг от друга.

Концентрацию и рассеивание пигментов принято называть физиологическим изменением окраски. Хроматофоры могут также влиять на окраску в результате того, что пигменты в них образуются и накапливаются либо могут сразу же разрушаться и исчезать совсем. Этот механизм принято называть морфологическим изменением окраски.

Хроматофоры десятиногих раков относятся, как правило, к типу дихроматических или полихроматических. При этом каждый пигмент перемещается в свои разветвления. Когда оба пигмента концентрируются в центре хроматофора каждый ИЗ НИХ сохраняет

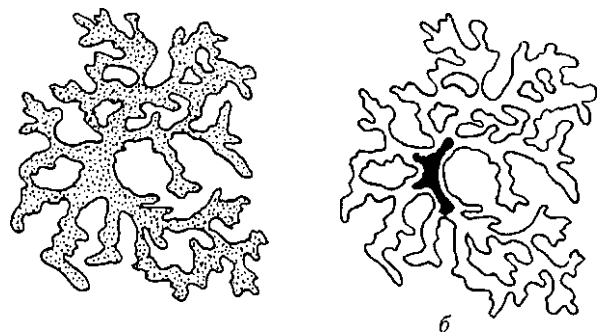


рис. 32. Рассеивание и концентрация зерен пигмента хроматофорах раков (Я.Д. Киршенблат, 1965): а — зерна пигмента распределяются по отросткам хроматофора; б — зерна пигмента сконцентрированы в центральной части хроматофора

ИЗВЕСТНУЮ ООСОБЕННОСТЬ (Brown, 1935).

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ СИСТЕМЫ ХРОМАТОФОРОВ УДЕСЯТИНОГИХ РАКОВ

Смена окраски животных известна очень давно. Так, еще в IV в. до н. э. Аристотель обратил внимание на изменчивость окраски у хамелеона и у осьминогов. Позже это было описано у рыб, лягушек и других животных. На изменение окраски у креветки Hippolyte обратил внимание Д. Кроер (Kroeger) еще в 1842 г. Чисто интуитивно первые исследователи считали, что перемещение хроматофоров в теле ракообразных и других животных регулируется нервной системой. Однако в результате многочисленных экспериментов показано, что в хроматофорах нет никаких нервных окончаний. Кроме того, перерезка любого нерва не приводит к изменению реакции хроматофоров у неповрежденного животного.

Вещество, влияющее на реакцию хроматофоров, находится в крови. У креветок *Stangon stangon* оно активно регулирует деятельность хроматофоров (Kollr, 1927). Опытным путем было установлено, что переливание крови от креветки, длительное время находившейся на черном фоне и соответственно имевшей темный цвет, креветке, адаптированной к белому цвету, вызывало потемнение последней. Однако переливание крови черной креветке от светлой не вызывало никакой реакции. Следовательно, не удалось выявить вещество, которое вызывает посветление черного пигмента.

Денервация любого участка поверхности тела креветки *Palaemonetes varians* ни в коем случае не влияет на реакции этого участка при перемещении животного на черный или белый фон (Perkins, 1922). Однако при остановке притока крови любой участок тела немедленно утрачивает способность к цветным реакциям. После обновления притока крови способность к изменению цвета сразу же возобновляется и данный участок приобретает тот цвет, который свойствен телу в этот момент. Эти результаты были истолкованы как указание на то, что вещество, регулирующее рассеивание и концентрацию пигмента, переносится к отдельным хроматофорам кровью. Опытами с введением экстрактов разных органов показано, что глазной стебелек у *Palaemonetes* содержит вещество, вызывающее концентрацию красного пигмента и рассеивание белого, т. е. наблюдается побледнение окраски животного в целом. В результате удаления глазного стебелька наступает стойкое потемнение окраски животного. Эти наблюдения позже были подтверждены на креветках *Stangon*, *Palaemon* и *Processa*. Опыты с перекрестной инъекцией свидетельствуют о том, что данный гормональный фактор не владеет ни видовой, ни родовой спецификой. После этих работ многим исследователям удалось показать, что источником вещества, влияющего на состояние хроматофоров, служит либо глазной стебелек, либо (у некоторых видов) передняя часть груди.

Существует много исследований по определению роли глазных стебельков в перемещении пигментов в хроматофорах. Результаты этих исследований опубликованы в обзорах Д. Карлайла и Ф. Новалеса (Carlisle, Knowles, 1959), Ф.А. Броуна (19786) и других специалистов. В соответствии с этими работами функции глазного стебелька особенно хорошо изучены у представителей десятиногих раков.

Хроматофорные гормоны глазных стебельков обычно выделяются синусной железой. Синусная железа глазного стебелька — единственный источник гормона, регулирующего распределение черного и красного пигментов. Вместе с тем синусная железа не является местом синтеза хроматофоротропных гормонов. Возможно, эти гормоны образуются в телах нейросекреторных клеток, входящих в состав комплекса X-органов. Синусная железа, образованная расширенными окончаниями этих нейросекреторных

клеток, представляет собой только место накопления и освобождения активных гормонов. Такая функциональная связь между X-органами и синусными железами была экспериментально подтверждена тем фактом, что удаление X-органа из креветки *Palaemon* угнетает все цветовые реакции (черный пигмент животного остается при этом в рассеянном состоянии).

Комплекс, состоящий из X-органа и синусной железы, вырабатывает более одного хроматотропного гормона. Впервые это было показано при изучении влияния экстрактов глазных стебельков на процесс концентрации красного пигмента у *Palaemonetes* и рассеивания черного пигмента у краба *Uca*.

ФИЗИОЛОГИЯ СУТОЧНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ ХРОМАТОФОРОВ

Некоторые ракообразные, например *Lysmata seticaudata* или *Processa edulis*, могут изменять свою окраску на протяжении суток. У этих креветок найден гормон, концентрирующий черный пигмент. Днем этот гормон синтезируется, а ночью освобождается (Couturier, 1973). В нормальных условиях (при наличии глазных стебельков и при регулярном чередовании дня и ночи) концентрирующий красный пигмент гормон освобождается только на свету, однако при этом совсем не истощается.

В результате действия упомянутого гормона у *Lysmata seticaudata* наблюдается наибольшая концентрация пигмента ночью и рассеивание днем. Опытным путем установлено, что это явление характерно и для животных с удаленными глазными стебельками (Couturier, 1972). Это свидетельствует о том, что источник соответствующих гормонов находится не в глазных стебельках, а в каком-то другом месте. Гормон, регулирующий концентрацию красного пигмента, располагается в окологлоточной коннективе и околомиссуральных тельцах, а также в брюшной цепочке; однако в последней он менее активный. Вследствие перерезания цепочки между головогрудью и брюшком красный концентрирующий пигмент прекращает действовать. Есть основания считать, что красный концентрирующий гормон может накапливаться в синусной железе. Освобождение этого гормона из последней носит циклический характер. Так, экстракт из железы вызывает более интенсивную концентрацию пигмента по сравнению с экстрактом, полученным ночью, так как последний не полностью угнетает пассивное рассеивание пигмента. Имплантация синусной железы оперированных животных полностью обновляет суточный ритм миграции пигмента.

При удалении глазных стебельков у креветки *Processa edulis* показано, что нейросекреторные органы обнаруживают независимо от периода суток действие на хроматофоры. Но не только нейросекреторные органы обуславливают окраску: свет влияет на окраску как непосредственно, так и побочно (Noël, 1973).

До последнего времени не выделено в чистом виде ни одно из активных хроматофорных веществ. Известно только, что гормон глазных стебельков креветки *Pandalus borealis* представляет собой пептид, который состоит из таких аминокислот, как Асп, Глу, Гли, Лей, Фен, Про, Сер и Три (Fernlung, Jansson, 1968). Предполагается, что гормон, вызывающий рассеивание пигмента в хроматофорах *Uca*, также пептид, так как он активируется протеолитическими ферментами и окислительными веществами, причем активность окислительного гормона может быть полностью восстановлена обработкой его тиогликолятом.

В заключение следует сказать, что хроматофорные системы десятиногих раков выполняют важные функции: защитное средство от освещения, брачная и защитная агрессивная расцветка, терморегуляция. Роль всех пе-

речисленных пигментов в общих хроматических реакциях целостного организма для многих представителей десятиногих раков еще не выяснена. За сложное руководство пигментными системами ракообразных, как это показано выше, отвечают хромотофотропные гормоны нервной системы и гормоны синусных желез.

БИОЛЮМИНЕСЦЕНЦИЯ

Явление биолюминесценции среди ракообразных довольно распространено, однако способностью светиться обладают только некоторые десятиногие раки. Ярким светом светятся отдельные глубоководные креветки, имеющие специальные и высокоразвитые органы свечения с отражающими слоем и линзой. Эти органы обычно связаны с клетками, регенерирующими свет (рис. 33). Люминесцентные органы разбросаны по всей поверхности тела. Деятельность их регулируется, видимо, нервной системой, так как они могут возбуждаться в определенной последовательности в направлении от головной части тела к хвостовой. Такое явление наблюдается у некоторых креветок рода *Sergestes*. У глубоководной креветки *Acanthephyra purpurea* кроме светящихся органов (фотофор) у рта имеются еще железы, из которых с силой выталкиваются наружу светящиеся вещества. Такое явление имеет экологическое значение для животных, поскольку образованное светящееся облачко надежно прячет креветку от многочисленных хищников.

Способностью к свечению обладают мегалопы некоторых черноморских крабов (Чернявский, 1884). В Черном море часто наблюдается свечение креветок, в частности *Palaemon adspersus*, обитающих на мелководье. Однако это свечение относится только к погибшим особям, у которых процесс люминесценции вызван микроорганизмами, поселяющимися в трупах. Светящиеся трупы креветок привлекают хищников, которые их охотно поедают.

Таким образом, биолюминесценция десятиногих раков может быть как первичной (когда в наличии имеются специальные светящиеся органы), так и вторичной (когда свечение вызывается микроорганизмами).

Регуляция первичной люминесценции осуществляется с помощью нервномышечных механизмов. У ракообразных, как и у других светящихся животных, люминесценция совершается с помощью специального светящегося вещества — люцеферина в присутствии фермента люцеферазы, ко-

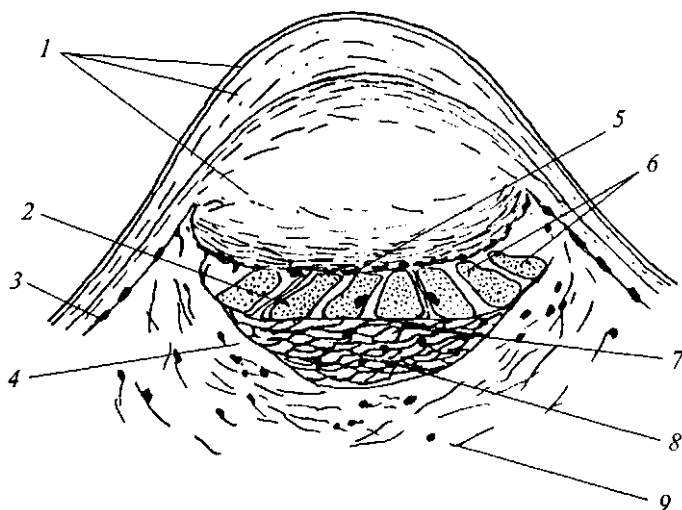


Рис. 33. Разрез через фотогенный орган глубоководной креветки *Bergestes*:

1 — линзы, 2 — полоска соединительной ткани, 3 — гиподерма, 4 — пигментный слой, 5 — эпителий линз, 6 — светящийся слой, 7 — базальная мембрана, 8 — отражающий слой, 9 — сумка

тору впервые определил французский химик Э. Дюбуа еще в середине прошлого века. Однако структура люцеферина была установлена не так давно на примере рачка *Surgicopa* (Ківгіа еі аі., 1966). В последние годы был получен также искусственный люцеферин.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА

У высших ракообразных нервная система состоит из парного головного мозга, окологлоточных коннективов и пары брюшных нервных стволов с ганглиями в каждом сегменте. Ганглии представляют собой ряд утолщений, вытянутых в цепочку.

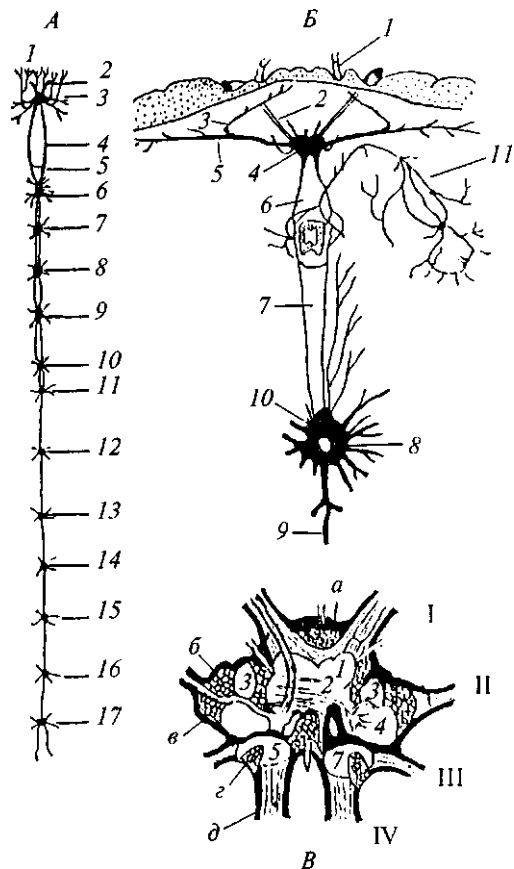
Ганглии, которые иннервируют три пары ротовых конечностей и ногочелюстей, сливаются вместе в один большой надглоточный ганглий (головной мозг). Слияние ганглиев может происходить и в других частях тела. Так, у речного рака или омара (рис. 34), несмотря на состав тела из 18 сегментов, за головным мозгом, иннервирующим антенны и антеннулы, в состав нервной цепочки входит только 12 нервных узлов, а именно: подглоточный узел (продукт слияния ганглиев, иннервирующих три пары ногочелюстей), пять грудных узлов, иннервирующих пять сегментов ходильных ног, и пять брюшных ганглиев, причем последний из них иннервирует не только свой сегмент, но и тельсон. У раков-отшельников, например, в связи со слабым развитием брюшка существует только один брюшной узел.

Несколько отличается строение нервной системы у крабов. У них существует только две ганглиозные массы, одна из которых находится в передней части тела (головной мозг, или надглоточный ганглий). Вторая ганглиозная масса расположена на значительном расстоянии от головного мозга — подглоточный ганглий.

Связующим звеном всей нервной системы является надглоточный ганглий, который образовался вследствие слияния

Рис. 34. Строение нервной системы десятиногих раков:

A — нервная система омара: 1 — антеннальный нерв, 2 — оптическая доля; 3 — антеннулярный нерв, 4 — перисофагальное кольцо, 5 — постфагальная комиссура, 6 — инфрасофагальный ганглий, 7—11 — нервы и тораксальные ганглии, 12—17 — нервы и абдоминальные ганглии (из В.А. Догеля, 1975); *B* — система нервов краба *Cancer pagurus*: 1 — антенна, 2 — антеннулярный нерв, 3 — оптический нерв, 4 — глазодвигательный нерв, 5 — антеннальный нерв, 6 — тегументарный нерв, 7 — полость коннективы, 1? — комиссура, 9 — абдоминальный нерв, 10 — тораксальный ганглий, 11 — система висцеральных нервов (из М. Bacesco, 1967); *B* — схема строения мозга речного рака *Astacus*: *a-d* — центры ганглиозных камер; 1—7 — нейропилы; I — оптический, II — глазодвигательный, III — тегументарный нерв, IV — антеннальный нерв (из М. Bacesco, 1967)



всех нервных узлов брюшной цепочки (рис. 34). Он состоит из протоцеребрума, расположенного в передней части тела, и дейтоцеребрума, который находится позади глаз. Обычно с надглоточным ганглием сливаются и ганглии сегмента второй антенны, хотя к самим антеннам нервы проходят чаще от окологлоточных нервных стволов (коннектив), соединяющих ганглии. Через систему сенсорных органов, расположенных в головогрудь, надглоточный ганглий принимает информацию об окружающей среде. Непосредственно через надглоточный ганглий проходит и обратная связь — ответ на тот или иной раздражитель.

Строение надглоточного ганглия (головного мозга) очень сходно у представителей как длиннохвостых раков, так и крабов (рис. 35). Наиболее детально изучено строение надглоточного ганглия краба *Munida iris* (Burse, 1979). У него этот орган овальной формы, с характерной билатерально-симметрической структурой. У особей с длиной карапакса 15 мм он достигает 2 мм в ширину и 1 мм в длину, расположен под углом 90° по отношению к длинной оси цепочки брюшных ганглиев. Задняя поверхность надглоточного ганглия гладкая и лишена каких-либо характерных особенностей. Для его передней поверхности характерны полусферические выросты, от которых берут начало антеннулярные нервы. Большая оптическая доля (диаметром 300 мкм) развивается из дорсальных углов ганглиевой массы и простирается далее в переднебоковом направлении, достигая глазных стебельков.

Каждая оптическая доля дает начало четырем оптическим ганглиям, открытой доле двигательного узла, а также нервам, которые иннервируют мышцы глазных стебельков.

Пара окологлоточных коннектив находится в вентрально-медиальной части ганглиевой массы, они продолжают к подглоточному ганглию, проходя вокруг пищевода. Диаметр окологлоточных коннектив достигает 200 мкм.

От надглоточного ганглия отходят пять парных и два непарных нерва, описание которых приводится ниже.

Антеннальные нервы выходят из вентрально-латеральных участков ганглиевой массы (рис. 35). На срезе они образуют овальную форму и достигают 100 мкм по большому диаметру, а длина их равна 2 мм у особей с длиной карапакса 15 мм. Не разделяясь, антеннальные нервы проходят к основанию антенн, где разделяются на две части. Более короткая ветвь иннервирует экзоподиты (антеннальные чешуйки) антенн, а более длинная — эндоподиты (жгуты антенн). В латеральной части ганглиевой массы начинается пара нервов, контролирующая двигательные функции антенн. Они проходят к антеннальным мышцам, где разветвляются на большое количество тоненьких веточек.

Тегументарные нервы начинаются в медиально-латеральных отделах ганглиевой массы дейтоцеребральной части. Они, как и антеннальные нервы, не разветвляются и таким образом проходят к поверхности головогрудь. Однако расширенное разветвление имеется у основания переднебокового участка желудочных мышц. Длина этих нервов (от ганглиевой массы до разветвлений) достигает 2 мм при длине карапакса 15 мм. Многочисленные разветвления тегументарных нервов очень тоненькие и их не удастся проследить до конца.

Глазодвигательные нервы отходят от нижнебоковой части надглоточного ганглия (рис. 35), а именно от оптической его доли. Эти нервы, без сомнения, иннервируют сократительные мышцы глазного яблока. Разветвления глазодвигательных нервов не наблюдаются даже в глазных стебельках.

Между оптическими долями в средней части ганглиевой массы расположен желудочный нерв (рис. 35). Он проходит дорсально от ганглиевой массы к передней части стоматогастральной системы.

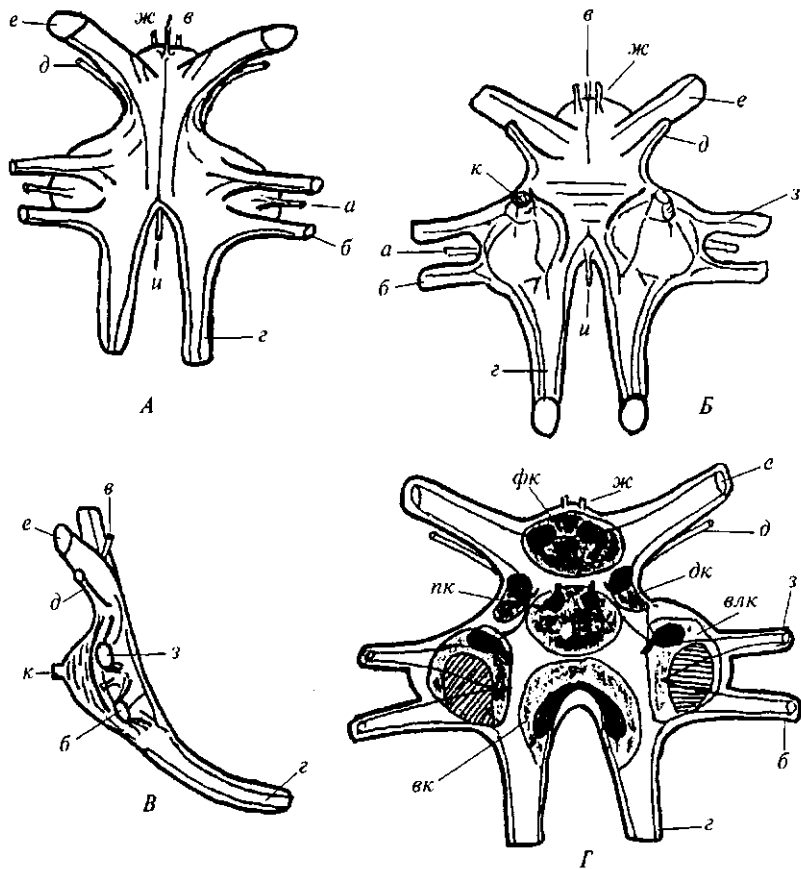


Рис. 35. Внешний вид надглоточного ганглия краба Мигрисат5:

А — дорсальный вид. Здесь и на рис. Б, В: а — антеннальный, б — антеннулярный, в — дорсальный желудочный нервы, г — окологлоточная коннектива, д — глазодвигательный нерв, е — оптическая доля, ж — ростральный, з — вентральный нервы; Б — вентральный вид; В — латеральный вид; Г — группы клеток: (серые участки), нейросекреторные клетки (черные участки) и клетки нервных центров (заштрихованные участки); пк — группа передних клеток, фк — группа фронтальных клеток, влк — группа вентролатеральных клеток, вк — антеннальный нерв, г — окологлоточная коннектива, д — глазодвигательный нерв, е — оптическая доля; ж — ростральный, з — тегументарный нервы (из С. Вигееу, 1979)

Желудочный нерв состоит из 14 нейронов. Кроме упомянутого нерва имеется один непарный *вентральный желудочный нерв*, начинающийся посередине вентральной части ганглиевой массы и проходит в заднебоковом направлении, соединяясь с нервами окологлоточного ганглия.

Антеннулярные нервы (рис. 35) начинаются в средней части передней поверхности дейтоцеребрума, откуда проходят к антеннулам, где они разветвляются на три ветви. Первая из этих веток иннервирует статоцисты, расположенные в первом членике антенн, вторая — антеннальные чешуйки, третья продолжается в жгутах антеннул.

Между оптическими долями ганглиевой массы начинается пара *ростральных нервов* (рис. 35), иннервирующих ткани ростральной части головогруди.

Надглоточный ганглий связан с торраксальной массой с помощью двух глоточных комиссур, начинающихся в задней части мозга и проходящих по обеим сторонам пищевода. В средней части своего пути каждая из комиссур расширяется в параглоточный ганглий, от которого начинаются четыре ветви: две наружные и две внутренние. Передняя из наружных веток иннер-

вирует окружающие ткани, задняя — мышцы мандибул. Две внутренние ветви образуют так называемую *шоматогастральную систему*; обе они начинаются вместе, затем расходятся, продлеваясь в передней части пищевода, и снова соединяются, образуя непарный стоматогастральный нерв, который тянется вниз по передней части желудка, где образует стоматогастральный ганглий. От него отходят веточки к мышцам и желудку. Глоточные коммисуры приблизительно посередине между параглоточными ганглиями и тораксальной ганглиевой массой соединяются заднеглоточной коммисурой. Тораксальная ганглиевая масса, в которой заканчиваются глоточные коммисуры, лежит на уровне третьего—шестого грудного сегмента и состоит из трех ганглиевых масс, которые сливаются. Степень их слияния более выражена у короткохвостых раков и менее — у длиннохвостых. Однако у всех представителей десятиногих раков всегда различимы отделы, отграниченные друг от друга перетяжками. Каждый отдел имеет отверстие для прохождения артерий. От первого отдела — продукта слияния семи парных ганглиев — отходит семь пар нервов. Первая пара проходит к мандибулам, вторая и третья — к максиллам, четвертая, пятая и шестая — к максиллярным ножкам, седьмая — к клешневым ногам. Вторым и третьим отделами нервной цепочки образовались в результате слияния только одной пары ганглиев. От этих отделов ответвляется пара нервов, иннервирующих первую пару ходильных ног. От заднего отдела тораксальной массы отходят три пары нервов к переоподам второй, третьей и четвертой пар. С последним отделом тораксальной ганглиевой массы сливается пара первых абдоминальных ганглиев, отделенных от остальной массы неглубокой бороздой.

Тораксальная ганглиевая масса соединена с абдоминальной цепочкой с помощью абдоминальной коммисуры, которая вначале является непарной, затем, после перехода в абдомен, разделяется на две ветви. Абдоминальная цепочка образуется из пяти пар ганглиев, причем каждая пара почти сливается в одну общую массу. Ганглии соединяются парными коммисурами. Вся цепочка располагается под массой сгибаемых мышц и над слоем мышц интегумента. Ганглии находятся в каждом из абдоминальных сегментов, исключая первый. У раков-отшельников у входа в абдомен цепочка отходит влево, проходя через коллюментарные мышцы (Макаров, 1939). После четвертой пары ганглиев цепочка проходит по средней линии абдомена. От каждой пары ганглиев отходят нервы к мышцам, плеоподам и интегументу. Кроме того, от них отделяются веточки ганглиевых коммисур. От последней пары ганглиев идут нервы, которые подходят к уроподам, тельсону и к задней кишке.

При изучении гистологических срезов головного мозга различаются четыре типа тканей (Вигзеу, 1979):

1. Ткани коннектив, изолированных от ганглиевых масс.
2. Клетки нейронных тел, которые располагаются над поверхностью ганглиевой массы.
3. Клетки-нейропилы, которые принято считать составным участком нервной деятельности.
4. Клетки-фибриллы, или фибриальные клетки. Они составляют ткани островками и входят в клетки нейропилных тел, иногда образуя переходы между участками нескольких нейропил или между нейропилами и периферическими нервами. Эти клетки встречаются также между коммисурами и коннективами.

С учетом размеров, ядерной структуры и окраски цитоплазмы клеток ганглиевой массы встречаются четыре типа клеток: круглые, нимбовидные, нейросекреторные и обыкновенные клетки-нейроны. Эти клетки локализируются в семи отдельных зонах надглоточного ганглия: фронтальной,

антериальной, правой и левой дорсолатеральных, правой и левой вентролатеральных.

Группы фронтальных клеток располагаются в дорсальной части ганглиевой массы преимущественно у основания оптической доли. Группы латеральных клеток сосредоточены посредине передней поверхности ганглиевой массы. Правые и левые дорсальные клетки лежат в латеральном направлении оптической доли. Парные группы вентролатеральных клеток находятся в правой и левой частях ганглиевой массы у основания тегументарных и антеннальных нервов. Вентральные клетки расположены в углублении, которое образуется в окологлоточных коннективах.

Наиболее мелкие из всех клеток надглоточного ганглия круглые клетки, достигающие в диаметре 8 мкм. Они наиболее многочисленны из всей ганглиевой массы. Характерной чертой круглых клеток является присутствие в них четко выраженных ядер диаметром 5 мкм, при этом цитоплазма почти прозрачная. Под большим увеличением удастся видеть клеточные мембраны. Круглые клетки передают сигналы непосредственно в дополнительные (акцессорные) и обонятельные (альфакторные) нейроны.

Нимбовидные клетки по численности занимают второе место и окружают кольцо ганглиевую массу. Их характерная черта — наличие слабо-выраженного ядра с расплывчатыми контурами. Ядра этих клеток имеют диаметр около 2 мкм при диаметре клеток 8 мкм. Нимбовидные клетки в виде включений содержатся во всех группах тканей и четко связаны с большим количеством нейропильных волокон.

Нейросекреторные клетки могут быть единичными среди остальных клеток во всех упомянутых участках ганглиевой массы. Обычно они как будто завернуты глиальными клетками. Аксоны нейросекреторных клеток находятся вместе. Нейросекреторные клетки образуют нейросекреторные железы. Однако большинство нейросекреторных клеток дифференцируются из обычных нейронов.

Диаметры нейросекреторных клеток варьируют от 10 до 30 мкм; ядра округлой формы, диаметром 10 мкм; ядра всегда находятся в центре и состоят из разбросанных хроматин и пары нуклеол. Цитоплазма имеет включения специальных свойств — в ней всегда располагаются гранулы.

Типичные однополярные нейроны встречаются во всей ганглиевой массе. Это самые большие клетки, которые достигают в диаметре 40—60 мкм. Ядра диаметром 15 мкм имеют округлую форму и всегда находятся в центре клеток. Цитоплазма характеризуется тонкогранулированной структурой.

Каждый нейрон обычно состоит из длинного волокна — *аксона* — основного звена в теле животного. Обычно нерв или нервный ствол состоит из многих тысяч аксонов, соединяющих разные ганглии. Те места, где нервные клетки и их отростки вступают в контакт с другими нервными клетками, называют *синапсами*. Один из нейронов посредством своих синапсов соединяется с сотнями других нейронов.

Известно, что, например, надглоточный ганглий речного рака состоит более чем из 10 тыс. крупных нейронов, в то время как в подглоточном ганглии их только 6 тыс., в каждом брюшном ганглии количество нейронов не превышает 500. Всего у речного рака насчитывается более 29 тыс. «крупных» и 37 тыс. «мелких» нейронов (Проссер, 1979д).

Аксоны обычно представляют собой одно длинное волокно и множество коротких волокон — *дендритов*. Вся нервная клетка (нейрон), включая аксон, одета в тонкую оболочку, которую называют нервной мембраной. Некоторые аксоны в нервной системе десятиногих раков имеют многослойную оболочку. Так, у креветки Palaemonetes uaiapua мембранные пары

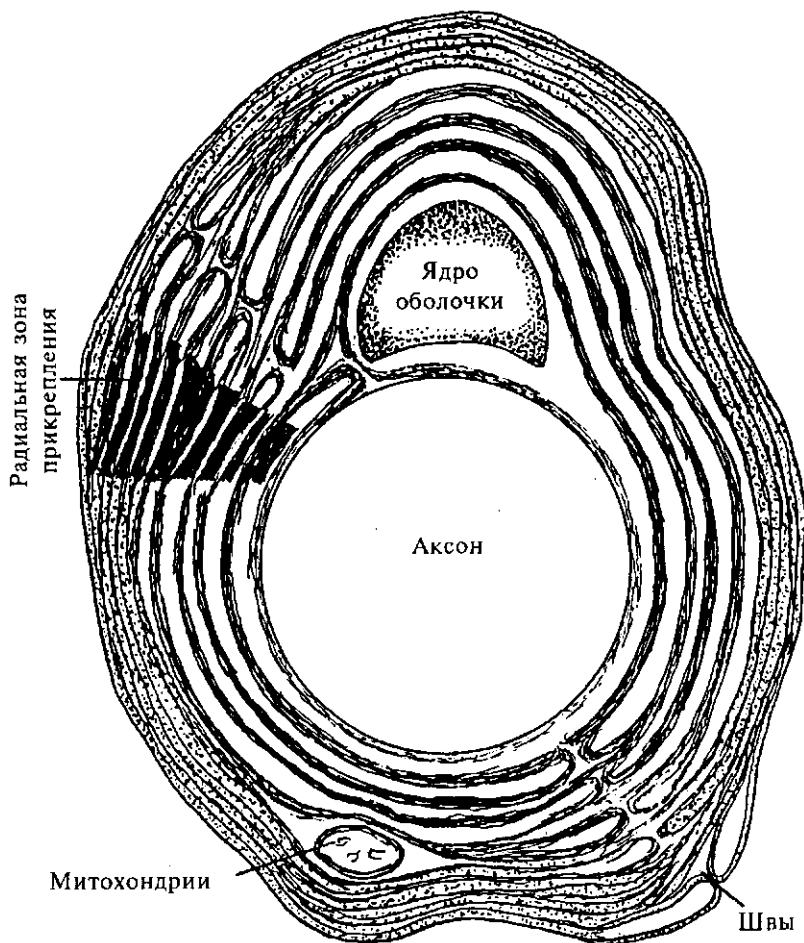


Рис. 36. Поперечный срез аксона креветки *Palaeomonetes* уапак, одетого мелиновой оболочкой (из К. Шмидт-Нильсон, 1982)

аксона неплотно прилегают одна к другой, и таким образом между внутренним слоем и аксоном образуется межклеточное пространство. Кроме того, в самой оболочке имеются довольно крупные ядра и митохондрии (рис. 36). У многих беспозвоночных, в том числе и десятиногих раков, обнаружены так называемые гигантские аксоны. Если обычные аксоны имеют диаметр 1—10 мкм, то гигантские достигают 1 тыс. мкм. Гигантские аксоны — не примитивные структуры, их следует считать результатом специализации. Системы гигантских аксонов берут участие в быстрых движениях, в реакциях хватания или избегания. Скорость проведения в гигантских волокнах в 10 раз бьшая по сравнению с таковой в волокнах этого же животного. Один импульс в гигантском волокне активирует мышцы больших участков тела.

На примере речного рака установлено (Проссер, 1977д), что гигантские аксоны синаптически связаны: 1) с сенсорными элементами и вставочными нейронами в нейропиле; 2) с контрлатеральными гигантскими волокнами с помощью электрического синапса на месте перекреста в цепочке; 3) с латеральным гигантским волокном соседних заднего и переднего сегментов в области перекрытия сегментов; 4) с моторными гигантскими волокнами и другими мотонейронами флексоров следующего переднего сегмента (рис. 37). Перекрывающиеся соединения латеральных гигантских волокон не

поляризованные и в обычных условиях проводят импульсы один к одному, однако при утомлении иногда отвечают не на каждый, а только на несколько импульсов.

Тела сегментарных клеток располагаются контралатерально и отдают ипсилатерально широкие дендритные разветвления. Латеральные гигантские волокна образуют электрические синапсы с сегментарными гигантскими мотонейронами. На этих нейронах находятся также входы от средних волокон в виде электрических синапсов и от тормозных аксонов нервной цепочки в виде химических синапсов.

Отличительные особенности синапсов заключаются в том, что они функционируют как односторонние передаточные механизмы. В большинстве случаев импульсы могут передаваться только в одном направлении — от аксона к следующей клетке, но не в обратном. В результате проведения импульсов по аксону в любой участок нервной системы сигнал проходит только в одном направлении. Синаптические контакты могут находиться как в области аксональных концевых утолщений, так и около утолщений в направлении аксона. Эти контакты могут располагаться между аксонами и дендритами, между аксонами и сомой тел клеток, а также между аксонами. Дендро-дендритные синапсы обычно бывают у нейронов, не имеющих аксонов. В области касания пресинаптических и постсинаптических мембран элементы оболочек отсутствуют. Постсинаптическая мембрана на участке напротив скопления синаптических пузырьков обычно утолщена. Медиатор синтезируется главным образом в нервном окончании, однако иногда и в других частях нейрона. В пресинаптических окончаниях в большом количестве присутствуют митохондрии, в пресинаптических окончаниях — мито-

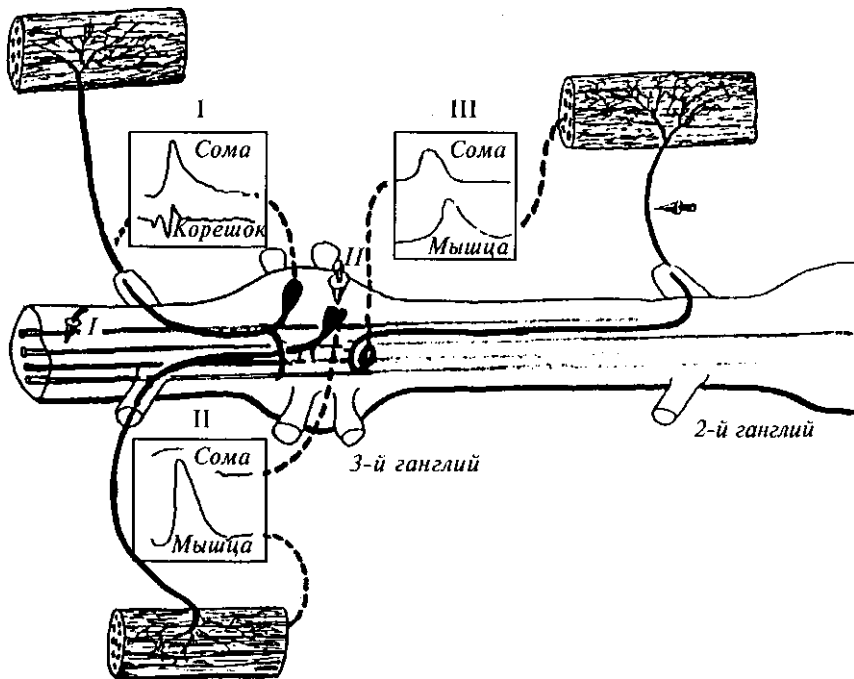


Рис. 37. Схема и записи ответов мотонейронов и мышц-сгибателей у речного рака на стимуляцию разного типа: стимуляция латерального гигантского волокна (I) вызывает ортодромный ответ в соме нейрона и в корешковых аксонах, стимуляция сомы нейрона (II) вызывает прямой ответ сомы и синаптический мышечный ответ, стимуляция корешкового аксона (III) вызывает антидромный ответ сомы нейрона и синаптический ответ (из А.П. Проссера, 19776)

хондрии и многочисленные пузырьки. При фракционировании нервной ткани можно получить синапсомы одетые мембраной нервные окончания с синаптическими пузырьками. В изолированных синапсоммах содержатся ферменты, которые берут участие в процессе синтеза медиатора. При многократном раздражении запасы медиатора, деконированного в синаптических пузырьках, иссякают.

У ракообразных импульсы в медиальном гигантском аксоне вызывают тормозную реакцию в латеральном гигантском нейроне, которая ликвидируется пикротоксином. Кроме того, импульс в коллатералях латерального гигантского аксона вызывает обратное торможение в обоих латеральных волокнах. Оно не чувствительно к пикротоксину. Обратное торможение в цепочке ограничивает число моторных импульсов, которое может быть вызвано одним афферентным залпом. Один импульс в гигантском аксоне (как в латеральном, так и в медиальном) вызывает сокращение брюшных флексоров, приводящих к удару хвостом. При повторных раздражениях наступает очень быстрое привыкание. При стимуляции сегментарных задних корешков в синапсах латеральных гигантских аксонов возникают возбудительные потенциалы, состоящие из двух, иногда из трех компонентов: ранняя волна более стабильна по сравнению с поздней, эта последняя представляет собой длительную активацию, вызванную вставочными нейронами. Все синапсы на отростках латеральных гигантских аксонов электрические. Такой характер передачи, возможно, связан с тем, что синапсы находятся на вентральных дендритах на некотором расстоянии от места возникновения импульса, а также с высоким порогом возбуждения гигантского латерального аксона больших размеров.

ПРОВОДИМОСТЬ НЕРВНЫХ ВОЛОКОН

В большинстве случаев информацию об окружающей среде организм получает с помощью органов осязания (сенсорных органов). Их принято делить на две категории: экстерорецепторы, отвечающие за наружные стимулы, и проприорецепторы, реагирующие на внутреннюю информацию. Экстерорецепторы у десятиногих раков практически присутствуют на всех участках карапакса, где они получают информацию об окружающей среде с помощью так называемых вспомогательных структур, например глаз, статоцистов и других органов. По упрощенной схеме передачу сигнала по нерву можно представить следующим образом: наружный стимул действует на вспомогательную структуру (например, глаз), где доходит до сенсорных нейронов. Последние, в свою очередь, превращают стимул в нервные импульсы, которые по соответствующим нервам передаются в центральную нервную систему. Таким образом, сенсорные нейроны служат преобразователями, которые получают информацию от окружающей среды, затем кодируют ее в виде импульсов, которые проходят по сенсорным нервам. В центральной нервной системе эти нервные сигналы снова декодируются, и соответствующая информация используется (Шмидт-Ниельсон, 1982). Сенсорные нервы служат линиями передачи.

Процессы кодирования и декодирования вырабатываются нервными клетками, которые действуют в основе своей одним и тем же способом, основанным на изменении разницы электрических потенциалов по обеим сторонам клеточной мембраны. Для нормального нейрона, включая его аксон, характерна разность потенциалов между внутренней и наружной сторонами его мембраны. В неактивном нейроне она называется потенциалом покоя. Обычно разность потенциалов образуется благодаря калий-магниевому обмену. При потенциале покоя концентрация ионов внутри и снару-

жи аксона неодинакова: внутри аксона (в аксоплазме) сравнительно высокая концентрация калия и низкая натрия; в наружной жидкости, наоборот, мало калия и много натрия. Мембрана нерва в состоянии покоя проницаема для ионов калия, а для ионов натрия ее проницаемость невелика. Поэтому ионы стремятся диффундировать из аксона наружу, в зону более низкой концентрации, образуя тем самым электрический потенциал, отрицательный внутри аксона и положительный снаружи. Отрицательный потенциал с внутренней стороны мембраны противодействует выходу положительных ионов наружу, в состоянии равновесия этот потенциал точно компенсирует действие концентрированного градиента, вытесняя калий наружу. Величина мембранного потенциала зависит от концентрации калия внутри и снаружи. Она может быть вычислена на основе законов физической химии.

Разность потенциалов (E), образованная неравными концентрациями ионов по обе стороны проницаемой мембраны, описывается уравнением Хернста:

$$E = 58 \log \frac{C_0}{C_1},$$

где C_0 и C_1 — соответственно наружная и внутренняя концентрации иона калия.

При возбуждении нервной клетки возникает так называемый потенциал действия, вследствие которого потенциал покоя увеличивается на значительную величину. Если через мгновение мембрана снова станет проницаемой для ионов натрия, то концентрация ионов калия приведет к обновлению потенциала покоя. За время краткой смены проникновения в клетку поступает некоторое количество натрия, который, чтобы избежать постепенной инактивации системы, должен выводиться обратно. Это происходит путем его активного переноса изнутри наружу.

Проницаемость изменяется чрезвычайно быстро, на протяжении микросекунд. Как только мембрана аксона деполяризовалась и возник потенциал действия, он сразу же перемещается по аксону в виде распространяющегося импульса. Поскольку потенциал действия определяется местными ионными концентрациями, он распространяется по аксону, не изменяя своей амплитуды.

Большое различие в разных нервах наблюдается в скорости проведения. Как правило, существует прямая зависимость между скоростью проведения и диаметром аксона. Например, гигантские аксоны могут быть более толстыми по сравнению с обыкновенными в одном и том же животном в 100 раз; для таких животных, как уже упоминалось, характерны высокие скорости проведения.

Передача в синапсах осуществляется двумя способами — электрической передачей и химической. Впервые электрические синапсы были найдены в брюшном нервном тяжеле речного рака. Схема действия химических синапсов показана на рис. 38.

В синапсе с электрической передачей кончик аксона одного нейрона настолько сближен с другим, что расстояние между двумя мембранами не превышает 2 нм. Это пространство образует участок с малым сопротивлением, обеспечивающим прохождение тока с окончания аксона в следующую клетку. Кроме пути с малым сопротивлением между двумя нейронами для электрической передачи необходимо также большое сопротивление, которое предотвратило бы выход тока в области контакта.

Во многих электрических синапсах передача легко проходит в обоих направлениях; в других синапсах область контакта пропускает ток только от пресинаптического нейрона к постсинаптическому и ни в коем случае

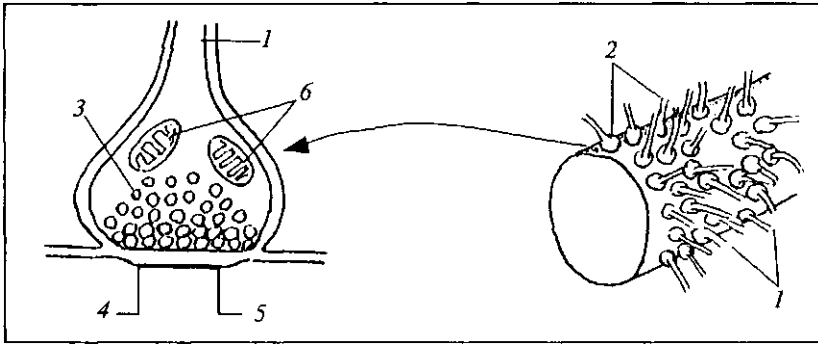


Рис. 38. Схематическое изображение передачи импульсов в химических синапсах: / — аксоны; 2 — окончания аксонов; 3 — синаптические пузырьки; 4 — синаптическая щель, 5 — постсинаптическая мембрана, 6 — митохондрии (из К. Шмидт-Нильсона, 1982)

не в обратном направлении. Электрическая передача происходит без измерительной задержки, которая характерна для химической передачи.

Структура синапсов с химической передачей состоит в следующем: копчик аксона утолщается и образует бляшку, вступающую в контакт с дендритом или телом другого нейрона (рис. 38). Аксон не сливается с соседним нейроном, между ними образуется узкое пространство, называемое синаптической щелью, шириной около 20 нм. Бляшка аксона представляет собой пресинаптический элемент, а дендрит или нейрон — постсинаптический.

Синаптическая бляшка удерживает многочисленные мелкие пузырьки 20—100 нм. Вблизи пресинаптической мембраны эти пузырьки плотно упакованы. Установлено, что передача импульса с пресинаптической бляшки на постсинаптический нейрон осуществляется путем обновления синаптических пузырьков особого вещества — химического медиатора, который диффундирует через синаптическую щель и действует на постсинаптическую мембрану. Известен ряд синаптических медиаторов, однако наиболее достоверно среди них изучен и идентифицирован ацетилхолин. Последний освобождается с пресинаптических бляшек мелкими дискретными порциями, либо «квантами», относительно количества пузырьков, которые освободились. Для этого процесса необходимы ионы кальция. В среде с пониженной концентрацией кальция медиатор выделяется в небольшом количестве или не выделяется совсем.

Таким образом, при химической связи действие передается с помощью медиатора, который изменяется только с одной стороны (пресинаптической), вследствие чего передача импульсов в обратном направлении невозможна.

РЕЦЕПТОРЫ

Информация об окружающей среде у десятиногих раков, как и у других организмов, осуществляется с помощью рецепторов, или сенсорных органов. Рецепторы выполняют специфическую функцию.

Хеморецепторы — это органы химического чувства в виде измененных волосков, находящихся на антеннулах. Для них характерна особая проницаемость. С помощью хеморецепторов животные чувствуют запах и вкус. Вкусовые рецепторы сосредоточены главным образом в ротовых частях, антеннулах и на внутренней поверхности клешни. Экспериментальным путем было установлено, что рецепторы на клешнях краба *Сагстш* чувствитель-

ны к глутаминовой кислоте в концентрации $5 \cdot 10^{-5}$ моль и могут отличить оба изомера глутамина — аспарат и лейцин. Краб *Cancer* реагирует на турин-1-аминомасляную кислоту, на ϵ -глутаминовую и другие кислоты. Омар находит очень малые концентрации органических кислот — глутаминовой, янтарной и яблочной, аланина и пролина; при этом можно наблюдать явления синергизма и антагонизма между этими веществами. Следовательно, ракообразные имеют великое множество рецепторов для восприятия аминокислот и аминов. Однако отсутствуют данные о специфичности восприятия отдельными окончаниями определенных веществ (Проссер, 1977д).

Рецепторы, связанные с чувствительными волосками, как правило, быстро адаптируются к действию раздражителя. У речного рака каждый чувствительный волосок, расположенный по краю тельсона, при сгибании последнего дает только один импульс.

Сенсорные органы у десятиногих раков могут быть в виде как волосков, так и чувствительных пор (рис. 39). Впервые сенсорные поры были описаны для некоторых креветок, таких, как *Lysemata seticaudata*, *Pandalus borealis* и др. Во всех случаях этот орган состоит из двух частей: главной и латеральной сенсорных пор. Главная сенсорная пора образована сенсорными клетками, которые несут по два дистальных реснитчатых отростка. С наружной стороны находятся опорные клетки, между которыми проходят только дистальные отростки сенсорных клеток, достигающих субкутикулярной полости, где они значительно разветвляются. На поверхности полость одета тонкой кутикулой, пронизанной кратерообразными микроспорами, которые всегда парные. Латеральная сенсорная пора находится рядом с главной. Она представляет собой большое пальцевидное углубление эпикуткулы, под которым располагается полость сложной формы. Эта полость имеет разветвленные наружные реснитчатые сегменты, которые принадлежат пучку сенсорных клеток.

Известно, что сенсорные образования могут изменяться в процессе онтогенеза. Так, в глазном стебельке речного рака *Astacus leptodactylus* на ранних стадиях развития имеется сенсорная пора, выполняющая роль хеморецептора. На послеличиночных стадиях на этом месте появляются сенсорные волоски, которые, однако, исчезают во время междуличинной и предличинной стадий. Одновременно в гиподерме наблюдаются циклические изменения в папиллах волосков (Francois, 1979).

Особенно много осязательных волосков у всех представителей десятиногих раков находится на экзоподитах антеннул. Каждый сегмент антеннулы снабжен несколькими такими волосками, представляющими собой полые стебли. Базальный сегмент широкий и окружен пучком мелких волосков; каждый волосок имеет нервное волокно (рис. 39, б). Двигая антеннулами, рак постоянно обследует окружающую среду. В.В. Макаров (1939), ссылаясь на Н. Брока, описывает результаты постоянных наблюдений за *Dardanus agrosus*: когда животному в гнездо незаметно вносили приманку, то через некоторое время у рака возникало беспокойство, он начинал усиленно и ритмично двигать антеннулами, затем поворачивался и двигался к приманке; время начала движения было пропорционально расстоянию приманки от животного и, кроме того, зависело от температуры воды (зимой оно в 2 раза больше по сравнению с летом). Большое значение имеет также поток воды, которая выводится из жаберной полости и омывает антеннулы, принося тем самым различные раздражающие вещества к чувствительным волоскам.

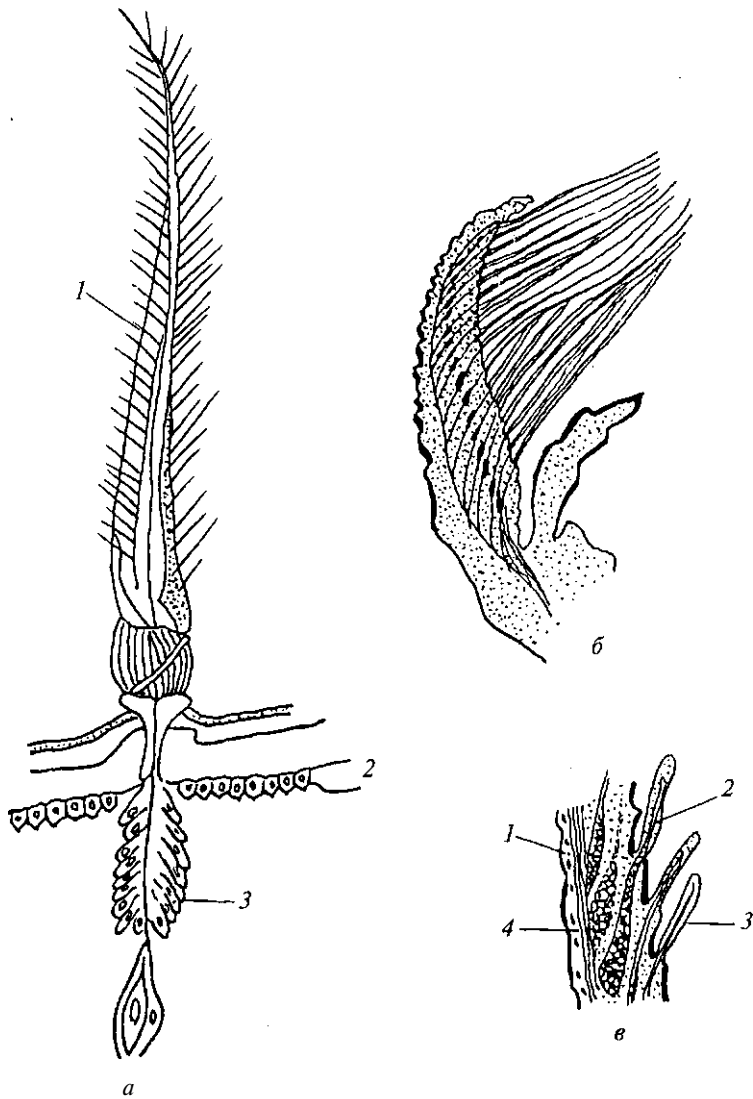


Рис. 39. Органы осязания десятиногих раков:

a — схема поступления сигналов в нервную систему от чувствительного волоска: 1 — чувствительный волосок, 2 — гиподерма, 3 — нервные клетки; *б* — продольный разрез через антеннулу краба *Geirion officinis* (каждый чувствительный волосок получает нервное волокно от нервной клетки своего основания); *в* — дополнительные рецепторы антенны у *Squilla*: 1 — обонятельный; 2 — терминальный нервы; 3 — чувствительный волосок; 4 — клетки, передающие сигнал запаха (*a* — по М. Vacesco, 1967; *б, в* — из В.А. Догеля, 1975)

Чувствительные волоски у десятиногих раков строго дифференцированы. Некоторые из них служат органами обоняния и являются хеморецепторами, другие реагируют на механическое и температурное раздражения, выполняют роль органов осязания. Осязательные волоски расположены по всему телу. Каждый из них является пустотелым выростом кутикулы (рис. 40). Канальцы, подводящие к волоскам нервные волокна, пронизывают все слои наружных покровов животного. Слепленные раки своими вторыми и третьими переоподами могут отличить поверхность раковины моллюска от гладкой поверхности стеклянной трубки. С помощью осязания животным может определяться и форма предметов. Например, рак-отшельник *Diogenes pugilator* легко отличает раковину *Trochus*, в

которой он не поселяется, от *Cerithium*, которой он охотно пользуется в качестве жилья.

Особенно чувствительны к осязанию антенны. С их помощью ракообразные могут чувствовать как запах, так и форму, а возможно, и вкус.

Механорецепторы и фонорецепторы. Кроме хеморецепции сенсорные органы ракообразных (волоски, щетинки и поры) выполняют роль механорецепторов, фонорецепторов и другие функции. Эти органы расположены на теле животных неравномерно. По характеру расположения сенсорные органы делятся на шесть разных групп (Drach, Jacques, 1978). У некоторых животных сенсорные органы хотя и относятся к разным типам, всегда находятся вместе, что наблюдается у рака *Atlantoastacus pallipes* (Thomas, 1979). Такую взаимосвязь щетинок можно связать с функцией тела раков. Появление растрового микроскопа дало возможность более детально изучить сенсорные органы. Так, на примере клешней крабов *Eriphia spinifrons*, *Carcinus aestuarii*, *Xantho florides*, *Potamon fluviatile*, *Anstropotamobius pallipes* было показано (Insom et al., 1978), что эти части конечностей имеют очень много разного рода сенсилл. На клешнях расположены поры, веерообразные органы, члено- и нечленообразные, а также перистые щетинки. Среди них по строению наиболее сложные перистые щетинки; их опушение состоит из тонких прозрачных листков, поддерживаемых осевой или «периферической» жилкой. Ориентация этих листков на центральном стержне и их расположение по отношению к соединительному ряду листков имеют большое значение для гидродинамики. Особенно это касается животных на личиночных стадиях развития, которые в большинстве случаев находятся в толще воды. Ряды перистых щетинок значительно увеличивают площадь гребных конечностей. Кольчатое строение стержней делает эти щетинки гибкими (Drach, Jacques, 1978).

С помощью световой и электронной микроскопии изучен рецепторный аппарат чувствительных волосков ракообразных на примере рака *Procambarus clarkii* (Koyama et al., 1981). Чувствительные волоски механически связаны с рецепторным аппаратом внутриклеточной «хордой», диаметром 1—2 мкм при длине 5 мм и, возможно, хитиновую природу. «Хорда» присоединяется с внутренней стороны к стенке чувствительного волоска. При изгибании чувствительного волоска сигнал трансформируется в напряжение «хорды». В данном случае передающим элементом выступает сколопидий, состоящий из трех чувствительных клеток, штифтовой клетки и нескольких поддерживающих клеток. Штифтовая клетка образует веретенообразную полость, в которую входят окончания чувствительных клеток. Последние представляют собой биполярные нейроны с длиной тела 15 мкм и диаметром 10 мкм. Окончания, входящие в полость штифтовой клетки, могут изменять выпячивание при перемещениях штифта и вызывать появление спайковой активности. Аналогичные элементы такой структуры наблюдаются в хордотональных органах крабов, рецепторах растяжения и джонстоновых органах насекомых.

Среди других механорецепторов десятиногих раков в последние годы изучены

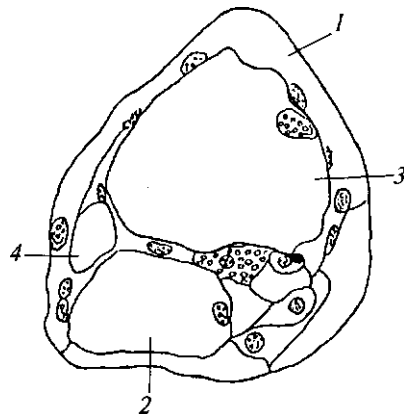


Рис. 40. Сечение через бранхиальный волосок рака *Astacus astacus*:

У — бранхиальный эпителий, 2 — афферентный, 3 — эфферентный сосуды, 4 — дивертикул (из Dognescu, 1950)

мандибулярный мышечный орган, хордотональные проприорецепторные органы в антеннах, овальный орган, кутикулярный колообразный орган и некоторые др.

Рецепторные мышцы мышечного рецепторного органа *Homarus gammarus* проходят в антеровентральном направлении к заднему углу мандибулярной полости и приводят в движение мандибулу. Плоскость движения мандибулы сориентирована под углом 45° к сагиттальной полости. Мандибулы двигаются вентролатерально в том случае, когда они открываются, и дорсомедиально при закрывании. Рабочий диапазон движения составляет 15° . Рецепторные мышцы иннервируются группой чувствительных клеток в том месте, где они входят в мандибулу. Они достигают в длину 1—2 см (у особей длиной 20 см) и в диаметре 150 мкм. Мышечные волокна не собраны в пучки, что обычно наблюдается в других мышцах мандибул. Рецепторные мышцы крепятся к эндокутикуле мандибулы с помощью тонофибрилл длиной более 100 мкм и имеют в этом месте плоскую лентообразную форму. Афферентные и эфферентные волокна мышечного рецепторного органа проходят в составе одного нерва. Рецепторные мышцы иннервируются тремя аксонами. Сомы чувствительных нейронов лежат между рецепторными мышцами и гиподермисом вблизи вентральной точки крепления рецепторных мышц. Чувствительных нейронов 10—20, их диаметр варьирует в пределах 10—40 мкм. По форме дендритного дерева нейроны делятся на би-, три- и мультиполярные. Количество дендритных веток составляет 2—6. Дендритные окончания связаны с какой-либо ограниченной специфической областью рецепторных мышц, они охватывают всю основу рецепторных мышц.

Сложный проприорецептор — *хордотональный орган* — находится в сочленении между вторым и третьим сегментами антенн. Он представляет собой несколько эластических нитей, проходящих через сочленение. Рецепторные биполярные клетки связаны с эластическими нитями; дендриты бьпших из них начинаются проксимально. Обычно при окрашивании метиленовым синим в каждой эластической нити насчитывается 75—85 тел нейронов; нити складываются из аксонов диаметром 3—62 мкм. Скорость проведения по аксонам варьирует в пределах 0,9—6,0 м/с. При измерении смещений сегментов антенны показано, что одни из эластических нитей влияют на движение третьего сегмента, другие — жгута.

Овальный орган расположен у основания эндоподитов максилл в том месте, где наблюдается наибольшая стабильность при разных движениях конечностей. Тяж соединительной ткани, в котором заканчиваются дендриты рецепторов овального органа, проходит от хорошо отграниченного овального участка суставной мембраны к внутренней поверхности аподемы второго эндоподита. Иннервация овального органа представлена тремя крупными (20—40 мкм) волокнами, относящимися к трем крупным нейронам, лежащим в подглоточном ганглии среди мотонейронов, которые иннервируют вторую пару максилл. Эти волокна проходят в составе ветки максиллярного нерва, иннервирующего скафоцерит. Каждое волокно делится на две ветви, одна из которых образует терминали в проксимальной части, вторая — в дистальной части соединительного тяжа овального органа. Экстраклеточная соединительная ткань связана двумя компонентами: фибриллярным (диаметр фибрилл 18—20 нм) и аморфными. С дендритами контактируют более мелкие фибриллы. Связки овального органа образованы очень модифицированными эпидермальными клетками, которые содержат многочисленные и упорядоченно расположенные главным образом вдоль микротрубочки. Эти клетки крепятся к кутикуле с помощью тонофибрилл. Проксимально к ним плотно присоединяются элементы экстраклеточной соединительной ткани, с которой связаны терминали рецепторов. В

области терминалей соединительной ткани образуется более 250 хорошо организованных тяжей, в которых фибриллы расположены внутри, а матрикс толщиной 0,75 мкм — с наружной стороны. Вторичные дендритные веточки диаметром 500—750 нм проходят вдоль тяжей между матриксом и фибриллами. Наибольшее количество терминалей, образованных третичными дендритными ветками, наблюдается у контакта тяжей с эпидермисом эндита. Терминали имеют бутонообразную форму и содержат пузырьки двух типов: плотные, более крупные (75—90 нм), и прозрачные, более мелкие (30—35 нм), функция которых пока что не выяснена. Пузырьки могут передвигаться по дендриту в дистальном направлении.

Колообразные сочленовные органы лангустов Завив поуаепоНапсНаае, как и обычного омара *Notagsh gammagus*, расположены в месте сочленения сегментов конечностей. При изгибании конечности или ее отдельных члеников колообразный орган, торчащий в виде шипа («кола»), раздражается и таким образом обеспечивает проприорецепторную информацию. Гистологическими исследованиями показано, что от внутренней поверхности шипа проходят тяжи, или нити, далее они продолжают в кутикуле, где соединяются с дендритами сенсорных клеток колообразных органов в области гиподермы. Тела нейронных клеток колообразных органов лежат вблизи тяжей хордотонального органа. Изгибание конечностей вынуждает мембрану сочленения отгибать сенсиллы в дистальном направлении. Путем прямой стимуляции сенсилл, а также выделением их сигналов из шумового фона найдены постоянные реакции в тех местах, которые отвечают закрытому и открытому положениям сенсилл.

К механорецепторам относятся также *межсегментные рецепторы* растяжения. Эти рецепторы, описанные А.П. Проссером (1977в), можно наблюдать у речного рака, омара и других представителей десятиногих раков, а также у ротоногих. Крупные рецепторы растяжения расположены в дорсальной области между сегментами брюшка и головогруды. Каждый сегмент содержит две пары мышечных рецепторных органов — медленно и быстро адаптирующихся. Любой из этих рецепторов, в свою очередь, состоит из тонкой мышцы, охваченной пальцевидными дендритами большого сенсорного нейрона, от которого к нервным центрам отходит аксон (рис.41). К мышечным волокнам подходят отростки тех же двигательных аксонов, которые иннервируют разгибательные мышцы; волокна, иннервирующие поверхностные разгибатели, проходят к медленно адаптирующимся мышцам, а иннервирующие глубже расположенные разгибатели — к быстро адаптирующимся. У *8яшпа* с каждым сухожилием связаны две рецепторные мышцы. Любая рецепторная клетка имеет тормозную иннервацию, берущую начало в центральной нервной системе, причем у омара толстое дополнительное волокно подходит к обоим мышечным органам, а тонкое — только к медленно адаптирующимся мышечным рецепторным органам. В мышцах, имеющих медленно адаптирующиеся рецепторные органы, саркомеры более узкие по сравнению с мышцами с быстро адаптирующимися рецепторными органами.

При внутриклеточной регистрации потенциал покоя рецепторных клеток составляет 70 мВ. Растяжение вызывает градуальную деполяризацию клеток, которая зависит от меры растяжения. Сенсорный (генераторный) потенциал распространяется электротонически от дендритов к телу рецепторной клетки. При этом нервный импульс возникает в том случае, когда пороговое значение деполяризации равняется 10 мВ для медленно адаптирующихся рецепторов и 20 мВ — для быстро адаптирующихся. Сенсорный потенциал может сохраняться на протяжении всего периода раздражения; при длительном раздражении разряды импульсов в медленно адаптирую-

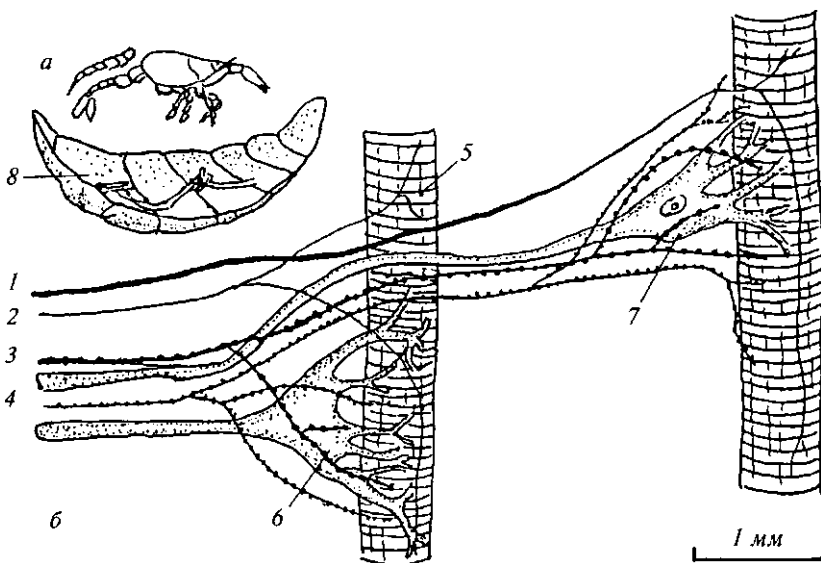


Рис. 41. Схема строения абдоминального рецептора растяжения десятиного рака: *a, б* — место расположения рецептора между сегментами на дорсальной стороне брюшка; *б* — фазные рецепторы, а также тонические рецепторы, связанные с соответствующими мышцами; 1 — быстропроводящий моторный аксон; 2 — медленнопроводящий моторный нейрон; 3, 4 — тормозные аксоны; 5 — мышцы; 6 — тонический, 7 — фазный рецепторы; 8 — мышечный рецепторный орган. Показаны двигательные, тормозные и чувствительные нервные волокна (из Л.П. Проссера, 1977)

щихся рецепторах продолжают на протяжении нескольких часов, в быстро адаптирующихся они исчезают через несколько секунд. Рецепторные потенциалы развиваются в дендритах и распространяются в клетках; спайки появляются у основания аксона и могут распространяться в обратном направлении — к телу рецепторной клетки.

Растяжение мышц и их сокращение, вызванное нервным импульсом, действует синергически, частота разрядов в медленно адаптирующихся рецепторах (при заданной величине растяжения) увеличивается при стимуляции двигательных аксонов и достигает 50 имп./с при раздражении последних с частотой 50–80 имп./с. Импульсы, проходящие по периферическому (дополнительному) волокну или волокнам, тормозят сенсорный разряд благодаря тому, что не дают сенсорному потенциалу достигать порогового уровня, при котором появляется разряд. Если рецептор подвергается растяжению и слегка деполяризован, то тормозящие волокна усиливают деполяризацию его мембраны, в то время как при ослабленном состоянии рецептора тормозные импульсы вызывают его реполяризацию.

Тормозные импульсы могут приводить мембрану в состояние равновесия на уровне примерно 6 мВ позитивности по отношению к потенциалу покоя. Если мембранный потенциал достигает этого же уровня под действием наружного тока, то торможение сможет устранить генерацию импульсов без изменения мембранного потенциала. Используя микроэлектрод внутри клетки, можно зарегистрировать миниатюрные тормозные потенциалы, которые, как и тормозной потенциал, изменяют знак при растяжении мембраны рецептора. Введение ионов СГ усиливает эти потенциалы. С помощью электрода, заполненного КС1, можно найти миниатюрные тормозные синаптические потенциалы по присутствию деполяризации мембраны рецептора, используя электрод с цитратом калия — по присутствию ее гиперполяризации. Таким образом, действие тормозного медиатора сводится к увеличению проводимости мембраны для ионов СГ.

Разница в скорости адаптации между медленно и быстро адаптирующимися рецепторами проявляется в случае как растяжения, так и внутриклеточного тока. При угнетении импульсной активности тетродоксином генераторные потенциалы не исчезают и характер их в рецепторах обоих типов неодинаков. Сопrotивляемость рецепторных мембран и потенциалы покоя также близки по значениям. Очевидно, разный характер адаптации рецепторов приблизительно на 30 % зависит от свойств мембраны генерирующего спайка, на 70 % определяется пружинистыми свойствами мышц. Если с помощью внутриклеточного электрода через клетку пропустить постоянный ток, то частота появляющихся при этом спайков будет понижаться, как это наблюдается при нормальной адаптации. Вслед за серией спайков появляется посттетаническая гиперполяция, которая тормозит генерацию импульсов. Этот гиперполяризующий компонент адаптации связан с натриевым насосом. В обоих рецепторах адаптация проходит быстрее при температуре 24 °С, нежели при 5 °С; мгновенное охлаждение увеличивает ее.

Рефлекторная функция и регуляция деятельности рецепторов растяжения ракообразных еще недостаточно выяснены. Некоторые данные свидетельствуют, что они рефлекторно вызывают тормозное влияние на разгибательные мышцы. При разгибании брюшка один и тот же мотонейрон возбуждает обе работающие при этом мышцы: «быструю» мышцу — разгибатель и «медленную» мышцу рецептора растяжения; затем афферентные волокна с медленно адаптирующегося рецептора возбуждают другой мотонейрон, который, в свою очередь, приводит в действие тонические мышцы-разгибатели. При изгибании брюшка мышцы-разгибатели претерпевают центральное торможение, эфферентные волокна с медленно адаптирующегося рецептора рефлекторно тормозят рецепторы торможения в ближайшем переднем сегменте. Пока что нет данных о тормозном влиянии рецепторов растяжения на мышцы-разгибатели, а также о функциях быстро адаптирующихся рецепторов растяжения. У плавающих ракообразных также найдены межсегментные рецепторы растяжения, однако они, возможно, отсутствуют у крабов, например рода *Cancer*.

Рецепторы растяжения, как правило, адаптируются более медленно, чем тактильные рецепторы.

Рецепторы, воспринимающие растяжение или движение скелетных образований, встречаются во многих конечностях. Так, у омара три рецептора ротового отдела, состоящие из нескольких чувствительных клеток, расположенных на эластических тяжах, дают фазные, или тонические, ответы на движение мандибул и пищевода. Миохордотональные органы крабов реагируют как на положение тела, так и на смещение в суставе, причем некоторые из них невосприимчивы к направлению влияния. В зависимости от ориентации рецепторов на поперечной связке одни чувствительные клетки сигнализируют сгибание сегмента, другие — его разгибание. Если дактиллоподит краба *Cancer* пассивно открытый, открывающие и закрывающие мышцы рефлекторно тормозятся; точно так же при пассивном растяжении тормозятся сгибающая и разгибающая мышцы. Оба процесса являются следствием механического раздражения хордотональных органов, расположенных в области сустава. Рецепторы коксальных мышц некоторых крабов генерируют высокие рецепторные потенциалы, которые пассивно (без появления спайков) передаются в находящиеся рядом центральные ганглии. Один сенсорный аксон передает сигналы от статических нервных окончаний, расположенных на эластических тяжах параллельно мышцам и чувствительных к изменению длины мышц, другой собирает информацию от быстро адаптирующихся динамических окончаний, связанных с мышцами последовательно и реагирующих на скорость их растяжения. У речного рака дендриты нейронов

первого и второго ганглиевых корешков расположены в гиподерме вблизи крепления поверхностного сгибателя и у основания плавательных конечностей; с помощью аксонного рефлекса эти нейроны угнетают моторные разряды, которые проходят к сгибательным мышцам и брюшным конечностям.

Рецепторы вибраций. У ракообразных найдены также рецепторы вибраций. Они расположены на ходильных ногах и на антеннах. На базальном сегменте антеннального жгута антенны рака-отшельника *Р^gосЫгив* находится хордотональный орган, который содержит биполярные рецепторные клетки; сенсорные импульсы синхронизируются с вибрациями воды до частоты 200 имп./с и могут давать синхронный ответ на вибрации до 1000 имп./с. У речного рака в каждой окологлоточной коннективе найдено по одному мотонейрону, интегрирующему нервные импульсы, которые проходят от чувствительных к вибрациям воды сенсорных клеток статоциста, а также от рецепторов антенн и антеннальных жгутов. Информация, идущая от этих рецепторов, является антагонистической той, которая подается рецепторами конечностей. Миохордотональный орган краба *Осуросле* связан с небольшой дырочкой на наружном скелете мероподита ходильной ноги и реагирует на звуки, распространяющиеся в воздухе (максимум чувствительности 2,5—2,0 кГц). Этот орган реагирует также на вибрацию субстрата (максимум чувствительности при 1—2 кГц). Самцы крабов *Ыса* подают самкам сигналы вибрациями ног и постукиванием по субстрату, некоторые из них даже издают звуки с помощью стридуляционных органов. Восприятие этих стимулов осуществляется с помощью рецепторов ног; ответ на колебания субстрата максимален при низких частотах и резко уменьшается при частоте 1 кГц, в то время как пороговая кривая для ускорения в нервном ответе имеет два пика — 600 и 1500 Гц. Омар в опытах с изменением частоты сердечных сокращений показывал максимальную чувствительность при частоте 37 Гц (Проссер, 1977г).

Рецепторы вибраций обычно представляют собой чувствительные волоски и звонообразные сенсиллы. Сенсиллы могут состоять из чувствительных нервных клеток, которые размещаются на соединительной ткани, или из мышечных тяжей, связанных с хитином в области суставов. Вибрация также может передаваться жестким наружным скелетом, движение — амортизироваться окружающей ее гемолимфой.

Фоторецепторы. К наиболее чувствительным органам у десятиногих раков относятся глаза, которые имеют очень сложное строение. У всех представителей этого отряда глаза сидят на особых подвижных выростах головного отдела — глазных стебельках. Последние представляют собой также очень сложную структуру, которую принято считать составной частью надглоточного ганглия, в частности протоцеребрума (рис. 42).

Сложные, или фасеточные, глаза десятиногих раков содержат большое количество мелких глазков (омматидиев), которые плотно сближены и отделены только тонкими прослойками пигмента. Каждая фасетка в отдельности имеет шестиугольную форму и является дистальным концом омматидия. Так, у речного рака омматидиев бывает более 3 тыс. В свою очередь, омматидий состоит из сложно построенного светоотражающего аппарата — группы чувствительных ретинальных клеток, от которых отходят нервные окончания, а также из экранизирующих пигментных клеток (рис. 43). Совокупность нервных окончаний всех омматидиев дает начало зрительному нерву, который на пути к головному мозгу образует зрительный ганглий. В состав каждого омматидия входит роговица глаза, состоящая из трех слоев хитина (покровного, пигментного и основного) без известковой подкладки.

Клетки роговицы имеют форму прямоугольных треугольников, соприкасающихся гипотенузами; последние просвечивают в виде диагоналей, если смотреть на роговицу сверху. Ядра клеток лежат в прямых углах этих треугольников.

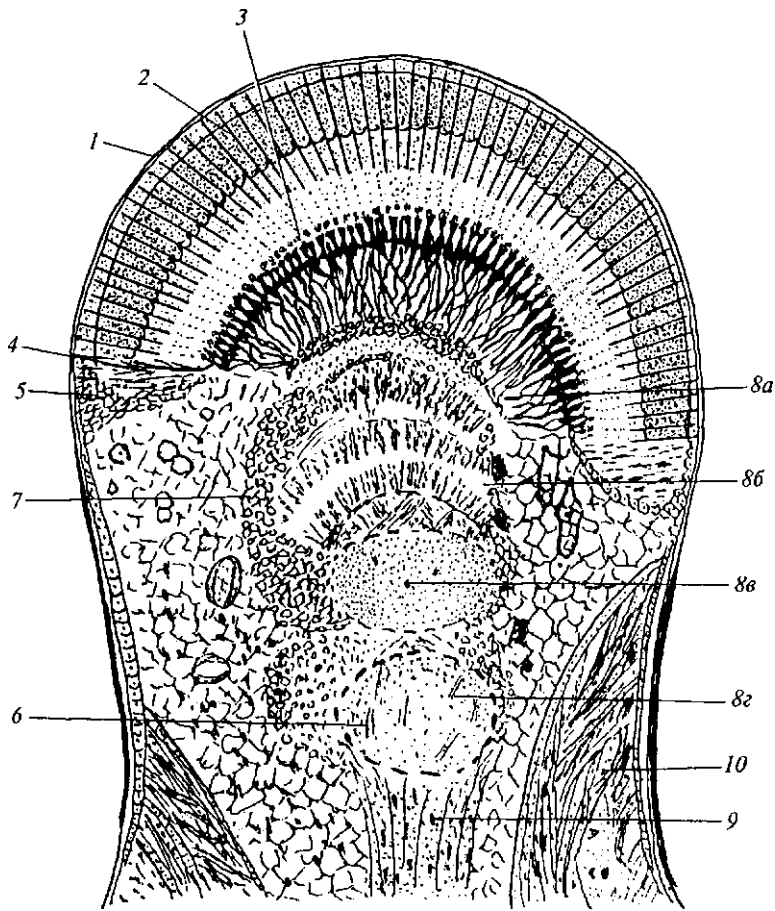


Рис. 42. Продольный разрез глаза *A. m. domestica*:

1 — хитиновая прозрачная кутикула, 2 — хрустальные конусы, 3 — ретиональные клетки, 4 — зона формирования конусов, 5 — базальная мембрана, 6 — ганглиевые клетки большие, 7 — ганглиевые клетки маленькие, 8a—z — оптические ганглии, 9 — оптический нерв, 10 — глазные мышцы (из М. Васево, 1967)

Кристаллический конус образуется из четырех конических клеток (семперовские клетки). Каждая такая клетка имеет прозрачное светоотражающее тело, суживающееся к проксимальному концу и образующее при этом стебелек, который доходит до дистального конца рабдома. Ядра конусных клеток (семперовские ядра) лежат у их дистальных концов.

Две главные пигментные клетки расположены на противоположных концах конусных клеток: они содержат радужный пигмент и изменяют величину в зависимости от силы света.

Каждый омматидий состоит из восьми ретиональных клеток, одна из которых может быть рудиментарной; дистальные концы этих клеток вздутые и содержат большие ядра, проксимальные концы сужаются, доходя до базальной мембраны. Фибриллы оптического нерва проходят по наружной стороне клеток, частично огибающих их ядро, и спускаются по внутренней стороне, заканчиваясь в поперечных пластинках рабдома.

Рабдом представляет собой сложное образование. Это одна общая светочувствительная палочка, окруженная ретиональными клетками (рис. 43, а, б). В его образовании принимают участие каждые две ретиональные клетки таким образом, что возникают четыре четвертушки, известные под названием рабдомеров. Каждый рабдомер состоит из квадратных поперечных пластинок, которые отходят от внутренних продольных сторон ретиональных клеток

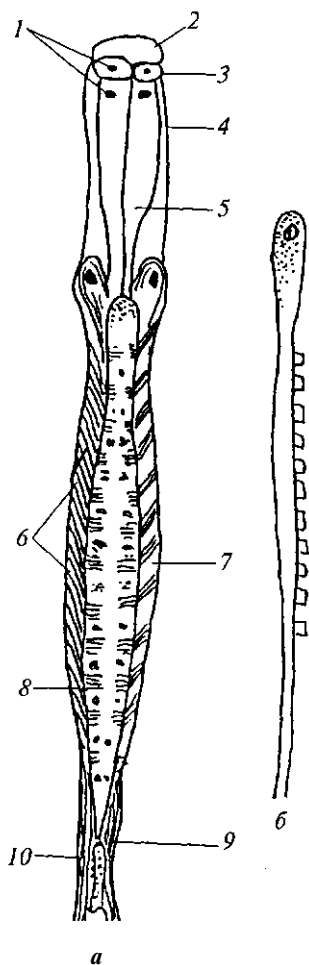


Рис. 43. Продольный разрез омматидия (а) и отдельная проксимальная клетка (б):

1 — ядра, 2 — роговица, 3 — клетки роговицы, 4 — хрустальное тело, 5 — дистальные клетки, 6 — рабдом; 7 — проксимальные ретикулярные клетки; 8 — первичные фибриллы, 9 — базальная мембрана, 10 — волокна оптического нерва (из А.К. Макарова, 1939)

и соединяются с пластинками клеток противоположной стороны. Так как эти пластинки в последовательных один за другим положениях образуют угол 90° , то в продольном разрезе возникает слоистость, состоящая из просветленных (поперечный разрез фибрилл) и темных (продольный разрез фибрилл) полос. На дистальном конце рабдома имеется полость.

У многих видов с возрастом увеличивается отношение диаметра глаза к длине тела. В отличие от пелагических ракообразных скорость роста глаз относительно таковой роста тела повышается с глубиной. Угол между омматидиями уменьшается с увеличением диаметра глаза и, следовательно, с глубиной. Длина и ширина рабдома становятся больше с увеличением диаметра глаза. Таким образом, зрительная чувствительность бентосных ракообразных может повышаться с глубиной как за счет увеличения размера рабдомов, так и в результате увеличения диаметра глаз (Hiller-Adams, Case, 1985).

Дополнительные клетки каждого омматидия имеют слабую пигментацию и лежат у основания рабдома, а также на обеих сторонах базальной мембраны, образуя отражающую поверхность. Базальная мембрана состоит из переплетенных соединительнотканевых волокон. Нервные фибриллы от каждого омматидия проходят через базальную мембрану к четырем следующим один за другим ганглиям. Эти ганглии последовательно называются *Lamina ganglionaris* (I ганглий), *Medula externa* (II ганглий), *M. interna* (III ганглий), *M. terminalis* (IV ганглий). I ганглий получает волокна непосредственно от омматидиев. Между I и II ганглиями размещается второй перекрест — *Chiasma externa*. Между III и IV ганглиями также имеется перекрест, не имеющий названия (Макаров, 1938).

На примере речного рака зеркальная оптика глаз хорошо изучена (Kannan, Ravindranath, 1980). Поверхность глаза геометрически представляет собой тор. Ряды омматидиев наклонены к горизонтальной плоскости глаза под углом 45° . Омматидии расположены таким образом, что боковые поверхности их кристаллических конусов в каждом направлении образуют концентрические ряды зеркальных колец, сводящих лучи в фокус на поверхности рабдома. При малом угле падения на омматидии свет полностью отражается от стенок кристаллических конусов. Если угол падения большой, то свет отражается от пигментных клеток, лежащих у дистальной части кристаллического конуса. Благодаря тому что в них лежат три-четыре слоя кристаллов, эти клетки образуют так называемый многослойный отражатель. Кристаллы расположены перпендикулярно оси омматидия, они имеют двойное лучепреломление. Изучение спектральной характеристики отражательной системы показывает два максимума отражения. Большой из них наблюдается при длине волны 610 нм, меньший — 420. Кристаллы

многослойного отражателя расположены так, что те лучи, которые не берут участия в образовании изображения, отражаются только в той части спектра, к которой рецепторы глаза невосприимчивы. Глаза ракообразных отличаются большой светосилой и хорошей коррекцией aberrаций.

Типичным и хорошо заметным признаком зеркальных суперпозиционных глаз, как это наблюдается у речного рака, являются квадратные в поперечном сечении кристаллический конус и роговица.

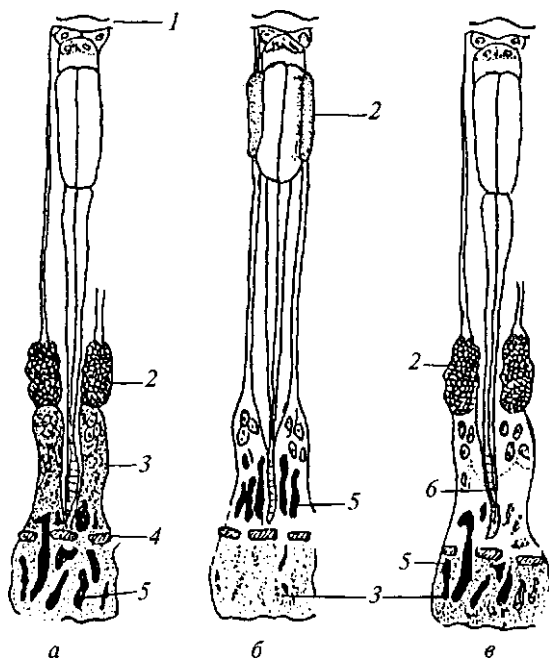
Ретинальные пигменты глаз десятиногих раков могут перемещаться. Перемещение глазных пигментов в значительной мере способствует механической адаптации глаз к изменению интенсивности света. Такая система действует под контролем гормонов, которые вырабатываются в глазных стебельках.

Каждый омматидий глаза ракообразных имеет три функционально отличительных группы пигментов. Дистальный региональный пигмент — охрому, или меланин находится в клетках, окружающих дистально расположенный диоптрический аппарат омматидия. В глазу, адаптированном к темноте, этот пигмент занимает только дистальное положение, при дневном освещении он распространяется проксимально, обволакивая весь омматидий до элементов ретикулы (рис. 44). Проксимальный пигмент, химически подобный дистальному, находится в клетках ретикулы. В темноте он перемещается в участок, находящийся проксимально по отношению к базальной мембране, а на свету — дистально навстречу дистальному пигменту. Таким образом, при световой адаптации весь омматидий замкнут в поглощающую свет муфту, образованную пигментом. Третий пигмент — отражающий белый — состоит, возможно, из пуринов и птероидов. В темноте он располагается вокруг элементов кутикулы, а на свету переходит в участок, находящийся проксимально по отношению к базальной мембране.

Дистальный пигмент, обычно называемый пигментом радужки, градуально реагирует на свет в широком диапазоне интенсивности. У ракообразных месторасположение одного либо нескольких пигментов может претерпевать суточные ритмические изменения. Они наблюдаются даже в тех случаях, когда животное днем и ночью находится в одинаковых условиях, особенно в постоянной темноте. Например, у креветок рода *Palaeomonetes* наблюдается неравномерное дорсовентральное распределение пигмента. Такое положение, очевидно, связано со значительно меньшим освещением вентральных элементов глаза по сравнению с дорсальными. Разновидность реакций ретинальных пигментов наводит на мысль, что регуляция их не такая простая и что наря-

Рис. 44. Расположение ретинальных пигментов в омматидий глаза креветки *Palaeomonetes*:

а — при адаптации к свету; *б* — при адаптации к темноте; *в* — после введения экстракта очных стебельков креветки, адаптированной к свету, и креветки, адаптированной к темноте; / — роговица, 2 — дистальный ретинальный, 3 — проксимальный ретинальный пигменты, 4 — базальная мембрана, 5 — отражающий пигмент, 6 — рабдом (из Л. П. Проссера, 1977)



ду с прямой реакцией пигментных клеток на освещение в этой регуляции участвуют как эндокринные, так и нервные факторы.

На примере *Pleuroncodes planipes* изучена спектральная чувствительность глаза (Fernandez, 1973). В темноадаптированном глазу этого ракообразного, так же как и при адаптации в красном или голубом свете, максимум спектральной активности находится близко к 523 нм, что согласуется со способом жизни животного. В эксперименте методом экстракции из сложного глаза *P. planipes* был выделен фоточувствительный пигмент с максимумом поглощения, который находился в пределах 503 нм. Хроматофор этого пигмента был определен как ретиальный относительно его абсорбционных свойств в присутствии или в отсутствие гидроксиламина. Таким образом, результаты экспериментов по селективной адаптации дают основание допустить, что апикальная область сложного глаза *P. planipes* представляет собой гомогенную популяцию.

Опыты на группе зрительных волокон, проходящих в оптической ножке рака, показали, что циркадный ритм в омматидии глаза этого животного в темноте составляет 22,5 ч и в зависимости от освещенности может достигать 26 ч (Arechiga et al., 1973). Это колебание циркадного ритма через 2—6 недель может затухать, однако простое изменение интервала между тест-стимулами, использованными в опыте, возобновляло его. Циркадный ритм не изменялся при температуре 22—27 °С, хотя число спайков при этом возрастало. Ключевую роль в колебаниях циркадного ритма играет перемещение дополнительных пигментов сетчатки: изменяя световой поток, они регулируют активность зрительных волокон и отношение тормозного или возбуждающего влияния на них. Эти волокна находятся также под эфферентным влиянием, связанным с цикличностью двигательной активности рака. Присутствие значительной похожести циркадной активности, в частности на разных уровнях зрительной системы, свидетельствует об общем синхронизирующем факторе. Возможно, он имеет гуморальный характер.

Изучая пигменты глаз таких десятиногих раков, как *Pandalus latirostris*, *Hemigrapsus sanguineus*, *Erimarcus jsenbeckii*, *Paralithodes camtscatica* и *Chionoecetes opilio*, С.А. Шуколюков и О.О. Калишевич (1980) пришли к выводу, что количество и распространение в глазу черного пигмента неодинаковы. Так, у упомянутых крабов и креветок больше всего этого пигмента у *H. sanguineus*, где он распределяется по всей длине ретиальных клеток, непосредственно в рабдоме и под базальной мембраной; наименьшее его количество наблюдается у краба *Ch. opilio*. У последнего он локализуется в самой верхней части ретиальных клеток — в области, лежащей в виде ядер.

Кроме черного экранирующего пигмента в глазах ракообразных находится большое количество оранжево-красных пигментов — каротиноидов. Каротиноиды глаз могут выступать в роли хромофоров зрительных пигментов, или светопоглощающих светофильтров. Главным каротиноидом рецепторной части глаза является астаксантин. Большинство каротиноидов располагаются под базальной мембраной в области переплетений нервных отростков ретиальных клеток, образуя четко отличимый красно-оранжевый слой толщиной 90—206 мкм.

Значительная часть каротиноидов находится как в теле ретиальных клеток, так и в мембранных образованиях — рабдоме, содержащем зрительные пигменты и непосредственно берущем участие в фоторецепторном акте. Количество каротиноидов в рабдоме находится в обратной зависимости от наличия в нем черного экранирующего пигмента. Каротиноиды в глазах десятиногих раков играют особенную роль при фоторецепторном акте. Они выполняют функцию поглощающих свет постоянных светофильтров. Степень выраженности такого «мягкого» светофильтра в омматидиях разных видов животных и соответственно суммарная концентрация каротиноидов возрастают по мере увеличения глубины обитания (снижения общей освещенности).

Глаз ракообразных может использовать такой светофильтр для двух диаметрально противоположных целей. С одной стороны, светофильтр, ослабляя световой поток и ухудшая светопреломление, может повышать контрастность и снимать голубую дымку рассеивания. С другой — фотостабильные каротиноиды светофильтра, поглощая свет и обеспечивая миграцию энергии на фоточувствительный пигмент, могут выполнять роль накопителей световых квантов. Это в значительной мере расширяет спектральный диапазон зрительных пигментов, увеличивая абсолютную чувствительность глаза.

Этологические эксперименты свидетельствуют о способности некоторых крабов различать цвет. Темноадаптированные клетки имеют максимум чувствительности около 490 нм. При адаптации к свету многие клетки изменяют не только общую, но и спектральную чувствительность. Максимум сдвигается к 400—440 нм. Эти изменения не зависят от длины волны адаптирующего света. Они совершаются за 2 мин, обратный процесс идет не менее 30 мин. Следовательно, можно предположить, что изменение спектральной чувствительности связано с перемещением какого-либо фильтрующего пигмента — возможно, гранул экранирующего пигмента или системы периработомных вакуолей (Leggett, 1979). Пелагические личинки эстуарных крабов обладают такой же чувствительностью к свету, как и их родители, живущие в литоральной зоне (Forward, Cronin, 1979).

Как уже упоминалось, глазные стебельки десятиногих раков анатомически напоминают часть головного мозга и имеют сложную интегральную структуру. В глазных стебельках определено 11 вставочных нейронов. По одним волокнам передается информация об интенсивности освещения, другие реагируют на движение предметов — соответственно быстрое, умеренное и поступательно-поворотное или очень замедленное. Принято отличать также вставочные нейроны, подающие сигналы о движении темных или светлых предметов. В глазах ракообразных имеются нейроны с узкими и широкими полями, а также такие, которые реагируют на движение только в одном направлении. Мультимодальные вставочные нейроны получают зрительные сигналы от глаз. Некоторые нейроны с фоновой активностью отвечают на стимуляцию небольшого зрительного поля.

Волокна, отвечающие на поступательно-поворотное движение, не способны различать направление движения, волокна с пространственной константностью дают сигналы о константности локализации и размерах поля при изменении положения глаз. В фоновой активности волокон, которая отводилась электродами, наблюдаются циркадные ритмы с максимальной реактивностью в период между 22.00 и 24.00. Некоторые вставочные нейроны в мозге находятся под контролем статоцистов, однако на них воздействуют как зрительная активность, так и командные нейроны, управляющие мышцами глазного стебелька.

Обычно на сенсорные сигналы, которые модифицируются сенсорными и центральными ганглиями, конвенгирующими на вставочных нейронах, исчезают прямые ответы, или рефлексы. Примером рефлекса у ракообразных может служить онтокинетическая реакция — движение глазного стебелька, следящее за изменением предмета или небольшого светового пятна. Глаз краба может следить за движением солнца даже в том случае, когда ориентиры и горизонт закрыты от него. Глаза ракообразных реагируют также на очень медленное движение — лишь $0,001^\circ$ в 1 с. Они следят за движущейся границей на протяжении 15° , затем скачком поворачиваются обратно. Перемещение изображения по сетчатке превращается в возбуждение последовательного ряда чувствительных нейронов мозга, благодаря чему один ослепленный глаз будет двигаться под влиянием другого, зрячего, который в опыте фиксировали и лишали возможности двигаться; для этого не нужна про-

приорецепторная связь. Если в случае, когда глаз краба фиксирует ряды расположенных в определенном порядке полос, затем свет выключить, передвинуть полосы и снова осветить их, то глаз двигается так, как будто он видел, как полосы передвигались. Благодаря памяти в центральной нервной системе коррелирует стимуляция омматидиев в темноте с таковой к темноте и после темноты. Обычно тремор глаза усиливает восприятие границ.

Один из защитных рефлексов краба состоит в том, что втягивается глазной стебелек. Это явление вызывается четырьмя мотонейронами в мозге. Каждый из них имеет по два очень разветвленных крупных дендрита, к которым поступают сигналы от механорецепторов на поверхности тела. Синаптические потенциалы в двух ипсилатеральных мотонейронах синхронные; между ними имеется слабая электрическая связь, однако их синхронность образуется главным образом пресинаптическими связями. Активность, проходящая по покровному нерву, вызывает возбуждающее действие, а импульсация от окологлоточной коннективы — как возбуждающее, так и тормозящее.

Нейроны оптического тракта ракообразных характеризуются большими зрительными полями ($30-180^\circ$), а также присутствием значительного количества эфферентных сенсорных входов от механорецепторов и статоциста. Число связанных с одним нейроном омматидиев может достигать 10 тыс. В последнее время описано несколько типов зрительных вставочных нейронов ракообразных. Слабоадаптирующиеся тонические волокна сигнализируют об освещении больших участков. Они могут иметь большое тормозное окружение. Замечено, что тонические волокна имеют большую чувствительность тогда, когда животное находится в состоянии возбуждения. Вторая группа волокон — те, которые реагируют на затемнение. Они функционально противоположны атоническим. У ракообразных имеется также несколько типов волокон, чувствительных к движению. Один тип — это быстроадаптирующиеся элементы, стимулирующиеся мгновенным движением в любом месте поля зрения. Разные части поля зрения адаптируются независимо, так что привыкание можно снять перемещением тест-объекта в область поля зрения, которая перед этим не стимулировалась. Эти клетки назвали «клетками новизны» (Голдсмит, 1977). Чем больше животное по моторной активности полагается на зрение, тем больше в его оптическом тракте волокон, чувствительных к движению.

Большинство реагирующих на движение волокон получают сигналы не только от фоторецепторов, но и от чувствительных волосков. Среди этих мультимодальных клеток наибольший интерес представляют контактные в пространстве волокна, одновременно являющиеся тоническими и чувствительными к движению. В примере, приведенном на рис. 45, рецептивное поле занимает часть верхней половины глаза у центра и, кроме того, имеется еще связь с рецепторами статоцистов. Когда животное поворачивается вокруг своей оси (наклоняется), рецептивное поле движется в обратном направлении и волокно продолжает «смотреть» в ту же самую часть неба (рис. 45).

Таким образом, омматидии, потенциально являющиеся частью рецептивного поля, занимают ботьшую, центральную область глаза. Однако те, которые смотрят ниже линии горизонта, не способны внести свой вклад из-за торможения, идущего от статоциста. Когда животное поворачивается вокруг своей оси (вращается), размер рецептивного поля изменяется. При повороте глаз книзу все омматидии, потенциально способные вызвать возбуждение вставочного нейрона, со временем становятся ориентированными ниже линии горизонта и волокно «слепнет». Если животное переворачивается на другой бок и его глаза смотрят вверх, рецептивное поле увеличивается до максимума (рис. 45, верхний ряд).

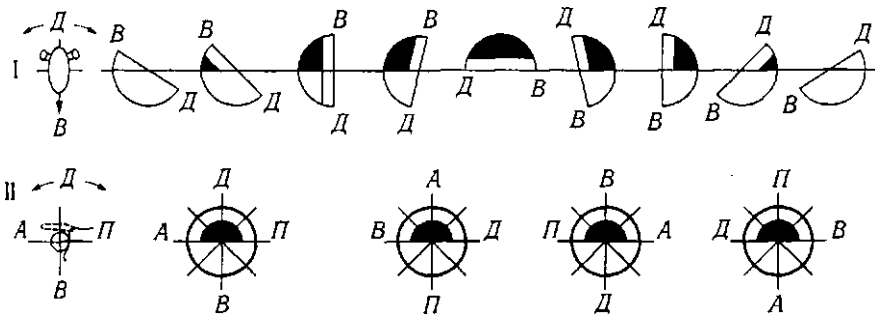


Рис. 45. Изменения возбуждающей части поля зрения «контактного в пространстве» тонического волокна, воспринимающего сигналы только в определенной области пространства. Оптический тракт рака Гросатъшав:

I — вид на левый глаз животного спереди. Нормальное положение глаза показано на третьей диаграмме справа. При поворачивании животного вокруг своей антеронастеральной оси рецептивное поле (затухающая область) изменяется. II — вид на левый глаз сбоку. Когда животное поворачивается вокруг дорсовентральной оси, размер поля зрения и его абсолютные координаты в пространстве остаются неизменными. Остальные пояснения см. в тексте (из Т. Голдсмита, 1977)

Группой японских ученых (Уата§исп1 et. al., 1973) были изучены пространственные и временн* свойства рака Гросатъшав clarsl. В опытах волокна движения не реагировали на увеличение постоянного освещения; они выявляли очень короткую реакцию на выключение освещения, если их рецептивное поле находилось раньше под длительным освещением. Большинству волокон движения свойственно привыкание, однако встречались волокна, которые не привыкают к вспышке с частотами 4 Гц. Во время тестирования парными вспышками разной длительности понижение их частоты вызывало реакцию волокон движения, которая синхронизирована с более длительной вспышкой. Снижение интенсивности любого члена пары приводило к облегчению, затем к привыканию реакции; последняя при этом была связана со вспышкой, которая не изменялась. Если интенсивности были неравными, то реакция на уменьшение их в любой вспышке возникала на вспышку большей интенсивности. Разряды вызывали также сближение обоих стимулов, однако при этом активация не отвечала определенному члену пары.

Рецепторы равновесия и ориентации в пространстве. У десятиногих раков органами равновесия и ориентации в пространстве принято считать статоцисты (рис. 46—48); иногда эти органы называют «отоцистами», или «слуховыми мешочками». Статоцисты находятся в области сочленения основания антеннулы. У других представителей ракообразных, например у мизид, они могут располагаться на тельсоне.

Статоцисты — это полые образования сферической формы. Их стенки покрыты хитиновой кутикулой. С окружающей средой статоцист соединяется узкой продольной щелью на дорсальной поверхности членика антеннулы, причем отверстие снабжено двумя рядами щетинок для защиты от посторонних предметов. От задней стороны мешка по его внутренней стенке наружной стороны тянется небольшой гребень, по вентральной стороне в борозде проходит «слуховая» ветвь антеннулярного нерва. К кутикуле подвижно прикрепляются чувствительные волоски, которые, начиная от заднего конца мешка, образуют два или три хорошо выраженных ряда. Основная масса этих волосков расположена на гребне наружной стороны мешка. Каждый волосок двуперистый, полый внутри; ему принадлежит чувствительная биполярная клетка, один отросток которой входит в полость волоска, второй — соединяется со «слуховым» (статистическим) нервом.

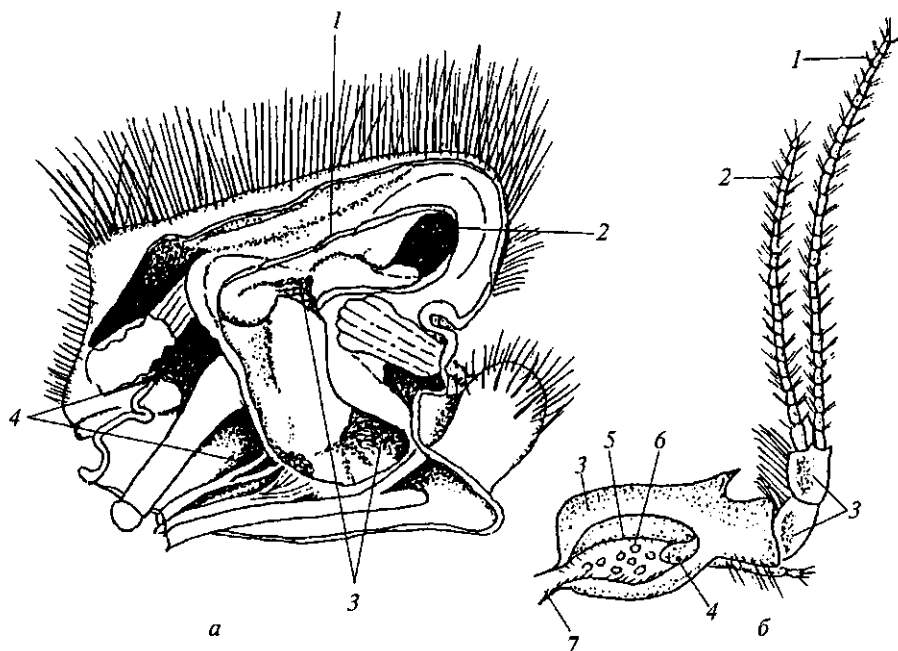


Рис. 46. Статоцисты десятиногих раков:

a — статоцист во вскрытом базальном суставе антеннулы краба. После удаления задней стенки канальцев (1) видны групповые (2), нитевидные (3), крючкообразные волоски (4); *b* — антеннула речного рака: 1, 2 — два жгута; 3 — основные членики; 4 — отверстие ямки статоциста; 5 — чувствительные волоски на дне статоциста; 6 — песчинки внутри статоциста; 7 — нерв (о — из Л.П. Просера, 1977, б - из В.А. Догеля, 1975)

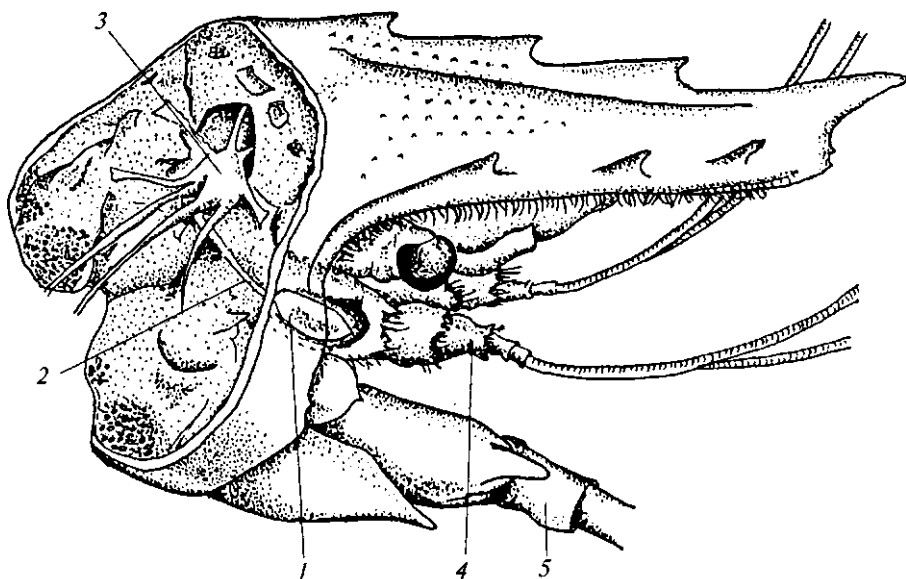


Рис. 47. Местонахождение и иннервация статоцистов у омара Нотташв атепсаши: / — статоцист, расположенный в сочленении у основания антеннулы; 2 — нерв, иннервирующий статоцист и антеннулу; 3 — мозг (надглоточный ганглий); 4 — антеннула; 5 — антенна (из М. ВасеБсо, 1967)

Внутри статоциста обычно находятся так называемые статолиты — посторонние предметы, которые заменяются после каждой линьки. В качестве статолитов могут служить мелкие песчинки, которые либо лежат свободно,

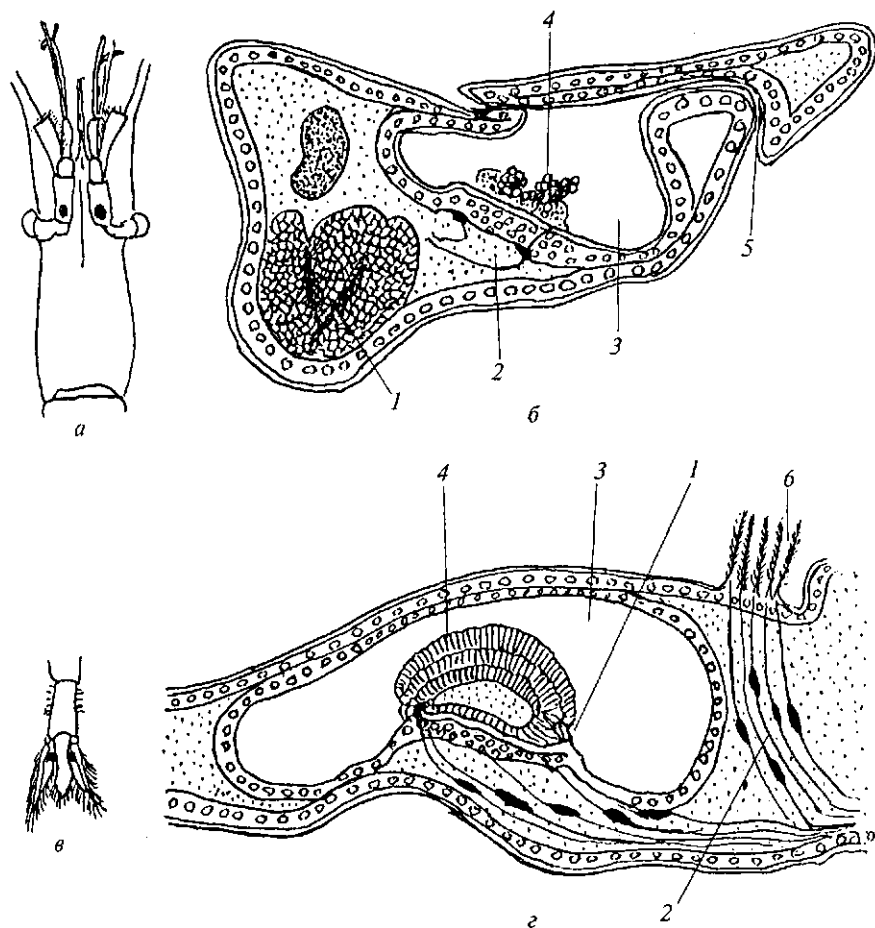


Рис. 48. Местонахождение и структура статоцистов разных групп Malacostraca: *a* — локализация статоциста *Palaemon* у основания антенны, *б* — разрез через базальную часть антенны (видна часть статоциста), *в* — местонахождение статоциста у *Mysis* у основания эндоподита уropоды, *г* — разрез через основание уropоды; 1 — мышца, 2 — нерв, 3 — статоцист, 4 — щетинки статоциста, 5 — чувствительная пора, 6 — тактильные волоски (из М. Васеско, 1967)

либо крепятся к волоскам с помощью секрета железок, находящихся у основания статоциста. При пространственном перемещении животного статолиты передвигаются в статоцисте, воздействуя на уже упомянутые волоски. Если в период линьки статолит заменить кусочком железа, то магнит, который подносится сверху, заставит омара перевернуться на спинную сторону.

«Слуховой» нерв в статоцисте находится на задней стороне этого образования, где делится на две ветви: большая ветвь обходит статоцист по наружной стороне, меньшая — по внутренней. При линьке вся внутренняя сторона статоциста, имеющая эктодермальное происхождение, сбрасывается и заменяется новой.

Зазубренные стенки статоциста краба образуют два полостных ториода — вертикальный и горизонтальный каналы. Поворачивание тела можно имитировать пропусканием через каналы струи воды. Свободные крючкообразные волоски находятся в заднем вертикальном канале, «групповые» — в боковой стенке горизонтального канала. Нитеобразные волоски расположены над чувствительной зоной, статолитовые — образуют пятно у основания вертикального канала. Нитеобразные волоски чувствительны к поворачиванию животного вокруг вертикальной оси, свободные крючкообраз-

ные — к поворачиванию вокруг горизонтальной оси. Статолитовые волоски являются статичными рецепторами, нейроны которых не адаптируются к возбуждающему действию.

Пороговое смещение вершины волоска составляет 0,5 мкм. При этом для каждого типа волосков существует свой вариант, при котором осуществляется разряд рецептора. Максимальное возбуждение статоцистов возникает при поднятии роострума и рефлекторно вызывает компенсаторное движение глазных стебельков. Нитеобразные волоски являются рецепторами ускорений, скорость разряда которых зависит от направления смещения волоска. Когда волосок находится в каком-либо определенном положении, совершается адаптация сенсорного нейрона рецептора. Частота сенсорных импульсов статоциста омара максимальна при поворачивании животного на 96—120° вокруг поперечной оси. Действие рецепторов растяжения, расположенных у основания антеннул, аналогично таковому статоцистов; движение антеннул контролируется рецепторами растяжения.

У десятиногих раков о раздражении статоциста можно судить по углу наклона глазных стебельков по отношению к оси тела и по расправлению конечностей. Во время оборачивания крабов их глаза совершают компенсаторные движения, при мгновенной остановке поворачивание вызывает реакцию последствия (нистагм); ослепление не избавляет от этой реакции. Удаление статоцистов приводит к снижению реакции последствия и нарушению равновесия. Крючкообразные волоски, поддерживающие статолиты, видимо, служат рецепторами положения, нитеобразные, очевидно, реагируют на угловое ускорение или поворачивание вокруг всех осей тела. Положение глазных стебельков в ответ на движение полос в зрительном поле может изменяться. Сигналы от тактильных рецепторов, расположенных на карапаксе (особенно рядом с глазами), инициируют колебательные движения глаз. Эти движения можно вызвать также раздражением статоциста либо зрительной стимуляцией.

Обычно в ответ на вращение тела раков уроподы на верхней стороне растопыриваются, на нижней стороне складываются, причем раскрытие одной уроподы всегда сопровождается смыканием другой. У животных с одним удаленным статоцистом увеличение активности рецепторов интактного статоциста вызывает раскрытие ипсилатеральной уроподы и смыкание контрлатеральной, а уменьшение не оказывает влияния на положение уропод. Так как активность рецепторов увеличивается только тогда, когда волоски статоциста отклоняются в одну сторону, каждый статоцист может вызывать билатеральное движение уропод только в ограниченном угловом секторе вращения. Одностороннее удаление статоциста способствует асимметричному положению уропод в исходном положении тела. Эта асимметрия постепенно нормализуется, и через неделю после операции восстанавливается прежнее симметричное положение уропод (Такапага *et al.*, 1981).

У лангустов найден еще один орган, реагирующий на земное притяжение, — это так называемый стренд-орган. Он расположен на дорсальной поверхности базального антеннулярного членика и является антагонистом статоциста. Стренд-орган действует таким образом, что животное реагирует на изменение силы тяжести только тогда, когда изменяется положение его тела при неизменном положении антеннулы. Последняя соединяется с карапаксом так, что образуется точечное соединение. Оно, в свою очередь, дает возможность свободно поворачиваться антенне в любом направлении. Когда антеннула двигается вверх и вниз, активизируется стренд-орган, берущий участие в процессе поддержания равновесия тела.

Общая модель пространственной ориентации описана Л.П. Проссером (1978). Она имеет следующий вид: центральная нервная система в результате действия многих сенсорных сигналов инициирует моторные реакции,

определяющие необходимое направление перемещения. После этого возбуждение статоцистов, которое достигает центральной нервной системы, сравнивается с некоторым стандартным уровнем, и при наличии разности животное выполняет поворот, продолжающийся до того времени, пока сигнал от статоциста не согласуется с этим уровнем.

Таким образом, ориентация в пространстве и сохранение нормального положения тела в состоянии покоя и в состоянии движения возможны благодаря постоянному рефлекторному контролю со стороны органов зрения и равновесия.

ОРГАНЫ РАЗМНОЖЕНИЯ

Большинство десятиногих раков — разнополые животные, но среди них часто встречается гермафродитизм. Одна и та же особь может поочередно выполнять функции то самца, то самки. Копулятивные органы у разных видов довольно разнообразны и часто являются признаками рода или вида. Особенно это относится к креветкам семейства Penaidae.

САМЦЫ

Половые органы самцов представлены семенниками (testes) (рис. 49). Семенники — это парные, иногда непарные образования, которые, например у речного рака, расположены в области сердца. У раков-отшельников парные семенники расположены между долями гепатопанкреаса, причем левый лежит немного выше правого и всегда больший по размерам. Каждый семенник состоит из передней парной части и задней непарной. От последней отходит длинная тонкая трубка, петли которой образуют плоский, вытянутый в длину орган. Его конечный участок, образованный сначала несколькими спиралями, носит название семяпровода (vas deferens). Он доходит до грудной полости, где переходит в семявыводной канал, который опускается книзу и открывается в половое отверстие, находящееся у большинства видов на коксоподите последней пары переопод. Конечный участок выносящего протока имеет развитую мускулатуру и носит название семявыводящего канала (ductus aculatorius). Проксимальный участок семяпровода имеет железистые клетки.

Хорошо изучен семенник у креветки *Penaeus trisulcatus* (Heidt, 1938). Он состоит из короткого канала, большой трубы, узкого канала и конечного отдела, расширенного в ампулу. После первого выгиба большая труба внутри имеет продольную перегородку, разделяющую ампулу на две части разной величины. В меньшей части по всей длине отмечается утолщение, стенки которого выступают в просвет трубы. После второго изгиба внутренняя перегородка отделяется от стенки и на конце образует пластинку, разделяющую семенник на два отдела. Стенка ампулы очень плотная и имеет развитые мышцы. Внутренняя пластинка ее большая, чем в трубе; в ней определяется латеральный карман в виде мешочка.

Поток спермы из семенника проходит по короткому каналу в одну из частей семяпротока, предшествующему первому изгибу. Эта часть содержит гомогенную жидкую сперму. После первого изгиба в широком канале сперма приобретает вид шнура, одетого в оболочку, в узком канале — бесформенной широкой ленты. В последней части большой трубы второго изгиба бесформенная пластинка сливается со шнурком на месте разрыва. Суженный участок пустой. Конечная ампула содержит уже сформированный

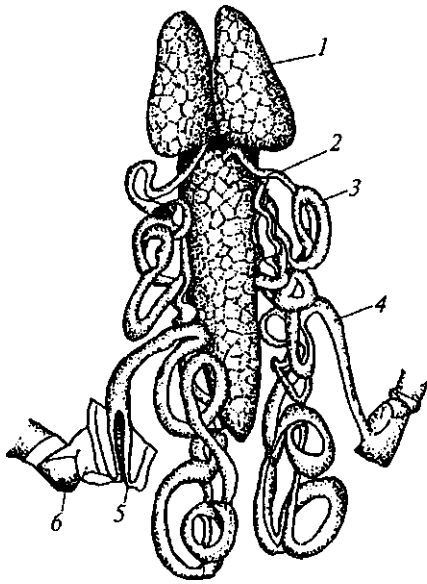


Рис. 49. Мужской половой аппарат речного рака:

1 — парная часть семенника, 2 — непарная часть семенника, 3 — семяпровод, 4 — семявыводящий канал, 5 — половое отверстие, 6 — основание пятого перепода (из В.А. Догеля, 1975)

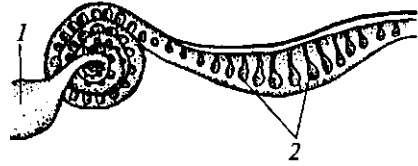


Рис. 50. Семяпровод *Diogenes*:

1 — семенник, 2 — сперматозоиды (по В.К. Попову, 1928)

сперматозоид — мешочек в виде груши, с которым соединяются две крыло-видные оболочки.

На примере черноморских раков-отшельников *Diogenes pugilator* и *Slibanarius erythropus* показано (Попов, 1924), что сперматозоиды формируются в семяпроводах, которые имеют вид тонкой парной трубки и берут начало от задней части семенника, расположенного на спинной стороне брюшка. Трубка прозрачная и складывается в своеобразную плоскую спираль, состоящую из пяти-шести оборотов. За спиралью следует самая широкая часть семяпровода, переходящая в выводящую часть протока — *ductus ejaculatorius*. Последний, делая многократные изгибы, спускается на брюшную сторону и открывается типично для *Decapoda* у основания пятой пары переопод. На всем протяжении эпителиальная стенка семяпровода покрыта снаружи тонким слоем мышц, преимущественно кольцевых, сокращением которых массы сперматозоидов, затем и сперматозоидов постоянно двигаются вперед по трубке — к выходу (рис. 50).

Стенка тонкой части семяпровода у самого его начала образована высоким цилиндрическим эпителием, узкие и длинные клетки которого слегка гранулированы. Высота клеток не всюду одинакова. Когда семяпровод сворачивается в спираль, эпителий ее стенки понемногу откладывает на своей поверхности тонкую хитиновую пленку, образующую внутреннюю трубку, в которой продвигаются все время подаваемые семенником сперматозоиды. Трубка с самого начала утолщена на внутренней половине. В этой части семяпровода хитиновый покров трубки часто дает неправильные пластинчатые выросты различной длины, которые скоро исчезают. По достижении окончательной толщины внутренняя хитиновая трубка обособляется от производящего ее эпителия, и с этого момента начинается ее самостоятельное продвижение вперед вместе с заточенными в ней сперматозоидами. На втором обороте спирали двигающиеся вместе с трубчатым хитиновым футляром сперматозоиды достигают места где эпителий стенки семяпровода врастает внутрь просвета в виде валиков. Здесь хитиновая трубка пережимается, образуя выпячивания в промежутках между ними и ряд кувшинообразных ампул. Противоположные концы ампул суживаются в щетки, которые у самой поверхности эпителия внутренней стенки расширяются в раструб и соединяются с шейками соседних ампул с помощью уз-

ких хитиновых мостиков. К этому моменту сперматозоиды оказываются собранными в кучки, заключенные внутри ампул.

После процесса линьки в концевой ампуле сперматофоры отсутствуют. Через несколько часов после линьки перед концевой ампулой отмечается расширение узкого канала, концевая ампула немного расширяется. Позже семенной поток снова проникает к ампуле, которая становится еще шире, и в ней наблюдается беспорядочное накопление составных частей сперматофоров. После удаления спермы узкая часть снова суживается. В итоге отмечаются три фазы развития сперматофор: а) в концевой ампуле сперматофоры полностью сформированы, готовые к выходу; б) в V-образной части семенника, после первого изгиба, лежат все составные части сперматофор; в) в начальной части семенника находится только жидкая сперма.

У крабов *Paralithodes camtchatica* А.А. Сапелкин и В.Я. Федосеев (1978) различают три отдела половой системы. Это семенники, секреторные каналцы и семяпроводы, которые хорошо различаются на гистологических срезах. Каждый семенник представляет собой трубку толщиной до 1 мм. Длина этой трубки у крупных особей может достигать 5 м. У большинства особей масса семенников превосходит таковую семяпроводов, однако у некоторых животных она может быть несколько меньшей. Секреторный каналец значительно короче семенников и немного утолщен. Этот орган вместе с семенниками окружен рыхлой соединительной тканью и тесно контактирует с гепатопанкреасом. Стенка половой системы с наружной стороны состоит из тонкой серозной оболочки, под которой располагаются соединительная и мышечная ткани, а также слой эпителиальных клеток. Основу половой трубки составляет соединительная ткань, которая в разных отделах половой системы выполняет различную функцию. Например, она достаточно слабо развита в стенке семенника, где почти совсем отсутствует мышечный слой. Эпителий семенника однослойный и состоит из плоских клеток, ядра которых имеют овальную или круглую форму; в кариоплазме содержится небольшое количество хроматина в виде мелких зерен, находящихся преимущественно под ядерной оболочкой. Секреторный каналец представляет собой часть половой трубки, расположенной между семенником и семяпроводом. Толщина соединительно-тканевого слоя, образующего основу клеток каналца, возрастает в направлении от семенника к семяпроводу. Мышечные волокна в начале половой системы тонкие, затем они становятся толще, их количество увеличивается ближе к семяпроводу. Одна часть волокон располагается продольно длинной оси каналца, другая — под углом к ней. Клетки эпителия очень высокие и узкие. В них содержится по одному ядрышку овальной и значительно удлинённой формы. В кариоплазме, как правило, наблюдается одно небольшое ядрышко. Небольшие зерна хроматина концентрируются преимущественно под ядерной оболочкой. Стенка семяпровода имеет хорошо выраженный мышечный слой. Как и в других отделах, с наружной стороны семяпровод покрыт слоем целомического эпителия. За ним следуют слой соединительной ткани, затем мышечный и эпителиальный слои. Мышечные волокна поперечно-полосатые. На выходе из семяпровода у полового отверстия с наружной стороны продольных волокон появляются несколько слоев хорошо развитых и расположенных по кольцу мышечных волокон, выполняющих функцию сфинктера. Эпителий семяпровода однослойный, его клетки выделяют жидкий секрет, входящий в состав спермы.

У десятиногих раков (*Pagurisres*, *Paguragus* и др.) имеются специальные копулятивные органы (*penis*), или парные половые протоки. У самцов креветок семейства *Penaëidae* между первой парой плеопод имеется непарный орган — петазма, служащий для спаривания.

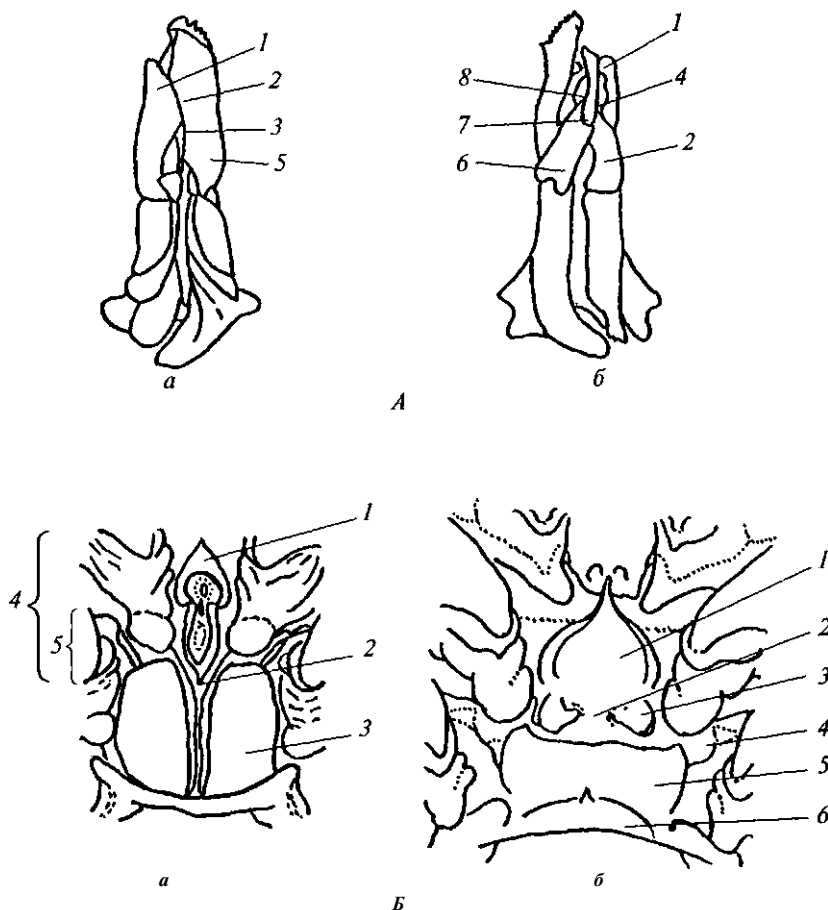


Рис. 51. Наружные половые органы креветок-пенеид:

A — схематическое устройство петазмы креветок рода *Megalopa* sp. 815: *a* — вид на петазму с брюшной стороны, *б* — вид на петазму со спинной стороны; / — правый дистовентральный выступ, 2 — правая дистовентральная доля, 3 — дистовентральный клапан, 4 — дистомедиальная доля, 5 — левый дистовентральный выступ, 6 — левая дистовентральная доля, 7 — внутренняя промежуточная, 8 — наружная промежуточная полоски; *B* — схематическое устройство теликума: *a* — теликум закрытого типа: 1 — передний отросток, 2 — средний киль, 3 — латеральная площадка, 4 — средний выступ, 5 — задний отросток; *б* — теликум открытого типа (средняя площадка): / — передняя часть, 2 — средний мост, 3 — шишка, 4 — выступ, 5 — поперечная площадка, 6 — задний гребень (из Р.К. Буруковского, 1974)

Петазма представляет собой эндоподиты первой пары плеопод, сросшихся внутренними концами (рис. 51). Каждый из петазмальных эндоподитов состоит из медиальной или внутренней лопасти. Каждая лопасть делится складкой на две части: дорсальную и вентральную доли соответственно. Вторая с наружной стороны имеет три продольных гребня, один из которых расположен вблизи соединения между дорсальной и вентральной долями; второй гребень расположен рядом со средней линией наружной поверхности вентральной доли, третий — меньше двух последних — располагается на наружной поверхности рядом с вентральным краем доли.

У креветок рода *Megalopa* sp. оба петазмальных эндоподита разделены на одинаковые части: проксимальную и дистальную. Дистальная часть правого эндоподита состоит из четырех элементов. К ним относятся: правые дистовентральный выступ и дистовентральная доля, дистовентральный клапан и дистомедиальная доля. Правый дистовентральный выступ снизу прикрепляется к дистовентральному краю проксимальной части. Правая

дистовентральная доля находится на дистовентральной стороне проксимальной части. Дистовентральный клапан образован вентромедиальным краем проксимальной части эндоподита, но частично прикрыт дистовентральными выступом и долей.

Дистомедиальная доля прикрепляется к основанию латерального края дистовентрального клапана и находится ниже правого дистовентрального выступа.

Дистовентральная часть левого петазмального эндоподита также состоит из четырех элементов: левых дистовентрального выступа и доли, внутренней промежуточной полоски и задней промежуточной полоски. Дистовентральный выступ расположен на дистовентральном крае проксимальной части. Наружная и внутренняя промежуточные полоски являются небольшими придатками, расположенными на дистальных, внутреннем и наружном краях дистальной доли (Буруковский, 1974).

Сперматозоиды десятиногих раков значительно различаются по строению и форме. Они характеризуются разными отростками. Например, у креветок-пенеид такой отросток только один, у представителей семейства Paguridae их три. Сперматозоиды речного рака имеют девять довольно длинных отростков (рис. 52). У крабоида *Pisidia longicornis* сперматозоид вообще имеет клиновидную форму. У представителей рода *Calathea* сперматозоид состоит из двух овальных мешочков, один из которых заострен на конце. Мешочки соединяются узким пояском, от которого отходят в одну сторону три длинных отростка. Головке обычных сперматозоидов соответствует утолщенная и заостренная часть, хвостовому отделу — второй овальный мешочек, или «хвостовая капсула». При введении в половые протоки самки сперматозоиды цепляются за проходящие мимо них яйца одним из своих отростков и переворачиваются таким образом, что остальные отростки тоже цепляются за яйцо самки и, наконец, прикрепляются к нему, стоя как будто на треноге. Головка при этом направлена в сторону яйца. В это время на заднем конце хвостовой капсулы открывается особое отверстие, через которое окружающая жидкость проникает вовнутрь капсулы, где находится вязкая жидкость, которая интенсивно втягивает влагу, набухает, потом с силой выстреливает из заднего отверстия, не помещаясь больше внутри капсулы. Это очень важный момент: вследствие выстрела капсулы сперматозоид получает обратный толчок и впивается заостренной головкой в яйцо. После этого хвостовая капсула и отростки открываются, головка полностью проникает в яйцо.

Общим для сперматозоидов десятиногих раков является то, что они не имеют жгутиков и неподвижны, имеют радиальные отростки вокруг клеточного тела. Изучение кольца акросомы и центриолей в сперме десятиногих раков привело к выводу, что наиболее примитивной формой являются креветки, среди них — пенеиды с одной большой центриолью. От пенеидного предка возникла такая форма, как *Wachusuga*, имеющая две центриоли в клетке, от нее, в свою очередь, — другие крабы с тремя центриолями (Wielgus 1973).

Как уже упоминалось, у большинства видов сперматозоиды заключены в специальные капсулы — сперматофоры (рис. 52), которые выталкиваются, например у речного рака, с помощью второй пары переопод и прикрепляются к брюшной поверхности панциря самки в разных местах, но чаще позади половых органов самки (Аверинцев, 1952). У креветки *Sergestes similis*, а также у всех пенеидных креветок сперматофоры прикрепляются с помощью петазмы (Genthe, 1969).

При откладке яиц из желез брюшной поверхности самок выделяется слизь, растворяющая оболочки сперматофоров. В нее поступают яйца из половых отверстий, и здесь же они встречаются со сперматозоидами. Затем

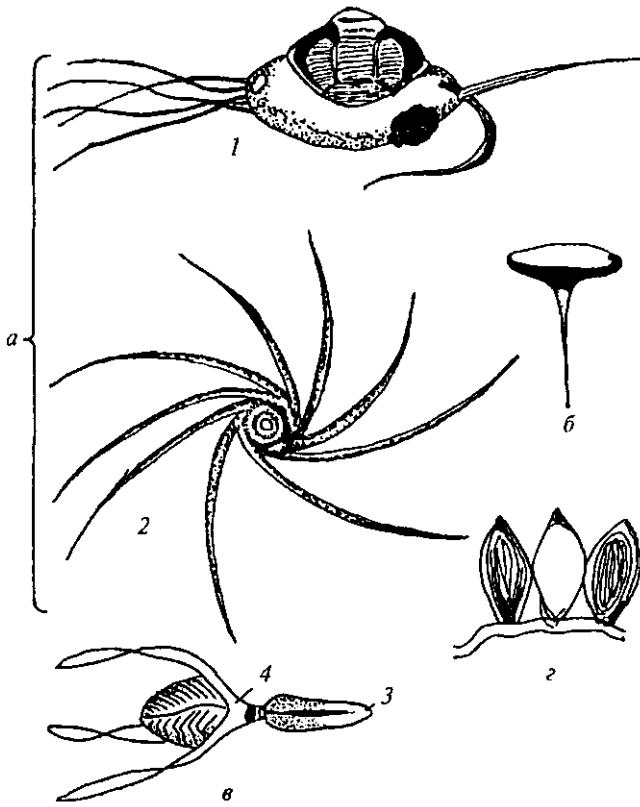


Рис. 52. Сперматозоиды десятиногих раков:
 о — сперматозоид речного рака *Astacus astacus*: 1 — вид сверху, 2 — вид сбоку; б — сперматозоид *Palaemon elegans*; в — сперматозоид краба *Gelatea*; 3 — хвостовая капсула, соответствующая хвостовой части обычных живчиков; 4 — шейка с тремя отростками; з — сперматосоры *Pisidia longimana* (а, б, з — из М. Bacesco, 1967; в — из В.А. Догеля, 1975)

эта слизь затвердевает в виде тонкой пленки, покрывающей яйца, и образует отверстие, похожее на ножку. Затвердевающая слизь связывает отдельные яйца с плеоподами. Яйца, как и сперматозоиды, неподвижны, но они передвигаются благодаря постоянным ритмическим движениям конечностей, заставляющим двигаться слизь.

САМКИ

Половой аппарат самок представлен яичниками, которые у разных видов и групп ракообразных очень похожи по строению (рис. 53). Это парные органы, находящиеся в спинной полости тела под околосолевым синусом, в зависимости от физиологического состояния животного они могут достигать абдоминальных сегментов. Каждый яичник состоит из двух симметрично расположенных полостей и короткого яйцевода. В некоторых случаях, например у омара, полости яичника сливаются, образуя кольцо с двумя отростками. У креветок-пенеид яичник состоит из двух передних лопастей, шести латеральных лопастей и двух задних, соединенных концами. В передней части две симметричные лопасти (правая и левая) сливаются у основания. Три первые пары латеральных лопастей простираются в области гепатопанкреаса, другие находятся в области сердца. Передние лопасти проходят по обеим сторонам желудка, а их концы охватывают этот орган (Heidt, 1938).

У многих видов ракообразных наружным половым органом самок является теликум, который расположен на грудных стернитах между переподами четвертой и пятой пар. Это половое отверстие, окруженное многочисленными выступами или углублениями, бороздами, площадками и клапанами. Принято различать теликум открытого и закрытого типов. По-

следний состоит из двух латеральных площадок и среднего выступа (Бурукковский, 1974) (рис. 53).

У креветки Репаеш тлзшагш теликум представляет собой коробку, дном которой служит стерральная поверхность; крышка вместе с краями представлена тремя хитиновыми складками вторичного образования. На теликуме можно найти две латеральные складки, находящиеся на средней линии, и одну поперечную, выдающуюся навесом, свободный край которого покрыт латеральными складками. Поверхность этого навеса значительно расширена по краям, к которым непосредственно прикреплены стороны

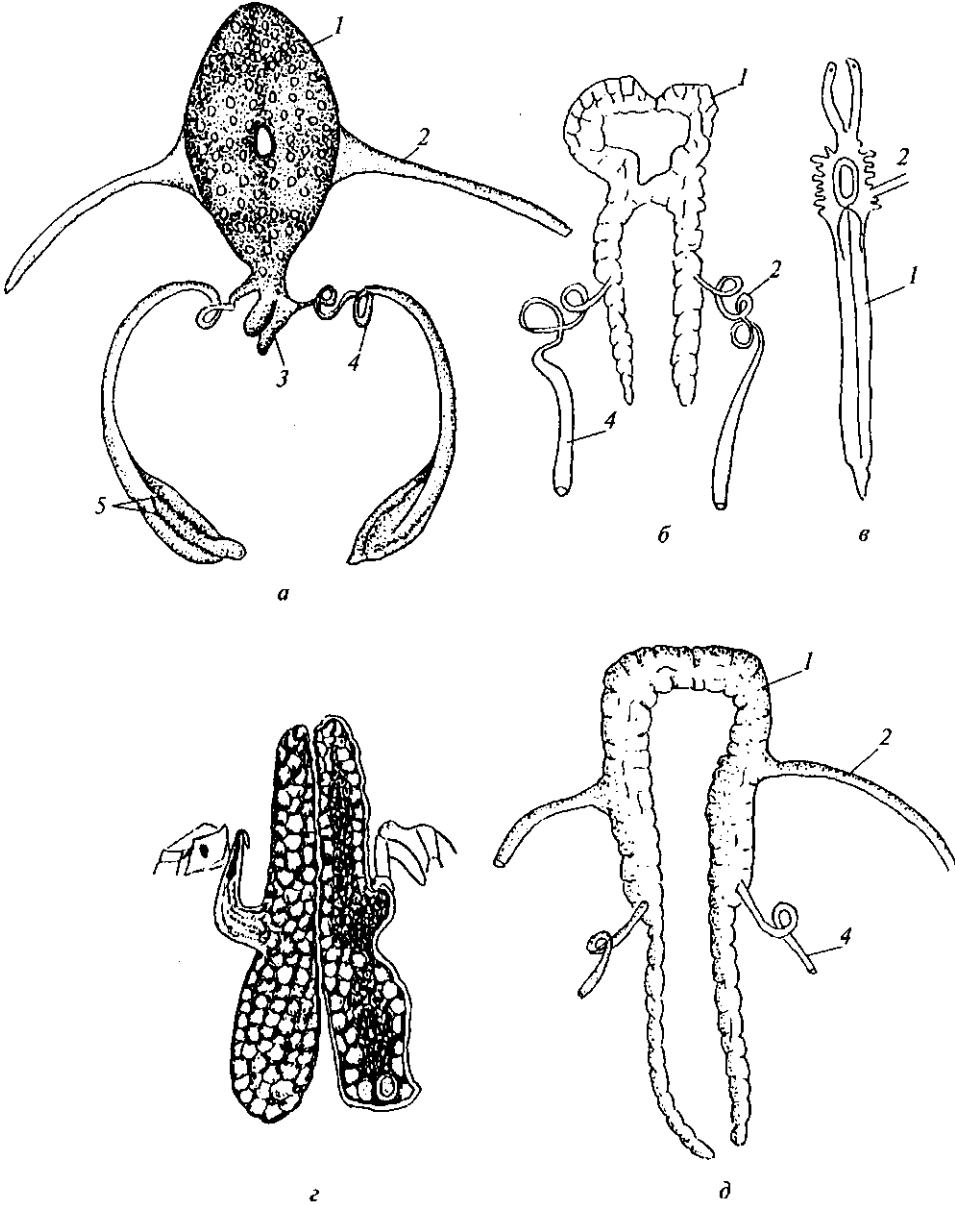


Рис. 53. Женская половая система десятиногих раков:

а — гермафродитизм креветки Бу^пШа SeIcaicIaia, *б* — генитальный аппарат омара, *в* — генитальный аппарат креветки Репаеш, *г* — наполненный яичник, *д* — яичник креветки Стангон сгадлоп; 1 — яичник, 2 — яйцевод, 3 — семенник, 4 — кровеносный сосуд, 5 — мышцы (*а-в* — из М. Ваёвесо, 1967; *г* — из М. Карамана, 1976; *д* — оригинал)

латеральных складок. Она продолжается в переднем направлении от расширения и заканчивается утолщенной каплей, которую отделяют два латеральных гребня; капля заканчивается в углублении ложкообразного участка. Справа и слева от навесной складки расположены два небольших выроста, находящиеся под латеральными створками на уровне их наружного переднего угла. Поверхность теликума покрыта многочисленными волосками на выпуклых участках и по бокам средней части (Heidt, 1938).

В яичниках ракообразных принято отличать два отдела: гермарий — область, занятая оогониями и самыми молодыми ооцитами, и вителлярый — область, где располагаются растущие ооциты. Последние одеты слоем фолликулярного эпителия. Фолликулярные клетки играют большую роль в питании ооцитов, а также служат для их резорбции.

В яичниках креветки *Macrobrachium rosenbergii* образование фолликулярного эпителия наблюдается во время межлиночного периода, начинающегося через 3 сут после завершения откладки яиц и продолжающегося 4 сут. Клетки фолликулярного эпителия сначала формируют радиальные септы и окружают группы ооцитов, затем завершают фолликулогенез, образуя фолликулярную оболочку вокруг ооцитов. После завершения этого процесса в ооцитах возникают гранулы желтка (Fauvel, 1981). Зрелые яичники *Palaemonetes argentinus* до начала откладки яиц претерпевают превращение в зоне образования желтка, которое приводит к возникновению однородных полостей — фолликулярных цистерн. В превителлогенных и вителлогенных ооцитах наблюдаются некробиотические процессы. За так называемой прямой резорбцией следует реактивная фаза, выделяющаяся благодаря превращению фолликулярных клеток в фагоцитарные (Schuldt, 1981). На примере этого вида креветки было показано, что в яичнике четко выделяются три участка: внутренний участок размножения гониев (премейоз), участки превителлогенеза и вителлогенеза. Сначала у креветки наблюдается довольно активный процесс образования клеток, противодействующий резорбционным явлениям. Последнее приводит к уменьшению количества клеток в яичнике, в результате чего яичник в конце периода вителлогенеза состоит практически из ооцитов на стадиях превителлогенеза и вителлогенеза.

У краба *Carcinus mediterraneus* радиоиммунологическим методом в яичниках найдено (Lacheise, Hoffmann, 1977) несколько экдистероидов, среди которых количественно преобладает экдизон. Концентрация экдизона стероидов яичника непрерывно возрастает в процессе вителлогенеза, их содержание в зрелых яйцах приближается к таковому в яичниках в конце вителлогенеза. При этом концентрация экдистероидов в крови незначительна.

Гонадотропин хориона (секрет половых органов человека) стимулирует оогенез у взрослых креветок *Crangon crangon* (Bomirski, Klek-Kawinska, 1976). Максимальный эффект этот гормон оказывает на оогонии, которые в фазе мейотического деления быстро развиваются в ооциты. Кроме того, наблюдается ускорение вителлогенеза в существующих ооцитах.

У краба *Pachygrapsus marmoratus* превителлогенез проходит осенью, когда уменьшается световой период и снижается температура; превителлогенез происходит зимой и весной при повышении температуры и увеличении светового периода. Окончание вителлогенеза и откладка яиц осуществляются летом при максимальных значениях температуры и светового периода (Pradeille-Rouquette, 1976). Удаление глазных стебельков приводит к выпадению периодических половых признаков.

На практике хорошим наружным признаком, характеризующим стадии зрелости яичников, является их цвет либо размеры, что можно наблюдать

почти в прозрачном теле многих видов живых особей. Так, яичник *Crangon crangon* после линьки достигает третьего абдоминального сегмента. Вообще, процесс созревания яичников принято делить на четыре стадии после созревания последней стадии, например, у креветки *Xiphopenaeus kroyeri* все яйца полностью оставляют яичник (Mota, Rodrigues, 1977). Однако, как это наблюдалось нами на примере *Crangon crangon*, через 8 ч после нереста в яичнике еще оставалось небольшое число яиц. Как исключение у *C. crangon* яйца могут оплодотворяться непосредственно в яичнике и там же развиваться.

У крабов *Pilumnus hirtellus*, *Xantho incisus* и *X. palipes* созревание яичников осуществляется на протяжении 5 мес, гаметогенез начинается непосредственно после предшествующего размножения. В отличие от упомянутых выше креветок у этих крабов яйца оставляют яичник порциями, причем в промежутках между икрометаниями крабы не линяют.

При изучении физиологического состояния десятиногих раков принято пользоваться индексом зрелости — масса яиц, умноженная на 100 весовых частей тела. У креветки *Parapenaeus hardwickii* он увеличивается по мере созревания с 2,8 на первой стадии до 5,85 на четвертой (Kulkarni, 1979). С увеличением стадии зрелости яичников креветки *Penaeus indicus* количество воды в последних уменьшается, но количество неорганических элементов при этом не изменяется (Read, Caulton, 1980): После оплодотворения у креветки *Crangon crangon* в процессе развития яиц наблюдается увеличение сырой массы и уменьшение сухой за счет использования запасов желтка на энергетические потребности зародыша.

ПОЛОВЫЕ ОРГАНЫ ГЕРМАФРОДИТОВ

На примере крабоида *Pisidia longicornis*, у которого явно выражен половой деморфизм во взрослом состоянии, установлено (Roux, 1976), что половые протоки появляются уже у особей на второй личиночной стадии. При этом в соответствии с гермафродитной схемой личинки имеют яичники и семенники. Такой первичный гермафродитизм и подобная «преждевременная зрелость» найдены и у других видов ракообразных. Но вторичные половые признаки у них (смена плеопод) наблюдаются во время межличиночной стадии послеличиночных особей.

Уже давно известно, что такие виды, как *Lysmata seticaudata*, и некоторые другие креветки в процессе онтогенеза могут быть поочередно в качестве то самца, то самки. Биометрическое изучение средиземноморской популяции креветок *Processa edulis* на протяжении года показало, что после вылупления личинок, их роста и метаморфоза молодь, перенесшая зиму, созревает и берет участие в качестве самца. В конце лета осуществляется смена пола. На следующий год креветка снова берет участие в размножении, но уже в качестве самки. Креветки этого вида почти все вымирают в конце третьего лета своей жизни. Особь длиной 7,5 мм сразу после последней личиночной стадии имеет еще несформированный половой аппарат. В дальнейшем половые органы могут развиваться по одному из двух вариантов: либо это яичник первичной самки, который постепенно созревает, либо это будет семенник самца, у которого после первого размножения развивается яичник и таким образом креветка начинает функционировать в качестве вторичной самки. Как у самцов, так и у самок почти отсутствуют промежуточные стадии. В популяциях, как правило, только некоторые особи являются «интерсексами», что дает основание считать креветку протандрическим гермафродитом. Это относится также к черноморской креветке *Lysmata seticaudata* (Noël, 1976).

СПАРИВАНИЕ

Известно (Ameyaw-Akumfi, 1981), что у рака *Procambarus clarkii* самцы способны отличать пол партнера уже после первых контактов, спариванию обычно предшествует ухаживание. Самки при встречах с самцами относительно пассивные, в случае насилия со стороны самцов они всегда ускользают, иногда теряя конечности.

По наблюдениям в экспериментальном бассейне описано поведение во время спаривания креветки *Penaeus monodon* (Primavera, 1979). Сначала наблюдается «параллельное» плавание самца и самки, при котором самец находится немного ниже самки и слегка удерживается с помощью ходильных ног самки. Эта фаза наиболее длительная и иногда продолжается около 2 ч. Затем самец переворачивается вентральной стороной к самке и занимает положение перпендикулярно ее телу, оставаясь снизу. В следующей фазе самец сгибается и охватывает своим телом самку. Весь период спаривания осуществляется на протяжении 30—180 мин. Креветки-пенеиды с закрытым теликумом спариваются вскоре после линьки самки, с открытым — после затвердения панциря у самки.

Литературные данные свидетельствуют о том, что поведение разных видов десятиногих раков при спаривании очень сходно. Обобщенные данные о спаривании 88 видов дают основание различать два главных типа этого процесса (Harthol, 1969). Первый характеризуется тем, что спаривание начинают самки, которые недавно полиняли. Это представители семейств Cancridae и Portunidae с довольно длительным периодом брачной игры. Второй тип — когда самки имеют уже затвердевший панцирь, период брачной игры при этом короткий. Это представители семейств Xantidae, Grapsidae и Ocypodidae. У самок семейств, спаривающихся по первому типу, упрощено строение половых придатков и главную роль при встрече самцов и самок играет хеморецепция, в то время как представители семейств Xantidae, Grapsidae и Ocypodidae руководствуются преимущественно зрительными или акустическими сигналами. Однако, как было показано (Glesson, 1980), в присутствии зрелой самки моторика брачного поведения появляется у самца краба *Callinectes sapidus* даже тогда, когда между особями разного пола не было зрительного или тактильного контакта. Поведение спаривания наблюдалось даже при отсутствии самки, когда самца содержали в аквариуме, в котором раньше находилась готовая к размножению самка. Оказывается, что у самок до и после половой линьки имеются феромоны, стимулирующие поведение брачной игры самцов. Химический сигнал воспринимается хеморецепторами на наружной жгутообразной ветви антеннулы. В присутствии феромонов самки в воде отмечаются попытки к спариванию самцов. По сравнению с другими типами сенсорной информации химической коммуникации краба *Callinectes sapidus* принадлежит решающая роль в координации репродуктивной активности.

На примере краба-стригуна (*Chionoecetes bardi*) показано, что один самец может спариваться максимум с 10 самками. Самки, у которых сперма после спаривания хранилась в семяприемнике в течение 2 лет, могли давать жизнеспособную кладку, однако если самки не имели сперматофоров в семяприемнике, их яйца либо не откладывались вовсе, либо не делились. После третьего года хранения сперматофоров сперматозоиды, очевидно, утрачивают способность к оплодотворению (Paul, 1984).

Размножение в большинстве случаев наблюдается весной или летом. Например, у западного побережья США такие виды, как *Pachygrapsus scarpipes* и *Emérita análoga*, размножаются только летом, но *Hemigrapsus nudus*

размножается только зимой. *Pugettia producta* и *Petrolistes cinectipes* размножаются на протяжении всего года.

Была предпринята попытка искусственной стимуляции выхода сперматофоров. На креветок рода *Penaeus* воздействовали электрическим током напряжением 4—6 В. При этом электрод вводили самцам близ основания пятой пары переопод. В течение суток, иногда двух, наблюдали выход сперматофор. У здоровых особей частичный выход за это время наблюдался в 80 % случаев, полный выход хотя бы одного сперматофора наблюдался в 47 % случаев (Sandifer et al., 1984).

ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ

Развитие половых органов ракообразных в значительной степени зависит от действия гормонов. На развитие половых органов как самцов, так и самок влияет гонадотропный гормон, вырабатываемый У-органом. В опытах по удалению У-органов у краба *Carcinus maenas* показано, что в результате этой операции у молодых самок ускоряется созревание яичников, но при этом у некоторых крабов замедляется процесс гаметогенеза, иногда наблюдаются дегенеративные изменения (Киршенблат, 1965). После наступления половой зрелости удаление У-органов прекращает вызывать нарушения деятельности яичников.

Развитие семенников и вторичных мужских признаков стимулируется гормонами андрогенной железы. Однако удаление глазных стебельков у молодых самцов краба *Carcinus maenas* приводит к значительному увеличению семенника.

У гермафродитов, таких как *Lysmata seticaudata*, удаление глазных стебельков в фазе самца вызывает увеличение размеров женской части полового органа — яичника и не влияет на размеры семенника.

У большинства видов десятиногих раков после удаления глазных стебельков быстро увеличиваются размеры яичника за счет откладки желтка в ооцитах и наступает преждевременная откладка яиц. Имплантиция Х- или У-органа может притормозить или полностью отвергнуть эти явления у раков, лишенных глазных стебельков. Предполагается, что нейросекреторные клетки Х-органов вырабатывают гормон, тормозящий откладку желтка в ооцитах. В период размножения секреция этого гормона постепенно уменьшается, вследствие чего в ооцитах начинается образование желтка и размеры яичников увеличиваются. Этот гормон действует на яичник непосредственно, а не через У-орган.

А. Бомирским и Е. Клеком (Bomirski, Kiek, 1974) установлено, что при откладке яиц в яичниках краба *Rhithiropanopeus harrisi* происходит максимальное образование желтка, после откладки желток полностью отсутствует. В первую половину сезона размножения активное образование желтка наблюдается у яйценосных самок, во вторую яичники свободны от желтка. Цикл активности яичников разделяется на три фазы: фазу медленного желткообразования с осени до весны, завершающуюся первой кладкой; фазу быстрого образования желтка, заканчивающуюся в этом же сезоне; фазу покоя яичника, длящуюся до линьки. После удаления глазных стебельков у самки в первой фазе масса яичника возрастает, окраска темнеет, что указывает на процесс усиления образования желтка и стимуляцию яичника. Такая же операция во второй фазе сначала стимулирует образование желтка, затем вызывает дегенерацию ооцитов, тогда как в фазе покоя она обуславливает увеличение массы яичников без изменения их окраски. Отключение глазных стебельков *Stangon stangon* путем их перевязки приводит к быстрому желткообразованию. Инъекция креветкам экстракта глазных сте-

белков, взятого в сентябре, тормозит полностью образование желтка, у животных, взятых в мае, торможение только частичное, тогда как экстракт глазных стебельков, полученный в июне—августе (во время размножения), не действует совсем.

В опытах по стимуляции полового созревания креветки Репаеш кегаШигив путем одностороннего удаления стебелька удалось вызвать откладку яиц у 94 % самок (Бшпаге, 1979). Время, необходимое для откладки яиц, тесно связано со стадией зрелости самок во время удаления глазных стебельков и продолжительностью фотопериода: это время уменьшается с 69 сут у самок, оперированных в начале природного периода размножения в мае—июне. У самок с удаленными стебельками откладка яиц повторяется иногда до 8 раз; заметного уменьшения количества жизнеспособных яиц не наблюдалось. Среднее количество оплодотворенных яиц за период нереста значительно не отличалось от соответствующей средней величины, полученной для самок, у которых откладка яиц вызывалась температурной стимуляцией. Выклев науплиев из яиц составил 67 %. При удалении глазных стебельков в откладке яиц берут участие только передние и средние части яичника. Из сказанного выше следует, что путем воздействия на эндокринную систему представляется возможным управлять процессами размножения десятиногих раков.

Онтогенез

СПЕРМАТОГЕНЕЗ

Мужские половые клетки образуются в полости семенника, где они проходят полный цикл развития. На поперечном срезе семенника одновременно можно наблюдать половые продукты разной зрелости (рис. 54): наиболее молодые из них сперматогонии, которые, созревая, превращаются в сперматоциты и, наконец, в зрелые сперматозоиды. Сперматогонии — это клетки, составляющие зародышевую плазму особи. Их можно найти даже у животных молодого возраста; оставаясь в состоянии покоя, они являются предшественниками будущих гамет. Только тогда, когда животное достигает половой зрелости, сперматогонии начинают проявлять высокую активность.

Сперматогонии, расположенные на периферии активного семенника, имеют большое число митотических фигур. Половая клетка, образующаяся в результате митотического деления сперматогония, может определяться двумя процессами: либо на некоторое время прекращает деление и, достигая размеров большой материнской клетки, дифференцируется в сперматоцит первого порядка, либо остается такой же, как и материнская клетка, продолжая при этом вырабатывать другие сперматогонии. Образовавшиеся таким путем новые клетки занимают место сперматогониев и превращаются в сперматоциты. Следовательно, некоторые из клеток всегда остаются сперматогониями и являются постоянным источником новых клеток, готовых к превращению в сперматоциты.

Когда клетка проходит через фазу роста и дифференцируется в сперматоцит первого порядка, то ее будущее определено. Прежде всего она митотично делится, что приводит к образованию двух дочерних клеток, называемых сперматоцитами второго порядка. Каждый из этих сперматоцитов не имеет периода покоя, который позволял бы клетке вырасти до размеров материнской, интенсивно делится и образует два сперматиды. Затем деле-

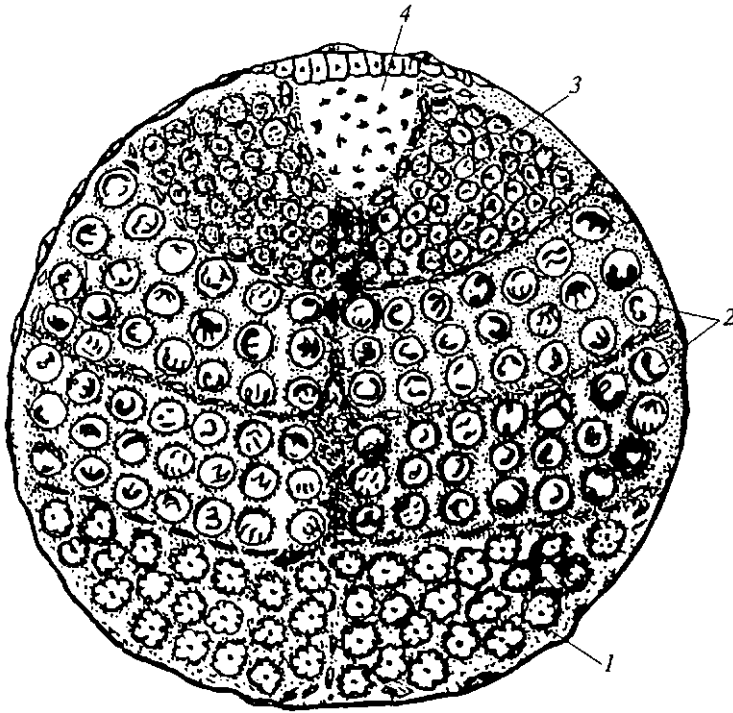


Рис. 54. Схема локализации половых клеток в семеннике камчатского краба в поперечном срезе:
 / — сперматогонии, 2 — сперматоциты, 3 — сперматидии, 4 — сперматозоиды (по А.А. Сапелкину, В.Я. Федосееву, 1980)

ние клеток прекращается, и каждый сперматид постепенно превращается в полностью сформированную, способную функционировать мужскую гамету — сперматозоид. Такая общая схема образования мужских гамет наблюдается почти у всех животных.

У речного рака сперматогонии последней генерации не отличаются по виду от таковых более ранних генераций. Перед периодом роста ядро находится в стадии покоя. В начале периода роста в ядре возникают нити из мельчайших зернышек, и получается обычная сеть с глыбками хроматина. С увеличением числа и размера нитей сетчатость и глыбки хроматина исчезают. Нити представляются как бы составленными из отдельных, тесно связанных сегментов или розеток и кажутся шероховатыми, они заполняют ядро и, по-видимому, остаются обособленными; их многочисленные концы заметны на препаратах различной толщины. Нуклеоля, ясно выступавшая вначале, теперь теряется в массе нитей.

Увеличение объема клетки происходит главным образом через приращение протоплазмы. По мере роста ядра хроматиновые нити ложатся более раздельно и утрачивают шероховатость, становясь тоньше и плотнее. Далее намечается тенденция к полярности, но ядра с ясно выраженной полярной ориентацией встречаются сравнительно редко. В конце профазы хромосомы пересекают ядерную полость. Хромосомные нити соединяются попарно, затем наблюдается их стягивание. При концентрации каждой из парных нитей отдельные зерна хроматина сливаются. В то же время хромосомы отделяются друг от друга. Хромосомы анафазы первого деления, не переходя в стадию покоя, образуют экваториальную пластинку второго деления созревания и, не делясь, расходятся к полюсам. Дочерние пластинки второго деления созревания изогнуты в форме чашки или воронки, хро-

мосомы в них направляются к полюсам и становятся диффузными. Развитие сперматозоида происходит следующим образом: в чашковидное вакуолизированное ядро втягивается центральное тельце с митохондриальными и капсулярными телами, а из митохондриальных зерен образуются скелетные нити.

На примере краба *Paralithodes camtchatica* показано (Сапелкин, Федосеев, 1980), что сперматогонии всегда располагаются группами около стенки семенника и отделяются от остальных форм половых клеток капсулой, образованной плоскими клетками с довольно крупными, значительно удлиненными и богатыми хроматином ядрами. Клетки капсулы берут свое начало от трех клеток пристенного эпителия. Они пролиферируют и перемещаются в просвет семенника. Сперматогонии представляют собой клетки круглой или слегка овальной формы с одним крупным ядром. Их средний размер составляет 14 мкм, размер ядра — 11. В кариоплазме находится хроматиновая сетка, в которой можно наблюдать мелкие зерна хроматина. Подобные зерна располагаются под ядерной оболочкой и вместе с ней образуют структуру в виде ожерелья. В кариоплазме находится одно довольно большое ядро, рядом с которым часто располагается несколько зерен хроматина.

Клетки сперматозоидов в том случае, когда они лежат вольно, имеют округлую форму, при более плотном расположении они деформируются. В большинстве случаев сперматиды более крупные по сравнению со сперматогониями. Характерным признаком сперматоцитов является наличие премейотических преобразований, чаще лептономы и паренхимы (см. рис. 54). Сперматоциты первого порядка всегда больше сперматоцитов второго порядка. Эти клетки можно наблюдать во время полового покоя — в холодный период года.

Сперматозоиды в семеннике встречаются на протяжении всего года. Они лежат свободно в просвете семенника, величина которого зависит от их количества: чем больше сперматозоидов, тем больший семенник. У камчатского краба наибольший семенник бывает весной в период активного сперматогенеза. Такое явление наблюдается почти у всех видов десятиногих раков, обитающих в Черном море и других умеренных и холодных морях. Просвет, в котором лежат сперматозоиды, расположен всегда эксцентрично: с одной стороны он ограничен стенкой семенника, с другой — слоем плоских клеток, переходящих в эпителий стенки семенника.

Образование сперматофорной нити происходит в секреторном канальце. При формировании сперматофоров сперматозоиды, поступающие из семенника в каналец, облачаются в цельную гомогенную оболочку, материал которой продуцируется клетками эпителиального канальца. Оболочка образуется в результате взаимодействия сперматозоидов и секрета эпителиальных клеток. Образование сперматофоров и сперматофорной нити происходит в разных частях секреторного канальца: первые возникают в начальной части, а нить формируется в последней части канальца. Такое явление, вероятно, наблюдается и у других высших ракообразных, как это было доказано на раках-отшельниках *Diogenes pugilator* и *Clibanarius erithropus* (Попов, 1924).

Генерации половых клеток камчатского краба вступают в процесс сперматогенеза в разное время с интервалом 1 год. Поэтому когда одна из генераций уже проходит половину пути своего развития, вторая только приступает к нему. Наибольшее число митозов наблюдается во время либо в конце размножения, после чего почти все сперматогонии превращаются в сперматогонии первого порядка. Только небольшое количество сперматогониев отделяется и формирует новое поколение половых клеток. Отдель-

ные сперматогонии дают начало новому циклу сперматогенеза и вступают в период медленного роста. Этот рост происходит параллельно с развитием сперматоцитов второго сперматогенетического цикла и независимо от них. Из сперматоцитов образуются сперматозоиды, и при этом завершается размножение сперматогониев. Другими словами, завершение нового развития одной генерации половых клеток сопровождается окончанием размножения половых клеток второй генерации.

В общих чертах процесс сперматогенеза носит циклический характер и в большой степени зависит от условий внешней среды и биологических особенностей отдельных видов высших ракообразных.

ООГЕНЕЗ

Развитие яиц происходит в яичниках самки, где образуются яйца разного типа. Принято различать два типа разных клеток: оогонии и наиболее молодые ооциты находятся в области яичника, которые у ракообразных принято называть гермарием, растущие ооциты располагаются в так называемом вителлярии. Все клетки, которые способны увеличиваться в размерах, образуют ооциты первого порядка. В свою очередь, ооциты первого порядка делятся на две клетки, одна из которых, более крупная, образует ооцит второго порядка, а меньшая, лежащая на одном из полюсов яйца, называется полярным тельцем. Таким образом, из каждого ооцита первого порядка образуется зрелое яйцо и два полярных тельца.

Процесс оогенеза очень похож на сперматогенез. Вместе с тем некоторые детали этих процессов имеют отличия. Они связаны с разной природой специализации, самих гамет. У мужских особей активно двигающиеся маленькие гаметы не имеют пищевых запасов, и, кроме того, они образуются в огромном количестве. Энергия, которая у мужских особей тратится на количественную продукцию, у женских особей проявляется в более совершенной подготовке гамет и в накоплении питательных веществ в цитоплазме. У десятиногих раков количество яиц в яичнике почти всегда сравнительно высоко и, как правило, яйца содержат много питательных веществ в виде желтка. Как показано З.А. Романовым (1982) на примере черноморской креветки *Stangon stangon*, только за одну яйцекладку самка откладывает массу яиц, которая в выражении энергетических единиц составляет 30 % энергоемкости тела. У крабов, таких как *Eriphia verrucosa*, *Carcinus mediterraneus*, *Pachygrapsus marmoratus* и *Xantho poressa*, имеющих относительно мелкие яйца (диаметр 0,28—0,46 мм), сырая масса яиц в среднем составляет 12,8 % общей массы тела животных. При этом энергия на продукцию яиц у крабов незначительна — она составляет всего 0,05—0,11 % энергии, затрачиваемой на дыхание самок за весь период развития яиц (Аболмасова, 1973).

Оогенез десятиногих раков принято делить на две стадии (Charniaux-Cotton, Casses, 1979). Первая стадия, или превиталлогенез, отмечается с началом роста оогониев и продолжается до конца периода первого роста. Вторая стадия, или виталлогенез, — это процесс активного роста женских половых клеток в вителлярии самки с интенсивным образованием желтка. Виталлогенез проходит только во время сезона размножения, тогда как превиталлогенез наблюдается на протяжении всей жизни самки.

Первичные оогонии находятся в гермариальной зоне, в состав которой входят мезодермальные клетки, которые полностью окружают ее. Митоз оогониев совершается только в герминативной зоне. Эта зона состоит из оогониев, вступающих в профазу мейоза. При этом начинается период пер-

вого роста, во время которого наблюдается большое количество рибосом. В период размножения может совершаться несколько циклов виталлогенеза. Во время каждого из них все крупные ооциты находятся на одной и той же стадии развития, ранние ооциты — на стадии превиталлогенеза.

Во время виталлогенеза происходят глубокие изменения в организме животного, которые контролируются эндокринной системой. Так, у креветки *Palaemon elegans* последовательные циклы виталлогенеза вызывают последовательные изменения в гемолимфе крови (Arcier, 1973). У креветки *Macrobrachium lanchesteri* в начале виталлогенеза меняется количество холестерина в яичниках, тогда как вне периода размножения холестерин концентрируется в гепатопанкреусе (Rao et al., 1981). Последствия удаления глазных стебельков у креветки *Palaemon serratus* дают основание полагать, что в стебельках содержится гормон, тормозящий развитие виталлогенеза (Bliss, 1966).

Во время созревания яичников у самок развиваются вторичные половые признаки. Например, после линьки краба *Pachigrapsus marmoratus* во время достижения половой зрелости происходит резкое расширение абдомена и появляются хорошо развитые щетинки по бокам абдомена и на плеоподах; после линьки, совершающейся вслед за выклевом личинок, ширина абдомена уменьшается, становятся меньше и размеры щетинок. Эти периодические изменения вторичных половых признаков совпадают с теми, которые наблюдаются в яичнике самки (Vernet-Cornubert, 1958). Однако изменения вторичных половых признаков находятся под контролем гормонов яичника (Kump, 1963).

При гистологическом изучении яичников показано, что циклические изменения наблюдаются у многих видов десятиногих раков, но у крабов *Carcinus* они не отмечены. Возможно, часть эпителия яйцевода лежит под инвагинальным интегументом в области яичника либо наблюдается постоянное наслоение эпителия. Железы этой области у *Carcinus* не выделяют секрет, как у рака из рода *Astacus* (Cheung, 1966).

Полный цикл виталлогенеза у большинства высших ракообразных совершается на протяжении одного года. Однако у некоторых видов, например у краба *Hias agapeus*, обитающих в Баренцевом море, оогенез растягивается на 2 года (Пахомова, 1975). Нерест этого краба проходит со значительными нарушениями структуры яичника. Для обновления этой структуры необходимо несколько недель. Весь период виталлогенеза *H. agapeus* длится 22 мес, эмбриональное развитие яиц, которые краб вынашивает на брюшных ножках, также длится почти 2 года. Таким образом, к моменту выклева личинок завершается созревание новой партии яиц.

Во время виталлогенеза наблюдаются постоянные изменения яичника самки, выражающиеся прежде всего в увеличении размеров самого яичника за счет непрерывного роста ооцитов. В результате накопления желтка изменяется и цвет яичника. У многих живых креветок (*Palaemonidae*, *Stomatopoda*, *Penaeidae* и др.) состояние зрелости яичников можно видеть непосредственно через прозрачное тело, не анатомируя животное. Было много попыток выделить стадии зрелости яичников у десятиногих раков, главным образом у креветок. При этом разные исследователи использовали различные способы и виды креветок и предлагали выделять разное количество стадий развития — от четырех до восьми (Kunju, 1967). Однако так как процесс созревания яичников происходит последовательно, то понятие «стадийность» следует принимать как условное. Р. Рао (Rao, 1967) для креветок-пенеид выделяет пять стадий зрелости яичника в следующем порядке:

1. *Неполовозрелая стадия.* Яичники неполовозрелых креветок не имеют пигмента и в своем расположении ограничены абдоменом. Они содержат ооциты и небольшие сферические яйца, клетки которых имеют прозрачную протоплазму и хорошо выраженные ядра.

2. *Ранняя стадия созревания.* Яичник увеличен в размерах, развиты его передняя и задняя части. Дорсальная поверхность светло-желтого цвета с зеленоватым оттенком. В цитоплазме постепенно образуется непрозрачный участок, затемняющий ядра.

3. *Поздняя стадия.* Яичник на этой стадии светло-зеленого цвета, видимый сквозь покровы тела. Передняя и средняя части развиты полностью. Благодаря аккумуляции желтка яйца непрозрачные.

4. *Зрелая стадия.* Яичник темно-зеленого цвета, четко видимый через экзоскелет. Яйца более крупные по сравнению с предыдущей стадией, периферийные участки яичника становятся прозрачными.

5. *Постнерестовая стадия.* Возможно, что после выхода яиц гонада возвращается в исходное положение, поэтому креветки на этой стадии отличаются от неполовозрелых самок только размерами.

Сформировавшиеся яйца десятиногих ракообразных одеты в несколько яйцевых оболочек. На их развитие впервые обратил внимание К. Янг (Yonge, 1937). Теоретически он допускал, что яйца ракообразных имеют две непротоплазматические мембраны, в середине которых образуется хитин с помощью эпикутикулярной субстанции. У ракообразных из рода *Homarus* внутренняя мембрана формируется эпителием яичника. Наружная мембрана образуется из «цементных желез», находящихся на плеоподах самки. Протоки желез проходят до перистых щетинок, и «цемент» проникает к яйценосным щетинкам. Освобождение «цемента» наблюдается в тот момент, когда яйца приклеиваются к щетинкам с помощью цементирующей жидкости и наружной мембраны либо яйцевой капсулы. Цементные железы структурой напоминают тугементальные железы и являются активными только при циклах размножения.

Яйцевые оболочки образуются самой яйцеклеткой и, следовательно, являются первичными (Cheung, 1966). Предполагается, что яйцевая оболочка омара состоит из пяти мембран, следующих одна за другой (рис. 55). Первые три слоя было предложено назвать трихроматической мембраной, которая встречается у всех изученных представителей десятиногих раков. Четвертый слой был найден у *Homarus* и *Scarcinus* только на поздней эмбриональной стадии развития, пятый, появляющийся аналогично четвертому, можно найти только в старых прикрепленных яйцах омара.

Первая, или желточная, мембрана содержит воду на ранней ооцитной стадии — когда ооциты имеют первый «надрез» на синцидиальной зародышевой зоне (рис. 56). Желтковая мембрана в начале развития очень тонкая, затем она формируется с помощью конденсации цитоплазмы. Позже на ней появля-

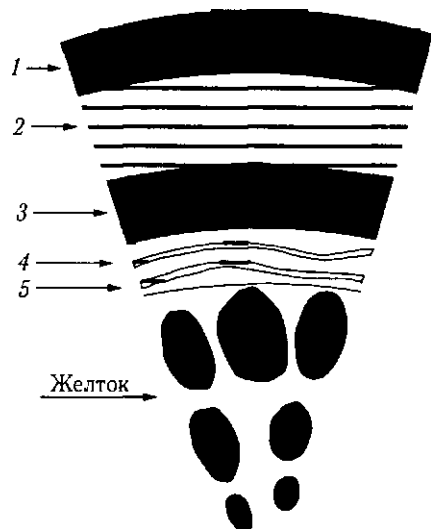


Рис. 55. Гипотетическая схема яйцевой оболочки *Homarus*:

1—5 — яйцевые мембраны. Слои 1—3 — составляют трихроматическую мембрану (по Т. Cheung, 1966)

ются фолликулярные либо акцезорные ядра, которые собираются в форме моноядерного шара (рис. 56). У представителей Рафипае моноядерный слой превращается в яйцевую оболочку.

На свежих яйцах Сагстш установлено, что сначала только одна мембрана обволакивает яйцо. Между мембраной и яйцом образуется пространство. После формирования мембраны уже через 1,5 или 2 ч в яйцах начинает образовываться внутренний слой. Сначала он формируется вблизи желтка. Следующая стадия наблюдается тогда, когда первая и последняя мембраны образуют два concentрических кольца вокруг желтка (рис. 57). Второй слой образуется вследствие отвердения жидкости, выделяющейся яйцом при его откладывании. На более поздних стадиях развития образуется хитиновая оболочка. При этом функция «цементных желез» не связа-

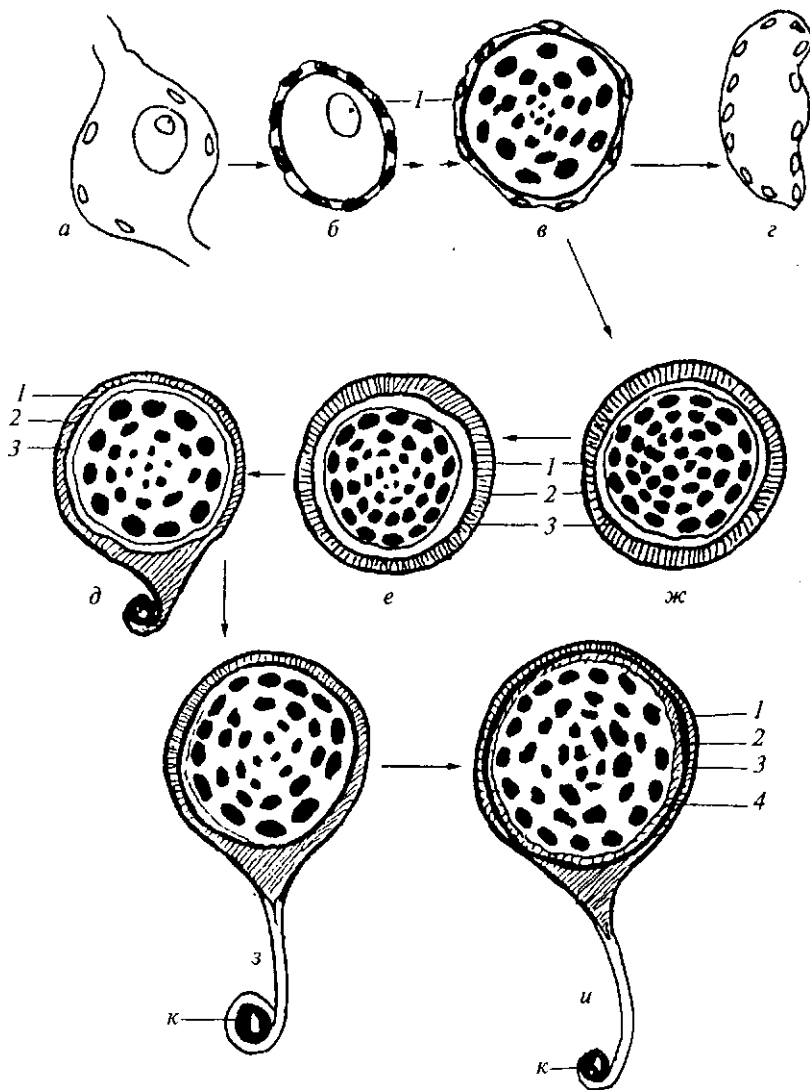


Рис. 56. Гипотетическое описание формирования яйцевой оболочки и прикрепления яиц Сагстш:

a — ранний ооцит в незрелом яичнике; *б* — фолликулярное ядро с окружающей средой ооцита; *в* — зрелое яйцо в яичнике; 2 — пустая фолликула; *е, ж* — отложенное яйцо и формирование трихроматической мембраны; *д, з* — формирование канатика (*к*); *и* — зрелое прикрепленное яйцо с глазами пятнами, образованными слоем 4

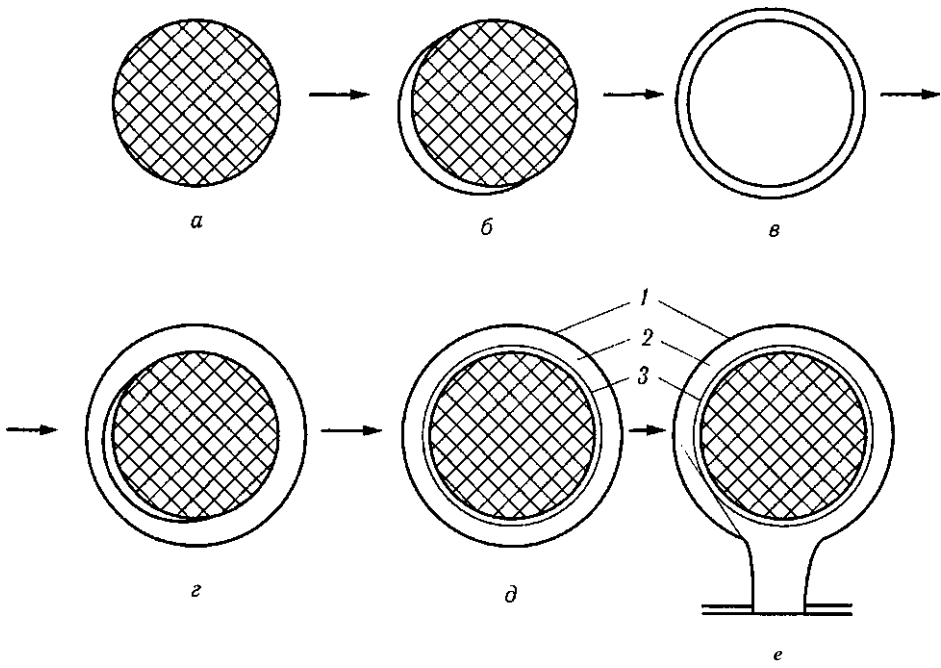


Рис. 57. Последовательность формирования яйцевой оболочки и прикрепления яиц у *Carcinus*:

a — отложенное яйцо; *б-г* — образование пространства между слоем / и желтком; *д* — эксцентрические слои (1—3) вокруг желтка; *е* — стадия, при которой происходит формирование нити (по Т. Cheung, 1966)

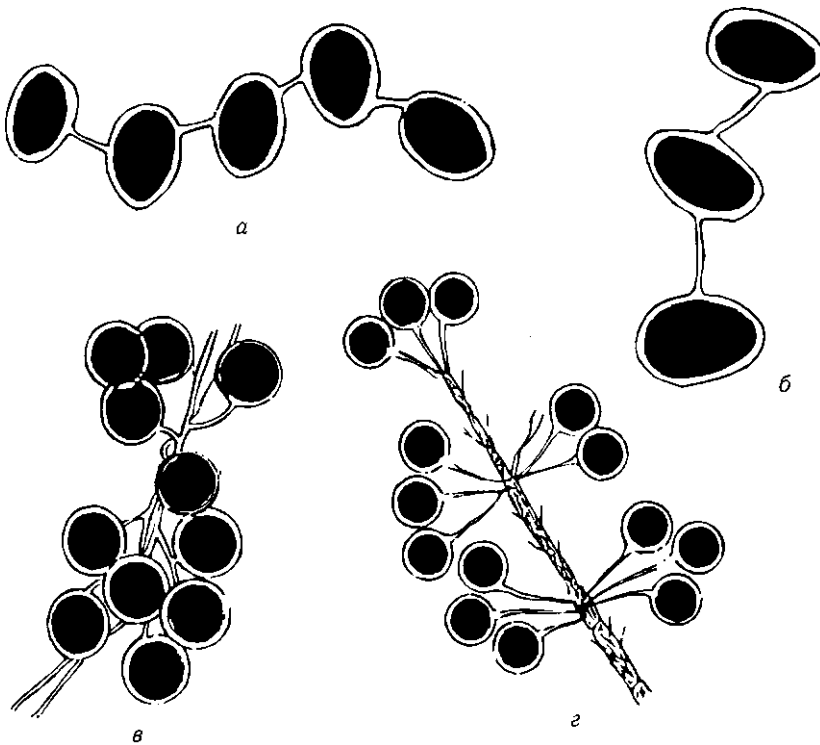


Рис. 58. Способ прикрепления яиц у черноморских *Oesaroëa*:

a - *Star^on* стагпюп, *б* — *CaШапава* роп^са, *в* — *Caгошив* тесШегтапев, *г* — *PorceПана longirostris* (по З.А. Виноградовой, 1951)

на с образованием яичевой оболочки; возможно, эта функция заключается в образовании среды для яиц, или, по-видимому, «цемент» стимулирует отвердение яичевых оболочек.

Во время формирования четвертой яичевой оболочки начинает развиваться ножка, или канатик, служащий для прикрепления яйца к плеоподам (рис. 57). Однако его образование необязательно для всех видов десятиногих раков. Так, он совершенно отсутствует у яиц Penaeidae и других групп, яйца которых выбрасываются непосредственно в планктон.

Канатики, с помощью которых яйца прикрепляются к плеоподам, могут быть разных типов. Для черноморских Decapoda известно три типа прикрепления яиц (Виноградова, 1951). У малоподвижных видов, имеющих относительно крупные яйца, последние подобно ожерелью нанизаны на одну тонкую нить. В свою очередь, нить крепится с помощью цементирующей жидкости к абдоминальным ножкам самки. Такой способ наблюдается у креветок *Callinassa pontica* и *Crangon crangon* (рис. 58). У других, также малоподвижных видов, например *Pisidia longimana*, *Diogenes pugilator*, каждое яйцо окружено плотной оболочкой, переходящей в узкую тонкую пленку, которая прикрепляется непосредственно к членикам абдоминальных ног самок, причем к кончику каждого членика прикрепляются по три яйца. В третьем случае яичевая оболочка заканчивается также тонкой нитевидной ножкой. Яйца располагаются наподобие плодов на виноградной кисти. Такой характер прикрепления наблюдается у крабов с высокой индивидуальной плодовитостью: *Carcinus mediterraneus*, *Eriphia verrucosa*, *Portunus holsatus* (рис. 58).

Каждый из упомянутых выше способов прикрепления яиц отражает все бьшшую степень усложнения форм приспособления организма к сохранению яиц в связи с увеличением плодовитости (Виноградова, 1951).

ПЛОДОВИТОСТЬ

Плодовитость — это количество яиц, продуцируемых одной самкой за период размножения. В понятие индивидуальной плодовитости вкладывается то количество яиц, которое вынашивается самкой за один нерест. Однако многие виды десятиногих раков на протяжении года могут откладывать яйца и вынашивать их по нескольку раз. Поэтому для полного представления о годовой плодовитости необходимо знать, сколько раз в течение года размножается данный вид. Вместе с тем у многих видов период размножения значительно растянут во времени, развитие яиц проходит порциями, в результате чего одна и та же самка может давать на протяжении года несколько пометов.

Обычно количество яиц на плеоподах самки легко подсчитать под микроскопом при небольшом увеличении. Для тех животных, которые откладывают большое количество яиц, взвешивают все яйца, затем берут навеску, например 1 г, и считают в ней все яйца с дальнейшим пересчетом. Предложен и иной способ (Ros, Menocal, 1978), при котором используют раму с натянутым на нее шелковым газом, через который яйца проходят под небольшим давлением и поступают на коллектор. Подсчеты производят волюнометрически или описанным выше весовым способом, предварительно добиваясь гомогенного распределения яиц.

Количество яиц у животных одного и того же вида часто бывает разным. В значительной степени оно зависит от возраста самки либо от усло-

вий окружающей среды. Зависимость количества яиц от длины тела самки выражается степенной функцией (Табунков, Алехнович, 1980):

$$F = mL^k,$$

где F — количество яиц; L — длина самки; m, k — константы, вычисленные методом наименьших квадратов. Иногда принято вычислять относительную плодовитость: это отношение абсолютной плодовитости, выраженной в весовых единицах, к массе тела животного (Стрельникова, 1980).

Для отдельно взятых видов характерны индивидуальные величины плодовитости. Наибольшая плодовитость достигается у крабов и, возможно, у креветок семейства Penaeidae, которые выбрасывают оплодотворенные яйца непосредственно в толщу воды, где происходит их эмбриональное развитие.

Как правило, для животных с большим количеством яиц типично уменьшение размеров последних. Известно, что крупные яйца десятиногих ракообразных содержат большое количество жира и характеризуются более низкой плотностью по сравнению с мелкими. У раков-отшельников *Calcinus obscurus*, *Clibanarius albiditis* плодовитость больше в том случае, если особи живут в раковинах гастропод с большим внутренним объемом, но имеющих небольшую массу (Bertness, 1981).

После оплодотворения прикрепленные к плеоподам яйца, развиваясь, увеличиваются в размерах. Так, у креветки *Macrobrachium* отмечено три стадии развития яиц: 1) сразу после оплодотворения; 2) яйца с наличием глазков; 3) яйца перед выклевом (Shacun-tala, 1977). При этом сырая масса яиц, от первой стадии до последней, повышается на 17 %; увеличивается также количество воды в яйцах от 64 до 81 %, что, возможно, облегчает процесс выклева благодаря повышению осмотического давления внутри яйца.

Не у всех десятиногих раков яйца проходят нормальное развитие. Например, у креветки *Penaeus monodon* не все яйца оплодотворяются, и этому способствуют разносторонние нарушения цитоплазмы или бактериальные загрязнения. Развитие некоторых яиц проходит аномально, науплии таких яиц характеризуются наличием различных уродств, коэффициент выклева не превышает 32 % (Primavera, Posadas, 1981).

Таблица 5

Характеристика яиц черноморских Decapoda

Вид	Плодовитость, шт.			Длина самки, мм		Диаметр яйца, мм	
	средняя	минимальная	максимальная	минимальная	максимальная	минимальная	максимальная
<i>Athanas nitescens</i>	98	9	212	9	19,5	0,311	0,56
<i>Pisidia longimana</i>	139	14	265	3,8	6,0	0,25	0,43
<i>Hippolyte longirostris</i>	240	138	324	10,0	16,0	0,20	0,34
<i>Callinassa pestai</i>	374	172	598	46,0	116,0	0,83	1,20
<i>Diogenes pugilator</i>	679	266	1415	15,0	23,0	—	—
<i>Macropodia longirostris</i>	452	158	758	9,1	13,4	0,50	0,53
<i>Palaemon adspersus</i>	1298	160	3603	47,0	75,0	0,51	0,60
<i>Crangon crangon</i>	1328	151	3703	59,0	79,0	0,53	0,71
<i>Palaemon elegans</i>	1818	159	7000	37,0	48,0	0,49	0,72
<i>Pilumnus hirtellus</i>	498	1120	4200	11,2	16,9	0,32	0,41
<i>Xantho poressa</i>	2632	501	7654	10,0	20,5	0,34	0,39
<i>Macropipus arcuatus</i>	13 726	1095	31 624	14,0	17,0	0,27	0,32
<i>Pachygrapsus marmoratus</i>	25 948	963	87 000	13,0	21,9	0,38	0,42
<i>Macropipus holsatus</i>	67 781	983	112918	15,0	27,0	0,26	0,29
<i>Eriphia verrucosa</i>	120 309	61 914	131 209	51,0	65,0	0,50	0,55
<i>Carcinus mediterraneus</i>	124 287	10 000	351 000	60,0	73,0	0,34	0,53

Развитие яиц десятиногих раков, как и других водных беспозвоночных животных, может быть нормальным только при известной закономерности: температура, при которой происходит развитие, должна быть постоянной, сроки размножения зависят от географической принадлежности вида (Crisp, 1957).

Плодовитость многих видов десятиногих раков хорошо изучена. Имеются данные о плодовитости некоторых видов залива Петра Великого на Дальнем Востоке (Микулич, Козак, 1971), а также некоторых видов семейства Hippolytidae из Охотского моря (Табунков, Алехнович, 1980). В наибольшей степени исследования плодовитость десятиногих раков Черного моря (Виноградова, 1951; Кривошей, 1960; Закутский, 1962; Григорьев, 1965; Булгурков, 1970). Усредненные данные о плодовитости черноморских десятиногих раков приведены в табл. 5.

Таким образом, среди черноморских Decapoda наибольшей плодовитостью характеризуются крабы, наименее плодовитыми являются креветки. Однако, несмотря на большую плодовитость крабов, у которых сырая масса яиц может достигать 12,7–18,8 % общей массы самок, энергия, затрачиваемая на размножение, сравнительно низкая. Так, у *Scarcinus mediterraneus* и *Pachygrapsus marmoratus* она в среднем составляет соответственно 0,11 и 0,05 % затрат энергии на дыхание самок за период развития яиц (Аболмова, 1973).

ЭМБРИОГЕНЕЗ

У большинства видов десятиногих раков яйца относятся к меробластическому типу и характеризуются наличием большого количества желтка. Однако для некоторых креветок, например семейства Penaeidae, типичны яйца голобластического типа — с меньшим количеством желтка. В зависимости от типа яиц определяется будущее развитие эмбриона. Из яиц голобластического типа эмбрион развивается до стадии науплиса, из яиц меробластического типа — зоэа. Яйцам голобластического типа свойственно полное равномерное дробление, стадия бластулы и процесс гастрюляции проходят путем инвагинации. Для яиц меробластического типа характерно полное дробление, закладка бластодермы и образование зародыша осуществляются из зародышевого пятна.

Дробление. Этим процессом начинается первый этап развития эмбриона. Ядра, которые делятся сразу после оплодотворения, образуют отдельные дочерние клетки, или бластомеры. У речного рака на первой стадии дробления ядра передвигаются на поверхность яйцеклетки и образуют бластодерму (рис. 59). При этом желток временно разбивается на первичные желточные пирамиды по количеству клеток бластодермы, в центре остается небольшое безъядерное тело. Клеточные границы появляются на стадии 512 ядер (Zehnder, 1934). Однако у других видов, как это наблюдается у рака-отшельника *Eupagurus predeauxi*, клеточные границы довольно поверхностные, деление ядер происходит в отсутствие плазмотомии. Полное разделение бластомеров совершается позже, но на короткое время. Клеточные границы снова исчезают, и формируется бластодерма. Обычно первые клеточные границы у упомянутого рака-отшельника появляются уже на стадии восьми ядер. На этой же стадии отделяется еще один бластомер (более крупный) — зачаток вителлофагов. На стадии 32 бластомеров начинается образование бластодермы вокруг инертной массы желтка. После седьмого деления образование бластодермы становится асинхронным, производные зачатка вителлофагов начинают вгибаться в середину желтка. Здесь проис-

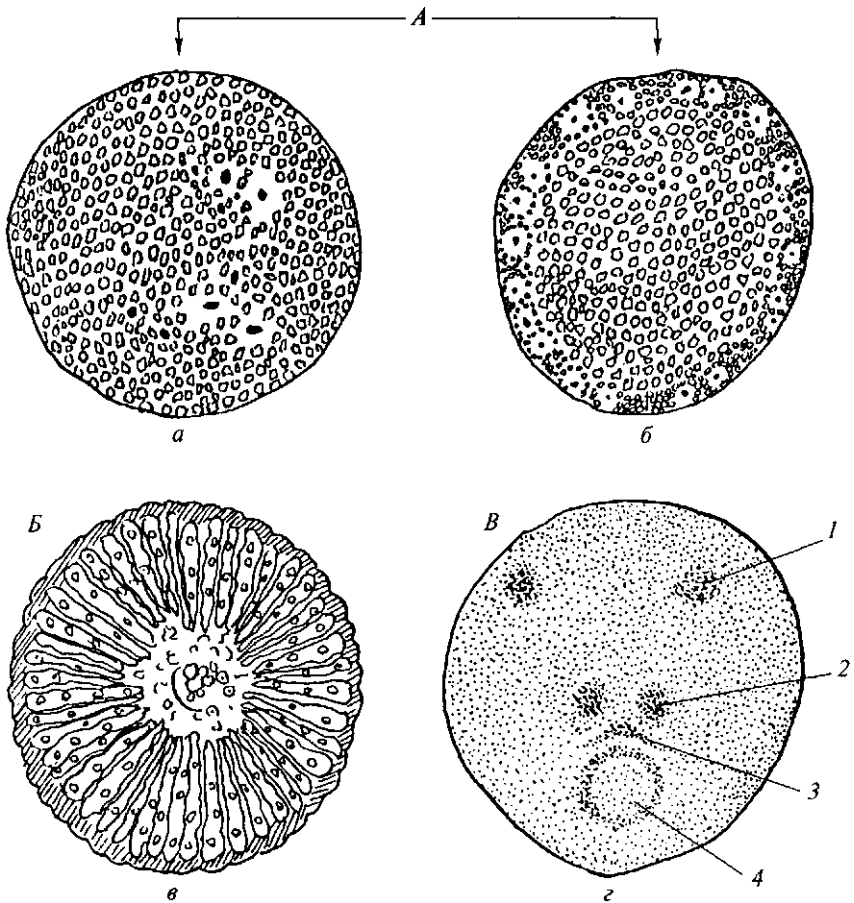


Рис. 59. Дробление яйца и формирование зародышевого пятна рака:

A — поверхностное дробление: *a* — поверхностное дробление с ядром внутри желтка, *б* — выход ядер на поверхность желтка; *Б* — деление желтка на пирамиды и образование бластодермы в яйце; *В* — ранняя стадия дифференциации зародышевых пятен: 1 — головная лопасть, 2 — торакоабдоминальный зачаток, 3 — мезодерма, 4 — энтодерма (из Н.А. Иоффе, 1962)

ходят впячивания и других, более крупных бластомеров — зачатка мезодермы. Восемь эктодермальных телобластов впереди бластопора дают затем всю эктодерму науплиальных сегментов, все последние эктодермальные бластомеры зародышевого диска тратятся на образование только науплиальной эктодермы (Krainska, 1934). У другого представителя десятиногих раков — лангуста *Panulirus japonicus* — клеточные границы появляются на стадии 16 бластомеров. При этом бластоцель, или сегментарная полость, заполняется желтком и образуется очень большое центральное тело (Shiino, 1950). На этом основании было отмечено (Иванова-Козас, 1979), что такое дробление фактически отличается от поверхностного только ранним образованием бластодермы. У голландского краба *Rhithropanopeus harrisi* наблюдается переход к неполному дроблению на стадии восьми бластомеров, при переходном дроблении отмечены следы спирального дробления (Lawinsky, Weglarska, 1959). У речного рака в области более интенсивной пролиферации клеток бластодермы (которая соответствует вентральной стороне эмбриона) зародышевое пятно вырисовывается постепенно. В задней части эмбриона наблюдается дисковидное скопление клеток — зачаток энтодермы и мезодермы (рис. 60). С этого момента бластодерма становится эктодермой.

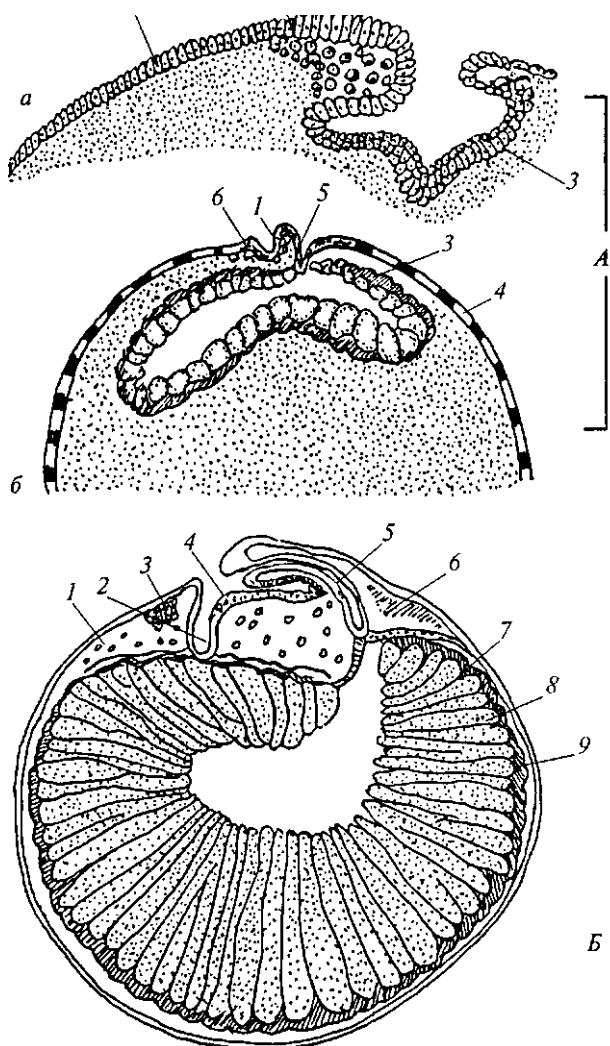


Рис. 60. Формирование зародыша рака:

А — гастрюляция на продольном срезе: *а* — начало гастрюляции, *б* — развитие энтодермы после закрытия бластопора (на стадии науплиальных конечностей); / — мезодерма, 2 — вторичная мезодерма, 3 — энтодерма, 4 — экзодерма, 5 — проктодиум, 6 — стомодиум; *Б* — продольный разрез зародыша на стадии закладки ходильных ног: / — мезодерма, 2 — стомодиум, 3 — надглоточный ганглий, 4 — брюшной нервный столб, 5 — прокиодиум, 6 — сердце, 7 — энтодермальная пластинка, 8 — вторичные, желтковые пирамиды, 9 — печеночная энтодерма (из Н.А. Иоффе, 1962)

Гастрюляция. Первыми организованными группами клеток в эмбрионе являются так называемые зародышевые листки. Зародышевые листки — это эктодерма, образующая наружный покров эмбриона; энтодерма, лежащая под эктодермой и формирующая выстилку полости первичной кишки; мезодерма, развивающаяся между эктодермой и энтодермой.

У речного рака в то время, когда бластодерма становится эктодермой в области зародышевой ленты, закладываются органы: два зачатка головных лопасти и парная закладка торакоабдомина. Дисковидный зачаток энтодермы и мезодермы начинает впячиваться.

В этом и выражается процесс гастрюляции (Иоффе, 1962). Он начинается с задней половины зачатка энтодермы и мезодермы. Обычно гастрюляция совершается путем иммиграции, но иногда в бластопоральной области образуется небольшое впячивание. Втянутые вовнутрь клетки представляют собой недифференцированную мезодерму. Такое явление наблюдается у *Panulirus japonicus* и у *Squilla oratoria* (Shiino, 1950). У креветки *Palaemon varians* впервые втянутые вовнутрь клетки становятся вителлофагами, последние клетки энтодермы разделяются на эктодермальную и ме-

зодермальную пластинки. В последней различают три части: так называемую головную, или науплиальную, мезодерму, питающую антеннальные и мандибулярные сегменты; мезодерму тельсона; мезодермальные телобласты, от которых происходит мезодерма всех остальных сегментов тела. Клетки науплиальной мезодермы двигаются вперед и образуют две ленты, расходящиеся впереди, над ними эктодерма уплотняется и зародышевый диск приобретает характерную U-образную форму. Брюшная часть мезодермы развивается из медиальных мезотелобластов. Однако не все метанауплиальные сегменты формируются за счет телобластов. Оба максиллярных сегмента имеют нетело-бластическое происхождение (Weygoldt, 1961). У рака-отшельника *Pagurus samuellis* сначала видны только две пары первичных мезотелобластов — по четыре с каждой стороны (Oishi, 1960), у *Eupagurus prideauxi* ботыная часть эктодермы зародышевого диска и мезодермы, образовавшейся во время гастрюляции, используется на строительство трех науплиальных сегментов. Последние, кроме преантеннального, формируются за счет эктодермальных и мезодермальных телобластов. При образовании первых четырех метанауплиальных сегментов в делении энтобластов наблюдаются некоторые неправильности, но последние сегменты формируются каждый из восьми мезодермальных и 17 эктодермальных клеток. Дуга телобластов смыкается в кольцо, и благодаря этому торакоабдоминальный отросток принимает цилиндрическую форму (Kraïnska, 1934). Таким образом, имеется мнение (Иванова-Казас, 1979), что тел области чешкий способ формирования метанауплиальных сегментов является характерным признаком всех высших раков. По способу отделения мезодерма десятиногих раков разделяется на две основные части: науплиальную, образующуюся в процессе гастрюляции, и метанауплиальную, которая формируется в начале роста.

У некоторых представителей отряда Decapoda, таких как креветка *Lucifer*, наблюдается настоящая инвагинация (Brooks, 1882). Гастрюляция путем типичной инвагинации отмечена также у речного рака. Она начинается с неглубокого впячивания, причем бластопор быстро закрывается (рис. 60). На зародышевом пятне сначала образуются пять накоплений клеток, обусловленных их усиленной пролиферацией: на заднем конце формируется бластопоральная область, перед ней еще пара накоплений (торакоабдоминальный зачаток), спереди — пара головных лопастей. В области торакоабдоминального зачатка закладываются стодеум (передняя кишка) и проктодеум (задняя кишка). Часть мезодермы распространяется под зародышевой лентой до головных лопастей. Из эктодермы этой части образуются три науплиальные конечности, имеющие вначале вид сгущения эктодермы, затем ее складок (рис. 60). Первая пара закладывается на уровне ротового впячивания, стенки которого представляют собой энтодерму. Одновременно из области передней губы бластопора мигрируют клетки мезодермы, рассеивающиеся под эктодермой. Задняя пара науплиальных конечностей закладывается впереди торакоабдоминального зачатка, приобретающего овальную форму с анальным отверстием посередине. У эмбрионов речных раков бластодермальной области по расположению соответствует проктодеум. Благодаря деятельности телобластов задний конец зародыша постепенно удлиняется (зародышевый диск преобразуется в зародышевую ленту), однако бывшая бластопоральная область сохраняет терминальное положение. Именно здесь, на заднем конце зародыша, совершается позднее впячивание проктодеума, стадеум образуется далеко впереди между головными лопастями и никакого отношения к бластомерам не имеет. Не только стодеум, но и проктодеум образуются впереди бластопора (Reichenbach, 1888).

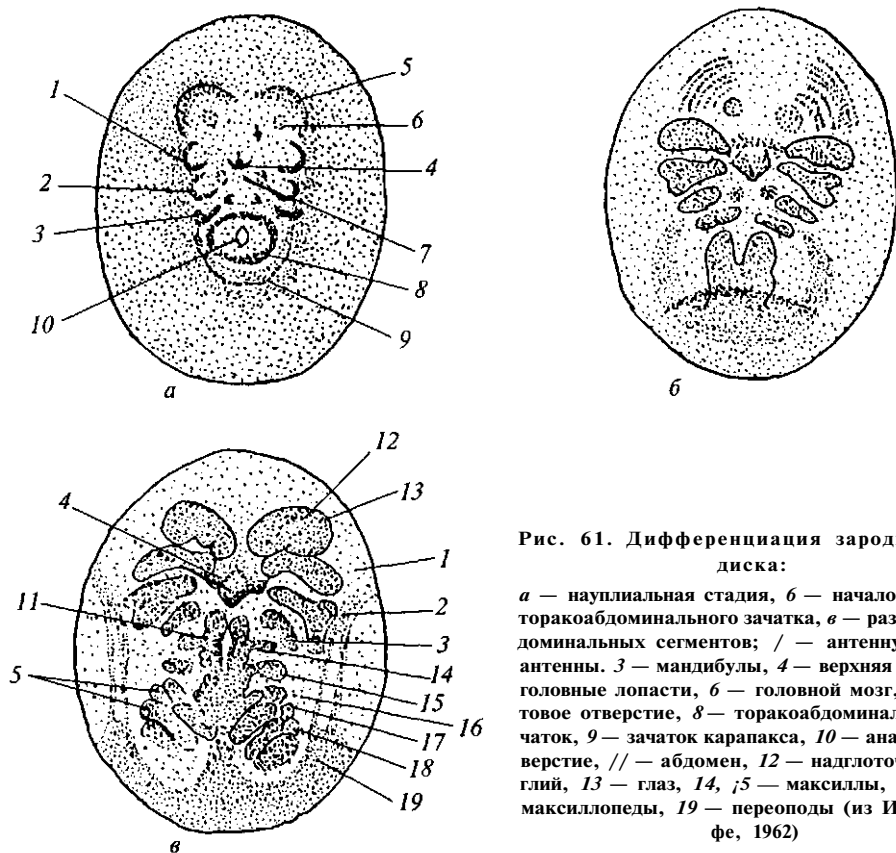


Рис. 61. Дифференциация зародышевого диска:

a — науплиальная стадия, *б* — начало развития торакоабдоминального зачатка, *в* — развитие абдоминальных сегментов; / — антеннулы, 2 — антенны. 3 — мандибулы, 4 — верхняя губа. 5 — головные лопасти, 6 — головной мозг, 7 — ротовое отверстие, 8 — торакоабдоминальный зачаток, 9 — зачаток карапакса, 10 — анальное отверстие, // — abdomen, 12 — надглоточный ганглий, 13 — глаз, 14, 15 — максиллы, 16—18 — максиллопеды, 19 — переоподы (из И.А. Иоффе, 1962)

В яйцах, обогащенных желтком, как это наблюдается у речного рака, инвагинирующим клеткам при заглублении приходится преодолевать значительное механическое сопротивление желтка. Во время развития гастротелля эндодермальные клетки продолжают отходить в глубь желтка цельным слоем, не теряя связи между собою. Желток при этом постепенно просасывается сквозь клеточные стенки инвагинирующего слоя. Эндодермальные клетки, обогащенные желтком, вытягиваются во вторичные желтковые пирамиды, на которые разбивается желток.

У речного рака параллельно с гастротелляцией из торакоабдоминального зачатка снова начинается развитие конечностей, но уже науплиальных. Передний край торакоабдоминального зачатка становится эктодермальной зоной нарастания, и здесь же концентрируются также клетки мезодермы нарастающих сомитов и закладываются зачатки метанауплиальных ротовых конечностей: двух пар челюстей и трех пар ногочелюстей. Эти зачатки разрастаются на поверхности желтка. Во время закладки торакоабдоминального зачатка пяти пар переопод и шести пар плеопод направление нарастания изменяется и образуется языкообразная пластинка абдомена, загибающаяся вперед (рис. 61). На конце абдоминального отдела располагается проктодеум, развивающийся в целую эктодермальную кишку, которая простирается вдоль всех абдоминальных сегментов и немного захватывает торакальные сегменты.

Зачатки как науплиальных, так и метанауплиальных конечностей имеют характерное для раков расщепление на экзоподит и эндоподит. Мандибулы и максиллы опаздывают в развитии и расщеплении. Закладывается карапакс.

В области соприкосновения проктодеума со стенкой эктодермального мешка закладывается эктодермальная пластинка, содержащая желток. Из нее развивается вся эктодермальная кишка. В области средней части карапакса из стодеума развиваются пищевод и желудок. Задняя кишка имеет также эктодермальное происхождение. Гепатопанкреус развивается из желточной эктодермы (Иоффе, 1962).

ОРГАНОГЕНЕЗ

Процессы образования органов ракообразных, как упоминалось, берут начало от трех зародышевых листков. Отдельные органы являются производными эктодермы, мезодермы и энтодермы.

Эктодерма. Производным эктодермы можно считать хитин. Последний выделяется на поверхности эктодермы и превращается в гиподерму. Из эктодермы развиваются жабры, чувствительные щетинки, кожные железы и карапакс, который закладывается еще на стадии науплиуса. Одной из важных производных эктодермы является нервная система. Так, в эктодерме зародыша речного рака с ректрального конца между конечностями каждой пары одновременно с их закладкой возникает пара зачатков ганглиев брюшной цепочки в виде группы «светлых клеток». Передняя пара принадлежит мандибулярному сегменту. Надглоточный ганглий возникает из трех парных зачатков: а) передний первичный ганглий, возникающий из головных лопастей, боковые части которых дают, кроме того, оптические ганглии, связанные с глазами; б) пара ганглиев антеннул; в) пара ганглиев антенн. У *Squilla oratoria* и *Panulirus japonicus* каждая из головных лопастей эмбриона подразделяется на три части. Из медиальных частей развиваются протоцеребриальные ганглии, промежуточные части дают начало зрительным ганглиям, латеральные — сложным глазам (Shiino, 1942). Висцеральный ганглий развивается за счет эктодермы стодеума. У креветки *Palaemonetes varvans* протоцеребриальные и зрительные ганглии закладываются независимо. Позже они объединяются, вследствие чего коммисура зрительных ганглиев и коннективы, связывающие зрительные ганглии с дейтоцеребриальными, проходят сквозь протоцеребрум. В конце эмбрионального развития все эти нервные пути образуют единую массу с прото- и дейтоцеребриальными коммисурами (Weygoldt, 1961).

Развитие нейросекреторной системы ракообразных изучено на примере краба *Pvithropanopeus harrisi tridentata* на поздних стадиях развития (Fridel, 1979). На последней эмбриональной стадии нейросекреторные железы локализуются как в глазном стебельке, так и в головном мозге и то-раксальной ганглиевой массе. Рассмотрим отдельно нейросекреторные железы в каждом из названных отделов.

Глазной стебелек. X-органы находятся в области наружной поверхности глазного стебелька, где располагаются две или три большие железы рядом с сосковидной сумкой этого органа. Эти железы на поздней эмбриональной стадии развития имеют нейробластическое происхождение (рис.62). Диаметр первичных нейросекреторных желез составляет 7,16 — 16,7 мкм, их ядра сравнительно большие и достигают 6,5—10,7 мкм. Железы характеризуются отсутствием большой цитоплазмы по сравнению с более поздними стадиями развития, если сравнивать с нейробластами, они несколько короче. В цитоплазме имеются гранулы. Кроме того, X-орган уже на ранних стадиях развития содержит луковичные тела, диаметр которых составляет 3—17 мкм. Среди первичных нейросекреторных желез, локализованных внутри X-органа, отмечена митотическая активность. Пер-

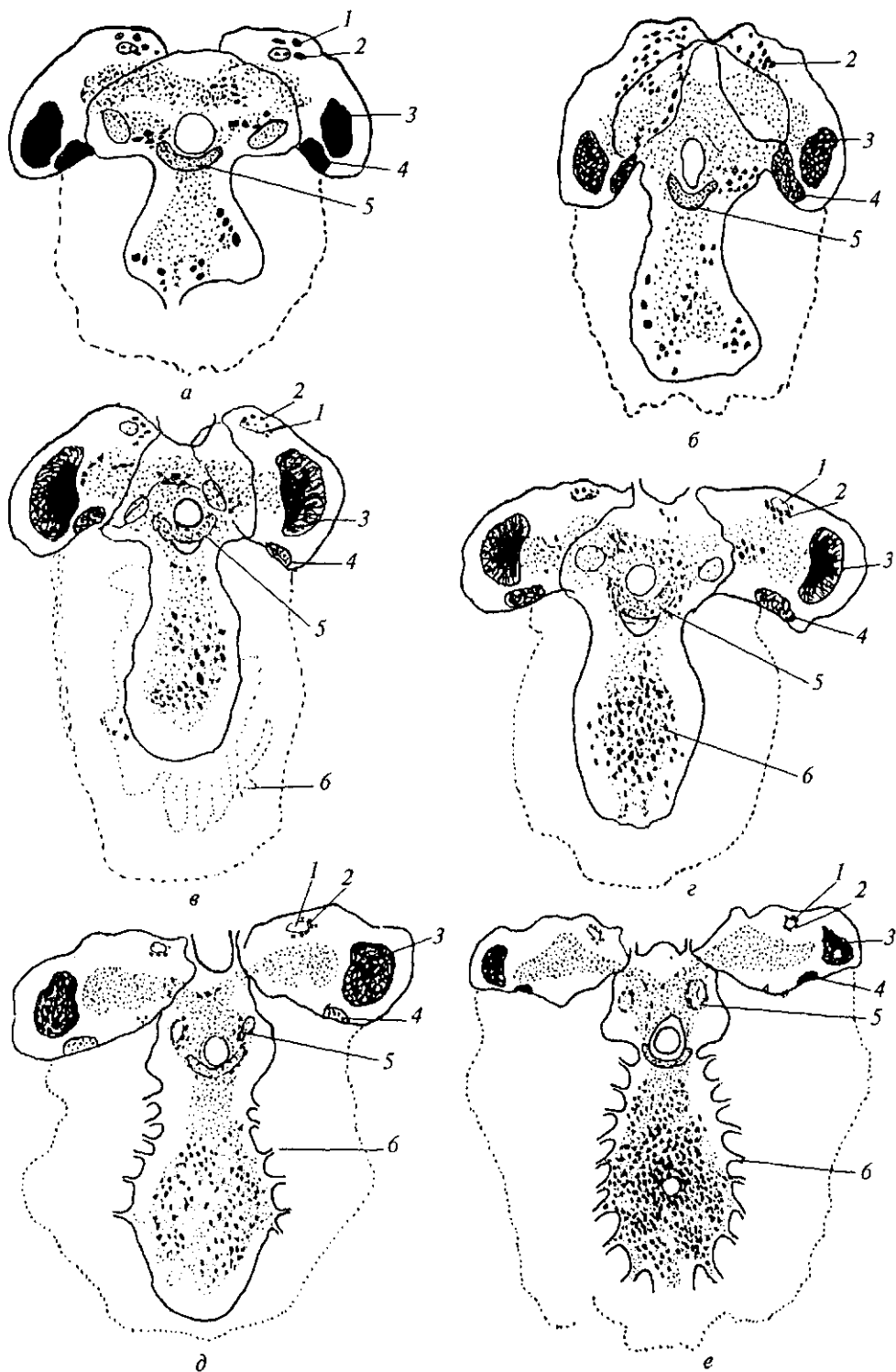


Рис. 62. Расположение нейросекреторных клеток и нейрогормональных органов в центральной нервной системе голландского краба:
a — эмбрион в конце яйцевого развития, *б—д* — зона первой—пятой стадий развития, *е* — мегалопа; / — папиллярный мешок X-органа, 2 — нейросекреторные железы, 3 — роговица глаза, 4 — синусная железа, 5 — посткоммиссуральный орган, 6 — ганглиевые нервы (по Pnclcl, 1979)

вичные нейросекреторные клетки и луковичные тела концентрируются на отдельной площади вокруг сенсорного мешочка. Синусная железа напоминает форму жезла и служит резервуаром на поздней эмбриональной стадии.

Тораксальная ганглиевая масса. В конце эмбрионального развития нейросекреторные железы этой части тела животного имеют морфологическое сходство с железами, расположенными в глазном стебельке и головном мозге. Они локализируются в периферической части филamentos форменных структур. Второй центр наивысшей концентрации нейросекреторного материала находится под пищеводом и нижней долей тритоцеребрума и торакальными ганглиевыми массами. Этот орган, рассмотренный как секреторный, начинает дифференцироваться уже на поздней эмбриональной стадии.

Развитие сложных глаз. У креветок семейства Alpheidae общие зачатки сложных глаз и зрительных ганглиев имеют форму дисков, разделяющихся на два слоя: наружный ретинальный и внутренний ганглиогенный. Из ретинального слоя развиваются все элементы омматидиев, из ганглиогенного — зрительные ганглии (Herrick, 1889).

Общая схема развития сложного глаза заключается в том, что его отделенный зачаток сначала представляет собой эпителиальную пластинку с многоядерным расположением ядер. Затем ядра группируются в колонки — зачатки омматидиев. Самый поверхностный слой клеток выделяет кутикулу, разделенную на кутикулярные линзы. У десятиногих раков количество омматидиев достигает нескольких тысяч, и новообразованные омматидии располагаются по всей поверхности глаза, как это наблюдается у креветок семейства Palaemonidae. Обычно в каждой омматидии наблюдаются две корниагенные клетки, глубже располагаются четыре клетки, образующие хрустальный конус. Более глубокие слои клеток накапливают пигмент и формируют ретикулу. На внутренней стороне клетки ретикулы выделяют рабдом, от концов которого отходят нервные волокна, составляющие зрительный нерв (рис. 63).

В эмбриогенезе десятиногих раков можно наблюдать науплиальный глазок. В развитии зрительной системы он развивается первым, однако, как показано при изучении креветки *Squilla oratoria* (Shiino, 1942), после развития сложных глаз последние редуцируются и остаются недоразвитыми.

Мезодерма. У десятиногих раков такие органы, как мускулатура верхней губы, пищевод, жевательная часть желудка и мышцы глазных стебельков, образуются из мезодермы. При этом путем миграции клеток от головных лопастей возникает так называемая преантеннальная мезодерма, дающая начало упомянутым органам.

Из науплиальной мезодермы развиваются соединительно-тканевые органы и мышцы конечностей. Вначале они лежат на брюшной стороне зародыша, затем парные сомиты распространяются по сторонам зародыша и сближаются на спинной стороне. При этом каждый сомит расчленяется на два плотных скопления клеток — дорсальное и вентральное. Вентральное скопление образуется за счет клеток, проходящих от медиальной пары телобластов, медиальное — от двух латеральных групп телобластов. Задняя аорта представляет собой непосредственное продление сердца и развивается подобным образом. Из этих же органов развиваются и кровеносные сосуды. У креветок *Palaemonetes varians* головные и печеночные артерии образуются из выростов сердца. От задней аорты происходят зачатки двух нисходящих артерий, из которых левая затем редуцируется. От первой нисходящей артерии берет начало субнейтральная артерия, проходящая рядом с брюшной нервной цепочкой (Weygoldt, 1961).

Производными мезодермы можно считать также антеннальные и максиллярные железы, закладывающиеся почти одновременно, затем у

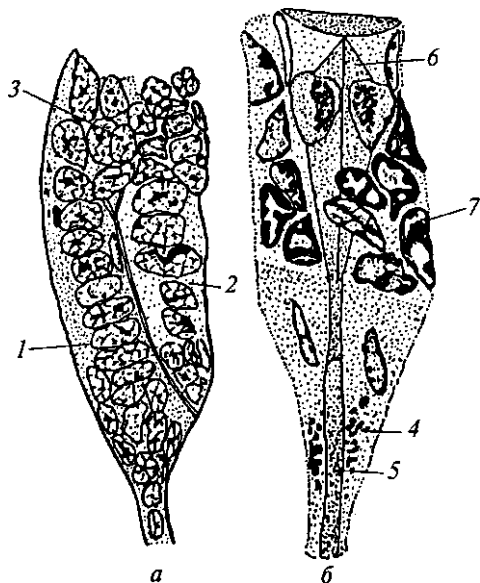


Рис. 63. Развитие сложных глаз у Palaemonidae: *a* — зачаток глаза и мозга на продольном срезе, *б* — формирование оммата; 1 — зачаток глаза, 2 — глазной ганглий, 3 — зачаток мозга, 4 — пигмент, 5 — рабдом, 6 — хрустальный конус, 7 — ядра ретиальных клеток (из О.М. Иванова-Казас, 1979)

десятиногих раков они редуцируют и перестают действовать уже на первых послеличиночных стадиях развития.

Эндодерма. Из эндодермы развиваются органы пищеварения. Эндодерма десятиногих раков разделяется на желточную и кишечную. Кроме того, у многих видов образуются первичные и вторичные желточные клетки, отделяющиеся еще до начала гастрюляции. Наблюдается тенденция к независимому и бо-

лее раннему отчленению желточной эндодермы. Желточный мешок, обеспечивающий питание зародышу, образуется из клеток, которые мигрировали вовнутрь в процессе гастрюляции, вителлофаги дегенерируют рано. Это относится как к первичным, так и ко вторичным желтковым клеткам, что наблюдается у многих представителей отряда Оесарооа (Бпйпо, 1950). В задней части желточного мешка находится эпителиальная пластинка, которая затем вгибается в каудальную папиллу и приобретает форму трубки. Из нее и формируется средняя кишка, из желточного эпителия образуются лопасти гепатопанкреаса, однако у речных раков желточный эпителий (вторичные желточные пирамиды) полностью разрушается (Иванова-Казас, 1979).

ИНКУБАЦИОННЫЙ ПЕРИОД

Весь инкубационный период и соответственно эмбриональное развитие у разных представителей десятиногих раков могут продолжаться разное время. В значительной степени этот период зависит от географической принадлежности вида. Например, у пресноводного тропического вида креветки *Macrobrachium idai* весь эмбриогенез составляет 14—16 сут (Shacuntala, Pandian, 1972), у краба *Petrolistes elongatus*, обитающего у берегов Новой Зеландии, он продолжается до 20 недель (Wear, 1965). В рамках семейства Palaemonidae инкубационный период, как и весь процесс эмбрионального развития, сходен для большинства изученных видов (Rajyalakshmi, 1960). У пенеидных креветок, например у *Penaeus monodon*, инкубационный период длится 16—17 ч (Silas, 1978).

ВЫЛУПЛЕНИЕ

Зародыш внутри яйца развивается до определенной стадии, характеризующейся наличием того или иного количества сегментов, формированием конечностей и других частей тела. У разных групп десятиногих раков этот процесс может различаться и иметь только ему присущие признаки. Так, у креветок семейства Penaeidae, яйца которых снабжены небольшим количе-

ством желтка, личинка вылупляется на стадии науплиуса (дальнейшее развитие личинки приводится в соответствующей главе). Но у большинства семейств отряда Decapoda, яйца которых характеризуются большим количеством желтка, личинки проходят стадию науплиуса во время эмбрионального развития.

Личинки большинства видов, которые мы наблюдали в водах Черного моря, относительно быстро освобождаются от яйцевых оболочек — на протяжении 1—3 ч. Однако у креветки *Stangon stangon* выклев может происходить порционно, на протяжении нескольких суток. При порционном вылуплении личинки первыми появляются из тех яиц, которые крепятся к пятой паре плавательных конечностей, затем они освобождают четвертую пару и т.д.

У креветки *Macrobrachium lamarlei* вылупление начинается сразу же после наступления сумерек и продолжается всю ночь, максимальное количество личинок появляется между 1.00 и 3.00 (Shakuntala et al., 1980). В первую ночь выклев охватывает 63 %, во вторую — 35, на третью остается всего 2 % (Shakuntala, Pandian, 1972).

Из изложенного выше следует, что у десятиногих раков существует эндогенная ритмичность, связанная с выклевом. У обычного омара при естественном освещении выклев личинок начинается сразу после наступления темноты и продолжается менее 1 мин. Вылупление проходит также порциями, каждую ночь. Этот процесс очень растянут и продолжается (в зависимости от длины тела самки и температуры воды) от 3 до 6 недель. При постоянной темноте ритм выклева сохраняется, при постоянном освещении вылупление сначала задерживается на 2 или 3 сут, затем снова продолжается, однако проходит неритмично и со случайными интервалами. При этом личинки выходят более мелкими по сравнению с обычными. Причем наблюдаются некоторые аномалии (круто загнут книзу рострум), смертность таких личинок значительно выше, чем нормальных. После возвращения к природному циклу освещения выклев снова становится ритмичным. Эти опыты подтверждают, что ритм выклева является эндогенным, наступление темноты синхронизирует его (Ennis, 1973).

Процесс выклева личинок из яиц совершается благодаря разрыву наружной оболочки. Яйца, прошедшие инкубационный период, набухают, и их наружная оболочка лопаается благодаря проникновению в них воды и нарастанию внутреннего давления (Davis, 1964). Показано (Shakuntala, Pandian, 1972), что различия в содержании воды и солей в яйцах, готовых к выклеву, и в личинках, вылупившихся в предыдущий день, статистически не достоверны. В зрелых яйцах, погруженных в воду из естественных водоемов или в дистиллированную воду, вылупление происходит успешно, но в растворе сахарозы 0,01 и 0,04 *M* личинки не появляются. Следовательно, для выклева необходимо осмотическое проникновение воды в яйцо. Однако у испытуемых креветок, которые находились в дистиллированной или пресной воде, выклев также происходил партиями на протяжении 2 сут. Таким образом, осмос не является ведущим фактором, определяющим время выхода личинок. Непосредственной причиной выклева является движение эмбриона, который стимулирует процесс вылупления движением плавательных ножек самки. Именно резкое движение плеопод содействует разрыву оболочек, частота движения плеопод достигает 138 ударов в минуту. Значит, яйца, прикрепленные к дистальной части плеопод, подлежат более сильному механическому воздействию, и по этой причине выклев у них происходит раньше по сравнению с теми, которые расположены в передней части абдомена.

Вылупление легко вызывается искусственным путем из яиц, готовых к выклеву, путем резкого встряхивания животного. Известно также, что неоплодотворенные яйца не задерживаются на плеоподах самки и выбрасываются в воду, где, очевидно, погибают.

ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ

Большинство личинок десятиногих раков по морфологическому строению обычно отличаются от своих родителей. Поэтому много лет исследователи-планктонологи считали их самостоятельными планктонными организмами. Так, Ф. Мюллер еще в 1785 г. описал науплиус сначала как самостоятельный вид, и только через 73 года П. Клаусом было показано, что это личиночная форма. В начале XIX ст. было установлено, что личинки десятиногих раков в своем развитии проходят несколько стадий — *метаморфоз*. Каждая новая стадия возникает после линьки и отличается от предыдущей.

Продолжительность метаморфоза, а также количество линек и соответственно стадий развития находятся в зависимости от видовой принадлежности, от температуры воды и других факторов внешней среды. Большинство морских видов имеют личинку, метаморфоз которой проходит в толще воды. Это замечательное свойство помогает расселяться виду с помощью течений и занимать другие подходящие участки моря. В то же время планктонные личинки становятся легкой добычей рыб и других нектонофагов. Некоторые виды, обитающие в реках, например представители семейства *Astacura*, не имеют планктонной личинки. Такая личинка после выклева прикрепляется к абдоминальным ножкам самки и не покидает последнюю до полного превращения в молодую особь. Таким личинкам, очевидно, «не выгодно» находиться в толще воды, в противном случае они бы скатывались в них вместе с течением реки.

По внешнему строению наиболее похожи на своих родителей личинки каридных креветок. В свою очередь, личинки лангустов, омаров, крабов и представителей семейства *Paguridae* совершенно отличаются от своих родителей вплоть до последней личиночной стадии. Характерные признаки личинок каждой из групп *Decapoda* изложены в соответствующих разделах монографии.

РАЗВИТИЕ ПЕНЕИДНЫХ КРЕВЕТОК

Принято считать, что пенеидные креветки (семейство *Penaeidae*) являются самыми древними представителями *Decapoda*. Их называют иногда «низшими креветками». И, как уже упоминалось, для них характерен метаморфоз с наибольшим количеством стадий развития. Ниже на примере креветки *Metapenaeus doubsoni* приводится полное описание метаморфоза, предложенное И. Хелдтом (Heidt, 1938). Примерно такой метаморфоз характерен для всех креветок-пенеид.

По И. Хелдтону, креветки, не вынашивающие яиц под абдоменом и выбрасывающие их непосредственно в воду, имеют личинку, проходящую следующие стадии развития (рис. 64):

1. *Науплиус*. На этой стадии личинки на протяжении 60 ч после выклева из яиц проходят восемь линек. После каждой линьки у науплиусов наблюдается изменение в строении тела. Особи на этой стадии достигают длины 0,55—0,56 мм. Каждая стадия науплиуса отмечается как науплиус-I, науплиус-II и т. д.

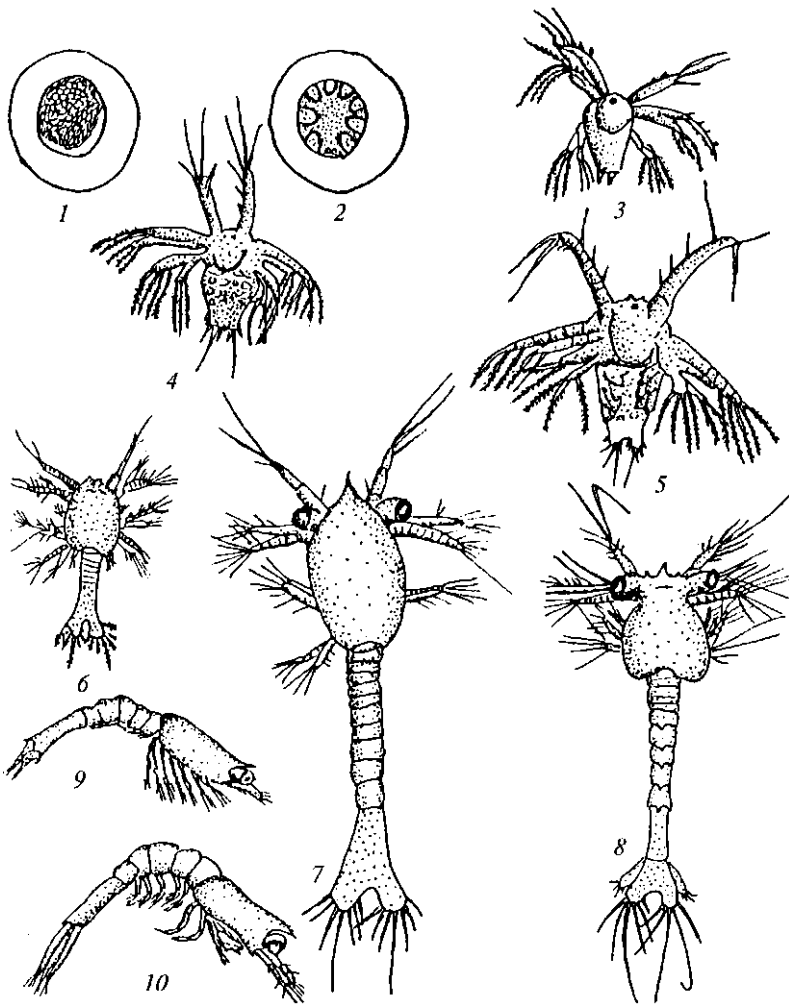


Рис. 64. Развитие креветки *Мегалопы беловойсогой*:

1, 2 — яйцо, 3 — науплиус-1, 4 — науплиус-2, 5 — науплиус-3, 6 — протозоа-1, 7 — протозоа-2, 8 — протозоа-3, 9 — мизис-1, 10 — послеличиночная стадия (по Х. Меню, 1952)

2. **Презоза.** Эта стадия характеризуется освобождением всех ротовых частей из-под оболочки, что наблюдается уже через 63 ч после выклева. Характерными признаками презоза являются следующие изменения: значительно увеличивается длина тела, которое разделяется на две части — оформленный карапакс и сегментированный абдомен с фуркой, вооруженной щетинками; появляется яркая пигментация; значительно изменяется строение ротовых придатков, особенно мандибулы. На этой стадии животное изменяет способ плавания в воде — ритм движения более медлительный и непрерывный. Поэтому личинка на стадии презоза стремится в толщу воды. В аквариумах презоза всегда придерживается поверхности и тянется к свету.

Презоза питается и в поисках пищи проявляет большую активность, затрачивая много энергии. По этой причине животные на этой стадии маловыносливые и в условиях содержания в аквариуме требуют заботливого ухода, что, естественно, необходимо и при искусственном выращивании их в бассейнах.

Личинки на стадии презоза линяют несколько раз, проходя соответственно несколько стадий — презоза-1, презоза-2 и т. д.

Характеристика развития ранних стадий пенеид, выращиваемых в искусственных условиях (Mohamed et al., 1978)

Вид	Температура выращивания, С	Инкубационный период, сут	Длительность стадии развития, сут		
			Науплиус	Протозоэа	Мизис
<i>Penaeusindicus</i>	24,4 — 26,8	0,7	2	4,0 — 6,5	4 — 7
<i>P. semisulcatus</i>	31	0,5	2	6,5	4
<i>Metapenaeus doubsoni</i>	25,5 — 26,8	0,7	2	5 — 7	6 — 9
<i>M. affinis</i>	25,2 — 27,0	0,6 — 0,7	2	4 — 8	6 — 9
<i>Parapenaeopsis brevicornis</i>	29,2 — 30,8	0,4	2	5	—
<i>Penaeus stylifera</i>	25,6 — 27,0	0,6 — 0,7	2	4,5 — 7,0	10—16
<i>Metapenaeus japonicus</i>	—	0,6	1,5	3 — 4	3
<i>M. monoceros</i>	25,2 — 27,0	0,6 — 0,7	2 — 3	3,5 — 7,5	9 — 12

3. *Мизидная стадия*, или *мизис*. После последней линьки презоэа возникает новая фаза — мизис. Эта стадия также проходит серию **линек**: появляется щель у основания рострума, затем через нее освобождаются антенны, переоподы, abdomen и карапакс. Длина мизис-1 достигает 1,30 — 1,32 мм. Карапакс составляет 1/3 длины тела. Появляется гепатический шип. Abdomen длинный, уроподы членистые. После последней линьки длина достигает 4,2 мм. Развитые экзоподиты на мизидной стадии развития определяют характерный тип плавания. Мизисы плавают «пяťся назад» и могут удерживаться во взвешенном состоянии, проделывая резкие прыжки. В аквариуме личинки на этой стадии могут занимать все пространство воды. Они являются хищниками и держатся вместе.

Приведенное выше описание метаморфоза пенеидных креветок в какой-то степени условно, и поэтому некоторые авторы приводят значительно большее количество стадий. Так, В.В. Макаров (1939), ссылаясь на К. Балса, указывает на семь стадий метаморфоза для пенеидных креветок: науплиус, метанауплиус, презоэа, зоэа, мизис, метазоэа, декаподидная стадия.

Анализ литературных данных показывает, что характерной особенностью пенеидных креветок является относительно короткое время прохождения эмбриогенеза, а также сроки существования личиночных стадий. Причем для более поздних стадий характерно увеличение времени развития (табл. 6). Как показано на креветках *Репасив те^ипБиз* и *Рагарепаш 8птит* (Могоп, 1978), а также на примере других пенеид, представленных в табл. 6, науплиус за 2—3 сут линяет 9 раз, презоэа (протозоэа), мизис — 3 и 5 раз соответственно. Таким образом, весь период метаморфоза пенеидных креветок проходит за 10—12 сут.

Иными словами, характерной особенностью развития пенеидных креветок является правильное преобразование, или правильный *анаморфоз*. Он заключается в том, что из яйца выходит науплиус с тремя парами конечностей и непарным медиальным глазком. Далее возникает стадия науплиуса: появляются зачатки четырех пар метанауплиальных конечностей и карапакса. На стадии протозоэа почти полностью формируется карапакс, прикрывающий голову и переднюю часть груди; на заднем конце образуется хвостовая вилка — фурка; антенны продолжают выполнять локомотивную функцию, мандибулы редуцируются до состояния зазубренных жевательных пластинок. Первые две пары ногочелюстей достигают значительного развития и выполняют функцию плавательных конечностей. Сзади головной части находится торакоабдоминальный отдел, в передней части кото-

рого намечается граница грудных сегментов. После нескольких линек презоэ увеличивается в размерах, развиваются сложные стебельчатые глаза и появляются зачатки последних шести пар конечностей, брюшко расчленяется. На последнем сегменте брюшка появляется пара листообразных конечностей — уropоды, которые вместе с тельсоном образуют хвостовой веер. Последний имеет большое значение в качестве локомотивного органа. Задние грудные сегменты значительно короче брюшных, и в этом, как отмечает О.М. Иванова-Казас (1979), уже в слабой форме выявляется тенденция к временному угнетению развития среднего отдела тела. На мизидной стадии все грудные конечности достигают значительного развития и приобретают двуветвистую форму. Они выполняют плавательную функцию, а антенны превращаются в органы осязания. На мизидной стадии появляются зачатки брюшных конечностей (ходильных ног), которые полного развития достигают в конце метаморфоза.

ОСОБЕННОСТИ ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ ОМАРООБРАЗНЫХ

Правильный анаморфоз в развитии личинок десятиногих раков наблюдается только у низших креветок, которыми являются представители семейств Penaeidae и Sergestidae. Однако у большинства групп десятиногих раков количество личиночных стадий уменьшается, т.е. наблюдается сокра-

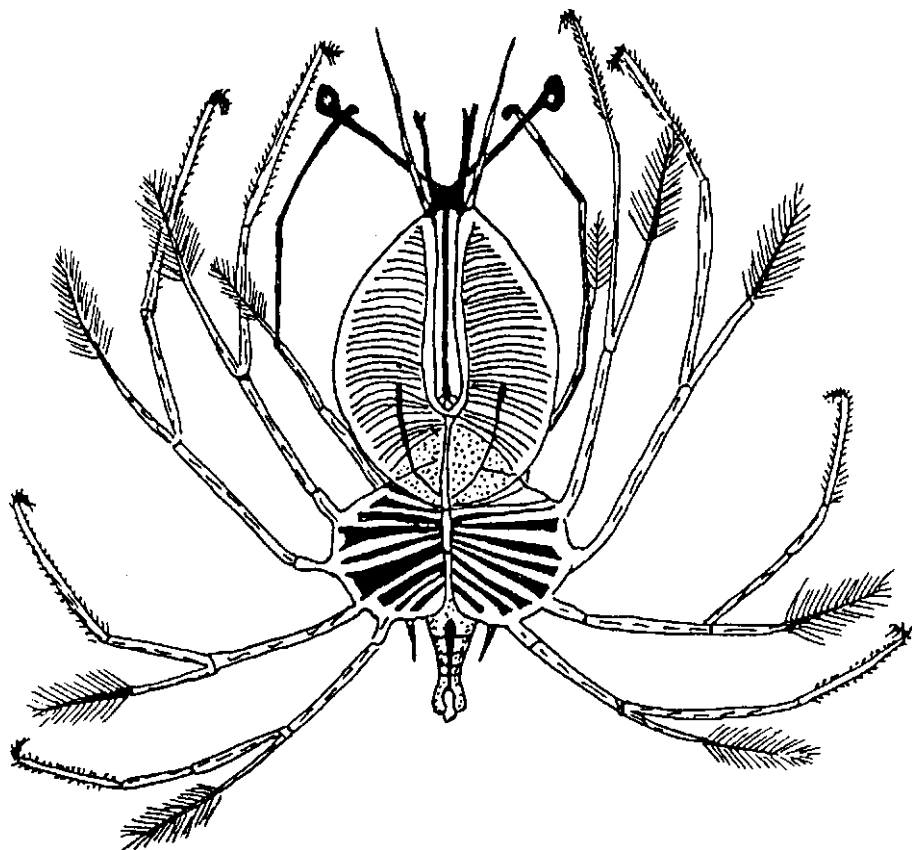
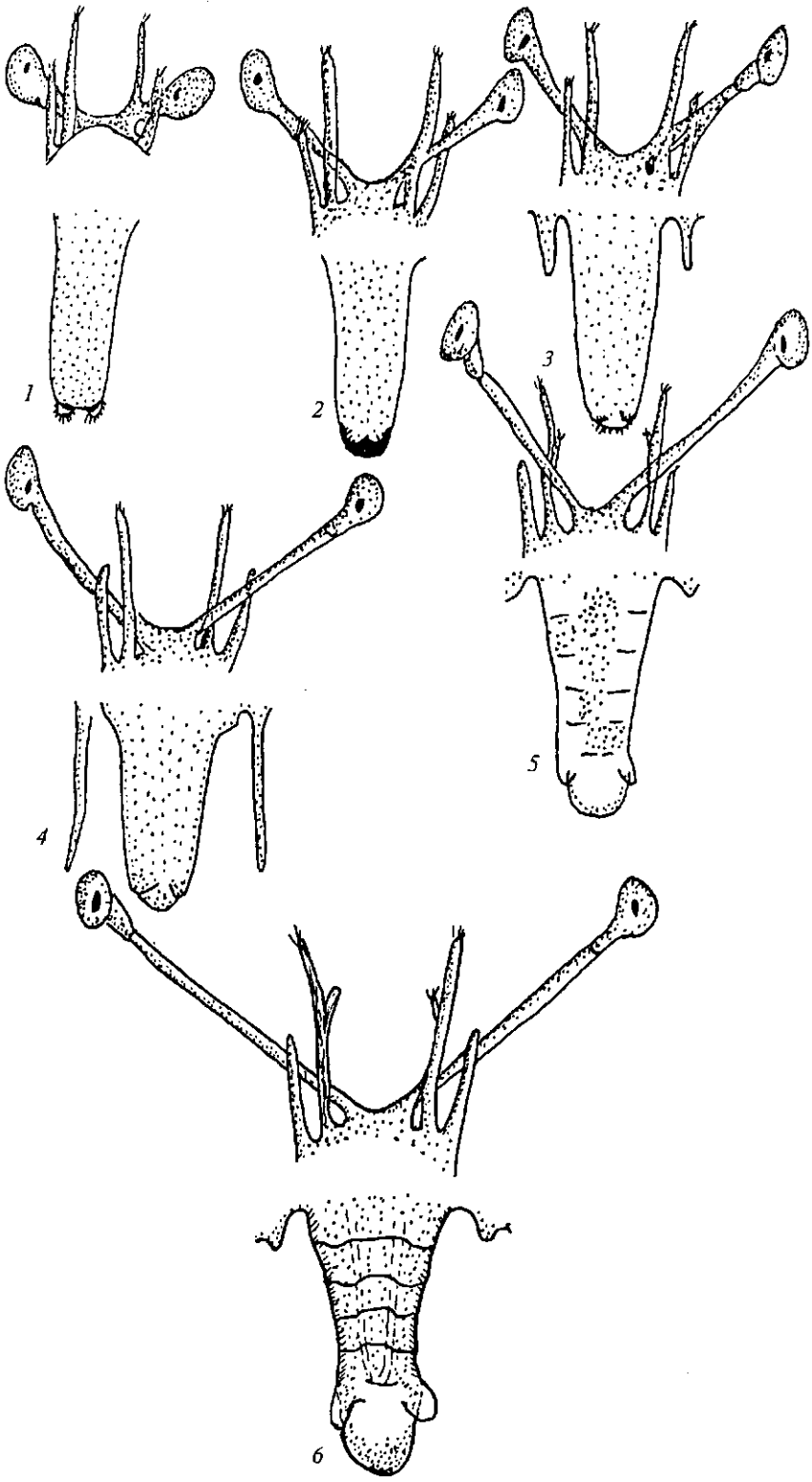


Рис. 65. Личинка лангуста *Panulirus argus*



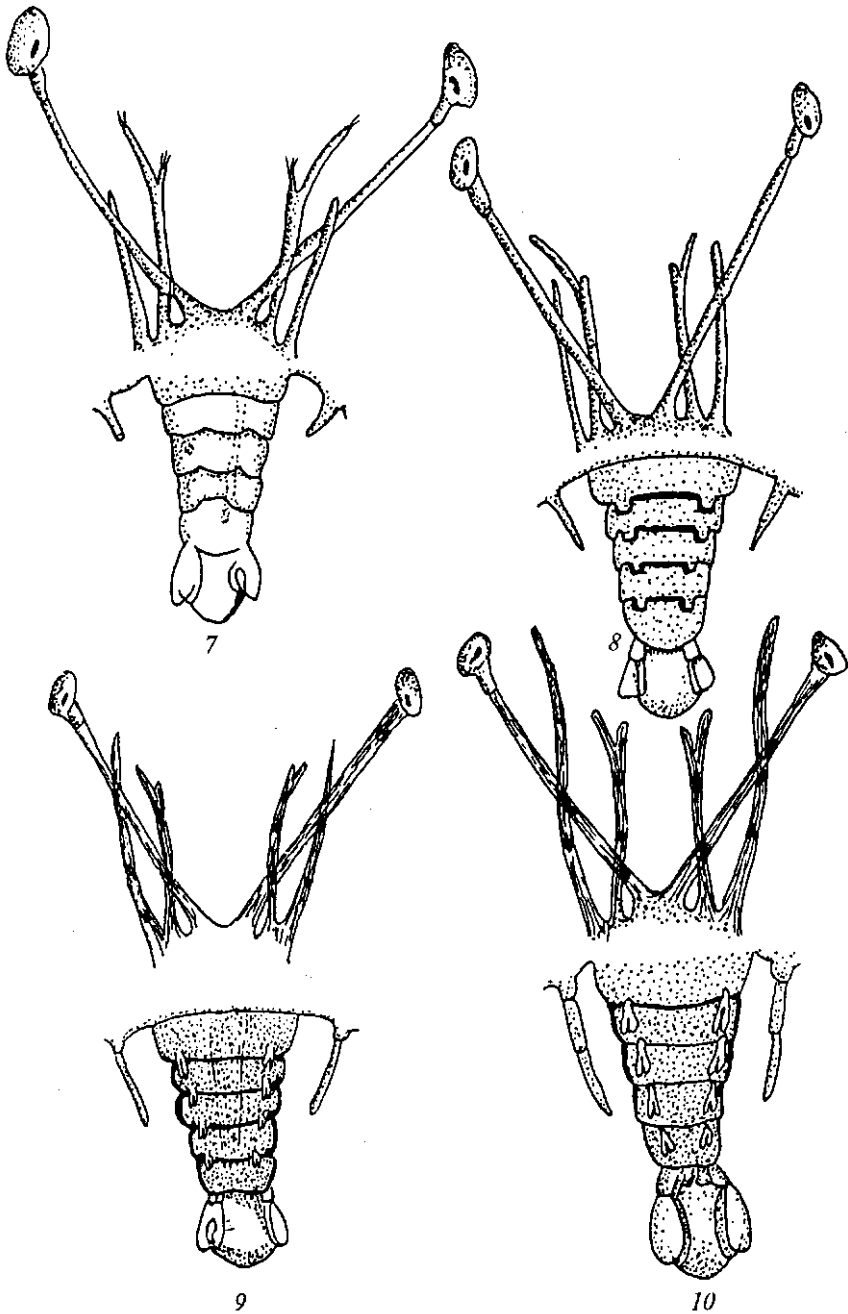


Рис. 66. Развитие головной и проксимальной частей филосомы лангуста *Panulirus argus*:
 1—10 — стадии развития (по M. George, J. Main, 1967)

шенное постэмбриональное развитие, и это сокращение проходит за счет увеличения эмбрионального развития. Наиболее укороченный метаморфоз по числу стадий представляется у особей группы омароподобных, к которым относятся омары, речные раки и лангусты. Например, у лангустов стадии науплиуса, презоза и зоза проходят во время эмбриогенеза непосредственно в яйцевых оболочках. Из яйца выклеивается видоизмененная личинка, отвечающая декаподидной или мизидной стадии других представителей Decapoda.

Личинку лангустов называют *филосомой*. Она отличается сплюснутым прозрачным телом длиной около 2 мм на первой стадии развития и более 10 мм — на последней. Тело ее четко подразделяется на три отдела. Голова, или передний отдел, наиболее широкая и снабжена большими стебельчатыми глазами и характерным для десятиногих раков набором конечностей (рис. 65). Задний край головы со спинной стороны надвигается на средний отдел (грудь). Первая пара ногочелюстей редуцирована, остальные головогрудные конечности очень удлинены, четко разделяются на экзо- и эндоподиты. Задний отдел, или брюшко, также значительно редуцирован, особенно на первой стадии развития. Переход от филосомы к постличиночной стадии проходит очень длительное время через несколько линек. Например, у лангуста *Panuligus argus* количество линек на стадии филосомы может превышать десять (рис. 66). Первая стадия развития филосомы характеризуется сравнительно короткими глазными стебельками, которые короче как антенн, так и антеннул. В дальнейшем глазные стебельки становятся непомерно длинными, после первой линьки на них даже отделяется один членик. Расчленение антенны начинается после третьей линьки. Абдоминальные сегменты отделяются только после четвертой линьки. Зачаток плеопод наблюдается на восьмой стадии развития. На этой же стадии почти заканчивается формирование уropодов. В конце личиночного развития (девятая, десятая линьки) плеоподы разделяются на экзоподит и эндоподит.

Обычно тельсон филосомы на дистальном конце закругляется, но, как показал М. Джонсон (Johnson, 1979), у некоторых видов филосом лангустов семейства *Scyllaridae* из прибрежных вод Японии тельсон имеет необычную форму — в промежуточных стадиях между линьками он раздвоенный. Подобные личинки лангустов наблюдались также в районах Восточной Атлантики и в Средиземном море.

Еще более укороченный цикл развития личинок наблюдается у речных раков. У этих представителей десятиногих ракообразных личинка имеет только две стадии развития — движимая и недвижная личинки. Недвижная — это личинка, только что выклюнувшаяся из яйца. Она развивается на плавательных ножках самки и питается за счет желтка. Недвижная личинка имеет карапакс сферообразной формы с неразвитым рострумом. Для этой стадии характерен весь набор конечностей, но уropоды еще недоразвиты. После линьки недвижная личинка превращается в движимую, карапакс при этом удлиняется и принимает более цилиндрическую форму. Появляется очень развитый рострум, согнутый вниз. Уropоды полностью формируются, разделяются на эндоподит и экзоподит. Такая личинка довольно быстро плавает, однако еще длительное время придерживается «матери», прячась при неблагоприятных условиях под ее абдомен.

Укороченное число стадий проходят также омары. В отличие от личинок речных раков личинки омаров находятся в планктоне.

ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ВЫСШИХ КРЕВЕТОК, КРАБОВ И РАКОВ-ОТШЕЛЬНИКОВ

У высших креветок, крабов и раков-отшельников в постэмбриональном развитии личиночных стадий наблюдается неправильный анаморфоз. У этих групп ракообразных метаморфоз сокращен. Из яиц выклеивается личинка на стадии зоэа. Однако литературные данные свидетельствуют, что личинки некоторых видов могут выклеиваться из яиц на стадии презоэа.

Так, из яйца краба *Microphys bicornatus* выклеывается презоза, но существует она лишь несколько минут (Nartholl, 1964). Из яиц краба *Scylla serrata* при выращивании его в искусственных условиях часть личинок выклевалась на стадии зоа, другая — презоза (Ong Kah Sin, 1966). Имеются данные, что на стадии презоза выклеваются также личинки *Petrocheles spinosus* (Wear, 1966). При искусственной стимуляции выклева, путем механического действия черноморских креветок, таких, как *Palaemon adspersus*, *P. elegans* и *Stangon stangon*, личинки также могут выклеываться на стадии презоза, однако значительная их часть погибает, так и не превратившись в зоа. Просмотр большого количества проб планктонных личинок десятиногих раков Черного моря показал, что в естественных условиях особи на стадии презоза не встречаются.

Характерной особенностью зоа крабов является наличие на карапаксе сильно развитых шипов: лобного шипа (рострума), спинного шипа, направленного назад, и пары латеральных шипов. Подогнутый на брюшную сторону абдомен работает как кормовое весло.

Зоа креветок по форме в общих чертах напоминают взрослых креветок. Подобную креветочную форму имеют зоа раков-отшельников, что подтверждает родство пагурид с креветками. Зоа как креветок, так и крабов несколько раз линяют и после каждой линьки наблюдаются морфологические изменения тела, главным образом за счет добавления конечностей от передней части головогруды к задней. Каждая стадия метаморфоза называется зоа-1, зоа-2 ... зоа-7. Количество линек и соответственно стадий зоа зависит от видовой принадлежности *Decapoda*.

После серии линек зоа животные вступают в новую фазу — мегалопу (у крабов) или в глаукотэ (у пагурид) и мизис (у креветок). Иными словами, последняя стадия имеет разные названия у разных групп десятиногих раков. Они сложились исторически. Название «зоа» впервые было предложено Н. Баском (Bosc) в 1802 г. для обозначения крабов, «мегалона» введено Б. Лейчом в 1813 г. для обозначения послеличиночных стадий. Первая личинка *Decapoda* описана К. Линнеем еще в 1767 г. Как отмечает Р. Гурней (Gurney, 1942), это была мегалопа *Cancer pagurus*, которую Н. Вильямсон в 1915 г. предложил назвать как самостоятельный вид *Megalopa agmata*.

Разные названия стадий развития личинок десятиногих раков приводили к известной путанице при изучении метаморфоза. Так, Р. Пайк и Д. Вильямсон (Pike, Williamson, 1960) для послеличиночных стадий раков-отшельников употребляют термин «*megalopa*». Он использовался для обозначения послеличиночной стадии креветки *Nippolyte*. Позже Д. Вильямсон (Williamson, 1969) предложил различать только три личиночные стадии: науплиус с тремя парами головных придатков, остальные конечности отсутствуют или редуцированы; зоа с плавательными экзоподитами на всех или нескольких грудных конечностях, плеоподы отсутствуют или редуцированы; мегалопа с плавательными плеоподами на всех либо на некоторых брюшных сегментах. За мегалопой следует ювенильная стадия. Р.Р. Макаров (1966) предложил не употреблять специальных терминов для определения стадий развития десятиногих раков, а называть личинки просто порядковыми номерами, термин «мизис» не употреблять вовсе. По нашему мнению, термины «мегалопы», «глаукотэ» и «мизис» следует сохранить каждый в своей группе, так как большинство специалистов, изучающих десятиногих раков, по традиции употребляют именно эти термины.

Мегалопа, мизис и глаукотэ в общих чертах напоминают дефинитивную форму. Мегалопа и мизис имеют весь набор конечностей и могут как плавать в толще воды, так и ползать по дну. У глаукотэ начинается асимметрия, проявляющаяся в размерах первой пары переопод и

уропод, а после перехода к донному образу жизни — в редукции правых конечностей на передних сегментах брюшка. Последние теряют членистость и начинают спирально закручиваться. Такая асимметрия возникла в процессе филогенеза как приспособление к жизни в раковинах брюхоногих моллюсков. Представитель десятиногих — пальмовый вор *Birgus latro*, живущий на суше, жизнь которого во взрослом состоянии не связана с раковинами моллюсков, уже на ранних стадиях постэмбриогенеза проявляет асимметричность. Его личинка живет в воде, глаукотоз прячется в раковину.

Как уже было показано, во время линьки личинок наблюдаются морфологические изменения тела. Наиболее ярко они выражены в образовании конечностей, являющихся приспособлением для плавания в толще воды. Д. Грин (Green, 1961) и Р.Р. Макаров (1966) указывают на то, что рост, расчленение тела и образование конечностей у ракообразных проходят в процессе онтогенеза спереди назад. Например, науплиус имеет только две пары антенн и мандибулы. При появлении очередных конечностей у следующих стадий плавательная функция переходит к ним. Таким образом, стадии развития десятиногих раков представляется возможным определять на основании способа передвижения: науплиус плавает с помощью максиллопед; мизис — экзоподитов, причем в будущем при переходе в последнюю стадию экзоподиты утрачиваются. Особи на послеличиночной стадии плавают, используя плеоподы. Презоза, если на этой стадии произойдет выклев, плавает с помощью антенн и чаще всего в обратном направлении (Gurney, Lebour, 1940).

У личинок десятиногих раков в процессе метаморфоза кроме развития конечностей продолжают развиваться и другие органы тела. Так, полное развитие жабр у *Egiocherier japonica* заканчивается лишь на стадии мегалопы (Morita, 1974). У зоэ крабов *Portunus pelagicus* еще отсутствует желудочная мельница, размельчение пищи совершается главным образом с помощью ногочелюстей и других конечностей (Shinkarenko, 1979). Желудочная мельница, очевидно, достигает полного развития только на послеличиночных стадиях развития.

Личиночные стадии личинок можно определять и по другим признакам. Так, личинки *Rhithropanopeus harrisi* характеризуются степенью развития эпидермальных клеток на шипах или на антеннах зоэа, у мегалопы для этой цели можно использовать щетинки на карапаксе (Freeman, Costlow, 1980).

В процессе метаморфоза личинок изменяется также нейросекреторная система. Ее онтогенез был изучен (Fridel, 1979) на примере краба *Rhithropanopeus harrisi tridentata*. У зоэа этого краба на первой стадии развития можно наблюдать три группы первичных нейросекреторных клеток, локализованных в X-органе, и индивидуальные нейросекреторные железы, разбросанные среди нейробластов коры надглоточного ганглия. Большие нейросекреторные железы глазных стебельков имеют диаметр 16,7 мкм, ядра — 10,7. На второй и третьей стадиях зоэа диаметр первичных желез варьирует в пределах 4,6 — 15,1 мкм, ядра также уменьшаются в размерах и составляют в диаметре 8,5 мкм. На стадии мегалопы первичные железы имеют диаметр 9,63 — 12,9 мкм. Папиллярный мешок у личинок первой стадии развития является соединительным звеном между наружным обволакиванием и редуцированной сенсорной папиллой. На более поздних стадиях развития мешок увеличивается в размерах без особых морфологических изменений. Луковичные тела X-органа появляются у личинок еще до их выклева из яйца. Эти образования можно видеть уже на 5-е сутки после образования глазного пигмента. Они постепенно раз-

виваются на протяжении всего метаморфоза. В процессе метаморфоза претерпевают соответствующие изменения также тораксальная ганглиевая масса и головной мозг.

Личинки большинства видов черноморских Decapoda полный метаморфоз проходят на протяжении 2 недель или немного дольше. За это время они проходят от четырех до восьми стадий зоэа и мегалопу (мизис, глаукотэ). Детальная характеристика этих личинок приводится в «Систематическом описании черноморских Decapoda». Двухнедельный период существования зоэа характерен, очевидно, для многих видов, живущих в водах умеренного климата. Однако в водах Северной Атлантики личинка креветки *Pandalus jordani* полный метаморфоз проходит на протяжении почти 80 сут (Modin, Cox, 1976). Еще большее время находится и развивается в планктоне личинка краба *Cancer magister* — от 128 до 158 сут (Poole, 1966). Наоборот, зоэа западноиндийского краба *Dromia antillensis* полный метаморфоз проходит всего лишь за 7 сут.

Метаморфоз личинок в значительной степени зависит от условий внешней среды. Так, экспериментальным путем показано, что движение воды значительно сокращает развитие первой стадии зоэа и увеличивает длительность третьей стадии у краба *Rhithropanopeus harrisi* (Sulkin, Pickett, 1973). Часто развитие зоэа в искусственных условиях отличается от такового в естественных. Так, при искусственном выращивании краба *Cancer pagurus* при температуре воды 10,5 °С и солености 26—30 ‰ метаморфоз может заканчиваться за 3 сут (Poole, 1966). Во время выращивания в искусственных условиях креветки *Pandalus jordani* количество личиночных стадий может увеличиваться в 2 раза (Modin, Cox, 1976). В некоторых случаях личиночный цикл удлиняется за счет образования нескольких промежуточных стадий, что, например, у креветки *Hippolyte inermis* наблюдается между четвертой и пятой стадиями.

Таким образом, личинки одного и того же вида могут проходить полный метаморфоз с разным количеством стадий. В связи с этим некоторые авторы предлагают определять наступление той или иной стадии не возрастом и количеством линек, а размерами особей и их морфологическими особенностями.

Изучая закономерность роста личинок, А. Райе (Rice, 1968) на основании литературных данных и собственных наблюдений пришел к выводу, что в границах всего отряда Decapoda возрастающие длины тела по мере линейного роста образуют экспоненциальный ряд. Увеличение массы личинок для некоторых черноморских крабов (*Xantho poressa*, *Pilumnus hirtel-*

Таблица 7

Средняя масса зоэа черноморских Decapoda (по Т.С. Петипа, 1957)

Ракообразные	Группа					
	I			II		
	Длина, мм		Масса, мг	Длина, мм		Масса, мг
	С рострумом	Без рострума		С рострумом	Без рострума	
Креветки (<i>Palaemon</i> , <i>Alpheus</i> , <i>Athanas</i>)	2,430		0,170	1,740		0,062
Крабы (<i>Xantho</i> , <i>Pilumnus</i> , <i>Pisidia</i> <i>longimana</i>)	3,265 6,376	2,408 2,261	0,30 0,40	1,810 4,532	1,360 1,710	0,097 0,130

lus) проходит почти в 1,75 раза быстрее, чем их рост в длину; немного увеличивается это число для личинок *Pisidia longimana*, что объясняется наличием у этих животных длинных выростов на головогруды (Петипа, 1957).

Для подсчета биомассы личинок в планктоне большое значение приобретает такая характеристика, как средняя масса. Для некоторых черноморских видов, часто встречающихся в планктоне, средняя масса исследована по двум размерным группам: крупным (I) и мелким (II) личинкам (табл. 7).

СОКРАЩЕННОЕ РАЗВИТИЕ ЛИЧИНОЧНЫХ СТАДИЙ

Выше сказано, что личинки *Decapoda*, развиваясь, проходят стадии, на каждой из которых, соответственно одной линьке, добавляются конечности и сегменты тела. Если личинка проходит все стадии, начиная с науплиуса, — это прямое развитие. Но большинство видов различных групп проходят сокращенное развитие т. е. без стадии науплиуса, в ряде случаев даже без стадии зоэа, как это наблюдается у омарообразных. Часто сокращение количества линек наблюдается в границах только одной стадии зоэа. Например, креветки родов *Lebeus*, *Notocrangon* и *Sclerocrangon* выклеваются на стадии зоэа, но сразу после вылупления из яйца уже имеют весь набор развитых конечностей (Макаров, 1966). Такие личинки линяют только раз, сразу превращаясь в мизис. В отдельных случаях при сравнении представителей разных видов одного и даже нескольких семейств можно уловить факторы, влияющие на смену личиночных стадий (Макаров, 1968). Как указывает Г. Торгсон (Thorgson, 1950), с продвижением от экватора к полюсам сезонность климатических и биологических процессов становится все более ярко выраженной, и в связи с этим уменьшается количество видов, имеющих пелагическую личинку. Поэтому в полярных водах обычны формы бентосных беспозвоночных с сокращенным развитием, личинки которых быстрее проходят пелагическую фазу развития. Такое явление широко известно под названием «правило Торгсона».

Но это правило справедливо, очевидно, для личинок бентосных беспозвоночных в целом, но не всегда подтверждается для десятиногих раков. Так, из яиц лангустов, как уже упоминалось, живущих главным образом в теплых водах тропиков или субтропиков, выклеваются личинки на стадии филосомы без науплиуса и зоэа. Речные раки, живущие преимущественно в умеренном климате, также имеют личинку с укороченным метаморфозом. Кроме того, в одних и тех же широтах личинки одного и того же вида могут сокращать свой метаморфоз в зависимости от условий внешней среды. Так, в Хаджибейском лимане, где на протяжении нескольких лет соленость воды изменилась от солоноватоводной до почти пресной (4—5 ‰), креветка *Palaemon elegans* живет и размножается на границе своей экологической возможности. При этом количество яиц на плавательных ножках самки уменьшилось в среднем почти в 4 раза, но их размеры немного увеличились. Из таких яиц выклеваются зоэа с хорошо развитыми плеоподами, что характерно для личинок этого вида после третьей линьки. Наблюдения показывают, что в это же время личинки *P. elegans* в рядом расположенном Одесском заливе Черного моря проходят все стадии развития.

Таким образом, сокращение личиночного развития зависит прежде всего от биологических особенностей вида и условий окружающей среды.

Оказываясь в неблагоприятных условиях, в том числе и при искусственном выращивании, личинки могут сокращать время нахождения в толще воды за счет увеличения времени эмбрионального развития.

ПОСТЛИЧНОЧНОЕ РАЗВИТИЕ

После последней линьки мегалопа, филосома, глаукотое или мизис переходят в дефинитивную форму, которая также постоянно линяет на протяжении всей жизни. Этот процесс необходим животным в связи с присутствием твердого экзоскелета, не имеющего способности растягиваться во время роста. Несмотря на то что тело и внутренние органы ракообразных растут прямолинейно, рост карапакса и других частей экзоскелета проходит скачкообразно. С каждой линькой экзоскелет увеличивается в размерах (рис. 67). Поэтому рост и линька — это тесно связанные процессы.

ЛИНЬКА

Линька — это довольно значительный физиологический процесс у животных, от состояния которого зависит их поведение: во время линьки ракообразные малоподвижны, не питаются и прячутся в укрытие. Перед началом линьки и во время этого процесса в теле ракообразных проходят сложные физиологические процессы. Изменяются белковый, углеводный, жировой и минеральный обмены, потребление кислорода и дыхательный коэффициент. За некоторое время до наступления линьки начинаются мобилизация солей кальция от карапакса и отложение его в гепатопанкреасе. У речных раков эти соли откладываются в желудке в виде гастролитов. Затем соли кальция, в частности углекислая известь, находящиеся в гастролитах, откладываются в новом экзоскелете, вследствие чего последний затвердевает (Киршенблат, 1965).

Линька состоит из нескольких фаз, или стадий:

1. *Предлинька* (ргоесс^з). Экзоскелет обедняется кальцием, становится хрупким и у некоторых видов может совсем рассыпаться, уровень кальция в гемолимфе увеличивается.

2. *Линька* (есс1у515). Сравнительно кратковременная фаза, во время которой сбрасывается старый экзоскелет. У креветок и крабов он трескается между карапаксом и абдоменом, и животное как бы выползает из него. Перед этим процессом животные заползают в расщелины скал или зарываются в грунт, где и оставляют старый экзоскелет.

3. *Постлинька* (т^аса^Б). Новый экзоскелет затвердевает за счет откладывания в нем солей кальция.

4. *Межлинька* (сИесс^в). Твердый экзоскелет, количество кальция в гемолимфе сравнительно невысокое.

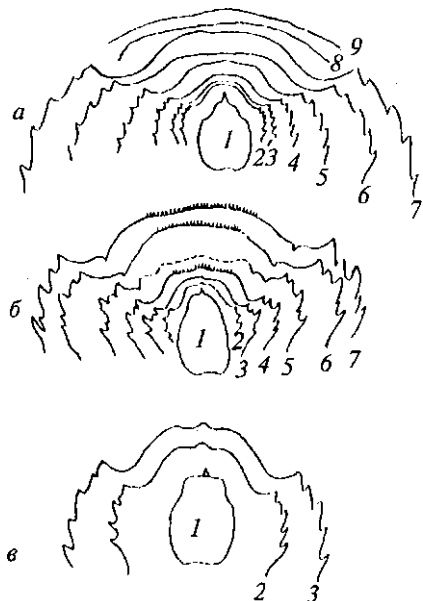


Рис. 67. Изменение формы карапакса послеличничных стадий крабов:
а — *Сагстш тесШетапеия*, б — *Масгор1ри5 агсиаии*,
в — *Масгор1ри8 покаШв*; / — мегалопа, 2 — 9 — количество линек

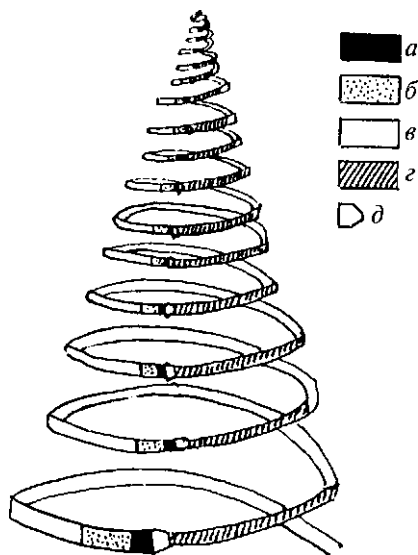


Рис. 68. Схематическое отображение длительности и последовательности стадий линьки (из М. Babesko, 1967).

Фазы: а — А, б — В, в — С, г — Д, д — Е

В случае длительного перехода между линьками выделяют еще одну *межлиночную стадию* (anecdysis).

Последовательность линочных циклов ракообразных может быть представлена своеобразными витками конусной спирали (Waterman, 1960). Линька состоит из нескольких фаз, которые принято отмечать латинскими буквами *A, B, C, D* и *E*. Стадии *A* и *B* — постлиночные. На этих стадиях совершается затверждение экзоскелета, заканчивающееся на стадии *C* — межлиночный период. На стадии *D* (предлинька) животное готовится к новой линьке и после этого входит в новую

стадию — *E* (линька). Все эти стадии повторяются с нарастающей длительностью и с увеличением массы животного (рис. 68). Количество повторов некоторые авторы отмечают порядковыми номерами, например C_1, C_2, C_3 ,

C_n . С целью четкой ориентации в физиологических процессах линьки стадии жизненного цикла разделяют на последовательные этапы, например $0I, 0I', 0I''$ (Prassae, 1978).

Чаще всего для отличия межлиночных стадий исследователи используют схему, по которой учитываются особенности строения щетинок скафоцеритов или покровов тела в целом (Camiguty, 1968; Huguet, 1972). В послелиночный период у креветки *Palaemon varians* на стернитах задних грудных сегментов, по краям плевр и на протоподитах плеопод самок появляются щетинки, помогающие животному вынашивать яйца. Такое явление наблюдается и у другого представителя этого рода — *P. elegans* (Antheunisse et al., 1968).

Одновременное наблюдение над экзоподитами трех пар максиллопед у крабов *Sarcinus mediterraneus* и *S. moenas* позволило установить, что отслоение эпидермиса (аполиз) наступает не одновременно. Аполиз начинается раньше на передних максиллопедах, затем на задних. Это наводит на мысль, что может существовать еще одна межлиночная стадия, начинающаяся вместе с первым признаком аполиза на экзоподитах передней пары максиллопед и заканчивающаяся в то время, когда аполиз становится очевидным на всех максиллопедах (Andreus et al., 1971).

Известно, что во время предлиночной стадии наличие воды в теле креветки *Penaeus indicus* относительно постоянно, но затем значительно увеличивается и достигает максимума на стадии $0I'$. Также на протяжении линочного цикла изменяется содержание протеина и липидов. Количество неорганических компонентов тела резко увеличивается от стадии *A* к *B*, затем устанавливается на одном уровне (Read, Caulton, 1980). Анализ сезонных изменений удержания воды у *Charismata antarcticus* показал, что линька, во время которой количество воды в теле увеличивается, совершается наиболее часто в теплые летние месяцы, а также у особей младшего возраста. Максимальное содержание воды наблюдается на постлиночных стадиях; количество воды почти в 1,5 раза выше по сравнению с межлиночными стадиями. Летом рост более интенсивен, чем зимой (Clarke, Lakhani, 1979).

У креветки *Caridina weberi* линочный цикл складывается из четырех стадий, длительность которых неодинакова. Стадия *A* проходит на протяжении 2 — 6 ч, стадия *B* заканчивается в течение 1 сут, стадия *C* продолжается более 3 сут, стадия *D* — 6 сут (Nagabhushanam, Chinnayya, 1972). У пресноводной креветки *Atyaephyra desmaresti* межлиночный период продолжается 12 сут при температуре воды 20 °С. (Huguet, 1972). Линочный цикл креветки *Palaemon raucidens* при температуре 17—19 °С длится 3 недели; стадия *C* составляет 33,3 %, стадия *D* — 54,5 % всего времени. У некоторых крабов стадия *C* занимает больше времени, чем стадия *D*. При этом не отмечены отличия в продолжительности линочного цикла у самцов и самок как креветок, так и крабов (Samiguty, 1968). У креветок *Stangon stangon* за период от окончания метаморфоза до первого размножения наблюдается 20—25 линек. При этом креветки наиболее часто линяют при длине тела 25 и 50 мм (Meixner, 1969 б).

Заслуживают внимания опыты К. Бенаена и С. Фоулера (Benayoun, Fowler, 1980), которые в лабораторных условиях изучали влияние размеров тела на частоту линек креветки *Lysmata seticaudata*. При 17 °С у особой массой 0,4—1,14 г межлиночный период не зависел от размеров тела и длился на протяжении 20 сут. Однако у более мелких размерных групп с массой тела 0,23 г при этой же температуре линька наступает в среднем через 14,5 сут. В диапазоне температур от 8 до 20 °С средняя продолжительность межлиночного периода связана линейной обратной зависимостью с температурой: увеличение температуры на 1 °С приводило к сокращению межлиночного периода на 1,5 сут. Температура действует в качестве регулятора межлиночного периода у креветок, однако она определяет наступление линьки с точностью до суток. На протяжении суток линька, независимо от температуры, в большинстве случаев совершается от 18 до 8 ч, т. е. преимущественно ночью. Особенно это явление выражено при зимней температуре, а также у крупных особей. При температурах 17 и 20 °С линька иногда проходит днем. Предполагается, что активность гормонов линьки имеет суточный ритм. У ракообразных ночные линьки — обычное явление, но имеются виды, линяющие только днем.

О том, что процесс линьки контролируется железами внутренней секреции, имеется много данных. Удаление глазных стебельков в начале последней стадии зоеа *Rhithropanopeus harrisi* значительно ускоряет линочный цикл; зоеа на четвертой стадии развития с удаленными глазными стебельками на предыдущей стадии линяют быстрее по сравнению с контрольными личинками. У мегалопы межлиночный период также укорачивается. Эти результаты показывают, что глазные стебельки содержат фактор (гормон, ингибирующий линьку), который берет участие в контроле за частотой линек (Freeman, Costlow, 1980). Определенный интерес представляют опыты с группой омаров (*Homarus americanus*), которым впрыскивали раствор 20%-го гидроксиэкдизона в количестве 0,25 или 0,75 мкг/кг живой массы животного. У исследованных омаров линька проходила приблизительно с той же частотой, что и у контрольных. Но в случае, когда этим же омарам впрыскивали сначала 0,25 мкг экдистерона, через 2 недели еще 0,5 мкг, через 80 сут перелиняла лишь одна особь, остальные омары не линяли даже через 100 сут. Следовательно, в случае повторной обработки экдистерон может значительно угнетать нормальный процесс линьки.

Открыто два собственных гормона ракообразных: задерживающий линьку и ускоряющий ее. Первый вырабатывается в глазных стебельках, а именно в X-органах; второй — в максиллярном сегменте Y-органа. Каждый из них наиболее активен на первой стадии межлиночного цикла (Vernet Comubert, 1961). Это подтверждается также на клеточном уровне изучения

У-органов. Так, в постлиночный период в У-органе краба *Распу^гарзш таг-тогатш* митозы полностью отсутствуют, в предлиночный период количество последних значительно увеличивается (РгеБзае, 1978).

Удаление глазных стебельков у десятиногих раков вызывает преждевременное наступление линьки. У речных раков *СатБашз тт тите э* линька проходит обычно 2 раза в год — весной и осенью. Если зимой удалить у животных глазные стебельки, то вскоре наступает преждевременная линька, в будущем она совершается уже через каждые 15 — 20 сут. Уже через 24 ч после удаления глазных стебельков кальций из экзоскелета переходит в гемолимфу и начинается отложение в желудке в виде гастролита. Через 27 ч после операции у всех раков в желудке наблюдались довольно крупные гастролиты, в то время как среди контрольных особей гастролиты встречались только у некоторых особей и при этом были относительно мелкими. Обычно рост гастролитов продолжается на протяжении первых 15 сут после операции, затем проходит линька. Удаление глазных стебельков в период межлиньки как будто пускает в ход физиологический механизм, вызывающий предлиньку. Если глазные стебельки удалить в то время, когда предлинька уже началась, то никакого ускорения процесса линьки не наблюдается.

Можно задержать наступление линьки у раков, лишенных глазных стебельков, при пересадке им других, взятых от нормальных особей. Однако если предварительно удалить из глазных стебельков синусную железу, то она становится неэффективной в этом отношении. Имплантация синусных желез тормозит наступление линьки и препятствует росту гастролитов, но в значительно меньшей степени, чем имплантация глазного стебелька.

Удаление синусных желез без других участков глазных стебельков не вызывает у раков наступления линьки. Преждевременная линька совершается после одновременного удаления синусных желез и X-органа терминального ганглия. Наступление линьки задерживается при имплантации X-органа вместе с синусной железой, если при этом сохранить неповрежденной их анатомическую связь. При нарушении этой связи либо при имплантации X-органа и синусной железы раздельно задержка линьки становится неполной. Изложенное выше свидетельствует, что нейросекреторными клетками X-органа терминального ганглия образуется, а в синусной железе накапливается гормон, тормозящий линьку. Он тормозит все процессы, связанные с фазой предлиньки, а также откладывание солей кальция в гастролитах и других депо.

У ракообразных имеется также гормон, ускоряющий линьку. Он образуется нейросекреторными клетками надглоточного ганглия. У креветок родов *Бузтага* и *Рапаетоп* этот гормон вырабатывается нейросекреторными клетками X-органа и вдоль аксонов поступает в X-орган *Ганстрема*, где выводится в гемолимфу. В глазных стебельках речных раков этот гормон отсутствует. Гормон, ускоряющий линьку, действует во время предлиньки, когда действие гормона, тормозящего линьку, останавливается.

Оба упомянутых гормона, образованные нейросекреторными клетками глазных стебельков, воздействуют на процессы линьки не непосредственно, а тормозя или стимулируя эндокринную функцию У-органов, вырабатывающих гормон линьки. Удаление У-органов полностью отвергает начало линьки, и если их удалить в конце фазы предлиньки, то эта линька проходит нормально, но оказывается последней. Больше линек у таких раков не бывает.

Как уже было сказано выше, увеличение объема тела ракообразных совершается вследствие поступления в организм большого количества воды.

Если удалить глазные стебельки за 1—3 ч до начала линьки, то количество воды в их теле быстро увеличивается и оказывается в 2 раза выше нормального. При каждой линьке содержание воды в тканях продолжает увеличиваться, так как на протяжении укороченной фазы межлиньки каждый раз значительная часть воды не успевает заместиться соответствующим объемом органических веществ. Это приводит к гибели крабов вследствие непомерного изменения осмотического давления внутренней среды. Инъекции экстрактов неповрежденных глазных стебельков или синусных желез тормозят поступление воды в организм таких раков. Из глазных стебельков получены экстракты, понижающие содержание воды в тканях, но не задерживающие линьку. Этот пример наглядно показывает, что гормон, регулирующий водный обмен, отличается от гормона, тормозящего линьку.

РОСТ

Размеры тела ракообразных увеличиваются главным образом во время линьки, когда сбрасывается старый затвердевший экзоскелет и тело является покрытым тонкой и мягкой кутикулой. В это время объем тела быстро увеличивается за счет увеличения содержания воды в тканях, поступающей в организм через покровы, жабры и кишечник. Когда новый экзоскелет насыщается кальцием и, таким образом, затвердевает, увеличение объема тела останавливается до следующей линьки. В это время в тканях постепенно уменьшается количество воды и увеличивается количество белков и других органических веществ; продолжаются рост и размножение клеток, т. е. совершается истинный рост организма. Все это происходит преимущественно в межлиночный период.

Изучение зависимости между сырой и сухой массой, а также длиной креветки *Palaemon segatus* показывает существование двух главных точек перелома, совпадающих с концом стадии зоза и появлением вторичных половых признаков. Во время роста эти переломные моменты наблюдаются и в изменении общего содержания нуклеиновых кислот и протеина. Соотношение РНК/ДНК, служащее индикатором клеточной активности, увеличивается с 0,7 на личиночной стадии до 1,0 на ювенальной стадии и достигает 2,8 у взрослых креветок. Прирост массы у креветок на протяжении личиночной и ювенальной стадий проходит главным образом за счет увеличения числа структурных элементов (гиперплазии), у более крупных креветок — за счет увеличения объемов самих органов и частей тела (гипертрофии). Однако соотношение амилаза-протелаза не увеличивалось закономерно от личинок до взрослых креветок (Wormhoudt, Sellos 1980).

У креветок, крабов и омаров наблюдаются высокие линейные корреляции между продолжительностью межлиночного периода и фактором роста¹. Большие корреляции отмечаются также между длиной тела, массой и количеством линек, наблюдающихся у животного за всю его жизнь (Mauchline, 1977). Опыты по росту краба *Cancer magister* , проведенные путем массовых измерений, показывают, что в первый год жизни после четырех — шести линек самцы достигают ширины карапакса 24,2 — 31,1 мм; в конце второго года (11-я и 12-я стадии) — 96,6 — 119 мм; в конце третьего года (13-я стадия) ширина карапакса увеличивается до 146, 9 мм; в конце четвертого года жизни ширина карапакса краба достигает 207,5 мм (Butler,

¹ Под фактором роста следует понимать увеличение тела в процентах за одну линьку.

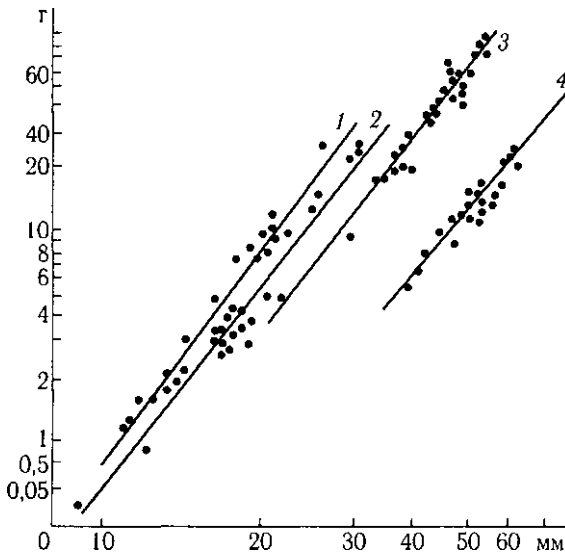


Рис. 69. Зависимость массы (M^7 , г) крабов от длины (L , мм) карапакса: 1 — *Pachygrapsus marmoratus*, 2 — *Xantho poressa*, 3 — *Eriphia verrucosa*, 4 — *Carcinus mediterraneus* (по Г.И. Аболмасовой, 1974)

Несколько большим является межлиночный период у краба *Xantho poressa*. У обоих видов крабов абсолютный прирост массы за сутки увеличивается с возрастом, относительный прирост падает (Аболмасова, 1974). Зависимость между длиной тела крабов и их массой выражается степенной функцией, при которой степень длины приближается к кубической (рис. 69, табл. 8).

Имеются данные о том, что рост самцов и самок проходит неодинаково интенсивно. У некоторых крабов, например у *Carcinus maenas*, разница в росте самцов и самок наблюдается уже на первом году жизни: самцы всегда мельче самок. Однако большинство литературных данных свидетельствуют о том, что на первом году жизни рост как самцов, так и самок сначала одинаковый, затем самки отстают в своем росте (Bulter, 1961; Аболмасова, 1970). Это подтверждается и ростом речных раков. Так, установлено (Нефедов, Мазанов, 1975), что прирост карапакса самцов каждой линьки составляет 2,5 мм, самок — 1,7.

Существует мнение (Bennett, 1974), что уменьшение роста самок краба *Cancer pagurus* происходит вследствие увеличения генеративного роста за счет соматического давления. Кроме того, рост самок замедляется в результате откладки яиц после одного оплодотворения. В связи с этим самки без линек, а значит, и без роста несколько раз могут откладывать яйца на протяжении 2 лет и более. Предполагается, что присутствие сперматофоров у самки угнетает линьку. У самцов прирост массы за одну линьку может дополняться также за счет значительного роста клешней.

1961). Краб *Callinectes sapidus* в своем развитии от личиночных стадий до половозрелое™ линяет 26 — 29 раз, у камчатского краба *Paralithodes camtchatica* прирост длины карапакса с каждой линькой увеличивается на 2—6 мм (Sakuda, 1961). Межлиночный цикл краба *Pachygrapsus marmoratus* составляет приблизительно 2 недели, у однолетних животных — 25 сут.

Размерно-массовые

Вид	Количество измерений, экз.	Длина карапакса, см
<i>Eriphia verrucosa</i>	3	3—4
	8	4—5
	17	5—6
	1	2—3
	1	2—3
<i>Carcinus mediterraneus</i>	12	3—4
	16	4—5
	6	5—6
<i>Pachygrapsus marmoratus</i>	6	1—1,5
	12	1,5—2
	5	2—2,5
<i>Xantho poressa</i>	2	2,5—3
	2	3—3,5
	8	1—1,5
	3	1,5—2
	8	2—2,5

У креветок *Crangon nigricauda* и *C. franciscorum* самцы и самки также растут сначала в одном темпе, затем даже неполовозрелые самки перегоняют в росте самцов. Это объясняется тем, что продолжительность жизни самок составляет более одного года, самцы часто не доживают до этого возраста. По сравнению с крабами креветки обладают меньшей плодовитостью, но удельный вес энергии на образование яиц относительно большой. Энергетические затраты на прирост креветки с длиной тела 9,9 см составляют 5,66 ккал, из которых 2,03 ккал приходится на калорийность яиц. Значительно больших размеров по сравнению с самцами достигают самки *Palaemon serralus* (Forster, Wickins, 1972).

При искусственном выращивании краба *Podophtalmus vigis* изучали действие солености, фосфатов и содержания в воде кальция на скорость роста. Было показано, что на личинный цикл действует только температура (Sather, 1966). Литературные данные свидетельствуют о том, что частота линек увеличивается с повышением температуры почти у всех представителей десятиногих раков.

В хаджибейской популяции черноморской креветки *Palaemon adspersus* в холодные зимние месяцы рост животных не наблюдается. Наблюдение за линейным ростом популяции с определением возраста методом массовых измерений систематически проводилось на протяжении года. В Хаджибейском лимане апрельские сборы животных и их массовые измерения показывают, что на долю особей длиной 5 — 10 мм приходится лишь 1 % всей популяции (рис. 70). Преобладают особи размером 35 — 50 мм, которые приближаются к максимальным. Две вершины полученной кривой, соответствующие размерным группам 35 — 40 мм, указывают на то, что креветки длиной 45 — 50 мм представляют собой поколение весенней генерации предыдущего года, особи с длиной тела 35 — 40 мм, вероятно, появились в водоеме во второй половине лета. В мае получена кривая сходная с апрельской, но в этом месяце на долю ювенальных особей длиной 5 — 10 мм приходилось уже почти 10 %.

Таблица 8

характеристики черноморских крабов (по Г.И. Аболмасовой, 1970)

Масса карапакса, г	Отношение массы карапакса к общей сырой массе	Масса мягких частей, г		Отношение сухой массы мягких частей к сырой массе	Общая масса, г		Отношение общей сухой массы к сырой массе
		сырая	сухая		сырая	сухая	
28,0	46,4	32,3	6,3	19,6	60,3	34,3	56,9
44,6	39,9	67,0	10,3	15,4	111,6	54,9	49,2
74,1	42,6	99,9	16,0	16,0	174,0	90,1	51,8
116,9	38,1	190,0	24,3	12,8	307,0	141,2	46,0
3,0	33,3	6,0	1,0	17,5	9,0	4,0	45,0
8,5	38,2	13,6	2,3	16,5	22,3	10,8	48,4
15,6	36,8	26,8	3,2	12,1	42,5	18,9	44,4
30,6	40,0	45,8	6,5	14,2	76,4	37,1	48,5
0,5	32,2	1,0	0,2	20,5	1,5	0,7	46,3
1,5	45,5	1,8	0,3	18,1	3,3	1,8	55,4
34,0	50,7	3,3	0,7	20,4	6,7	4,0	60,8
6,8	50,6	6,6	1,1	17,2	13,5	8,0	59,2
9,7	46,7	11,0	1,9	16,9	20,7	11,5	55,7
0,7	38,5	1,2	0,1	10,7	1,9	0,9	45,2
3,6	54,7	3,0	0,4	12,3	6,6	4,0	60,3
5,0	49,4	5,2	0,6	12,3	10,2	5,7	55,7

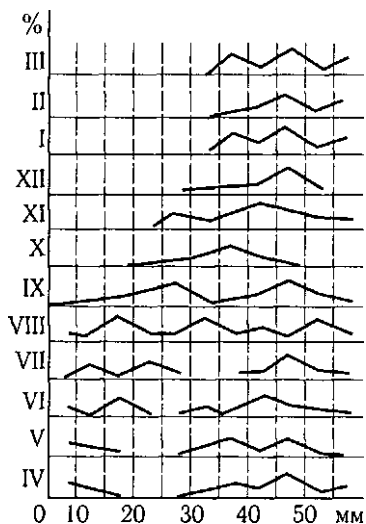


Рис. 70. Кривые размерных групп (мм) хаджибейской популяции *Palaemon adspersus* по месяцам (I - XII)

В июне значительно возрастает количество молодых особей размером 15 — 20 мм, что свидетельствует об интенсивном росте креветок, вылупившихся из яиц в мае. Эти особи составляют около 20 % всего размерного состава. Вершина кривой, соответствующая поколению предыдущего года, сдвинута вправо, что свидетельствует об интенсивности роста перезимовавших особей. В июле на долю сеголетков приходится около половины всех креветок, обитающих в водоеме. В трехвершинной кривой две вершины соответствуют пикам массового выклева личинок в предыдущие месяцы, третья вершина соответствует поколению предыдущего года. Кривая, полученная в августе, очень сходна с июльской и на ней явно выражено смещение трех вершин в сторону больших размеров. Таким образом, в конце лета сеголетки вырастают до 30—35 мм, креветки второго года жизни — до 50—55 мм.

В сентябре формы до 25 мм присутствуют в очень небольших количествах и не превышают процент всех особей. В пробах явно преобладают особи двух размерных групп 25—30 и 40—45 мм. В октябре совершенно исчезают из популяции ювенилы до 20 мм. Такая же картина наблюдается и в ноябре. Судя по характеру распределения размерных групп в декабре — марте можно предположить, что в этот период у креветок рост прекращается.

Зоогеография

Десятиногие раки встречаются во всех широтах Мирового океана, однако наибольшее количество видов наблюдается в его тропической зоне. Так, в экваториальной части Атлантики насчитывается более 800 видов декапод, в акватории, прилегающей к 20° с. ш., их немногим более 400, на 20° ю. ш. — 600. За пределами 40-х широт как в Северном полушарии, так и в Южном количество видов декапод исчисляется десятками. У берегов Австралии наибольшее число видов (650) находится в широтах 12 — 28°, в широтах 29 — 36° — 250, в широтах 37 — 40° — менее 200 (Lawrence, 1982).

Виды, которые не вынашивают яиц на плеоподах, а выбрасывают их непосредственно в воду, где происходит инкубация до вылупления личинок, совершенно не встречаются в высоких широтах. Так, распространение пенеидных креветок ограничено субтропическими водами с температурой не ниже 20 °С, в основном они сосредоточены в Персидском и Мексиканском заливах, на шельфах Атлантического побережья Америки, в водах Африки, Австралии и стран Юго-Восточной Азии. По нашим представлениям, ограничение ареала пенеидных креветок обусловлено, прежде всего, их возможностью размножения, так как инкубация яиц и скорость метаморфоза планктонных личинок, которые у них происходят сложнее, чем у других представителей, должны протекать сравнительно быстро, в течение нескольких недель.

Как известно, процесс развития большинства животных находится в прямой зависимости от температуры среды. Ускорение процессов инкубации и метаморфоза личинок приводит к уменьшению времени их пребывания в толще воды, где могут наблюдаться наибольшие потери за счет выедания планктонофагами. Виды, обитающие в высоких широтах, часто обладают укороченным развитием, т. е. яйца вынашиваются на плеоподах самок и в этих яйцах эмбриогенез проходит до поздней стадии развития. В целом развитие яиц и планктонных личинок в этих случаях может затягиваться на несколько месяцев. Это относится, например, к креветкам рода *Rapscia*, образующим значительные концентрации в прибрежных водах Приморья и Сахалина, у Курильских островов, в Баренцевом, Белом и Беринговом морях. Во всех перечисленных районах ведется промысел креветок.

Р.Н. Буруковский (1981) считает, что древняя фауна креветок возникла на мелководье и позднее в результате эволюции на родовом уровне мелководные виды были вытеснены новой фауной, заселяющей шельф, предыдущая фауна осталась лишь на склоне, окаймляя его. Этот процесс неоднократно повторялся, и каждый раз представители самой древней и следующих за ней фаун оказывались на еще больших глубинах. Это не помешало некоторым группам креветок (например, род *Repaes*) выжить от низов верхнего мела, не обнаруживая изменений даже на уровне вида. Одновременно шел и другой процесс: в связи с ограниченностью пищевых ресурсов на склоне и в абиссали происходили отрыв многих видов от грунта и переход к жизни пелагиали. Некоторые из высокоспециализированных семейств или их отдельные виды заселяли склон и абиссаль, оставаясь тесно связанными с дном, достигая наибольших глубин, известных для креветок, что объясняется типом их питания, преадаптированным к условиям больших глубин.

Черное море характеризуется особенностями, которые препятствуют широкому распространению десятиногих раков. Так, в связи с зараженностью сероводородом его абиссали в нем не могут жить глубоководные формы. Надо полагать, что все представители отряда *Oecarosia*, исключая пресноводные формы, проникли в Черное море, затем и в другие моря южной части из Средиземного моря. По сравнению со Средиземным морем Черноморско-Азовский бассейн характеризуется очень обедненным видовым составом. Например, если в Средиземном море насчитывается 143 вида представителей отряда (Киган, 1956), то в водах Черноморско-Азовского бассейна их только 37. В свою очередь, более 70 % современной фауны десятиногих Средиземного моря представлено видами, обитающими и в Восточной Атлантике, что дает основание объединить Средиземное море как относительно самостоятельную зоогеографическую провинцию с прилегающими атлантическими районами в единую Атлантико-Средиземноморскую надпровинцию, промежуточную между бореальной и тропической областями Восточной Атлантики. Индовестпацифический элемент в фауне десятиногих раков Средиземного моря представлен аналогичными видами, распространенными также в Восточной Атлантике, и мигрантами из Красного моря, проникшими через Суэцкий канал. Атлантические виды заселяют Средиземное море, виды, проникшие через Суэцкий канал, — преимущественно восточную его часть. Ведущее положение в фауне Средиземного моря занимают потомки нижнеплеоценовой атлантической фауны (Дуриш, 1987).

Процесс вселения десятиногих раков из Восточной Атлантики через Средиземное море в Черное (медитерранизация) происходит и в настоящее время. Так, в 30-е годы нашего столетия в Черном море появился голланд-

ский краб *Rhithropanopeus harrisi tridentata*, получивший широкое распространение в опресненных участках лиманов и заливов; с 70-х годов периодически в Черном море встречается краб *Callinectes sapidus*. Поселившийся в Черном море голландский краб через Керченский пролив проник в Азовское море, затем антропогенным путем (во время акклиматизации других беспозвоночных) был расселен в Каспийском и Аральском морях. В Аральском море с 1978 г. стал обычным видом и достиг наибольшей численности на юге и в Аджибайском заливе, но распространение его ограничено наличием опресненных участков (Андреев, 1988).

Экология

Десятиногие раки заселяют морские, пресные и солоноватые водоемы. Большинство из них ведут придонный образ жизни на небольшой глубине. Однако встречаются роды, например *Pontophilus*, обитающие на глубине, превышающей 4000 м. На глубине 3000 м живут представители семейства *Galatheidae*. Некоторые виды наземных крабов либо совершенно покидают водную среду, либо периодически возвращаются в нее. Значительная их часть относится к наземным животным до такой степени, что они могут погибать в воде, однако обитают во влажной среде по соседству с водой.

Крабы обычно живут в литоральной зоне, в тропиках многие из них постоянно обитают выше верхней границы прилива. Однако им необходима влажная среда, и часто их норы расположены там, где на дне остаются лужи воды. Более сухопутные виды почти полностью отделены от воды, но для размножения возвращаются в водоемы.

Полуназемные и наземные крабы, как правило, обладают прекрасной осморегуляцией. В зависимости от условий и своих потребностей они одинаково совершают как гипер-, так и гипорегуляцию. Любопытная особенность некоторых сухопутных крабов (*Cardiosoma* и *Cecarcinus*) заключается в том, что они могут впитывать воду из влажного песка и влажного субстрата даже в отсутствие видимого количества воды. Таким образом, они могут выживать на протяжении многих месяцев без прямого доступа к воде (Bliss, 1966).

Краб-привидение (*Ocypode quadrata*), который очень часто ходит по песчаному берегу, должен часто погружаться в морскую воду. Известны манящие крабы (*Uca*), обитающие на побережье всех тропических морей и даже в умеренных зонах; они копают глубокие норы на берегу у воды или выше границы прилива, однако им необходимо относительно часто возвращаться к воде.

Все сказанное выше свидетельствует о том, что, очевидно, все представители отряда *Decapoda* ведут свое происхождение из водной среды. Многие представители *Decapoda* большую часть жизни проводят в грунте (раки-кроты) или периодически зарываются в него, оставляя над поверхностью лишь глазные стебельки и ротовые части, что необходимо им в качестве маскировки для охоты на других животных, для укрытия от хищников, что особенно важно в период линьки до затвердения покровов тела.

Зарывание в грунт является наиболее надежным средством укрытия десятиногих раков, ведущих придонный образ жизни. В грунт способны зарываться креветки, крабы, речные раки и другие ракообразные. Креветки периодически зарываются в жидкий ил или песок, речные раки и многие крабы роют норы-убежища, где проводят значительную часть жизни. Краб *Macrophthalmus telescopicus* роет нору, входная часть которой исходно почти

горизонтальная, направление не связано с ориентацией береговой линии. На поперечном срезе нора имеет всегда одну и ту же эллипсоидную форму: большинство нор спиральные, лево- или правозакрученные. На илистых участках грунта норы обычно длинные, почти горизонтальные, уплощенные. У отверстий, как правило, имеются следы на поверхности грунта в виде множества петель, образующих очертание цветка результат беспорядочных движений, совершаемых крабом во время зарывания. Крабы роют норы глубиной до 30 см (Chakrabarti, 1983).

Раки-кроты (семейство Callianassidae) строят U-образные норы, в которых проводят большую часть жизни, и только при определенных условиях поднимаются на поверхность грунта. Обычно норы имеют два выхода к поверхности, например, по наблюдениям 1969 г. в Тендровском заливе Черного моря насчитывалось до 30 нор на 1 м² грунта. Исследования (Nash et al., 1984) с использованием застывающей в воде жидкой массы, которую вливали в норы раков-кратов, показали, что обычно норные системы состоят из первичной U-образной норы, от которой в нижней части отходит туннель к аналогичным норам. При этом несколько систем всегда объединяются так, что место соединения состоит из трех ходов. Нижний уровень первичных нор находится на глубине 98—182 мм, образуя первый этаж ниже поверхности дна. В развитых норных системах крот строит второй нижний этаж (на глубине 140—215 мм). Лишь в редких случаях с нижнего этажа вверх к поверхности идут вертикальные шахты. Обычно U-образные норы нижнего этажа лишь доходят до первого этажа. Нижние части ходов второго этажа расширены. В немногих наиболее развитых норах на нижнем этаже животные строят круговые горизонтальные туннели. Входы одной норной системы на поверхности располагаются примерно на одной линии.

Раки-отшельники для укрытия используют раковины моллюсков. Проживание в раковинах моллюсков наложило отпечаток в процессе эволюции и на внешнее строение самих раков-отшельников. В процессе роста эти животные постоянно меняют домики. При этом часто происходит ожесточенная борьба одного и того же вида за раковину. Обычно раки-отшельники предпочитают раковину определенной массы и размера в зависимости от вида моллюска. При увеличении массы ракообразного в результате деятельности организмов-обрастателей животное продолжает занимать раковину тех же размера и объема. Это свидетельствует, что объем раковины имеет большее значение при выборе, чем ее масса. Изменение угла наклона раковины и положение ее центра тяжести часто приводят к тому, что рак-отшельник отказывается от таковой.

Для маскировочного приспособления к фону окружающей среды десятиногим ракам свойственна соответствующая окраска, но среди них могут встречаться и альбиносы. Раньше присутствие аномальных крабов-альбиносов связывали с генетическим детерминированным отсутствием пигмента (по аналогии с человеком), однако позже было показано (Hogarth, 1982), что черный пигмент меланин может быть покрыт лежащим выше белым пигментом, либо толщиной самих покровов. Окраска креветок и крабов может значительно варьировать у одного и того же вида.

В качестве маскировки крабы семейства Nomolidae, обитающие на шельфе и материковом склоне у Гавайских островов, могут носить кусочки губок, горгонарий и антинартарий. Для крабов этого семейства характерно строение пятой пары переопод: они занимают субдорсальное положение. С помощью этих переопод крабы зажимают указанных животных между дактилусом и проподусом, и благодаря подвижности конечностей защитные предметы выставляются перпендикулярно карапаксу. Просмотр видеоманитных записей свидетельствует о том, что удерживаемые предме-

ты закрывают более половины карапакса, но не ноги. Такое поведение крабов служит защитой и рассчитано на отпугивание хищников, соприкоснувшихся с несомым предметом, неприятным на ощупь (жгучая губка, колючая антипатария и др.).

Краб *Dissodactylus mellitae* живет в симбиозе с 3 видами плоских морских ежей (Bell, 1987), креветка *Alpheus armatus* из Карибского моря — с актинией *Bartholomea annulata*, которую хозяин защищает от других особей своего вида, половозрелые особи защищают актинию от своего пола, так как в последнем случае актиния помогает в сохранении потомства (Knowlton, Keller, 1982).

Некоторые крабы, например *Cryptodromia hilgendorfi*, имеют камуфляжное покрытие, состоящее преимущественно из губок и асцидий. Его площадь всегда в 2 — 3 раза превышает таковую карапакса. Краб сам изготавливает покрытие путем вырезки из губки овального куска с выемкой на нижней поверхности, на что уходит 30 — 45 мин. Покрытие поддерживается двумя последними переоподами, имеющими для этого специальное устройство. Новое покрытие краб строит в межлиночный период, обычно ночью. Самцы изготавливают его в среднем через 40 сут после линьки, самки — через 22. Иногда одно покрытие используется дважды в период двух линек, но известны случаи, когда за один межлиночный период изготавливается два покрытия.² Каждое новое камуфляжное покрытие увеличивается по площади на 1 см². Предпочтение крабы отдают губке *Suberites carnosus* и асцидий *Eudistoma elongata*, которые обычно используются в пищу крабами. Личинки оседают на упомянутую губку, развившиеся до ювенильной стадии особи вырезают свое первое покрытие из той же губки, после чего могут мигрировать на другие виды. В данном случае крабы способствуют расселению губок и асцидий (McLau, 1983).

Менее надежной маскировкой у ракообразных служит обрастание покровов тела, которое часто играет и отрицательную роль вследствие паразитирующего образа жизни самих организмов-обрастателей. Так, на карапаксе краба *Cancer irroratus* из залива Святого Лаврентия было 53 таксона обрастателей, среди которых наиболее часто встречались мшанки, гидриды, двустворчатые моллюски, амфиподы и актинии. Наибольшее видовое разнообразие характерно для мшанок, кишечнополостных и полихет. Микрораспределение по поверхности экзоскелета зависит от положения щетинок, пучки которых аккумулируют детрит, образуя субстрат для мелких подвижных видов и замедляя развитие сидячих форм. Обычно доля самок упомянутого вида с организмами-обрастателями выше, чем самцов, но у последних обрастатели более разнообразны. Количественный и качественный составы обрастателей определяются линочной стадией хозяина, динамикой численности самих обрастателей, а также размерами крабов (Colodey et al., 1981). В Черном море карапакс краба *Portunus latipes* иногда обрастает водорослью рода *Enteromorpha*. Вместе с кустом водоросли высотой до 10 см краб становится совершенно незаметным для хищников.

Как известно, одни и те же виды десятиногих раков, находясь на разных грунтах, имеют разную окраску. Она может частично определяться организмами-обрастателями на карапаксе или других участках тела, но в большинстве случаев зависит от наличия тех или иных хроматофоров. Концентрация и комбинация различных хроматофоров в покровных тканях определяют общую окраску животных, которая легко меняется в зависимости от окраски окружающей среды, количества проникающего в воду света и других факторов. Например, в Тилигульском лимане на черном иле мы находили креветок *Stangon stangon* абсолютно черного цвета, в то время как в близлежащих участках Черного моря эти же креветки на песчаном грун-

те были слабоокрашенными, слегка прозрачными.

В настоящее время накоплено много экспериментальных данных о регуляции пигментов и покровах креветок и крабов, подтверждающих влияние факторов внешней среды (характер и окраска грунта, температура воды, освещенность и др.) на изменение окраски животных. Определение изменения общего состава пигмента в организме методом экстракции с последующим калориметрированием его в экстрактах показало, что красный пигмент креветки *Palaemonetes* может менять концентрацию в зависимости от фона (Brown, 1934:

рис. 71). Если пигмент значительное время находится в хроматофорной клетке в концентрированном состоянии, то при этом его количество уменьшается, и наоборот, в рассеянном состоянии пигмента его образование увеличивается. При этом возможны два варианта: образование или разрушение пигмента зависит от состояния его рассеивания либо регуляция морфологических и физиологических изменений окрашивания проходит параллельно с помощью общих регуляторных механизмов. Такие механизмы могут обеспечить даже образование новых хроматофорных клеток.

Известно, что повышение температуры вызывает осветление окраски краба *Callinectes* и креветки *Palaemonetes* (Fingerman, 1956). Однако креветка *Macrobrachium* в более теплой воде может темнеть или осветляться при более низкой температуре, креветки рода *Hippolyte* становятся более светлыми как при повышении температуры, так и при ее понижении. Наибольшее влияние на состояние хроматофорной системы оказывает свет. С физиологической точки зрения свет в этом случае действует через фоторецепторы, например глаза. Так, если креветкам рода *Palaemon* или *Palaemonetes* приоткрыть нижние части глаз, то в этом случае хроматофоры ведут себя так, как будто упомянутых животных помешают на черный фон. Однако для того чтобы креветки смогли адаптироваться к цвету фона, их органы зрения должны быть способными отличать не только отражающий или падающий свет, но и свет волн разной длины. Это воспринимается той частью сетчатки, которая возбуждается отражающим светом.

Реакции изменения окраски хроматофоров принято делить на первичные и вторичные. Первичные — это те реакции, которые регулируются органами зрения; вторичные — реакции, возникающие при непосредственном воздействии света на хроматофоры или рефлекторном воздействии на рецепторы, расположенные за пределами глаз. Механизм воздействия света на вторичные цветовые реакции у животных специально приспособлен для того, чтобы обеспечить животное необходимой защитной или маскировочной окраской соответственно фону. Эта функция более выражена у глубоководных животных, а также у тех, которые большую часть жизни проводят в неподвижном состоянии.

Приспособление к цвету фона во многих случаях не сводится только к потемнению или посветлению покровов. Например, креветки рода *Hippolyte* могут очень легко адаптироваться ко многим цветам и их оттенкам, креветки рода *Stangon* приспосабливают свою окраску не только к черному или белому, но и к красному и желтому цветам фона. Креветки *Palaemo-*

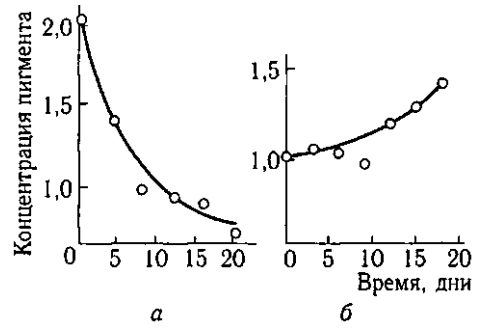


Рис. 71. Изменение концентрации красного пигмента у *Palaemonetes* в зависимости от фона:

а — уменьшение концентрации пигмента на белом фоне, *б* — увеличение концентрации пигмента на красном фоне (по Ф.А. Брауну, 1978)

petes обладают способностью изменять окраску и за несколько дней могут приспособиться к желтому, белому, черному, красному, синему и зеленому цветам фона. Известно также, что пелагический краб *Planes minutus* или *Portunus ogowai* способен приспосабливаться к черному, белому, красному и желтому фонам. Все эти приспособления связаны с дифференцированными перемещениями разных пигментов внутри хроматофоров. Такая физиологическая активность усиливается дополнительными морфологическими изменениями окраски и присутствием неподвижного слоя пигмента в тканях карапакса.

Некоторые раки могут изменять распределение или количество разных пигментов более или менее независимо один от другого, что подтверждает сложность механизмов, регулирующих активность хроматофоров. Однако не все представители десятиногих раков имеют полный набор цветовых пигментов. Например, у креветки *Stangon* нет синего пигмента, что не позволяет этому животному приспособиться ни к синему, ни к зеленому фонам. Креветка *Palaemonetes* имеет красный, желтый и голубой пигменты, что дает ей возможность приспосабливаться практически к любому фону путем соответствующего перераспределения пигментов в хроматофорах. Таким образом, отсутствие пигментов того или иного цвета ограничивает возможность вида в отношении диапазона разных фонов, к которым они могут приспособиться (Браун, 1978).

Относительно разных пигментов мера действия первичных реакций по сравнению со вторичными изменяется от вида к виду, а также в границах одного вида. Например, у личинок креветки *Stangon* хроматофоры обладают только первичными реакциями на освещенность, хроматофоры крабов *Rhithropanopeus harrisi* проявляют как первичные, так и вторичные реакции на свет. У большинства взрослых особей, способных изменять окраску тела в широком диапазоне освещения, сама окраска в большей степени зависит от цвета фона, чем от общего освещения. При полном отсутствии света обычно наблюдается осветление животных, однако не до такой степени, как это наблюдается на освещенном белом фоне. Некоторые виды, например *Stangon stangon*, в тени могут иметь промежуточную окраску. При этом хроматофоры обладают способностью рассеивать пигмент.

У многих животных суточные изменения окраски сохранялись даже в том случае, если их содержали в среде с постоянными температурой и освещением, особенно в постоянной темноте. Такие ритмы могут сохраняться относительно долго. Период потемнения или осветления окраски в суточных циклах, сохраняющихся при содержании животных в постоянных лабораторных условиях, можно сдвинуть за несколько суток путем соответствующего изменения светового и температурного режимов (Браун, 1978). В результате такого сдвига фазы ритма затемнения и осветления окраски наступают в любое заданное время суток, причем этот новый суточный ритм сохраняется до тех пор, пока он не перестроится заново. Более того, можно вызвать даже более тонкий сдвиг в характере суточных изменений окраски и ее диапазона, которые затем сохраняются при постоянных лабораторных условиях. Механизм, дающий начало этому постоянному суточному ритму, не зависит от температуры в диапазоне, лежащем в пределах 20 °С, его точность не нарушается даже в необычных условиях среды (например, когда животных перевозили самолетом на запад, в результате чего продолжительность суток увеличивалась для них приблизительно до 27,5 ч) (Fingerman, 1956). Сдвиг фазы изменения окраски под действием света и температуры зависит от суточного ритма чувствительности животных к этим факторам.

МИГРАЦИИ ЭДУЛТНЫХ ФОРМ

Горизонтальные миграции. Для большинства видов послеличиночных форм раков, лангустов, креветок и крабов характерны горизонтальные миграции по дну водоема с помощью переопод. Локальные перемещения на большие расстояния связаны прежде всего с поиском пищи и отысканием особей противоположного пола. Наиболее оседлый образ жизни ведут раки-кроты и крабы, живущие в норах. Сложная система построения нор раков-кратов ограничивает ареал их распространения и перемещения, так как для строительства возникает необходимость в удобном для этой цели фундаменте. В Черном море норные животные обитают преимущественно на илисто-песчаном уплотненном грунте, норы располагаются в местах, не подверженных сильным природным течениям. Незначительные горизонтальные миграции кротов наблюдаются преимущественно у молодых особей, они связаны с поиском подходящего места для строительства постоянного жилья. Для половозрелых животных характерны небольшие перемещения, связанные с поиском особей противоположного пола.

Локальные перемещения на небольшие расстояния совершают раки-отшельники. Эти перемещения связаны также с поиском пищи и главным образом подходящего жилья в виде раковины моллюска. Раки-отшельники вынуждены менять раковины в процессе роста на протяжении всей жизни. Подросшие животные покидают тесное жилье и быстро передвигаются от раковины к раковине до тех пор, пока не будет подобрана подходящая. При этом они могут передвигаться на десятки метров, перемещения, связанные с поиском пищи вместе с раковиной моллюска, могут осуществляться на значительные расстояния.

Миграции десятиногих раков на большие расстояния совершаются чаще всего в связи с размножением. Так, наземные крабы, личинки которых всегда проходят метаморфоз в воде, совершают длительные миграции по направлению к водоему и обратно. Например, наземные крабы *Geosagoida natalis* о.Рождества в конце весны Южного полушария двигаются к морю на протяжении 9—18 сут и при этом покрывают землю красным сплошным ковром. При этом они пересекают шоссе, железную дорогу, проходят через жилые поселки, многие особи гибнут от теплового стресса, транспорта, хищных птиц и других факторов. В этой миграции крабы придерживаются определенного порядка: впереди идут крупные самцы с шириной карапакса до 10 см, за ними с опозданием на 1—2 сут — мелкие особи и самки. Достигнув моря, самцы смачивают жабры, затем снова выходят на берег и строят норы. В них происходит спаривание с подошедшими самками. После этого самцы вновь опускаются в море и начинают обратную миграцию, самки остаются в норах до 12 сут, т. е. на период инкубации яиц. Самки с яйцами, готовыми к выклеву, покидают норы и заходят в воду, где и происходит выклев личинок во время высоких приливов. После выклева личинок самки уходят в глубь острова. Обычно наблюдается три волны миграций в течение года, но основная миграция приурочена к началу сезона дождей и длится до 18 сут (Nicks, 1987).

Крабы, креветки, лангусты, омары и другие представители отряда Decapoda, которые всю жизнь проводят в воде, также могут совершать горизонтальные миграции. Для изучения горизонтальных миграций десятиногих раков применяют различные методы. Например, на карапаксе лангуста закрепляли электромагнитный датчик, генерирующий прерывистый сигнал (импульсы продолжительностью 0,5—1,5 мс с частотой 31 кГц), источником питания служил литиевый элемент, емкости которого хвата-

ло на 14 сут. Сигнал принимали на замкнутые антенны, уложенные рядами на скалистом дне, специальным приемником с последующим анализом показателей осциллографа (Phillips et al., 1984). Известны и другие способы изучения горизонтальных перемещений животных. Так, на карапаксе крабов *Cancer pagurus* закрепляли метки в виде пластиковых дисков. Меченых таким образом крабов вылавливали в радиусе более 90 км от места выпуска, скорость миграции достигала 18,3 км в неделю (Bennett, Brown, 1983).

Из других неопубликованных источников известно, что меченые креветки семейства Penaeidae у восточного побережья Австралии за сутки могут проходить до 4 км, за 9 мес отдельные особи передвигались на расстояние около 1000 км. Глубоководные крабы *Gerythion maritae*, обитающие у юго-западной части Африки, на глубине 400—900 м перемещаются на расстояние до 380 км, но дальность перемещения не зависит от глубины; в большой степени она зависит от размеров животных — крупные крабы проходят больший путь по сравнению с мелкими, зрелые самцы более подвижны, чем молодь и самки (Melville-Smith, 1987). Американский омар за 3 года может переместиться на расстояние до 240 км (Campbell, Stasko, 1985). Такое перемещение является, очевидно, вынужденным и связано с поиском подходящих условий для существования. В целом омары привыкают к определенному месту, и поэтому в местах с сильными течениями они предпочитают участки морского дна со скальными выходами, так как на этом субстрате они могут избегать выноса течениями путем сооружения нор (Hovard, Nunny, 1983).

Миграции десятиногих раков носят разнообразный характер. В тропических зонах (залив Карпентария) горизонтальные миграции молоди креветки *Penaeus merguensis* зависят от атмосферных осадков. Их передвижение из мангровых зарослей в море связано с выпадением 80 % годовой нормы осадков. Большинство эмигрантов в это время находится в верхнем полуметровом слое воды. В дождливые годы эмигрирует большое количество креветок по сравнению с засушливыми. Пополнение промысловых скоплений, расположенных в открытых частях моря, происходит через 8 недель после выхода молоди из эстуариев. Вариации месячной величины миграции ювенильных креветок на 70 % определяются только величиной осадков (Staples, Vance, 1986).

Обычно у креветок рода *Penaeus* наблюдаются миграции из эстуариев к материковому склону и в противоположном направлении. Они связаны с тем, что инкубация яиц и выклев личинок происходят в соленой морской воде, молодь развивается в лагунах и прибрежных опресненных водах. У креветок рода *Plesionica*, обитающих у Атлантического побережья Марокко, миграция по глубине осуществляется раздельно для самцов и самок; при этом откладка яиц происходит на максимальной глубине, их инкубация и подготовка к следующему нересту осуществляются на мелководье (Буруковский, Островский, 1983).

В результате специальных наблюдений Р.Н. Буруковским (1972) для геротрофных креветок, например *Penaeus dougallii* из прибрежных вод Западной Африки, выделено четыре типа миграций: 1) миграция только что выклюнувшихся личинок из моря в эстуарии, лагуны и другие опресненные водоемы; 2) миграция подрастающей до 80—100 мм молоди из эстуариев и лагун в море на шельф через 6—8 мес после первой миграции; 3) уход крупной креветки (130—140 мм) на периферию из мест скопления креветок; 4) локализация крупной креветки в участках со стабильными температурными условиями в придонном слое воды. Миграции первых трех типов направлены на пространственное разобщение разных возрастных

групп креветок, в результате чего уровень внутривидовой конкуренции снижается до минимума, значение последнего типа миграции не выяснено.

Миграции креветок и крабов наблюдаются и в Черном море. Так, креветка *Parastomatodes regis* в северо-западной части Черного моря в холодное время года перемещается на большую глубину (Макаров, Пилявская, 1951), но сведения о том, как далеко эти креветки могут мигрировать, нам не известны. Наши многолетние наблюдения показывают, что в осенний период (октябрь — ноябрь) креветки *P. asperus* и *Parastomatodes* мигрируют из заливов в открытую часть моря; иногда эти миграции носят массовый характер. В начале лета или в конце весны наблюдается массовый подход этих креветок в Тендровский, Егорлыцкий, Джарылгачский и Чатырлыцкий заливы. При этом креветки в глубь заливов продвигаются вдоль береговой линии на глубине 0,2—2,0 м. Несомненно, такие миграции можно отнести к нерестовым. Именно на мелководье вынашиваются и созревают яйца, а также выклеваются личинки.

В Черном море наиболее полно изучены миграции *Stomatopoda*. На основании траловых сборов из различных участков западной половины моря была составлена карта распределения этих креветок (рис. 72). В сентябре *S. gaeffleri* образуют наибольшие концентрации на глубине 30—40 м в северо-западной части моря. В этот период года на станциях, выполненных на глубине 5—10 м, креветки отсутствовали. На западном шельфе вдоль побережья Болгарии и Турции они скапливаются на глубине 60—100 м, где, вероятно, находятся на протяжении всей зимы. Уже в мае популяция *S. gaeffleri* мигрирует ближе к берегу, в июле концентрируется у самого берега, где ареал ее распространения ограничивается 15-метровой изобатой. В летние месяцы наибольшая концентрация креветок наблюдается в приустьевых участках, примыкающих к Дунаю, Днестру и Днепру. Как правило, в упомянутых районах скапливается преимущественно молодь.

Представляет интерес тот факт, что наибольшее количество самок *Stomatopoda* (до 5 %), мигрирующих на большую глубину в осенние месяцы, имеют яйца на плеоподах. Даже в ноябре встречаются самки с яйцами на плеоподах на стадии выклева. Пробы нейстона, взятые на тех же станциях, где производили траление, иногда подтверждают наличие личинок как в северо-западной части моря, так и на юго-западном его участке, вплоть до побережья Турции. Таким образом, миграции *S. gaeffleri* не связаны с процессом размножения, как это наблюдается в уже упомянутых семействах *Parastomatidae*, *Stomatopodidae*, *Penaeidae*. Крангониды размножаются в летние месяцы вблизи берегов и поздней осенью на значительном расстоянии от берега. Вероятно, упомянутые миграции связаны в первую очередь с распределением температур. Уход креветок на зиму от берега вызван изменчивостью температурного режима в этот период года в прибрежной зоне моря.

Расстояния, на которые могут мигрировать крангониды в Черном море, неодинаковы в различных его участках. Они зависят от ширины шельфовой зоны. Например, в северо-западной части, где 100-метровая изобата находится далеко от берега, креветки могут проделывать путь 50—60 миль, в то время как на узком юго-восточном шельфе они мигрируют на расстояние не более 12—16 миль.

В районах, приуроченных к устьям Дуная, Днестра и Днепра, в летние месяцы скапливаются, как правило, мелкие особи размером 25—45 см (средняя масса 0,387 г), среди которых совершенно отсутствуют половозрелые особи (рис. 73). В то же время на соседних станциях, удаленных от гидрофронта на 0,5 мили, популяция креветок состоит из более крупных осо-

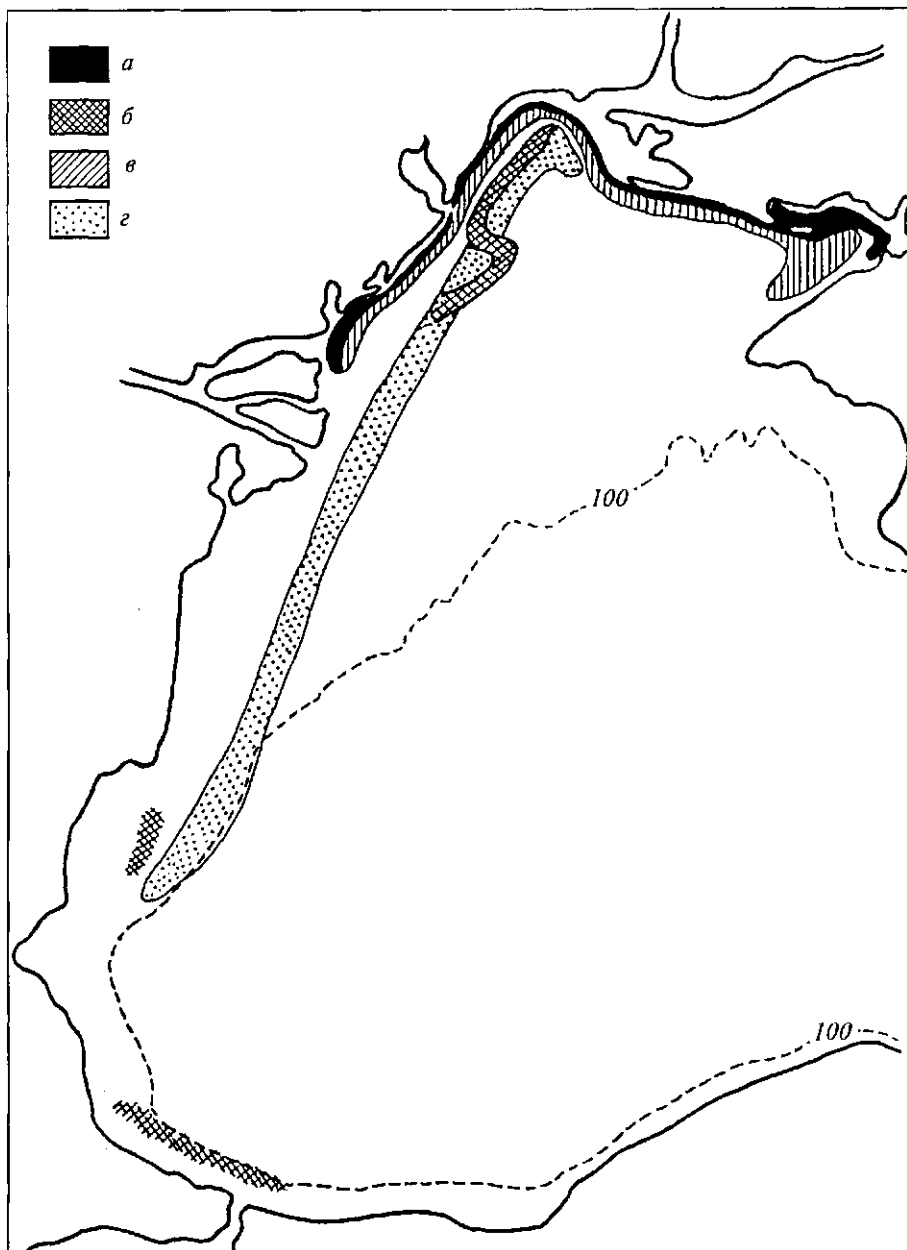


Рис. 72. Сезонное распределение креветок-крабонид в западной части Черного моря:
а — июнь, *б* — май, *в* — сентябрь, *г* — ноябрь

бей, среди которых имеются половозрелые самцы и самки. Примерно такая же картина наблюдается и у эстуарного краба *Сагсіпів птаєнаБ*. В результате двухлетних регулярных наблюдений, проводившихся на литорали побережья Англии в приливы и отливы, установлено, что крупные особи откочевывают зимой от берегов на глубине свыше 6 м. При этом крабами используются приливно-отливные течения. У берегов Нидерландов также наблюдаются осенние и весенние миграции креветок. Эти миграции весьма изменчивы в отношении сроков, продолжительности, размаха, масштабов (т. е. количества мигрантов) и вызваны относительными различиями в температуре воды.

Чувствительность к температуре различна у разных категорий животных: яйценосные самки более чувствительны по сравнению с самками без яиц на плеоподах; самки после размножения в среднем менее чувствительны, чем до него. В каждой категории наблюдаются и значительные индивидуальные различия в чувствительности, связанные, видимо, с различиями в физиологическом состоянии креветок. У берегов Нидерландов осенние миграции обычно начинаются в октябре после того, как температура минует свой максимум (от абсолютных значений температуры миграции не зависят). На размах миграции влияет суровость зимы: чем она суровей, тем дальше от берега уходят креветки. Осенне-зимние миграции позволяют «разгрузить» прибрежные мелководья от массы креветок, которые росли здесь летом в результате приноса личинок на мелководье и в заливы. Весенняя миграция, направленная в общем к берегу, позволяет использовать пищевые ресурсы мелководной зоны (ВосШеке, 1976). Однако в Черном море использование пищевых ресурсов десятиногими раками не является определяющим фактором миграционных особенностей. Летом в прибрежной зоне находится довольно большое количество яйценосных самок, как креветок, так и крабов, что свидетельствует о благоприятных условиях для размножения на мелководье.

Собственные наблюдения и многочисленные литературные сведения свидетельствуют, что горизонтальные миграции представлены двумя основными типами:

1. Нерестово-батиальные. Этот тип миграций характеризуется тем, что животные для размножения передвигаются от прибрежной полосы и эстуариев в сторону моря.

2. Нерестово-маргинальные. Они отличаются тем, что для размножения креветки мигрируют с материкового склона на материковую отмель.

Нерестово-батиальные миграции наблюдаются преимущественно в тропических и субтропических зонах Мирового океана у креветок, инкубация яиц которых происходит непосредственно в толще воды (Репеаеіае, Зе^евіісіае). Нерестово-маргинальные миграции характерны для креветок, обитающих в морях умеренной и холодной зон, эмбриогенез которых происходит в яйцах, прикрепленных к плеоподам самок (семейство Раіаето-пісіае).

Вертикальные миграции. Послеличиночные формы креветок *Stangon stangon*, *Раіаетоп еіеѳаш* в Черном море часто поднимаются к поверхнос-

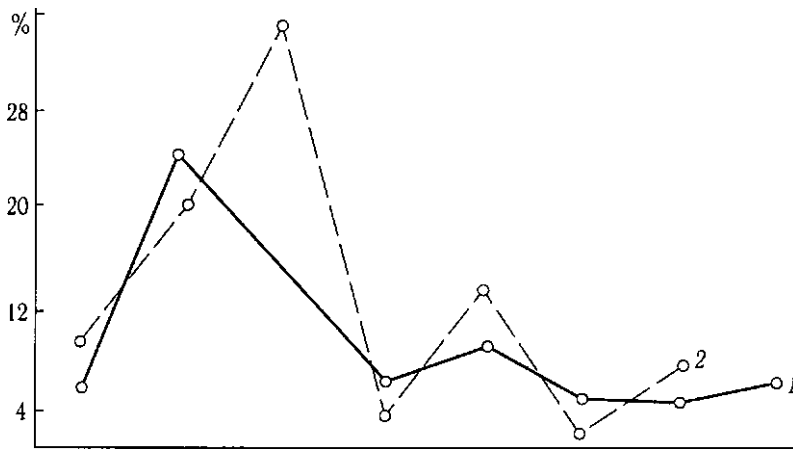


Рис. 73. Размерно-массовый состав (встречаемость, %) креветок *Stangon stangon* в районе гидрофронта Дуная (июнь 1977 г.):

/ — масса, г; 2 — длина, мм

ти воды. В ночные часы мы их находили как в микрогоризонте 0—5 см, так и в нижележащих горизонтах, в Тендровском заливе наблюдали подъем к поверхности половозрелых *Urogebia pusilla*. Последние образовывали скопления в месте свечения мощной электрической лампы, опущенной в воду на глубину 10—20 см. На встречаемость перечисленных выше видов креветок в нейстоне Черного и Азовского морей указывали и другие исследователи (Закутский, 1969; Маккавеева, 1971).

Суточные вертикальные миграции десятиногих раков известны и в иных участках Мирового океана. Так, океанические креветки у побережья штата Оригона (США) находятся в пелагиали на глубине 1500—2000 м днем, ночью их больше в горизонте воды 0—50 м (Pearcy, Forss, 1966), креветка *Sergestes sargassii* в Адриатическом море ночью подымается к поверхности, а днем остается у самого дна (Froglia, Giannini, 1984). Подобные миграции могут совершать и крабы. Например, краб *Pleurodoides planipes* у берегов Калифорнии (США) и Мексики обитает в пределах материкового склона на глубине 100—300 м. Ночью эти крабы переходят к плаванию в толще воды, достигая поверхности, молодежь при этом разносится на большие расстояния Калифорнийским и Экваториальным течениями. Во время пребывания в поверхностных слоях она используется в пищу альбатросами, тунцами и другими прибрежными рыбами (Boyd, 1967).

В настоящее время причина миграций взрослых особей креветок и крабов четко не определена. Креветки рода *Lucifer* поднимаются к поверхности для вымета личинок (Woodmanse, 1960). Однако анализ креветок, пойманных в нейстоне Черного и Азовского морей, показал, что самки никогда не поднимаются к поверхности во время вынашивания яиц на плеоподах; линяющие и перелинявшие особи также не поднимаются к поверхности. Среди мигрантов попадаются как самцы, так и самки. Креветки поднимаются к поверхности в холодное время года. Так, по данным В. П. Закутского (1969), они могут находиться в слое гипонейстона в декабре и марте, т. е. в то время, когда размножение не происходит. Таким образом, подъем черноморских десятиногих раков к поверхности воды не связан ни с размножением, ни с температурой воды. Е. Б. Маккавеева (1971) связывает подъем бентосных беспозвоночных (в том числе и черноморских креветок) с прекращением фотосинтеза в темное время суток, что, в свою очередь, приводит к снижению количества кислорода в летнее время, но в таком случае трудно объяснить миграции к поверхности в холодный период года. Предполагается, что подъем многих видов десятиногих раков Черного моря связан с поиском пищи в ночное время суток, т. е. в период наибольшей активности животных. У десятиногих раков в ночные часы такая активность свойственна многим видам во всех зонах Мирового океана. Она закреплена, очевидно, в процессе эволюции и иногда проявляется в физиологических признаках. Например, максимальная фосфорилазная активность пресноводного краба *Oziotelphusa sena* в водах Индии регистрируется в 0.00 и 8.00, минимальная — в полдень; в крови и гепатопанкреасе этого краба в полночь и утром наблюдается максимальная концентрация Са, концентрация Mg падает (Raghupathi et al., 1983).

МИГРАЦИИ ЛИЧИНОК

Перенос личинок течениями. Миграции личиночных стадий десятиногих раков имеют большое значение при расширении ареала животных. Личинки, находясь в толще воды и используя для перемещения динамику водных масс, имеют наибольшую вероятность пассивного переноса и расселе-

ния в различных районах Мирового океана. Это приспособительное свойство выражено у большинства видов отряда Decapoda. Однако у некоторых видов, например представителей семейства Astacidae, личинки не развиваются в толще воды и весь личиночный период проводят вблизи матери, прикрепляясь к ее плеоподам.

Степень разноса личинок может зависеть как от самого процесса переноса с помощью течений, так и от продолжительности развития и существования личинок в толще воды.

Характеризуя нерестическую зону Мирового океана, С.М. Милейковский (1973) выделяет следующие типы вод: 1) «береговые воды» — воды врезанных в береговую линию придаточных водоемов (эстуариев, бухт, заливов и т. п.) и 2—3-мильная полоса открытых вод, примыкающая к побережью; 2) «прибрежные воды» — узкая полоса вод, располагающаяся над внутренней частью шельфа, непосредственно мористей «береговых вод»; 3) «внешние шельфовые воды» — мористее полосы прибрежных вод над шельфом. Во всех этих водах под воздействием течений, которым способствуют такие факторы, как наличие приспособленной для парения организмов, их вертикальное перемещение, наблюдается перераспределение водной массы вместе с присутствующими в планктоне организмами.

Следуя изложенной выше классификации, в Черном море наличие беспозвоночных, живущих у дна, ограничивается береговыми и прибрежными водами в западном и северо-западном районах и только береговыми водами у Кавказского побережья. У Кавказа и Крыма пригодной для обитания десятиногих раков является небольшая прибрежная полоса, в большинстве шириной 3—4 мили. В связи с узким шельфом в этих районах у личинок имеется очень много шансов оказаться над глубиной, где жизнь их родителей совершенно невозможна и соответственно исключается возможность их оседания вследствие глубинной сероводородной зоны. В наших сборах личинки десятиногих раков встречались на расстоянии до 9 миль от берега, т. е. над сероводородной зоной, но такое явление было редким. Основная масса личинок удерживается, в береговых водах в прибрежной полосе над глубиной от 1 до 20—30 м. По данным Ю.П. Зайцева (1970), плотность личинок снижается до 2—2,5 % той, которая соответствует глубине 20—50 м. Такое же явление наблюдается и в других районах Мирового океана. У Северной Каролины (США) креветки семейства Penaeidae на личиночных стадиях развития найдены вблизи берега, тогда как более поздние стадии находились мористее: в прибрежной зоне ранние стадии встречались в пределах 15—20 миль от берега, а самые ранние найдены на станции, расположенной в 5 милях. Таким образом, распределение личинок указывает на снос их течениями из прибрежной зоны в море. Предполагается, что унесенные на 50—100 миль личинки могут перезимовать в море и вернуться в эстуарии (Sick, 1970).

Из 1700 видов многоклеточных беспозвоночных, обитающих в Черном море, около 800 ведут придонный образ жизни. Большая часть бентосных гидробионтов (56 %) имеет свободноплавающую личинку, у всех без исключения морских видов десятиногих раков личинки планктонные. В сезон массового размножения в планктоне береговых вод личинки бентосных беспозвоночных нередко занимают доминирующее положение, особенно в мелководных заливах, открытых лиманах и бухтах, где их численность может достигать более 80 % всего зоопланктона. Именно в этих участках происходит выклев личинок как десятиногих раков, так и других бентосных беспозвоночных.

Несмотря на то что наибольшая биомасса зообентоса в Черном море образуется на некотором расстоянии от берега, максимальная численность

мелких донных организмов находится на мелководье, где они поселяются на макрофитах. Так, в Каркинитском заливе в сообществе zostеры на глубине 1 м встречается 33—342 экз. полихет на 1 кг водорослей. Большинство видов десятиногих раков во время размножения мигрируют к берегу, где икроносные самки концентрируются на глубине до Юм. Здесь же наблюдается сосредоточение их личинок на ранних стадиях развития. Изучение сезонной динамики личиночных стадий свидетельствует о том, что они присутствуют среди мелководного планктона постоянно на протяжении всех теплых месяцев. Так, в приповерхностном планктоне Тендровского залива личинки мидий образуют скопления в слое воды 0—5 см, где их количество в мае составляло 29 000 экз./м³. В Жебриянской бухте осенью численность личинок только полихет и моллюсков достигала 14 000 экз./м³. Перечисленные выше примеры свидетельствуют о том, что мелководья — наиболее благоприятные районы для размножения бентосных организмов, в том числе десятиногих раков.

Во время ветровых стонов поверхностных вод личинки уносятся течениями в сторону моря, где под влиянием гидрологических явлений происходит перераспределение водных масс, в которых образуются «пятна» личинок. Размеры образовавшихся «пятен» зависят от размеров и географического положения мелководного участка, из которого вынесены личинки, а также от степени перемешивания водных масс. Специальные наблюдения в Одесском заливе со стационарной платформы, где пробы собирались нейстонной сетью на протяжении 48 ч с интервалом 30 мин, также подтвердили наличие «пятен» личинок десятиногих раков у поверхности воды. Чаще всего в «пятнах» встречались личинки на первой стадии развития, принадлежащие одному виду.

В открытых участках Черного моря личинки донных беспозвоночных распределяются неравномерно; процесс переноса личинок десятиногих раков изучен недостаточно, однако известны их отдельные находки в центральных областях Черного моря. В восточной части Карибского моря отмечены «пятна» личинок крабов на стадии мегалопы, которые происходят от популяций эдедултных форм, локализованных у побережья Южной Америки и вынесенных в восточную часть Карибского моря в линзах относительно распресненных вод Амазонки и Ориноко (Kidd, Rice, 1986).

Чаще всего личинки рассеиваются в водных массах, перенос их в критической степени может зависеть от направления преобладающих течений в период пребывания животных в пелагиали. На примере голубого краба Чесапикского залива и креветки *Penaeus aztecus* из Мексиканского залива доказана применимость моделей ветрового переноса поверхностных вод к изучению биологии видов с личиночной стадией. Самки голубого краба в период размножения мигрируют к устью залива и нерестятся на шельфе перед входом в залив. Личинки проводят в нейстоне 30—50 сут и выносятся течениями на шельф. Если их вынесут воды Гольфстрима, они погибнут. Преобладающий ветровой перенос поверхностных вод находится в пределах шельфа к северу или к югу Чесапикского залива, но выноса в воды материкового склона не наблюдается. Личинки креветок выклеваются у дна (глубина 50—120 м) на шельфе северо-западной части Мексиканского залива, живут у поверхности. Их выживание зависит от транспорта течениями поперек шельфа в сторону берега, так как постличинки и молодь живут в прибрежных лагунах и эстуариях. Преобладающие ветровые течения несут их поперек шельфа к берегу. Транспорт поперек шельфа определяет 46 % межгодовых колебаний численности личинок креветок в заливе Галвестон (штат Техас, США). В условиях градиента плотности между прибрежными водами и открытым морем ветровая циркуляция поверхностных

вод может обеспечивать возврат личинок в прибрежную зону, успешное пополнение, а также стратегию размножения и развития видов, адаптированных к этому (Leming, Johnson, 1985).

Пополнение личинок десятиногих раков из других областей известно и в северных морях. Своеобразный перенос личинок креветки *Pandalus borealis* и формирование ее популяции на определенных участках наблюдаются в Баренцевом и Норвежском морях. Специальные исследования (Лысый, 1982) показали полное отсутствие личинок в прибрежных водах западной части Норвегии южнее Лофотенских островов и предполагается, что пополнение «материнских популяций» в этом районе с юга крайне невелико и они поддерживают численность за счет собственной репродуктивной способности и независимы. По биологическим характеристикам к ним близки креветочные группировки в прибрежье западного Мурмана. В Баренцевом море наблюдаются и частично зависимые креветочные группировки. Их личинки вливаются в поток личинок с юго-запада и играют определенную роль в пополнении зависимых скоплений. Получается как бы ступенчатое пополнение: присоединив часть личинок основных материнских популяций, эти группировки сами служат «материнскими» для других. В Баренцевом море на основании данных о направлении и интенсивности ежегодного дрейфа личинок с водами Нордкапского течения можно ориентировочно судить о величине пополнения популяции того или иного района.

Личинки десятиногих раков могут дрейфовать не только в толще воды, но и на плавающих предметах, например водорослях. Так, в сентябрьских пробах из залива Суруга на водорослях обнаружено 13 видов мегалоп крабов (преимущественно *Portunidae* и *Grapsidae*) и одного вида глаукотоэ *Porcellanidae* (Camo, Muraoko, 1977).

Известен и другой путь горизонтального дрейфа личинок. Так, мегалопы краба *Cancer magister* имеют тенденцию прикрепляться к нижней поверхности нейстонного гидроида *Veella veella*, где находятся среди гонозоидов. Чаще всего на одном горизонте находили 1 экз. мегалопы. На расстоянии 4,8 км от берега 88 % гидроидов содержали мегалопы. При этом гидроид может служить пищей для мегалопы (поедаются ткани, в частности нематоцисты), убежищем для хищников и средством горизонтального перемещения (Wickham, 1979).

ЭНДОГЕННЫЕ РИТМЫ И ПРИЛИВНО-ОТЛИВНЫЕ ТЕЧЕНИЯ

Время выклева личинок связано со многими абиотическими факторами: температурой воды, временем суток, фазой прилива и соответствующей фазой Луны. В Черном море выклев личинок почти всех видов десятиногих раков начинается при температуре, превышающей 18 °С, и в связи с отсутствием приливно-отливных течений не связан с последними. Попытка увязать выклев личинок с фазой Луны не дала положительных результатов из-за отсутствия достаточного количества материалов, хотя такая связь в какой-то степени прослеживается.

Анализируя эндогенный ритм выклева личинок, Р. Фовард (Forward, Cronin, 1987) указывает на связь этого процесса с полумесячным циклом, а именно с полнолунием и новолунием. Полумесячный цикл обычно свойствен литоральным и сублиторальным видам. Выклев чаще происходит ночью в прилив и отличается животными по колебаниям солёности. Имеется также эндогенный контроль выклева, так как ритм этого процесса сохраняется и при содержании в постоянных условиях. Выклеву личинки может спо-

собствовать либо сама самка, активно двигая абдоменом, разрывая при этом оболочку яйца, или сама личинка разрывает эту оболочку — это зависит от видовой принадлежности. У некоторых видов действует комбинированный синхронный ритм высвобождения личинки. Эндогенный датчик, вызывающий выклев, у одних видов заключен в самках, у других в личинках. Эндогенные факторы в поведении животных прослеживаются и у половозрелых форм, что проявляется в двигательной активности. Специальные исследования с использованием микропроцессорной техники показали, что пойманные зимой крабы (род *Cancer*) не теряют эндогенного приливо-отливного ритма двигательной активности. Этот ритм подавлен при постоянной солености 34 ‰ и хорошо выражен при солености 3,4 ‰. При экспериментальном синусоидальном изменении солености, синхронизированном с приливо-отливными циклами, возникает ритм двигательной активности с пиками в моменты низких значений и одновременно проявляется эндогенный ритм с пиками, совпадающими с периодами приливов (Bolt, Naulor, 1985).

Выклюнувшиеся личинки у большинства видов десятиногих раков проявляют положительный фототаксис. На примере личинок лангуста *Panulirus longipes* экспериментально определен пороговый уровень положительного фототаксиса и спектральной чувствительности особей на ранних стадиях развития. Личинки активно плывут к источнику слабого белого света, особенно с длиной волны 510 нм. Положительный фототаксис наблюдается при интенсивности от $4,4 \cdot 10^{-6}$ мкВт/см² до 4,6 мВт/см². При этих значениях реакция на свет становится случайной. При монохроматическом свете максимальная чувствительность отмечена к волнам длиной 470; 555 и 615 нм. При пороговой интенсивности света с длиной волны 475 нм каждый омматидий глаза получает 235 квант/с. Данные о чувствительности личинок к свету свидетельствуют о прекрасной приспособляемости животных после выклева подниматься в поверхностные слои моря с большой глубины и в темные ночи как в океанических, так и в эстуарных водах (Ritz, 1972). На хроматофоры реагируют и пигменты креветок. С усилением освещения личинок *Ocypode macgosega* черный и белый пигменты в хроматофорах карапакса обнаруживают тенденцию к рассеянию. Белый пигмент в особях на стадиях зоеа реагирует одинаково и на светлом, и на темном фоне. Черный пигмент ведет себя по-разному в зависимости от окраски фона: сконцентрированный на светлом фоне, он диспергируется при усилении освещения, но, находясь уже в сильно рассеянном состоянии в личинке на темном фоне, он мало меняется при том же условии. Таким образом, помимо реактивности на свет черный пигмент проявляет также реакцию на окраску фона (Rao, 1967).

Глубоководные крабы также выпускают личинок, на ранних стадиях развития обладающих положительным фототаксисом. Например, краб *Gerion quinque-dens*, обитающий на глубине 200—1500 м (яйца вынашивает на глубине 400 м), выпускает личинок при гидростатическом давлении 227—554 Па, которые проявляют отрицательный геотаксис, сочетающийся с положительным фототаксисом. Вначале погружаясь, затем поднимаясь к поверхности, только что выклюнувшиеся личинки способны активно проникать через резко выраженный слой термоклина. Скорость движения личинок увеличивается при повышении гидростатического давления до 227 Па (Kelly et al., 1982).

Как и свет, гидростатическое давление и гравитация являются, очевидно, важным фактором эндогенного ритма личинок при их локомотивной активности. Чтобы определить, как реакция личинок на силу тяжести и гидростатическое давление влияет на распределение личинок по вертикали,

т. е. на регулирование глубины нахождения, исследовали поведение личинок крабов семейства Xanthidae: *Leptodius flotidanus* и *Panopeus herbstii*. В эксперименте личинки на ранних стадиях развития и мегалопа обоих видов в темноте дифференцировано распределялись по вертикали, причем чем старше личинки, тем на большей глубине они концентрировались. В полной темноте все стадии зоэа обнаруживали отрицательный геотаксис, мегалопа — положительный. Только что выклюнувшиеся личинки *L. floridanus* при увеличении давления увеличивали скорость плавания. Эта реакция на давление обратима и не поддается кратковременной акклимации. Скорость плавания последней стадии, напротив, не увеличивалась заметно при повышении давления. Следовательно, геотаксис и барокинез обеспечивают механизм вертикального распределения личинок в отсутствие света (Sulkin, 1973).

У многих видов личинки выклеваются ночью. Специальные наблюдения за самками, содержащимися в лаборатории и садках на литорали, показали, что крабы *Xanthoides stenbergi* и *Cataleptodis taboganeus* выпускали личинок в темное время суток в пределах 1,5 ч во время прилива и 1 ч после окончания сумерек за 1—4 сут до четверти Луны. Краб *Europanopeus planus* выпускает личинок в течение всего лунного цикла за час как до дневного, так и до ночного прилива (Christy, 1986). Наибольшая встречаемость яиц пенеидных креветок в поверхностных водах западной части Аравийского залива отмечена с апреля по ноябрь, колебания численности связаны с лунным циклом (Price, 1979). Выклев личинок сублиторального краба *Callinectes arcuatus* приурочен к полнолунию (сизигийные приливы), в то время когда при квадратурных приливах интенсивность вылупления значительно ниже (Vries et al., 1983).

Перечисленные выше примеры показывают, что лунные циклы в вылуплении личинок десятиногих раков встречаются довольно часто. Гипотезы, объясняющие это явление, делятся на две группы: одни связывают это с периодическими изменениями факторов важных для взрослых особей (количество пищи, опасность хищников), другие с изменением факторов, важных для личинок (возможность расселения, выживаемость, скорость оседания).

Многочисленные литературные источники свидетельствуют о том, что выклев личинок приурочен к ночным приливам. Приливные течения, связанные с полнолунием и новолунием, очевидно, также способствуют массовому выклеву личинок. Во многих случаях пик только что выклюнувшихся из яйца личинок наблюдается после ночного высокого прилива, и в это время особи концентрируются в слое гипонейстона. Это обстоятельство вместе с гипонейстной локализацией свидетельствует о большом значении для личинок отливов и приливов. В Черном море ярко выраженные приливы и отливы отсутствуют. Как показали многолетние наблюдения, почти все личинки десятиногих раков концентрируются в слое гипонейстона, наибольшее количество особей на ранних стадиях развития обнаруживается летом в период новолуния и полнолуния. Предполагается, что это явление обусловлено генетическим фактором. Как уже упоминалось, большинство черноморских видов десятиногих раков — выходцы из Атлантики, где приливы и отливы ярко выражены. При аутоакклиматизации в далеком прошлом видов *Decapoda* в южные моря животные не утратили способности массового размножения в период наибольшего влияния Луны на перемещение водных масс.

В целом же приливы и отливы оказывают значительное воздействие на поведение как личинок, так и их родителей. Показано (Atkinson, Parsons, 1973), что недавно пойманные крабы рода *Carcinus* обнаруживают эндоген-

ные приливно-отливные ритмы только в те месяцы, когда температура воды превышает 8 °С. Зимой и ранней весной у крабов не наблюдается ритмов, и в это время очень немногие взрослые крабы могут быть найдены между отметками воды при отливе. Зимой яйценосных самок можно найти под камнями у края воды при очень сильных отливах и они никогда не проявляли приливно-отливного ритма; этот ритм проявлялся к концу лета или в начале осени, т. е. в то время, когда происходит спаривание. В осенние месяцы у краба *Scarcinus maenas* обнаруживалась приливно-отливная циклическая динамика концентрации в гемолимфе Сахаров, дающих реакцию с антроном. Максимум концентрации приходился на отлив и был на 40—50 % выше минимума, совпадающего с полным приливом, что также свидетельствует об эндогенном механизме поведенческой реакции на приливы и отливы (Williams, 1985).

М. Фингерманом (Fingerman, 1957) показано, что суточное изменение окраски некоторых видов десятиногих раков может дополняться приливным ритмом, период которого продолжается на протяжении 12,4 ч. В результате действия этого ритма приблизительно 2 раза в месяц возникают флуктуации в суточных циклах изменения окраски. Приливные ритмы этих изменений, период которых связан с фазами Луны, также сохраняются довольно длительное время в постоянных условиях, которые поддерживаются в лаборатории во время экспериментов, и имеют те же свойства, которые упоминались для суточных ритмов. Известно, что приливные ритмы изменения окраски сочетаются с местным временем отливов, когда вследствие отхода воды оголяются убежища, где живут крабы.

Вертикальные миграции личинок. Многочисленные литературные источники и многолетние собственные наблюдения свидетельствуют, что наибольшее количество личинок сосредоточено в верхних горизонтах воды. Анализ проб, собранных с помощью сети Джеди при вертикальном лове, и параллельного материала, полученного с помощью горизонтальных планктонно-нейстонных сетей Ю.П. Зайцева (1970), показал значительное количественное превосходство личинок в слое гипонейстона и в нижележащих приповерхностных слоях.

У личинок десятиногих раков существуют и специальные приспособления для удержания в слое гипонейстона. Так, несмачиваемые шипы у особей на стадии зоэа способствуют прикреплению к поверхностной пленке воды (Зайцев, 1970). Очевидно, наряду с этим типы у зоэа крабов имеют и защитную функцию. У личинок некоторых видов дорсальный, ростральный и вентральный шипы карапакса достигают более половины тела особи, у большинства видов они расположены диаметрально противоположно. Наличие шипов как бы увеличивает личинку в размерах и тем самым препятствует хищнику проглотить свою жертву. Приспособительным свойством для обитания в слое гипонейстона является также высокая прозрачность тела личинок, особенно в начале метаморфоза.

В пользу приуроченности личинок десятиногих раков к верхнему слою пелагиали свидетельствуют некоторые эксперименты по определению реакции личинок на свет и гидростатическое давление. Как уже упоминалось, многие виды только что выклюнувшихся личинок, а также личинки на более поздних стадиях развития проявляют положительный фототаксис. При этом на изменение интенсивности света реагируют и хроматофоры личинок ракообразных (Pautsch, 1953). С увеличением освещенности черный и белый пигменты в хроматофорах внешних покровов тела обнаруживают тенденцию к рассеиванию. Мы полагаем, что рассеивание пигментов для организма имеет приспособительное значение — он становится менее за-

метным для врагов днем и тем самым имеет меньше шансов оказаться жертвой хищника.

Из сказанного следует, что у личинок ракообразных существуют эколого-морфологические и физиологические адаптации к условиям верхнего слоя пелагиали. Основными факторами, обуславливающими наличие личинок десятиногих раков в верхних слоях пелагиали и их концентрацию в слое гипонейстона, являются повышенная температура воды и наличие пищи.

Так как метаморфоз личинки в полной мере находится в прямой зависимости от термического фактора, то у нее существует необходимость находиться в слое воды с наибольшей температурой, т. е. в условиях, которые способствуют наиболее короткому во времени метаморфозу. В связи с тем, что личиночный период в жизни десятиногих раков наиболее критический и в этот период наблюдается наибольшая смертность, сокращение периода метаморфоза имеет защитный характер для личинки, выработанный в процессе эволюции. Термический фактор для метаморфоза приобретает особое значение в умеренных и бореальных областях Мирового океана.

В верхних слоях пелагиали личинки находят наибольшее количество доступной пищи в качестве которой могут служить диатомовые водоросли, трохофоры полихет и др. Как было показано работами Ю.П. Зайцева, именно верхний 5-сантиметровый слой воды наиболее богат организмами, которые составляют почти все звенья пищевой цепи. Таким образом, личинки десятиногих раков в верхнем слое воды находят наибольшее количество пищи, что также дает им возможность сократить наиболее уязвимый период в индивидуальном развитии.

Находясь в верхних слоях пелагиали внутренних морей, где отсутствуют приливно-отливные течения, личинки находятся под воздействием сгонно-нагонных явлений и ветровых течений, которые разносят их в другие акватории, что особенно выражено в южных морях.

Приуроченность личинок к верхним слоям пелагиали в Черном и Азовском морях доказана на всех массовых видах. Однако по материалам многочасовых и суточных наблюдений можно сделать вывод, что днем в слое нейстона Черного моря личинки находятся в меньших количествах по сравнению с ночными уловами. Очевидно, прямые солнечные лучи в какой-то мере отрицательно влияют на личинок, и последние в слое нейстона днем находятся непродолжительное время. С наступлением сумерек личинки поднимаются к пленке поверхностного натяжения и тем самым участвуют в общем циркадном ритме нейстона, совершая вертикальные миграции. Сведения о местонахождении личинок десятиногих раков в пелагиали Черного моря, а также их вертикальные миграции приводятся в соответствующих разделах книги при конкретном описании каждого вида (разд. «Специальная часть»).

Вертикальные миграции личинок десятиногих раков наблюдаются во многих акваториях Мирового океана. Так, у западного побережья Австралии филосомы *лангуста РапиИгш су§пш* на первых трех стадиях развития всегда встречались у поверхности ночью независимо от интенсивности лунного света, особи шестой — девятой стадий развития концентрировались у поверхности только в те ночи, когда освещенность составляла более 50 % полного лунного света. В полдень максимум численности личинок ранних стадий находился в слое воды 30—60 м, особи после третьей стадии — 50—120 м. Глубина нахождения максимума численности личинок увеличивалась при удалении от берега, пределы вертикального распределения зависели от освещенности; оптимум освещенности для трех первых стадий равен 50—25 мЕ/ (м²-с), для четвертой — шестой — 20—200 и для последних ста-

дий 5—50. При этом минимальная скорость подъема равна 13,7 м/ч, опускания для первых трех стадий — 13 м/ч; для средних стадий средняя скорость подъема возросла до 16 м/ч (опускание — 16,6 м/ч). Личинки поздних стадий развития поднимаются со скоростью 19,4 м/ч, опускаются со скоростью 20,1 м/ч. Эти миграции филосом лангустов играют важную роль в их распределении с существующей системой течений: ранние стадии разносятся ночью в направлении океана поверхностными течениями, вызванными дующим с берега ветром, средние и старшие стадии переносятся преимущественно поверхностными течениями, которые возвращают их в районы шельфа (Rimmer, Phillips, 1979). Роль вертикальных миграций филосом лангустов в процессе выживания и расселения приобретает особое значение в связи с длительностью личиночного развития. Некоторые виды филосом лангустов совершают небольшие вертикальные миграции. Так, некоторые виды рода *Panulirus* в водах над западным шельфом Флориды происходят в основном в верхнем 25-метровом слое, и на эти миграции сильное влияние оказывает глубина залегания термоклина. В северо-западной части Мексиканского залива филосомы отмечены в июне — ноябре при температуре воды 24,3 °С. Анализ течений в Северной Атлантике, Карибском море и Мексиканском заливе позволяет полагать, что флоридская популяция лангустов пополняется за счет таковых, мигрирующих как по вертикали, так и по горизонтали из Южной Америки (Austin, 1972).

Вертикальные миграции выявлены у личинок американского омара *Notagus americanus* у берегов Новой Шотландии (Канада). У личинок первой стадии наблюдались значительные различия в распределении численности по глубине в течение суток: днем они находились преимущественно на глубине 15—30 м, ночью редко ловились на глубине более 10 м. Личинки первой стадии избегали горизонтов с высокой освещенностью, но их количество было слишком мало, чтобы вычислить значимые различия в их распределении днем и ночью. Личинки трех первых стадий были приурочены к верхнему перемешанному слою выше термоклина, положение которого менялось с приливо-отливным циклом. Личинки последней стадии ловились только у поверхности воды, в их распределении днем и ночью значительных различий не было (Herding, 1987). Только что выклюнувшиеся личинки крабов *Callinectes sapidus* у устья Чесапикского залива на 90—99 % концентрировались в слое гипонейстона. Во всех случаях пик численности наблюдался после ночного высокого прилива, что свидетельствует о синхронном вылуплении, совпадающем с началом отлива. Это обстоятельство вместе с нейстонной локализацией свидетельствует о большом значении для личинок активного движения воды в открытом море, где происходит их дальнейшее развитие (Provenzano et al., 1983). Пики численности личинок на стадии мегалоны в заливе Делавэр (США) наблюдались через 5 недель после соответствующих пиков численности первой стадии зоэа. С помощью вертикальных миграций личинки на первой стадии зоэа выносятся из эстуария и претерпевают дальнейшее развитие на континентальном шельфе в открытом море. Затем в стадии мегалопы они переносятся течениями обратно в эстуарии и заливы (Epifanio, Valenti, 1984).

Однако личинки не всех видов десятиногих раков концентрируются у поверхности воды. Так, постоянные наблюдения за личинками пенеид над глубиной 36 м, где пробы отбирались через каждые 4 ч на протяжении 2 сут, показали, что в то время, когда не происходит сильного перемешивания воды по вертикали, планктонные стадии личинок были наиболее многочисленны на глубине 18 м и более, максимальное количество протозоэа наблюдалось у дна; миграции в поверхностные слои отсутствовали. В

случае незначительного перемешивания воды с наступлением сумерек количество личинок у поверхности возрастало (Temple, 1965).

Из приведенных выше примеров следует, что вертикальные миграции личинок в шельфовых водах захватывают почти всю толщу воды и образуют сложную картину циклов с разными периодами. Эта сложность — результат взаимодействия нескольких экзогенных стимулов (динамика и температура водных масс, уровень освещения под водой, соленость), которые вызывают стереотипные реакции личинок разных видов в различных районах Мирового океана. Вертикальные миграции наиболее активно проявляются в приливно-отливных ритмах. Биологическая ценность вертикальных миграций заключается в эффективном использовании пищи, в быстром прохождении метаморфоза в верхних теплых слоях воды. Вертикальные миграции позволяют личинкам удерживаться в слабо освещенных слоях воды, где они могут питаться, находясь в относительной безопасности от хищников. Эти миграции дают возможность личинкам использовать приливно-отливные течения для выноса в море или удержания в верхних частях эстуария.

ОСЕДАНИЕ ЛИЧИНОК

Как было показано выше, личинки, находясь в толще воды, совершают сложные перемещения и могут отдаляться от мест обитания на значительные расстояния. Пройдя метаморфоз, личинка должна опуститься на грунт и, преобразовавшись в молодую особь, вести придонный образ жизни. В результате морфологических изменений за время метаморфоза молодые бентические особи уже не способны жить в толще воды. Поскольку большинство видов десятиногих раков образуют популяции на континентальном шельфе или вблизи берега, вопрос, связанный с возвращением личинок к месту постоянного обитания, очень актуальный и в настоящее время плохо изучен. Особенно это касается Черного моря, где в случае выноса личинки в халистатические области ее оседание на дно абсолютно невозможно из-за зараженности сероводородом. В наших сборах личинки десятиногих раков иногда встречались в центральных областях Черного моря. С одной стороны, нахождение личинок вдали от берега свидетельствует о возможности расширения ареала с помощью течений, с другой — вынос в море личинок, которые не могут найти подходящего субстрата для оседания, грозит гибелью самой личинки. В. Ангуладзе (1965) показал, что в Черном море ежегодно гибнет огромное количество личинок бентосных форм, которые заносятся на определенное расстояние от побережья. На такое же явление в различных районах Мирового океана указывали и другие исследователи. Однако у личинок бентосных беспозвоночных существует и приспособительное свойство: они могут задерживать свой метаморфоз до «нахождения» подходящего субстрата (Thorson, 1966).

Многолетние исследования и литературные данные свидетельствуют, что все виды десятиногих раков могут обитать только на глубине, не превышающей изобату 100 м. Следовательно, у всего побережья Кавказа пригодной для обитания является только небольшая прибрежная полоса, как правило, шириной 3—4 мили. То же можно сказать и о районе Южного берега Крыма. В связи с узким шельфом в этих районах у личинок имеется очень много шансов оказаться над глубиной, где жизнь их родителей совершенно невозможна и соответственно полностью исключается возможность их оседания на грунт в конце метаморфоза при переходе к бентическому образу жизни.

Таким образом, для того чтобы попавшаяся в район большой глубины личинка превратилась в молодую особь, ей необходимо снова вернуться к берегу. Поскольку сама личинка любого вида десятиногих раков, обитающих в Черном море, вследствие небольших размеров не способна преодолеть течение, можно предположить, что для своего возврата к берегам она должна использовать местные течения, которые в Черном море изучены, к сожалению, очень слабо. По нашему мнению, положительную роль для предотвращения слишком отдаленного выноса личинок играет то, что период размножения десятиногих раков в Черном море совпадает с наиболее теплым периодом года. В это время имеются оптимальные термические и трофические условия для быстрого метаморфоза, что дает возможность личинке находиться в нейстоне непродолжительное время и тем самым не уноситься течениями далеко от мест обитания родительских форм.

Экспериментальным путем было установлено (Sulkin et al., 1980), что воздействие на мегалопу в течение суток пониженной температурой и повышенной соленостью приводит к снижению ее выживания и задержке развития (достижения донной стадии краба).

Содержание мегалопы при температуре и солености, которые типичны для поверхностных вод, в течение 10 сут перед воздействием условий, характерных для глубинных вод, приводит к снижению смертности и ускорению развития по сравнению с мегалопами, которые были в «условиях глубины» 1 сут. Таким образом, изменчивость продолжительности существования мегалопы может уменьшить или увеличить вероятность того, что некоторые особи из одного вымета попадут в благоприятные струи и течение перенесет их из открытого моря в эстуарий, где обитают взрослые особи.

В акваториях Мирового океана, где выражены приливно-отливные течения, личинки могут переноситься к местам оседания с их помощью. А. Шанкс (Shanks, 1985) высказал гипотезу, заключающуюся в том, что мегалопы крабов *Pachygrapsus crassipes* и личинки других беспозвоночных и рыб держатся в поверхностных слоях, отмечающих вершины внутренних волн приливного характера. Эксперименты с мегалопами, пойманными ловушками у Лао-Хольди (штат Калифорния, США), показали, что мегалопы, выпущенные в столбе воды на глубине 1–5 м, быстро всплывают вверх и далее плывут горизонтально в 1 м от поверхности и стремятся уцепиться за любой плавающий предмет. Средняя скорость спонтанного самостоятельного плавания мегалопы составляет 9,5 см/с. Таким образом, в течение суток личинка на последней стадии метаморфоза способна преодолеть расстояние около 5 миль. При этом необходимо учитывать и скорость течения: в попутном направлении общая скорость передвижения мегалопы возрастает, в противоположном — понижается.

Для оседания личинка должна подобрать определенный, присущий своему виду, биотоп. Опыты, проведенные с личинками американского омара, показали, что в аквариумах с различной подстилкой на дне большая часть особей (57 %) осела на камнях с водорослями; 25 % — на иле, 14 — на гравии и лишь 4 % — на песке. Время оседания на разных грунтах также было различным. Так, оседание на камни заканчивалось через 34 ч, на гравии 38, на ил — 62 ч. Не наблюдалось оседания на чистый песок через 2 недели, и при этом личинки не линяли (Botero, Atema, 1982). Мегалопы крабов *Carcinus maenas* в природе предпочитают оседать на мидийных банках (Klein, 1976).

Некоторые виды креветок семейства Alpheidae живут в симбиозе с губками. Экспериментальным путем доказано, что оседание личинок этих креветок происходит вблизи поселений губок (Knowlton, Keller, 1966). Меха-

низм удержания этих пелагических личинок вблизи родительских форм не выяснен. По мнению Г.А. Киселевой (1967), личинки некоторых видов беспозвоночных могут стимулироваться к оседанию скоплением их родительских форм или же выделением органических веществ живыми водорослями.

Из сказанного следует, что успех формирования популяций десятиногих раков с планктонной стадией развития зависит от выхода личинок в то время, когда имеются сочетания благоприятных биотических и абиотических факторов. К ним можно отнести повышенную температуру воды в приповерхностных микрогоризонтах, способствующую ускоренному метаморфозу личинок, способность их к вертикальным миграциям, использование личинками приливно-отливных течений, сгонно-нагонные ветровые явления, индивидуальную активность передвижения на стадии мегалопы (мизис, глаукотэ), а также наличие специфических и, к сожалению, малоизученных в настоящее время факторов, стимулирующих особей на поздних личиночных стадиях к оседанию.

ВЛИЯНИЕ СОЛЕННОСТИ НА ФОРМИРОВАНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ

Соленость и температура воды — факторы, которые в наибольшей степени оказывают влияние на формирование популяций десятиногих раков в различных районах Мирового океана. Уменьшение на 75 % видового разнообразия представителей Decapoda в южных морях бывшего СССР по сравнению со Средиземным морем можно объяснить прежде всего понижением солености. Этим же объясняется и бедность видового разнообразия десятиногих раков в Азовском море.

Как было показано работами С. Кадри (Caudri, 1937. — Цит. по: Тарасов, 1939), у краба *Carcinus aestuarii* развитие яиц и личинок в условиях более низких температур происходит лучше при солености более высокой и наоборот. При этом температура как будто становится подчиненным, вторичным фактором, хотя и связана с последней экологической корреляцией. Установлено (Wiesepape et al., 1973), что послеличиночные стадии креветки *Stangon stangon* лучше выносят действие высоких летальных температур при более низкой солености. Для креветок этого вида показано, что при температуре 3—4 °С оптимальная соленость равняется 34 ‰. Это подтверждается и на промысле креветок в Средиземном море: в суровые зимы *S. stangon* концентрируется в водах с соленостью 34,7 ‰, летом 20—30 ‰ и ниже.

На креветках *Palaemon adspersus* и *P. elegans* из оз. Лесина (южная часть Италии) показано, что с повышением солености численность особей резко снижается, уменьшается также доля яйценосных самок, плодовитость которых при солености 20 ‰ значительно больше, чем в пресной воде. При низкой солености самцы в популяции были наиболее крупными (у самок эта закономерность выражена слабо). Вообще, как *P. adspersus*, так и *P. elegans* не способны нормально развиваться и образовывать популяции при солености более 20 ‰, в пресных водах для них необходимо содержание ионов Ca^{2+} (Dali, 1983). При взвешивании креветок *P. elegans*, перенесенных в воду с соленостью 5—35 ‰, установлены потеря в массе подопытных животных в гипертонической среде и прибавление — в гипотонической. Изменение массы и солености связано прямой зависимостью (Poga, Rusdea, 1954).

Средние данные по плодовитости креветок *Palaeomonetes* на различных акваториях Черного моря, заливов и лиманов в 1987-1988 гг.

Место сбора	Дата исследования	Соленость	Длина самок, мм	Плодовитость, количество яиц на самку	Масса яиц, мг/самку
Хаджибейский лиман	VII. 1987 г.	5,8	37,1±0,43	472,0±14,5	63,3±3,8
Тендровский залив	VII. 1988 г.	13,2	37,3±0,53	636,7±35,6	52,1±4,3
Одесский залив (мыс Большой Фонтан)	VI. 1988 г.	14,4	56,0±0,29	1001,0±1,60	177,0±1,6
Прибрежный участок моря у Каролино-Бугазской косы	VII. 1988 г.	10,2	57,4±1,08	879,8±52,4	168,8±14,5
Шаболатский лиман	VII. 1988 г.	12,0	58,4±0,60	893,0±23,4	154,1±3,8
Прибрежный участок моря у г. Сузополя (Болгария)	VIII. 1988 г.	17,4	62,4±1,7	989,0±44,8	224,6±9,8
Джарылгачский залив	VIII. 1988 г.	19,6	59,0±0,1	1539,0±15,6	409,0±2,2

Опыты с крабами *Macrophthalmus hirtipes*, обитающими исключительно в морских водах, показали, что при низкой солености (11 ‰) выметанные под абдомен яйца набухали сильнее, чем при солености 36 ‰, эмбриональное развитие было заторможенным и личинки не выклеивались; при солености 18 и 36 ‰ скорость эмбрионального развития сходна и личинки выклеивались через 75 сут при температуре воды 10 °С. При этом на более поздних стадиях яйца в воде соленостью 18 ‰ были значительно крупнее, чем в воде соленостью 36 ‰, хотя внутренний объем яиц одинаков (Jones, Simons, 1982). Более детально изучен эмбриогенез на черноморских крабах в различных условиях содержания. В связи с выяснением возможности переселения моллюсков и ракообразных из Черного моря в Азовское в экспериментальных условиях было доказано (Никитин, Турнаева, 1957), что понижение солености оказывает воздействие на эмбриональное развитие как моллюсков, так и краба *Macropisus arcuatus*. При понижении солености до 12 ‰ развитие яиц *M. arcuatus* начиналось несколько позже по сравнению с контролем (14 ‰), но, пройдя стадию гастрюляции, зародыши погибали и лишь некоторые из них доживали до более поздней стадии, хотя выклев личинок не происходил. Однако если инкубация яиц происходила в воде соленостью 14 ‰ до стадии гастрюляции и миновала ее, дальнейшее развитие эмбриона в воде соленостью 12 ‰ было успешное. В воде соленостью 14 ‰ при температуре 23–24 °С полное развитие эмбриона осуществляется в течение 12–13 сут, при понижении температуры на 10 °С процессы развития зародыша замедляются в 2 раза.

Нами в лабораторных экспериментах установлен нижний предел солености для черноморских *P. elegans* — 1,9 ‰, для *P. adspersus* — 4,0; верхняя граница, при которой формируется популяция, у обоих видов составила 20,2 ‰. Более чем 20-летние наблюдения в Хаджибейском лимане, где за последнее столетие соленость непрерывно понижается, показали, что популяция *P. adspersus* наибольшей биомассы достигла в 1964–1975 гг. при солености 12–18 ‰ и полностью вымерла в то время, когда соленость понизилась до 6 ‰, размножение этого вида прекратилось в то время, когда соленость понизилась до 8,6 ‰. При понижении солености до 8,6 ‰ совершенно исчезли в планктоне особи на личиночных стадиях развития.

Пробы, собранные в воде с разной соленостью из различных акватории Северо-Западного Причерноморья, показали, что от солености зависит плодовитость животных: она возрастает с ее повышением (табл. 9).

При изменении солености происходят глубокие биохимические изменения в организме животных. Так, содержание крабов в разбавленной морской воде приводило к уменьшению количества калия в гемолимфе и мышечной ткани. В разбавленной морской воде одновременно наблюдается существенное увеличение концентрации глицина, однако концентрация таких свободных аминокислот, как турин и аланин, изменялась незначительно. Предполагается, что в первые часы гипоосмотического шока гидратация клеток лимитируется истечением калия, при более продолжительном осмотическом шоке регуляция объема мышечных клеток осуществляется с помощью высвобождения свободных аминокислот, в частности глицина (Moran, Pierce, 1984).

При переходе животных в среду с иной соленостью изменяется метаболизм, что объясняется расходом энергии, необходимой для осмотической реорганизации. Тем не менее метаболические реакции во многих случаях превышают энергетические потребности, необходимые для осморегуляции (Chung, 1980).

Таким образом, соленость воды оказывает значительное воздействие на жизненные функции организма в целом как во взрослом состоянии, так и на личиночных стадиях развития. Водно-солевой обмен контролируется нейроэндокрильной системой, в восприятии изменения солености принимают участие солевые рецепторы, которые в настоящее время изучены недостаточно. Адаптивные свойства организма к изменению солености более подробно описаны в части книги, касающейся анатомии и физиологии.

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ В ЛИМАНАХ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ПРИЧЕРНОМОРЬЯ

Лиманы Северо-Западного Причерноморья можно разделить на три типа: открытые, закрытые и полузакрытые. Открытые лиманы — Днепровско-Бугский, Березанский, Григорьевский, Днестровский и Сухой — соединяются с морем протокой той или иной ширины, и поэтому водообмен с морем в них происходит относительно свободно. Лиманы закрытого типа — Хаджибейский и Куяльницкий — отделены от моря широкой пересыпью, и поэтому в них формируется свой гидрологический режим, что, в свою очередь, приводит к формированию своеобразных фауны и флоры. Лиманы полузакрытого типа характеризуются периодической связью с морем либо с помощью деятельности человека, либо естественным путем. Так, с целью пропуска для нагула кефалей рыбохозяйственные организации периодически соединяют Тилигульский и Дофиновский лиманы с морем узким каналом, через который и происходит обмен водой с морем. Лиманы лагунного типа — Али-бей, Бурнас и Шаганы — отделены от моря узкой косой, в которой во время сильных штормов образуются промоины или же последние заносятся песком.

Таким образом, каждый из перечисленных выше водоемов характеризуется своим гидрологическим режимом и отличается соленостью. Практически — это набор водоемов с различной соленостью: от пресной воды до гипергалинных. Пресноводными можно считать Днепровско-Бугский и Днестровский лиманы, где морская вода при определенных условиях может поступать лишь в нижнюю часть водоема. В Дофиновском лимане соленость близка к океанической — 35 ‰ или немного выше. Куяльницкий лиман характеризуется высокой соленостью — 60—200 ‰, в нем успешно развивается рачок *Artemia salina*, науплии которого в мировой практике широко используются в аквакультуре для вскармливания креветок и крабов на

личиночных стадиях развития. Соленость остальных лиманов близка к морской или немного ниже, что приводит к одновременному существованию двух фаун — пресноводной и солоноватоводной.

В открытые и полузакрытые лиманы представители десятиногих раков свободно проникают на личиночных и на постличиночных стадиях развития. Креветки в этих лиманах ведут себя точно так же, как в прибрежных участках моря, совершая горизонтальные миграции. Рапаетоп аскрегеш, *P. ele§an5* и Сгагшоп сгап§оп в начале лета заходят в лиманы для размножения. Часть выклюнувшихся личинок, пройдя метаморфоз, оседают на дно и образуют местную популяцию, но большая их часть при сгонных северных ветрах выносится в море и расселяется в других участках. Однако значительная часть особей из популяции покидает лиманы и уходит на соответствующую глубину северо-западной части Черного моря.

Вместе с морским планктоном личинки десятиногих раков могут проникать далеко в открытые пресноводные лиманы. Например, в Днестровском лимане по судоходному каналу особи креветки Рапаетоп аскрегеиз могут подниматься до г. Белгород-Днестровский (более 5 миль от устья), где, вероятно, они погибают. Однако вблизи устья часто встречается осевшая молодь этой креветки.

Из сказанного следует, что наличие лиманов с водой разной солености в Северо-Западном Причерноморье представляет интерес с точки зрения разведения в них креветок. По нашему мнению, при разработке соответствующей технологии и наличии зимовальных утепленных сооружений для содержания маточного поголовья в лиманах можно выращивать ценные виды креветок, в том числе и теплолюбивые, например МасгоЪгасЪшт говеп-Бег£п, или палемонидные креветки, широко используемые в аквакультуре тропических стран.

Среди всех лиманов Северо-Западного Причерноморья особого внимания заслуживает Хаджибейский лиман, где на протяжении многих лет велся промысел креветок (рис. 74). Этот лиман заслуживает внимания еще и потому, что здесь особенно выражены изменения факторов внешней среды, прежде всего солености. Так, после того как в начале 40-х годов лиман был соединен с морем, соленость его понизилась с 120 до 13—17 ‰ (Грипбарт, 1967). В результате изменения солености коренным образом изменилась и фауна этого водоема. Вымерли типичные ультрагалинные формы, и фауна лимана приобрела типичный морской облик. В лиман из Одесского залива проникли многие морские виды, в том числе и такие представители отряда Оесаросла, как креветка Рапаетоп аскрегсдо и краб Сагстш аевШагй. Через несколько лет лиман был снова отделен от моря, в таком состоянии он находится и в настоящее время.

В начале 50-х годов крабы достигли максимальной численности, в 1958—1959 гг. они полностью вымерли. Мы связываем массовое вымирание крабов с понижением солености. Известно, что личинки *C. аевШаги* не выживают при солености ниже 14 ‰. Именно такая соленость наблюдалась в Хаджибейском лимане в конце 50-х годов.

После исчезновения крабов на протяжении многих лет единственным представителем десятиногих в лимане была креветка *P. аскрегеш*, которая широко использовалась промыслом (см. рис. 74). По ориентировочным подсчетам, за период 1964 по 1981 г. из Хаджибейского лимана площадью 7 тыс. га ежегодно изымали 8 тыс. ц креветок (включая любительский лов), что составляло немного более 100 кг/га водного зеркала. Всего с 1964 по 1984 г. было выловлено около 15 тыс. т креветок.

Качественный состав представителей десятиногих в Хаджибейском лимане продолжает беспрерывно изменяться. Так, в 1974 г. в лимане появил-

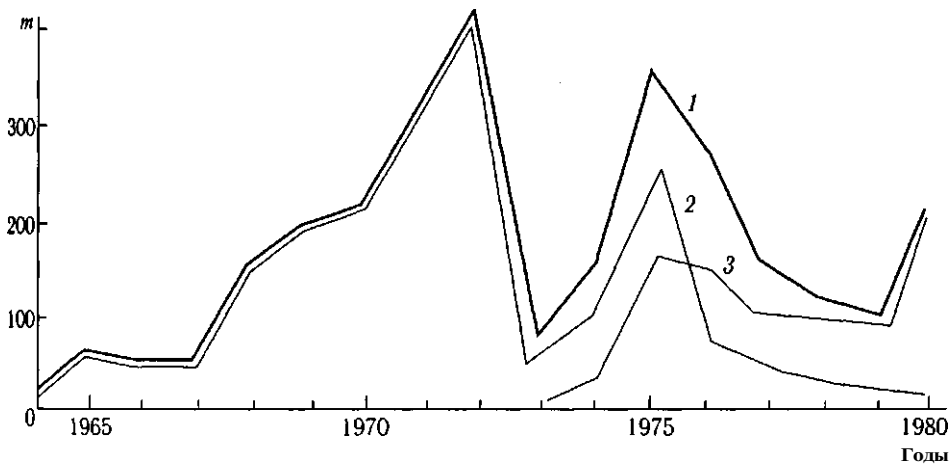


Рис. 74. Динамика (по годам) и видовой состав вылова (от) креветок в Хаджибейском лимане:

/ — общий вылов, 2 — *Раїаеоп аскрегеш*, 3 — *Р. е^апБ*

ся еще один вид креветки — *Раїаеоп екваш*. В данном случае мы имеем дело с явлением аутоакклиматизации. Наиболее вероятно, что эта креветка была случайно завезена в водоем рыбаками-любителями, которые вылавливали креветок в море и использовали их в качестве наживки для лова бычков.

В результате интродукции *P. elephas* наблюдается довольно интенсивное вытеснение из водоема *Раїаеоп аскрегеш*. Так, если в 1974 г. встечались единичные экземпляры *P. elephas*, то в условиях 1975 г. эта креветка достигла 20 % численности в уловах. В 1976—1977 гг. водоем заселяли представители обоих видов, численность которых была примерно одинаковой. Оба вида нормально развивались и обитали в одних и тех же биоценозах.

По наблюдениям 1980 г., количество личинок *P. ascregeshi* в уловах сократилось до 5 % остальные 95 % составляли личинки *P. elephas*. Особи вытесняемого вида имели длину 4,4—6,1 см, т.е. сеголетки полностью отсутствовали.

Вселившаяся креветка *P. elephas* значительно мельче *P. ascregeshi*. В уловах преобладали особи длиной 30—40 мм, составляющие в июльских пробах 66 % общего количества креветок этого вида: их максимальная длина 50 мм, средняя масса $0,39 \pm 0,21$ г. Из приведенных данных следует, что ценность нового вселенца как промышленного объекта значительно ниже по сравнению с ранее обитавшим видом.

Фауна десятиногих раков в Хаджибейском лимане продолжает изменяться и в настоящее время. По наблюдениям 1982—1988 гг., соленость воды в разных участках водоема колебалась от 4 до 7 ‰. В результате столь значительного опреснения в лимане полностью вымерли мидии, глосса, бычок-зеленчак и многие другие организмы. Наиболее жизнестойкой в новых условиях оказалась креветка *P. elephas*. Креветка *P. ascregeshi* в Хаджибейском лимане, судя по всему, в настоящее время не размножается. Оставшаяся популяция (в 1985 г. она составляла всего 1 % *P. elephas*) состояла из сравнительно крупных особей (рис. 75). Яйценосные самки в последнее время не встречались, не наблюдались также личинки и в планктоне. Можно полагать, что размножение *P. ascregeshi* в Хаджибейском лимане прекратилось в 1980 г., полное их исчезновение из популяции отмечено в 1987 г.

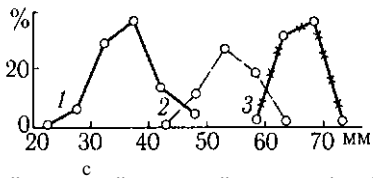


Рис. 75. Размерный состав (мм) креветок в Хаджибейском лимане: 1 - *Palaemon elegans* 2 - *P. adspersus* (1979), 3 - *P. adspersus* (1983)

Наблюдения за популяцией *P. adspersus* позволяет поставить вопрос о продолжительности жизни креветок. В литературе существуют данные о том, что большинство видов каридных креветок живут не более 2 лет. Точно установить возраст креветок по тем

методам, которые применяются для определения возраста рыб, не удается. Постоянно линяющие креветки не оставляют

никаких следов циклических изменений.

Прямое наблюдение за популяцией свидетельствует, что она состояла из особей одинакового размера на протяжении 7 лет и эти годы можно считать максимальной продолжительностью жизни креветки.

В условиях низкой солености Хаджибейского лимана в 1982 г. были обнаружены еще два представителя отряда Decapoda: солоноватоводный краб *Rhythropanopeus harrisi tridentata* и пресноводный речной рак *Astacus pachypus*. Изменилась также ихтиофауна лимана. Доминирующими рыбами в настоящее время здесь являются серебряный карась и окунь, ежегодный вылов которых в 80-е годы превысил 500 т. Встречаются в водоеме тарань, судак и бычки, однако их роль в промысле пока незначительна. Десятиногие раки имеют важное значение в питании некоторых рыб. Так, окунь почти полностью питается креветками и мелкими крабами. Наблюдения показывают, что в определенный период креветками может питаться и карась. Однако карась поедает креветок только в период их линьки, когда последние почти неподвижны. После линьки креветки становятся недоступными для карася в силу особенностей его питания.

В Хаджибейском лимане при наличии креветок и крабов окунь, как хищник, не питается молодь карася и других рыб, что способствует сохранению поголовья ценных видов рыб, запускаемых в водоем рыбохозяйственными организациями. По этой причине в настоящее время нецелесообразно вылавливать креветок, которые еще в недалеком прошлом использовались в качестве корма сельскохозяйственным животным и реализовывались по очень низкой цене. С 1983 г. по нашему (совместно с Одесским отделением АзЧерНИРО) предложению промышленный вылов креветок в Хаджибейском лимане прекращен.

По состоянию на 1982 г. запасы креветок в Хаджибейском лимане составили 1400—1600 т. Что касается дальнейших прогнозов на запасы, то они предвещают полное исчезновение популяции из водоема при условии дальнейшего понижения солености хотя бы на 2 ‰. В настоящее время существующая популяция креветок находится в довольно угнетенном состоянии. Об этом свидетельствуют хотя бы изменения в размножении животных. Так, у креветки *P. elegans* в условиях пониженной солености Хаджибейского лимана яйца на плеоподах несколько больше по размерам по сравнению с особями этого же вида, обитающими в Одесском заливе. Из таких яиц выклеваются личинки с развитыми плеоподами, что характерно для личинок Decapoda после третьей линьки. Таким образом, первые две стадии зоза креветок могут проходить во время эмбрионального развития. Это свидетельствует о неблагоприятных условиях существования популяции в целом. Попадая в неблагоприятные условия существования, личинки креветок могут уменьшать время пребывания в толще воды за счет сокращения эмбрионального развития.

Тилигульский лиман периодически соединяется с морем и имеет наибольшую площадь водного зеркала по сравнению со всеми лиманами Северо-Западного Причерноморья. В нем встречаются 2 вида: ШгуШгорапореш папы йскшага и Рааэтоп аскрегеш. Первый обитает в средней части лимана (начиная от Каирского залива), но наибольшие концентрации образует в южной части. В июле у поверхности воды в массовом количестве обнаруживались личинки на всех стадиях развития, что свидетельствует о периоде массового размножения.

Креветки *P. аскрегиз* в Тилигульском лимане встречались на всей акватории (рис. 76), но их концентрация по сравнению с Хаджибейским лиманом невысокая. В большинстве случаев биомасса исчислялась несколькими граммами на 1 м^2 . Лишь в районах, прилегающих к населенным пунктам Марьяновка и Коблево, биомасса достигала 50 г/м^2 . Наибольшая биомасса креветок в упомянутых районах объясняется, вероятно, обилием подводной растительности. В вершине лимана была обнаружена только молодь креветок длиной 21–32 мм (средняя длина 28,8 мм), в средней и южной частях водоема присутствовали особи всех размерных групп с максимальной длиной 62 мм (средняя — 51,1 мм). В июльских сборах яйценосные самки составляли 20 % всей популяции, однако личинки в планктоне встречались единичными экземплярами.

Березанский лиман соединяется с морем широкой протокой. Его гидрологический режим формируется под влиянием р. Днепр, и поэтому соленость воды в нем невысокая. Траловые уловы креветок состоят из 3 видов: Рааэтоп аскрегзш, *P. е^апБ* и Стаяюп стагщоп. Первый из них в летние месяцы составлял 66 % всех креветок этого рода в вершине водоема и 75 % в средней его части. Креветка *P. е^ага* попадает единичными экземплярами. В осенних наблюдениях уловы креветок в Березанском лимане состоят почти полностью из *P. аскрегив* в вершине и на остальной его акватории. Из этого можно предположить, что *P. е^аш* заходит в лиман из моря только на период размножения и нагула осенью уходит в море и остается там до весны следующего года.

Общим правилом в распределении креветок как в лиманах, так и в заливах Северо-Западного Причерноморья является приуроченность к береговой зоне. Обычно во все летние месяцы животные концентрируются у береговой линии.

В лиманах температура воды в осенний период обычно несколько

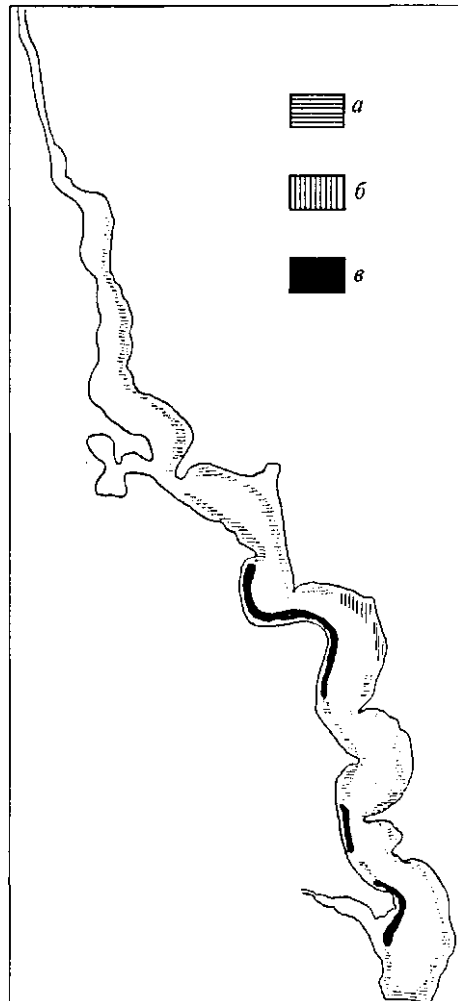


Рис. 76. Схема распределения креветок в Тилигульском лимане (июль 1976 г.): а — до 10, б — 10–20, в — более 20 г/м^2

Таблица 10

Динамика численности (экз./м³) личинок и постличиночных форм *Palaeomonetes pugio* в гипонейстоне Хаджибейского лимана с апреля по сентябрь 1969—1971 гг.

Год	IV		V		VI		VII		VIII		IX	
	Ли- чинки	Пост- личин- ки	Ли- чинки	Пост- личин- ки	Ли- чинки	Пост- личин- ки	Ли- чинки	Пост- личин- ки	Ли- чинки	Пост- личин- ки	Ли- чинки	Пост- личин- ки
1969	—		0	0	6	203	38	26	30	44	0	31
1970	7	2	19	21,5	132	256	142	21,5	—	—	—	—
1971	2,5	0	6	0,5	54	84	17	91	0	0	0	0

Примечание. (—) — пробы не отбирали

выше по сравнению со смежными акваториями моря. Поэтому откладка яиц и выклев личинок происходят раньше, чем в море и заливах. Например, в Хаджибейском лимане в зависимости от гидрологических условий откладка яиц у *Palaeomonetes pugio* происходит в конце апреля или в начале мая, когда температура воды превышает 12 °С. Так, в холодную весну 1964 г. даже в начале мая яйценосные самки встречались единичными экземплярами, личинки не обнаруживались вовсе. Пробы, собранные гипонейстонной сетью в середине июня, показали, что в приповерхностных слоях воды преобладают молодые постличиночные формы (табл. 10). Если учесть, что полный метаморфоз личинок длится около 2 недель, то большое количество у поверхности молодых форм указывает на массовый выклев личинок в конце мая.

В более теплые весны 1970 и 1971 гг. появление личинок в планктоне Хаджибейского лимана наблюдалось уже в апреле, но в августе процесс выклева полностью прекращается. При этом в апреле личинки не выклевывались ни в одном открытом водоеме Северо-Западного Причерноморья.

Как и в море, распределение личинок по микрогоризонтам в лиманах неодинаково в различное время суток. Так, в ночных ловах они преобладают в верхнем 5-сантиметровом слое воды, где на их долю приходится 61,4 % всех трех горизонтов сети ПНС-3; в лежащих ниже горизонтах (5—25 и 25—45 см) — соответственно 32,2 и 6,4 %. С восходом солнца картина несколько изменяется, и по микрогоризонтам личинки распределяются следующим образом: 0-5 см — 29,5 %; 5-25 — 54,2 и 25-45 см — 16,3 %. При ветре более двух баллов личинки с приповерхностного горизонта уходят в глубину и в микрогоризонте 0—5 см встречаются только в единичных экземплярах. Вместе с личинками креветок в приповерхностном слое воды встречались и мальки бычков, с наступлением темноты в планктонно-нейстонную сеть попадались взрослые особи креветок.

ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ

Десятиногие раки как объект питания. Специальные наблюдения в Северном море (Телуз, 1976) показали, что по сравнению с величиной промыслового изъятия креветок *Stomatopoda* рыбы выедали последних в 4,5 раза больше. У побережья ФРГ в среднем рыбы выедали 10^9 экз. креветок в течение года, или более 60 т. При этом чем больше выедание рыбами креветок за предыдущий год, тем меньше вылов их в последующий. Однако рыбы потребляют преимущественно сеголеток креветок, а промыслом используются годовики.

На шельфе о. Сахалин мелкими формами креветок и раков-отшельников питаются камбалы и палтусы: в желудках черного палтуса креветки рода *Hippolyte* составляют 59, крангониды — до 26 % массы пищи. Более крупные представители отряда Decapoda (краб-стригун, камчатский и волосатый крабы, раки-отшельники) встречаются преимущественно в желудках ликофов и бычков (Чернышева и др., 1982).

В Черном море десятиногие раки — ценный объект питания многих рыб, в том числе и промысловых. А.К.Виноградов (1949) привел 16 видов рыб из крымских вод, в рацион питания которых входят различные ракообразные:

Вид ракообразных

Рыбы, поедающие раков

<i>Athanas nitescens</i>	<i>Ctenilabrus tinca</i>
<i>Hippolyte longirostris</i>	<i>Mullus barbatus pontica</i> , <i>Crenilabrus tinca</i>
<i>Palaemon elegans</i>	<i>Trachurus trachurus</i> , <i>Corvina umra</i> , <i>Scorpaena porcus</i> , <i>Botnus sp.</i> , <i>Gaidropsarus mediterraneus</i>
<i>Crangon crangon</i>	<i>Huso huso ponticus</i> , <i>Mullus barbatus</i> , <i>Scorpaena porcus</i>
<i>Upogebia pusilla</i>	<i>Sciena cirrosa</i>
<i>Callianassa pestai</i>	<i>Raja clavata</i> , <i>Mullus barbatus ponticus</i> , <i>Ophidion barbatum</i>
<i>Diogenes pugilator</i>	<i>Mullus barbatus ponticus</i> , <i>Spicara smaris flexuosa</i> , <i>Crenilabrus quinquemaculatus</i> , <i>Cr. griseus</i> , <i>Scorpaena porcus</i> , <i>Ophidion barbatum</i>
<i>Pisidia longimana</i>	<i>Mullus barbatus ponticus</i> , <i>Scorpaena porcus</i> , <i>Gaidropsarus mediterraneus</i> , <i>Corvina umbra</i>
<i>Macropodia aegyptia</i>	<i>Trigla lucerna</i>
<i>Xantho poressa</i>	<i>Mullus barbatus ponticus</i> , <i>Greniabras 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>Gaidropsarus mediterraneus</i>
<i>Macropipus arcuatus</i>	<i>Trigon pastinaca</i> , <i>Raja clavata</i> , <i>Mullus barbatus ponticus</i>
<i>Macropipus holsatus</i>	<i>Raja clavata</i> , <i>Trigon pastinaca</i> , <i>Mullus barbatus ponticus</i> , <i>Scorpaena porcus</i>
<i>Pachygrapsus marnoratus</i>	<i>Raja clavata</i> , <i>Corvina umbra</i> , <i>Creniabras quinquemaculatus</i> , <i>Scorpaena ponticus</i> , <i>Trigla lucerna</i> , <i>Gaidropsarus mediterraneus</i>
<i>Eriphia verrucosa</i>	<i>Scorpaena porcus</i>
<i>Carcinus aestuarii</i>	<i>Mullus barbatus ponticus</i> , <i>Scorpaena porcus</i>

В западной половине Черного моря большое значение в рационе питания бычка *Gobius cephalagres* имели мелкие крабы *Xantho sp.* и *Pisidia longimana* (*P. longirostris*), причем последний вид доминировал во все периоды года (рис. 77).

За период наблюдения с 1964 по 1984 г. в северо-западной части Черного моря проанализировано свыше 3 тыс. желудков рыб. Установлено, что представители десятиногих раков употребляются в пищу относительно крупными рыбами, такими, как осетровые, камбаловые, скаты, бычковые, тресковые и окуневые.

К рыбам, основу пищевого комка которых составляют представители десятиногих, можно отнести морскую лисицу (*Raja clavata*), морского кота (*Dasyatis pastinaca*), камбалу-калкана (*Scophthalmus maeoticus maeoticus*), глоссу (*Platichthus flesus flesus*) и бычка-кнута (*Gobius-batrachocephalus*).

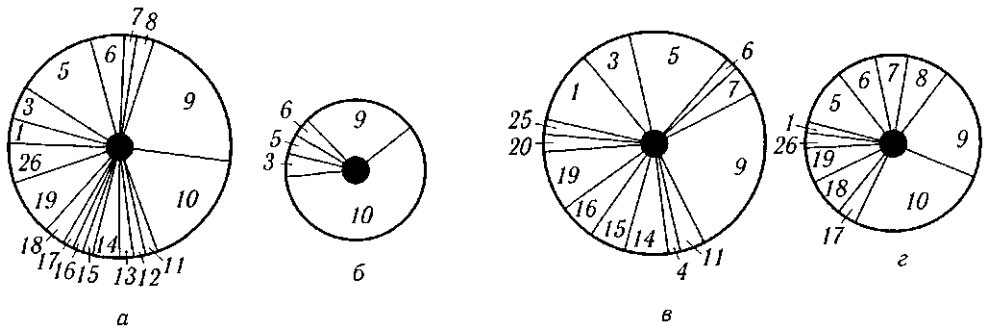


Рис. 77. Циклограмма питания бычка *Gobius cephalagres*:

а — среднегодового, *б* — зимой, *а* — летом, *з* — осенью; 1—4 — рыбы, 5 — *Palaemon*, 6 — *Upogebia*, 7 — *Carcinus*, 8 — *Pachygrapsus*, 9 — *Xantho*, 10 — *Pisidia longicornis*, // — *Pilumnus*, *i*2 — *Diogenes*, 13—15 — другие ракообразные, 19—25 — моллюски, 26 — полихеты (из М. Vasesko, 1967)

В желудках перечисленных выше рыб встречаются следующие представители десятиногих раков: креветки *Crangon crangon*, *Palaemon adspersus*, *P. elegans*; крабы *Porcellana longimana*, *Macropipus arcuatus*, *Pilumnus hirtellus*, *Xantho poressa*, *Rhythropanopeus harrisi tridentata*; рак-отшельник *Diogenes pugilator*; представители семейства *Callianassidae* — *Upogebia pusilla* и *Callianassa pestai*.

В центральных областях северо-западной части Черного моря желудки морской лисицы во многих случаях заполнены более чем наполовину *Crangon crangon*, велика роль этого вида креветок в питании камбалы-калкана и глоссы. В желудках глоссы *C. crangon* вместе с *Macropipus arcuatus* в среднем составляют 56 % пищевого комка.

На акваториях моря, прилегающих к Дунайско-Днестровскому между-речью, морская лисица питается преимущественно креветкой *P. adspersus*, которая вместе с *M. arcuatus*, по средним данным, составляет 61 % содержимого желудков. Рацион камбалы-калкана в этом районе более разнообразен и состоит из *C. crangon* — 19,8 %, *M. arcuatus* — 7,0, *Palaemon adspersus* — 5,6, *Diogenes pugilator* — 4,8, *Pilumnus hirtellus* — 2,2, *Upogebia pusilla* — 2,2, *Xantho poressa* — 0,8 %.

У Тендровской косы (море и залив) креветок *P. adspersus* в большом количестве мы находили в желудках глоссы (вместе с *M. arcuatus* — 74 %), камбалы-калкана (29 %) и морской лисицы (до 72 %).

В Каркинитском заливе среди пищевых компонентов камбалы-калкана первое место занимает *C. crangon* (41 %), *M. arcuatus* составляет 32 %, *P. adspersus* — 6,6, *D. pugilator* — 3,3, *X. poressa* — 2,6 %. В пищевом рационе морского кота *P. adspersus* занимает 71 %, доминирующей пищей морской лисицы является *C. crangon*.

По средним данным, в желудках бычка-кнута обнаруживается 7,2 % *Pisidia longimana*, 6,0 — *C. crangon*, 4,8 — *P. adspersus* и 4,2 % — *M. arcuatus*.

Рыбы и другие хищники могут уничтожать десятиногих раков на личиночных стадиях развития. Так, в составе пищи барабули, черноморской пикши и камбалы-глоссы встречаются личинки рода *Palaemon* — *C. crangon*, *U. pusilla* и др. (Кънева-Абаджиева, Маринов, 1960). Личинки *Decapoda* обычно находят в желудках мальков луфаря длиной 3,6 и 6,9 мм (Рогумб, 1969). В рационах четырехугольного ската в дальневосточных морях личинки составляли от 0,9 до 30,2 % всей массы пищевого комка (Чернышева и др., 1982).

Имеются сведения, что личинками десятиногих раков могут питаться и организмы-фильтраторы. Так, по данным Г.Н. Миронова (1967), в состав пищи медузы *Aurelia aurita* кроме других планктонных организмов входила зоо Decapoda, где они составляли 2,5 % всей пищи. По нашим наблюдениям, фрагменты личинок десятиногих раков на поздних стадиях развития встречались также в желудках черноморской мидии *Mytilus galloprovincialis*. Однако остается открытым вопрос, заглатывает ли мидия живых личинок или в желудок попадают экзuvia перелинявших особей.

В результате значительного опреснения за последние годы Хаджибейского лимана фауна его стала носить смешанный характер. В настоящее время она состоит из морских и пресноводных организмов. Роль морских элементов в питании пресноводных рыб в литературе специально не описывалась. Среди десятиногих раков в Хаджибейском лимане за последнее десятилетие наибольшую численность образуют *Palaemon elegans* и *Rhithropanopeus harrisi tridentata*. Оба вида оказались излюбленной пищей для пресноводного окуня (*Perca fluviatilis*). В большинстве случаев желудки окуня на 100 % заполнены представителями этих видов с преобладанием того или другого в различных участках водоема. Рыба длиной 26 см за один прием может поедать до 132 экз. *P. elegans* и 81 экз. *Rh.h. tridentata*. Во время линьки креветки в небольшом количестве поедаются карасем (*Carassius auratus gibelio*), который в настоящее время составляет основу рыбного промысла в Хаджибейском лимане. Таким образом, пресноводные рыбы в условиях Хаджибейского лимана могут переходить на не свойственную им пищу.

Практика показала, что содержание в выростном водоеме креветок и рыб носит положительный характер. Хищные рыбы, такие, как пресноводный окунь, совершенно не поедают молодь карповых рыб: содержание их желудков почти полностью состоит из креветок и крабов. На этом основании рыбохозяйственными организациями был прекращен плановый вылов креветок, и тем самым рыбопродуктивность лимана резко повысилась.

Перечисленные выше примеры свидетельствуют о том, что представители отряда Decapoda играют существенную роль в трансформации энергии, что особенно проявляется в сообществах шельфов, эстуариев, лагун и лиманов.

Питание и пища. Большинство креветок, крабов и раков-отшельников во взрослом состоянии ведут придонный образ жизни, их личинки находятся в пелагиали. Поэтому питание личинок и их родителей различно: пелагические личинки питаются планктоном, молодь и взрослые формы — организмами бентоса или, как это наблюдается у наземных крабов, наземной растительностью.

В процессе метаморфоза происходят значительные внутренние перестройки, и функция размельчения пищи с мандибул переносится и на другие придатки тела. Уже на первой стадии зооа имеются хорошо развитые мандибулы и максиллы, причем режущий край мандибул вооружен рядом зубцов, а у многих видов молярный отросток имеет хорошо развитую перетирающую поверхность. В целом у особей на планктонных стадиях развития мандибулы и максиллы изменяются незначительно. При переходе к донному образу жизни у крабов на стадии мегалопы в желудке образуются зачатки желудочной мельницы, молярный отросток утрачивает перетирающую поверхность. Эти морфологические изменения соответствуют изменению образа жизни животных, которые от планктонной личиночной стадии переходят к жизни на дне, одновременно происходит смена питания.

В настоящее время питание личинок ракообразных, обитающих в природной среде, изучено недостаточно. Известно, что личинки пенеид на на-

уплиальных стадиях развития в пище не нуждаются, не питаются также личинки первой стадии зоэа креветки *Machobranchium faucus*, но при этом плохое питание животных приводит к задержке метаморфоза и удлиняет межличиночный период (Regnault, 1969).

Существует мнение, что в конце метаморфоза при переходе к бентосному образу жизни декаподитные особи также не питаются. Для проверки этой гипотезы был изучен баланс вещества у голодавших и сытых глаукотоз рака-отшельника *Pagurus bernhardus*. Особи на этой стадии живут 7,3 сут, и это время не зависит от кормления. За период развития личинка на этой стадии теряет 7 % своей массы, относительная калорийность снижается на 17 % за первые 3 сут, затем остается постоянной. Четверть калорийности особи теряется в период линьки глаукотоз в молодую особь рака-отшельника. По-видимому, первый период развития глаукотоз — период низких энергетических расходов, затем он сменяется высоким периодом расхода энергии. Следовательно, баланс энергии глаукотоз нельзя считать простым голоданием, это — осуществление специальной и постоянной физиологической программы. От первой до последней стадии зоэа накапливается энергия, запасов которой должно хватить не только на существование глаукотоз, но и на функционирование гормональных систем метаморфоза (Davis, 1981).

Таким образом, основной функцией последней стадии зоэа можно считать накопление резервов. Это было доказано на примере личинок краба *Rhithropanopeus harrisi*. Усваивание пищи у них закономерно изменялась при метаморфозе, достигая максимума на четвертой (последней) стадии зоэа. Валовая и чистая эффективность роста личинок возрастает от 10,6 и 45,1 % на первой стадии зоэа до 45,1 и 46,1 % на второй. Максимальная калорийность сухой массы личинок также отмечена на четвертой стадии зоэа, сухая масса мегалоп в 13,2 раза превышала таковую новорожденных зоэа (Levine, Sulkin, 1979).

Известно, что в природе весенние личинки креветки *Hippolyte inermis* более жизнестойки, чем осенние. В экспериментальных условиях личинки на третьей стадии более жизнеспособны, чем на первой, и при температуре 22—24 °С даже без кормления в течение 4 сут 23 % особей третьей стадии успешно линяют. Остальные голодающие личинки третьей стадии живут до 5 сут и погибают. Кормление одноклеточными водорослями (*Dunaliella*, *Monochrysis*, *Phaeodactylum*) давало возможность выращивать личинок до четвертой стадии с небольшими потерями. Использование других водорослей (*Skeltonema*, *Platymones*, *Chaetoceres*) было безрезультатным. Таким образом, первые личинки *H. inermis* могут успешно развиваться на растительной пище, хотя при этом существует определенная избирательность. Кормление в условиях аквариума только водорослями было менее эффективным, чем науплиусами артемий (Regnault, 1969).

В природе личинки питаются пищей растительного и животного происхождения. Большое значение при этом имеет доступность пищи по размерам. Например, планктонные личинки креветок *Pandalus borealis* питаются как водорослями (*Costinodiscus*, *Skeltonema*, *Phaedactilus*), так и копеподами, личинками полихет и другими представителями зоопланктона. При этом личинки способны удерживать частицы от 100 до 1 мкм, при условии кормления только мелкими диатомовыми водорослями с величиной клеток 35 мкм животные погибают в течение первого месяца (Stickney, Perkins, 1981). Однако личинки вместе с другими организмами могут заглатывать и более мелкие частицы. Известно, например, что личинки лангуста в условиях аквариума интенсивно используют в пищу бактерии (Cviic, 1960).

В условиях аквариума питание личинок на старших стадиях более интенсивно днем, но у *Hippolyte inermis* суточный ритм выражен нечетко. У молоди питание происходит ночью, в течение 6 ч до и после линьки оно практически прекращается. Личинки первой стадии *H. inermis* при температуре воды 24–26 °С в среднем поедают 1,6 экз. науплий артемий, личинки второй стадии — 2,4 экз. При температуре воды 16 °С интенсивность питания снижается более чем в 2 раза; интенсивность использования пищи на рост при температуре 19 °С составляет 40 %, при температуре 24 °С — лишь 15 % (Regnault, 1969).

В природе на выживаемость личинок большое влияние оказывает концентрация организмов фито- и зоопланктона. Так, при концентрациях 5-Ю³ кл./л водорослей рода *Costinodiscus* фитопланктон обеспечивает неплохое выживание личинок креветок *Pandalus borealis*, при концентрации менее 10⁷ кл./л личинки выживают плохо (Stickney, Perkins, 1981).

Как показано в соответствующих разделах монографии, личинки большинства черноморских видов десятиногих раков находятся у поверхности воды. Ю.П. Зайцев (1970) установил, что именно верхний 5-сантиметровый слой воды наиболее богат всем комплексом организмов, которые составляют почти все звенья пищевой цепи. Таким образом, личинки десятиногих раков в верхнем слое воды находят наибольшее количество пищи, в совокупности с повышенной температурой воды интенсивность питания становится максимальной. Это дает возможность максимально расти и развиваться личинкам, что способствует сокращению наиболее уязвимого периода в онтогенезе животных.

В связи с использованием креветок в аквакультуре в последнее время появляются литературные данные о питании личинок при их искусственном выращивании. В экспериментальных хозяйствах личинок креветок семейства Penaeidae обычно кормят диатомовыми водорослями, науплиями артемий и коловратками. Личинок *Metapenaeus affinis* на протяжении 70 ч после выклева содержали без кормления в профильтрованной воде (за это время проходили все науплиальные стадии), затем на первой стадии зоза в качестве корма использовали дрожжевую пудру, на последующих стадиях зоза в пищу добавляли водоросли рода *Chlorella* и при превращении в мизидную стадию личинок кормили диатомовыми водорослями *Skeletonema costatum* и науплиями артемий; особи на послеличиночных стадиях успешно поедали мелко нарубленных моллюсков. Выращивание креветок при описанной выше схеме кормления давало неплохие результаты (Masood-ul-Hassan, 1981).

Была предпринята попытка кормить личинок креветок *Penaeus aztecus* высушенными или замороженными диатомовыми водорослями (*Skeletonema costatum* и *Thalassiosira* sp.). В этом эксперименте при концентрации водорослей от 100 тыс. до 1 млн кл./л выживание личинок значительно колебалось (от 0 до 90 %). Таким образом, можно сделать вывод, что ни один из способов консервации водорослей не дает таких хороших результатов, как живые водоросли; замороженные или высушенные водоросли можно использовать в качестве добавок для кормления личинок, так как такие водоросли могут значительно уменьшить потребность в культуре живых водорослей (Brown, 1972).

Экспериментально показано, что при массовом культивировании личинок креветок *Penaeus japonicus* успешно можно применять в качестве пищи пластины, отжимаемые как побочный продукт после ферментации соевых бобов («соевое печенье»). Эти пластины в качестве пищи применяют в смеси с диатомовыми водорослями. При этом их тщательно гомогенизи-

руют и профильтровывают через сито с таким расчетом, чтобы получить мелкие детритообразные частицы. Этот вид искусственного детрита оказался эффективным кормом, лучшее выживание (85 %) наблюдалось в тэнке, где концентрация частиц достигала 0,16 мг/личинку в сутки.

Уже на последней декаподитной стадии развития особи имеют набор всех придатков тела, участвующих в добыче и размельчении пищи. У многих видов на этой стадии первая пара переопод снабжена клешнями, которые используются животными как для удержания и размельчения пищи, так и для отыскания ее в грунте.

Большинство молодежи и половозрелых форм креветок, крабов и раков-отшельников — полифаги. Состав компонентов в их рационе питания зависит от наличия тех организмов в водоеме, которые его населяют. У некоторых представителей доминирующим способом питания является активная фильтрация. Так, некоторые представители семейства Porcellanidae пользуются фильтрацией при обилии пищи, а также при малой или полной неподвижности. При этом крабы могут использовать непосредственно осевший на дно детрит или, ударяя клешнями по субстрату, активно отфильтровывать взмученный материал (Kropp, 1981).

Представляет интерес питание раков-кратов. Так, на песчано-илистом грунте представители рода *Callianassa*, которые живут в норах, питаются органикой и мелкими организмами, перерабатывая поверхностный слой грунта: при сооружении и поддержании в порядке нор одна особь может перерабатывать 10 кг грунта за неделю, весь поверхностный слой фунта может быть переработан за год от 3 до 7 раз. Селективно отбирая тонкий осадок, которым питаются животные, последние обогащают глубинные слои крупным песком и фекалиями. Содержание органики в кишечнике в 60 раз выше, чем в окружающем грунте, мелкозернистый осадок частично выбрасывается на поверхность дна. Такая деятельность каллианасс оказывает большое влияние на фауну водоема (Vaugelas, 1985). В желудках представителей родов *Callianassa* и *Urogebia* главным образом встречаются растительные остатки, немногочисленные диатомовые водоросли и мелкие песчинки (Stevens, 1928).

Обычно молодежь питается мелкими организмами, такими как остракоды, копеподы, фораминиферы, амфиподы, изоподы, гарпактикоиды, мегалопы декан од, мелкие моллюски и полихеты, личинки хирономид, а также диатомовые, зеленые, бурые и красные водоросли. Часто наблюдается избирательность в пище. Так, молодежь краба *Cancer magister* с шириной карапакса 10—30 мм питается мелкими эстуарными двустворками *Tranzenella tantilla*. С помощью клешней и переопод краб просеивает донные отложения и круговыми движениями придвигает их ко рту. Обнаружив двустворку, он быстро подносит ее к мандибулам и с помощью клешней и ротовых частей вращает вокруг короткой оси. После нескольких поворотов одна из клешней придерживает моллюска между мандибулами, другая ощупывает ее снизу по краям створок. Вращение и ощупывание чередуются до тех пор, пока створки не будут открыты. В течение 82 ч наблюдений молодежь краба *C. magister* потребляла 162—682 мг мягких частей тканей двустворок, суточный рацион составлял 12 450 мг (Asson-Batres, 1986).

Подросшие животные могут питаться такими же мелкими организмами, как и молодежь, но в состав пищи могут входить и более крупные объекты: рыбы, морские звезды, морские ежи, крупные полихеты, губки, кораллы; иногда наблюдается каннибализм. Крупные десятиногие раки способны уничтожать довольно крупных моллюсков — как двустворок, так и гастропод.

Во многих случаях излюбленной пищей десятиногих раков является мясо моллюсков, причем животные приобрели навыки легко раскрывать раковины. Например, *Stomatopoda* для этой цели используют два способа. Первый — расклинивание раковины. При этом клешни первых переопод внедряются в тело устрицы при раскрытых створках, и моллюск, стремясь избавиться от врага, совершает колебательные движения верхней створкой, но при каждом приоткрывании переоподы все глубже проникают в тело моллюска, стремясь нейтрализовать аддуктор. Нападая на прикрепленных моллюсков, рак вначале обрывает биссусные нити, затем в ход идут первые переоподы, тогда как две последние упираются в край раковины. Когда первая пара проникла достаточно глубоко и выполняет роль клина, вторая проникает к аддуктору, пережимая его. Вторым способом — выжидательная атака. При этом рак закрепляется на раковине устрицы и ждет, когда приоткроются створки. Как только это происходит, животные внезапным и резким движением вставляют между створок переоподы, сразу добираясь до аддуктора (Баи, 1984).

Крабы с хорошо развитыми клешнями легко раздавливают даже моллюсков с плотной и крепкой створкой или могут отламывать раковины по частям — как гастропод, так и двустворок. Иногда крабы могут наносить серьезный вред моллюсковым хозяйствам. Имеются сведения, что у северо-западного побережья Испании краб *Scyllarus* уничтожал до 50 % устричного спата, высаженного на носителях из черепицы (Quiroga, 1973).

Даже крупные высшие раки способны потреблять в пищу относительно мелкие организмы. Для этого они складывают пластинчатые максиллы таким образом, что их многочисленные щетинки образуют переплетения, напоминающее сито, через которые профильтровываются мелкие частицы грунта; водоросли, фораминиферы и другие организмы используются в качестве пищи. Поэтому в желудках большинства видов могут встречаться песок и детрит.

С помощью первых трех пар клешненоносных переопод (особенно первой пары) креветки и крабы могут отщипывать кусочки тканей лежащих на дне трупов рыб и других животных, в том числе и наземного происхождения. В Хаджибейском лимане при большой плотности креветки *Palaemonetes* пытаются отщипнуть кожу у стоящих в воде людей. Таким образом, многие виды десятиногих раков следует рассматривать не только в качестве мелиораторов, улучшающих состояние дна, но и как санитаров водоемов.

Питание черноморских видов *Palaemonetes* в настоящее время изучено недостаточно. Анализ 47 желудков креветки *Palaemonetes* из Хаджибейского лимана показал, что в середине лета животные питаются как растениями, так и животными. По частоте встречаемости доминировали диатомовые водоросли. Значительную часть в рационе занимают грибы. Среди организмов животного происхождения в небольших количествах встречались ракообразные (преимущественно моина), изредка черви и икра рыб. Во многих желудках обнаружены мелкие песчинки.

ПАРАЗИТЫ И БОЛЕЗНИ

Десятиногие раки подвержены различного рода заболеваниям, которые имеют разные причины. Заболевания проявляются в виде поражения внешних покровов тела либо в общем заболевании всего организма. Болезням обычно способствуют такие факторы, как высокая плотность, недостаток кислорода, избыток углекислоты и соединений азота, трупы животных, рез-

кое колебание рН, солености, температуры воды, присутствие токсических веществ, травмы, каннибализм и загрязнение воды. Эти факторы в наибольшей степени проявляются при искусственном выращивании.

Иногда причиной заболевания могут служить синезеленые водоросли. Описаны (Shelton, 1974) массовые случаи разрастания синезеленых водорослей на придатках тела креветок *Crangon crangon*, в том числе на антеннулах, несущих хеморецепторные щетинки. Местом преимущественного роста водорослей на щетинках оказалась апикальная пора, которая, согласно существующим предположениям, служит единственным местом контакта сенсорных клеток в хеморецепторной щетинке с внешней средой. Динофлагеллятами, например *Nemotodinium perezi*, поражаются крабы *Cancer irroratus*, *Ovalpes ocellatus* и др. (Sawyer, MacLen, 1978). Такое заболевание крабов не вызывает смерти животных, но затрудняет ориентацию во внешней среде. Черноморские крабы часто обрастают нитчатыми водорослями, и это сказывается на их общей окраске. После линьки животные освобождаются от всех видов обрастателей.

Более опасные заболевания вызывают различные паразиты, оказывающие неблагоприятное воздействие на популяцию в целом. Самыми распространенными паразитами у креветок являются изоподы из семейства *Vorygidae*. Их распространение отмечено как в морях Средиземноморского бассейна, так и у побережья Канады, а также в тропических морях. Изоподы локализуются на карапаксе креветки (рис. 78) и отрицательно влияют на репродуктивную способность. На примере южноамериканского вида *Proboris pandalicola* показано, что самка паразита находится в бронхиальной полости креветки. Самец после оплодотворения ведет самостоятельный образ жизни, покинув хозяина. Из оплодотворенных яиц выклевываются личинки, развивающиеся под карапаксом креветки, и остаются там до линьки хозяина. После линьки креветки личинки бопируса приобретают промежуточного хозяина — копепода, например *Acartia tonsa*. Личинки прикрепляются к этой копеводе, и последняя переносит их обратно к креветке, где происходит дальнейшее развитие и созревание паразита (Ovarstreet, 1978).

У побережья Канады известны следующие паразиты семейства *Vorygidae*: *Vorygoides hippolytes*, *Argeia pugettensis*, паразитирующие на *Crangon* (рис. 78) и *Hemiarthus abdominales*. Среди других изопод встречаются представители семейства *Daidae*, например *Holophyxus alaskensis*, паразитирующие на креветках рода *Eaulus*. Этот паразит локализуется главным образом под абдоменом (рис. 78). Под абдоменом креветки *Spirontocaris holmesi* локализуется также паразит *Silon hippolytes* (рис. 78). Другие паразиты, такие, как *Mycetomorpha vancouverensis*, паразитируют на яйцах креветок (рис. 78).

Обычно паразитирующие изоподы вызывают остановку развития яичников креветок и тормозят сперматогенез (Butler, 1980).

Крабы чаще всего заражаются паразитическими изоподами семейства *Sacculinidae*, которые также оказывают отрицательное воздействие на репродуктивные способности животных. Изучено (Rubiliani et al., 1980) влияние этих паразитов на первичные половые признаки крабов рода *Carcinus*. На гистологических срезах гонад, андрогенных желез и центральной нервной системы установлено, что прогрессирующее изменение гонад, ведущее к угнетению сперматогенеза и остановке вителлогенеза, не зависит от контакта с системой корней паразита, а между деформацией андрогенных желез и семенника нет синхронизации. Нейросекреторные участки хозяина разрушаются или за счет прямого воздействия корней паразита, или косвенно, при отсутствии контакта с этими корнями. Нарушения гематогене-

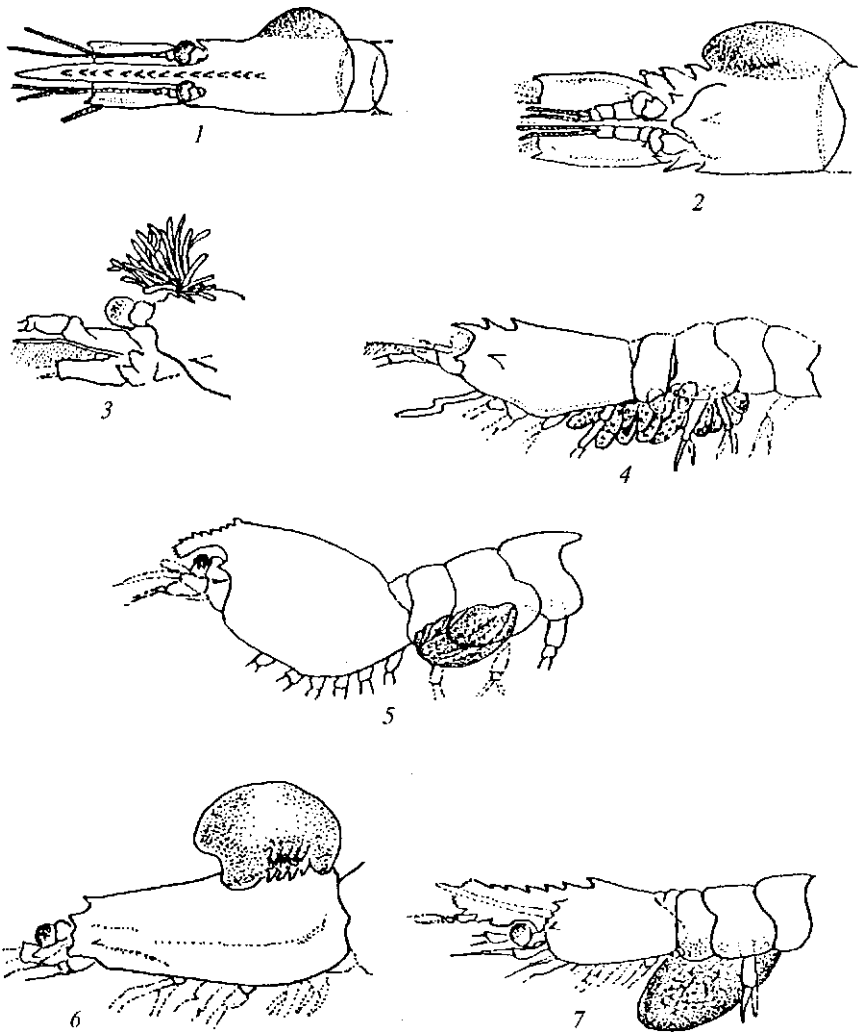


Рис. 78. Паразиты креветок:

1 - *Voryroides hippolytes*, паразитирующий на *Pandalys jordani*; 2 - *Argeia pugettensis* - на *Crangon crangon*; 3 - *Thalassomyces carpiulosus* - на *Pasiphaea pacifica*; 4 - *Mycetomorpha vaneconverensis* - на *Crangon cannunis*; 5 - *Hemiarthus abdomonalis* - на *Eualus berkeleyorum*; 6 - *Holophryxus alaskensis* - на *Pasiphaea pacifica*; 7 - *Sylon hippolytes* - на *Spirontocaris holmesi*

за как самцов, так и самок происходят, вероятно, из-за нарушения нейро-эндокрильного контроля. При введении самцам *Rhithropanopeus harrisi* неочищенного водного экстракта корневидных выростов саккулины наблюдается дегенерация мезодермальных клеток и гониев в герминативной зоне семенника и одновременно прекращается секреторная активность синусных желез центральной нервной системы (Rubiliani, 1985). На примере краба *Neptunus sanguinolentus* показано, что у инвазированных саккулиной животных общая концентрация аминокислот уменьшается у обоих полов более чем в 2 раза, их общее количество уменьшается с 15 до 10 у самцов и до 9 у самок, причем общими для них является полное исчезновение кислых аминокислот и увеличение в 2 раза концентрации щелочных (Jayaraj, Rajula, 1979).

Паразитические изоподы существенно замедляют рост и прирост в массе креветок и крабов после линьки.

Паразитами у десятиногих могут быть также представители усоногих раков (*Cirripedia*). Подкласс *Cirripedia* представлен несколькими семействами из отряда *Rhizocephala*. К паразитам десятиногих можно отнести некоторые виды пиявок (класс *Hirudinea*).

Заболевания десятиногих раков могут провоцировать немуртины, которые паразитируют на выметанных яйцах преимущественно крабов. Так, в 60-х годах промысел краба *Cancer magister* у побережья Америки резко упал и с тех пор не восстанавливался до прежнего уровня. Первоначальное подозрение, что это вызвано увеличением загрязнения среды, не оправдалось. Оказалось, что самки крабов в большой степени были заражены немуртиной. Этот паразит питается отложенными животными яйцами. Повреждая яйцевую оболочку, он способствует вспышке других паразитических организмов (грибков, бактерий и т. п.). Иногда на одну самку в период массового развития приходится до 30 тыс. червей *Carciohonemertes egrans*. Внутри яйцевой кладки плотность этих червей сбалансирована: увеличение численности крабов приводит к росту численности червей, что снижает количество жизнеспособных яиц и, следовательно, приводит к уменьшению плодовитости крабов. Промысел нарушает это тонкое равновесие за счет изменения нормального соотношения размерно-возрастного состава в популяции крабов. Вследствие изъятия промыслом крупных крабов молодые особи получают больше шансов выжить. Поэтому когда они через 4—5 лет станут половозрелыми, их численность окажется особенно большой, что неблагоприятно сказывается на выживании других поколений крабов. При высокой численности крабов значительно возрастает количество червей, так как даже репелленты, вырабатываемые крабом, оказываются неэффективными, что подрывает процесс воспроизводства популяции крабов. Все это ведет к тому, что амплитуда флуктуации численности крабов все возрастает, а период таких колебаний остается равным примерно 9 годам, т. е. примерно в 2 раза больше периода размножения крабов (Douglas, 1980).

Червями могут поражаться многие виды десятиногих раков. Например, червь *Prochristianella hispida* поражает промысловых креветок. При этом термальные сегменты червя отрываются, освобождая созревшие яйца, из которых выклеваются личинки, дальнейшее развитие которых происходит в морской воде. Далее личинки попадают в промежуточного хозяина — копепода — или копепода может быть инфицирована непосредственно яйцами паразита. Путь передачи личинок паразита креветкам не установлен, но предполагается, что они передаются донными рыбами, поедающими креветок (Ovarstreet, 1978).

У креветок, крабов и раков-отшельников могут паразитировать личинки нематод рода *Ascaropsis*. Они локализируются в овальных, желтого цвета цистах, располагаясь на передне-боковых сторонах всасывающего отдела желудка в тканевой выстилке его наружной стенки. Личинки в цистах скручены в плоские спирали (Гаевская, Буруковский, 1982).

Заболевания десятиногих раков могут вызвать различные одноклеточные организмы. Особенно опасны болезни, вызываемые возбудителями, близкими свободноживущей амebe *Paramoeba eilhardi*, которые поражают омаров, крабов *Callinectes sapidus* и *Cancer irroratus*. Болезни омаров и крабов могут вызываться грегаринами. Неидентифицированные грегарины обнаружены в задней кишке *Cancer irroratus*, и они четко отличаются от достаточно известной *Pogospira gigantea*, которую часто находили в задней кишке американского омара; в бесполом периоде своего жизненного цикла она обитает в моллюсках (Sawyer, MacLean, 1978). В жаберных эпидермальных клетках и в крупных нефроцитах крабов часто обнаруживаются микроспоридии. Краб *Callinectes sapidus* часто заражается микроспоридией *Ate-*

son micnalis. Цикл ее развития довольно сложный. Единственного промежуточного хозяина паразита не выявлено. Краб инфицируется во время питания мясом или другим источником пищи, содержащим споры микроспоридии. Длинный трубчатый филламент внедряется в мышцы краба и инфицирует кровяные клетки. Далее микроспоридий продуцирует определенное количество паразитов, передаваемых хозяину через мышечную ткань. Во время созревания спор пара клеток соединяется и образует единственную спору. Мышечная ткань краба, окруженная массой этих спор, разрушается, и краб становится ослабленным. При этом в месте поражения ткань темнеет и пропитывается известью (Ovarstreet, 1978). У различных представителей десятиногих раков микроспоридии вызывают так называемую фарфоровую болезнь.

Заболевания десятиногих раков могут вызываться простейшими, в частности инфузориями. Так, во все сезоны года на жабрах краба *Cancer irroratus* и американского омара обнаруживали круглореснитчатых инфузорий, напоминающих широкоизвестную *Orbopercularia*. Хотя эти инфузории питаются бактериями или другими простейшими, они, скапливаясь в значительных количествах, вызывают затруднения в газообменной функции жабр. Паразитические ресничные отмечены в тканях и кровяных лакунах десятиногих, преимущественно у особей, обитающих в прибрежных зонах при общей солености 15—35 ‰ (Sawyer, MacLean, 1978).

У дальневосточных креветок *Pandalus kessleri* из залива Петра Великого 7 % особей заражены метацеркариями, относящимися к родам *Podocotyle* и *Oroscoelus*. Цисты этих паразитов, как правило, локализуются в области сердца (Цимбалюк, Шевченко, 1980).

Серьезные заболевания у десятиногих раков вызываются различными грибами. Грибковые заболевания очень распространены у речных раков во Франции и вызываются представителями рода *Fusarium*, вызывающими поражение жабр. Им способствуют малейшие механические повреждения жаберной ткани, а также избыток взвешенных частиц в воде. Виды родов *Saprolegnia* и *Dictyuchus* мало патогенны для взрослых раков, но причиняют большой ущерб их яйцам (Vey, 1979).

Креветки *Penaeus japonicus* заражаются грибом *Fusarium solani*. Гифы этого грибка проникают в жаберные пластинки, что затрудняет дыхание животных. Одновременно в жабрах обнаружены 1—2-клеточные микроспоридии или 3—6-клеточные макроспоридии, а также нитевидные бактерии. Все это вызывает так называемую черную болезнь, которая поражает и коксальные членики плеопод, а также кутикулу позади жабр. В зоне меланизированных участков эпикутикула полностью разрушается, гифы находятся часто в эндо- и субкутикулярной тканях, в эндокутикуле они обычно окружены тонкими меланизированными зонами (Bian, Egusa, 1981). В американских водах (штат Северная Каролина) зараженность грибом *Lagenidium callinectes* самок голубого краба в конце весны достигала 95 % всех самок, но уже в июле инфицированные особи не встречались (Bland, Amerson, 1974).

Таким образом, зараженность грибом может зависеть от сезона года. Выращивание креветок в воде, зараженной грибом *Lagenidium callinectes*, показало, что в нормальных условиях никаких признаков заражения не было, но яйца заражались в том случае, когда они свободно циркулировали в системе и когда у самок были удалены первые переоподы. При этом оплодотворенные яйца менее чувствительны к грибку, меньшая чувствительность также у яиц на более поздней стадии развития (Fisher, 1983). Грибы также могут поражать личинок ракообразных, например *Penaeus indicus*. На о. Тайвань при выращивании личинок этой креветки в специальных водо-

емах от грибка рода *Lagenidium* погибает до 85 % личинок (Chiu-Yuan Chien, Ching.-Long Ling, 1985).

Известны случаи, когда крабы являются промежуточными хозяевами паразитов наземных животных. Так, голубой краб может быть носителем гельминтов. Истинным носителем гельминта *Microphallus basodactylophallus* являются позвоночные животные, например енот, в теле которого развивается и размножается паразит. Яйца гельминтов от позвоночных попадают в воду и там инфицируют моллюсков. В последних выклеваются и развиваются личинки до тех пор, пока на них не образуется «хвост». Личинка, вооруженная «хвостом», покидает моллюска и свободно плавает в воде до тех пор, пока не встретится с крабом. Внедрившись в его тело, личинка теряет «хвост», вокруг нее образуется капсула, и в таком виде она попадает вместе с тканью в позвоночных, поедающих крабов (Ovar-street, 1978).

Особенно тяжелые заболевания десятиногих раков вызываются вирусами и бактериями. Вирусы особенно поражают пенеид при их искусственном выращивании, так как животные в этих условиях содержатся с высокой плотностью посадки. В диких популяциях распространение вирусов ограничено, в аквакультуре инкубационные мероприятия, перевозка личинок и паразитов со скрытой формой заболеваний обычно способствует распространению инфекций, вызываемых *Vasilovirus penaei*. Другие вирусы, такие, как бакуловирус, пиконавирус, парвовирус, вызывают некроз железы средней кишки гиподермы и крови, а также гепатопанкреуса.

Промысловые креветки *Penaeus orientalis*, *P. merguensis*, *P. semisulcatus* и *P. monodon* наиболее подвержены заболеваниям, вызванным парвовирусами, при этом особенно страдают молодые особи, у которых инфекция вызывает смертность на 50—100 %. Взрослые креветки, зараженные этим вирусом, медленно растут, процесс линьки удлиняется. Подобные парвовирусные заболевания отмечены у насекомых и позвоночных (Lightner, Redman, 1985).

Различным эпизоотическим заболеваниям подвергаются креветки и крабы, инфицируясь различными бактериями. Из некротических поражений на экзоскелетах креветок *Penaeus setiferos*, *P. dougarum*, *P. aztecus* и крабов *Callinectes sapidus*, выращенных в прудах и предварительно выдерживаемых в бассейнах, выделены хитинразрушающие бактерии, идентифицированные как *Vanessa* sp. Эти бактерии встречаются у больных и здоровых крабов и креветок, но некроз наблюдался только в местах механических повреждений (Cook, Vofton, 1973). Таким образом, механическое повреждение провоцирует внедрение инфекции.

К наиболее опасным заболеваниям при выращивании американского и европейского омаров относится гаффкемия, возбудителем которой является *Aerococcus viridans* (var. *homari*). Возбудитель гаффкемии не обладает экзоэнзимами и поэтому способен проникать вовнутрь органов лишь через повреждения покровов, через желудок возбудитель не может проникнуть, так как погибает в кислой среде. Эпизоотия может быстро распространяться из-за агрессивного поведения омаров (особенно при содержании их в емкостях, при культивировании и т. п.). Заболевшие омары становятся вялыми, слабеют и погибают. По мере развития болезни у омаров снижается количество гемцитов, что приводит к нарушению механизма свертывания крови. Это увеличивает опасность смертельного кровотечения. Гибель омаров наступает также в результате дисфункции гепатопанкреаса. Ни один из внутренних защитных механизмов (агглютинин, бактерицидин, фенолоксидаза, фагцитарная способность) не эффективен против патогена (Steward, 1978).

В 1965 г. в воды Британской Колумбии были интродуцированы омары *Homarus americanus*. При этом некоторые особи оказались заражены патогенным кокком *Aerococcus viridans*. Однако специальные исследования показали, что обитающие там крабы *Cancer magister* не заражались этим кокком (Bell, Hoskins, 1985). Следовательно, специфические заболевания, например гаффекемия, от одних видов не обязательно передается другим.

При выращивании пенеидных креветок зарегистрированы случаи их гибели, вызванной массовым развитием в гемолимфе параземолитических вибрионов *Vibrio parahaemolyticus* и *V. alginolyticus*. При определенных условиях поражение яиц и личинок креветок и крабов могут вызывать некоторые эпизотические микроорганизмы, в том числе нитчатые бактерии рода *Eucotrix* (Gubanov, 1985).

Грамотрицательные бактерии в отдельные сезоны поражали до 11 % популяции крабов *Carcinus maenas* в водах Северной Атлантики. Бактерии вызывали заболевание, выражающееся в снижении двигательной активности. При этом наблюдалось уменьшение способности к коагуляции гемолимфы, а также нарушение процессов регенерации конечностей и задержка или полная блокада линьки. В норме имеющая голубой цвет гемолимфа приобретала молочный оттенок. Суммарное содержание белка в гемолимфе крабов не наблюдалось, однако были обнаружены изменения в белковом составе, уровень метаболической активности был повышен (Непке, 1985).

В Черноморско-Азовском бассейне заболевания десятиногих раков изучены недостаточно. Имеются лишь эпизодические наблюдения. Так, известно, что из креветок *Palaemon adspersus*, выловленных в северо-западной части Черного моря, выделены такие микроорганизмы, как *Achromobacter*, *Bacillus* и *Bacterium*. Из креветки *P. elegans* выделялись *Pseudobacterium* и *Micrococcus* (Сур'яншова, 1963).

В 1979 г. с целью использования креветок для пищевых целей лабораторией микробиологии Одесского филиала Института биологии южных морей ИнБЮМ АН Украины была изучена зараженность микрофлорой креветок Хаджибейского лимана, южная часть (низовье) которого значительно загрязнена бытовыми стоками. Съемка в различных участках водоема показала, что креветки обсеменены как сапрофитной группой бактерий, так и кишечной. По сравнению со средой обитания в креветках накапливается большое количество микроорганизмов. Так, в верховье лимана из 1 мл воды было выделено 440 сапрофитных бактерий, в то время как в мышце абдомена их содержалось $1 \cdot 10^8$. На участках лимана, прилегающих к средней части, коэффициент накопления бактерий несколько ниже — $2 \cdot 10^6$, в низовье лимана — $2 \cdot 10^4$. Здесь понижение этого показателя объясняется повышенным содержанием бактерий в водной среде. Это свидетельствует о том, что чем ближе исследованный участок находится к выходу сточных вод, тем обильнее микрофлора среды. Креветки могут накапливать сапрофитную микрофлору в любой части лимана и переносить ее в более чистые участки. Коэффициент накопления кишечных бактерий в абдомене креветок меньше: в вершине лимана — $3 \cdot 10^1$, в средней части — $1 \cdot 10^5$, в месте поступления сточных вод — $1 \cdot 10^3$. Из выделенных бактерий опасность для человека могут представлять следующие: *Bacillus*, *Mycobacterium*, *Shigella*, *Citrobacter*, *Proteus*. Однако заболеваний людей, потреблявших в пищу креветки из Хаджибейского лимана, не выявлено.

В 1969—1971 гг. у Тендровской косы (северо-западная часть Черного моря) наблюдалось значительное поражение креветок бопирусом. В мае — июне мигрирующие в залив креветки *Palaemon adspersus* на 4—9 % были заражены паразитической изоподой, причем поражались самцы и самки. В

последние годы на всей акватории северо-западной части Черного моря, включая заливы и лиманы, заражение креветок бопирисом встречается крайне редко. Предполагается, что ухудшение условий существования гидробионтов в этой части моря в большей степени сказалось на паразитах, чем на самих креветках.

Лечение. В связи с развитием аквакультуры креветок возникают проблемы, связанные с профилактикой заболеваний и лечением. Чтобы уменьшить опасность заболеваний, предлагается содержать отдельно животных разных возрастов, периодически осушать выростные тэнки и пруды, оборудование необходимо подвергать санитарной обработке (термической или химической). Меры предосторожности и создание оптимальных условий обычно приносят больший успех, чем борьба с уже вспыхнувшими заболеваниями.

Исследовали возможность применения метабисульфата натрия и аскорбиновой кислоты для борьбы с бактериальным заражением пойманных и хранящихся в сыром виде креветок — появлением «черных пятен» на передней и абдоминальной частях тела. Оба препарата в концентрации 0,25—0,5 % блокируют рост бактериальных культур, выделенных из «черных пятен». При этом существенно снижается и общее заражение креветок (Zamal, Khan, 1985). Иногда для дезинфекции воды и животных используют малахитовую зелень. Она применяется в качестве лечебного препарата для борьбы с протозойными заболеваниями. Однако препарат оказался токсичным для личинок *Penaeus monodon*. В опытах при концентрации красителя 10—100 мкг/л для зоеа и 0,1—10 000 мкг/л для послеличиночных стадий суточная смертность креветок была прямо пропорциональна концентрации малахитовой зелени и времени экспозиции. В малых концентрациях отрицательного влияния красителя на развитие и линьку личинок не обнаружено, токсичность не зависела от солености, температуры, рН, концентрации нитратов и аммиака (Lio-Po et al., 1978).

Для предотвращения и лечения бактериальных заболеваний ракообразных широкое применение нашли химиотерапевтические средства: различные антибиотики (пенициллин, стрептомицин, тетрациклин, нистатин, фуранас, азаломидин и др.), формалин и метиловая синь. Антибиотики либо вносятся в корм, либо вводятся непосредственно в водную среду. Продолжительность обработки животных и личинок химическими препаратами зависит от концентрации препарата и устойчивости к нему выращиваемых объектов. Проводятся работы по увеличению резистентности животных, в частности омаров, к гаффакалии путем вакцинации.

Для предотвращения грибковых заболеваний личинок креветок эффективно применять фильтрацию и стерилизацию воды ультрафиолетовым облучением.

ВЛИЯНИЕ АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ НА ПОПУЛЯЦИИ

Ухудшение экологической обстановки вследствие интенсификации производства во всех сферах хозяйственной деятельности человека наблюдается почти во всех географических зонах. Черное море, особенно его северо-западная часть, испытывает сильное влияние от стоков Дуная, Днепра и Днестра. Кроме того, северо-западная часть Черного моря активно используется как транспортная артерия в судоходстве, а побережье активно используется промышленностью и сельским хозяйством. Все это привело к значительному загрязнению акватории моря органическими веществами и

различными токсикантами. В результате морская вода оказалась чрезмерно эвтрофированной. Экологические перемены, связанные с чрезмерным эвтрофированием северо-западной части Черного моря, привели к существенным изменениям биоценозов, что отрицательно сказалось и на популяциях десятиногих раков.

В настоящее время изучено воздействие нефтепродуктов на некоторых представителей десятиногих раков. Опыты по влиянию различных концентраций нефти, соляры и мазута на планктонных личинок крабов *Pachygrapsus marmoratus*, *Pilumnus hirtellus* и креветок *Palaemon adspersus* показали, что стойкость личинок к загрязнениям весьма вариабельна. Личинки крабов при концентрации нефти 0,1 мл/л полностью погибали на 2-е сутки. В меньших разведениях (0,05 — 0,01 мл) 100%-я гибель личинок наступала через 5 сут. При еще меньшей концентрации нефтепродуктов (0,001 мл/л) в первые дни гибель гидробионтов в среднем была выше, чем в контроле, однако к концу эксперимента это различие почти исчезло. Личинки креветок обладали общей повышенной жизнестойкостью по сравнению с таковой крабов в условиях нефтяного загрязнения.

Следовательно, загрязнение морской воды нефтепродуктами в концентрациях 0,1 — 0,001 мл/л оказывает выраженный токсический эффект на личиночные стадии развития креветок и крабов, заключающийся в более быстрой гибели организмов. Вполне вероятно, что и более низкие концентрации нефтепродуктов оказывают поражающее действие на гидробионтов, которое может сказаться через некоторое время как на плодовитости, так и на качестве потомства (Миронов, 1969).

На примере креветки *Palaemon adspersus* было показано, что через 2 ч после воздействия нефти содержание РНК в тканях увеличивалось, зато уменьшался уровень ДНК. Но уже через 5 ч количество РНК не отличалось от контрольного, а содержание ДНК увеличивалось. Таким образом, наиболее чувствителен к действию нефти процесс синтеза РНК (Диванин, 1975). Нефтяные углеводороды могут аккумулироваться в теле животных. Так, краб *Egipha veugucosa* накапливает углеводороды дизельного топлива, и это накопление алифатических углеводородов происходит в теле и гонадах при кормлении крабов загрязненными мидиями, а кроме того, и в печени (Миронов, Щекатурина, 1981).

К ядовитым загрязнителям можно отнести инсектициды, которые часто попадают в воду при обработке сельскохозяйственных угодий. Опыты с крабом *Sarcinus aestuarii* показали, что инсектицид дифлубензурон действует как антимитотический фактор при формировании гемоцитов для хранения гликогена и полисахаридов. Дефицит этих веществ может непосредственно отражаться на свойствах кутикулы (Cardinal, Vernet, 1982).

И нефтепродукты и инсектициды первое время после попадания в водоем концентрируются у поверхности воды, иногда образуя нефтяную пленку с исключительно высокой концентрацией. Личинки многих видов десятиногих раков предпочитают верхний 50-сантиметровый слой пелагиали, где они подвергаются сильному воздействию токсикантов. Количество токсикантов у поверхности воды, кроме уже упомянутых, может достигать больших значений, и каждый из них в отдельности или в совокупности приводят к неблагоприятным последствиям в формировании популяции десятиногих раков.

Чрезмерная эвтрофикация северо-западной части Черного моря приводит к очень грозному явлению — так называемым заморам. Обычно они сопровождаются значительным понижением растворенного в воде кислорода, вплоть до полного его исчезновения. Такое явление наиболее выражено в глубинных горизонтах, где временами образуется сероводородная зона.

Заморы были частыми в середине века в Хаджибейском лимане, но на популяцию креветок *Palaeomonas* аскрегеш они не оказывали значительного воздействия, так как животные мигрировали из сероводородной зоны в прибрежные участки, а их личинки успешно развивались в обогащенных кислородом верхних слоях воды.

В северо-западной части Черного моря заморы впервые обнаружены в 1973 г. экспедициями Одесского филиала ИнБЮМ. С тех пор постоянные наблюдения свидетельствуют о продолжающихся заморах в летние месяцы, которые охватывают различные акватории, в том числе и заливы, где популяция *Palaeomonas* образовывали наиболее плотные поселения, особенно в период массового размножения. Ежегодные заморы бывают различной интенсивности, но по времени они совпадают с размножением ракообразных, что в целом особенно обедняет популяции. Спасаясь от заморов, креветки и крабы в массовом количестве передвигаются к берегу и скапливаются в прибрежной зоне. Однако особи, находящиеся в северо-западной части моря далеко от берега, обречены на 100%-ю гибель.

Неизвестно, как влияют заморные явления на раков-кратов, большую часть своей жизни проводящих в норах. На этой группе животных особенно неблагоприятно сказываются такие хозяйственные мероприятия, как добыча песка и отвалы грунта при расчистке судоходных каналов и строительстве портов. Так, в результате добычи песка в Тендровском заливе полностью были уничтожены ранее плотные поселения *Urogebia* рдоШа, что в 70-х годах было явно выражено в значительном уменьшении количества личинок в нейстоне. Уничтожение нор раков-кратов и их обитателей снизило активность процесса гидробиологической мелиорации грунтов.

Заморные явления, отвалы фунта и добыча песка приводят к помутнению воды, в результате чего ухудшается процесс фотосинтеза, зарослевые биоценозы могут разрушаться полностью. Однако большинство видов черноморских креветок успешно развиваются именно в зарослевых биоценозах, где они находят укрытие от врагов, обилие пищи и т. п. Так, мелководные участки Каркинитского залива до начала 80-х годов характеризовались значительными зарослями zostеры. По данным 1982 г., запасы *Palaeomonas* аскрегеш и *P. elephas* в этой части моря составили около тысячи тонн. Креветки скапливались в зарослях цистозеры в Чатырлыцком заливе на глубине 0,2—2,0 м. В результате заиления заросли цистозеры значительно уменьшились, креветки в этом районе перестали образовывать скопления. Надо полагать, что на запасах креветок в Каркинитском заливе отрицательно сказывается культивирование риса на его берегах: периодический сброс пресной воды из рисовых чеков в залив приносит много ила, а вместе с ним и пестицидов, употребляемых для обработки риса. Кроме того, периодический сброс пресной воды нарушает солевой режим: в течение суток соленость воды может понижаться с 20 до 1,5 ‰.

Существенные изменения в биоценозах произошли в Одесском заливе и других прибрежных акваториях Черного моря. Так, на псевдолиторали и верхней сублиторали в районах берегоукрепительного строительства и сброса загрязненных вод изменения носят характер депрессии, или регрессивной сукцессии. Биомасса водорослей в ценозах сокращается в несколько раз, уменьшается проективное покрытие дна макрофитами (Еременко, 1977). Строительство берегоукрепительных сооружений, особенно тех, которые расположены у побережья Одесского залива, отрицательно сказалось на популяциях десятиногих раков. Вместе с исчезновением зарослевых биоценозов морское дно с каменистыми россыпями было засыпано песком, искусственно созданные пляжи увеличили приток отдыхающих. Как уже

было упомянуто, в летние месяцы креветки и крабы для размножения мигрируют в прибрежные участки моря, где они (особенно крупные крабы) становятся легкой добычей спортсменов-водолазов, а уцелевшим особям негде укрыться для нормального прохождения линьки. Все перечисленные выше примеры свидетельствуют о нарушении веками сложившихся биоценозов в северо-западной части Черного моря.

Многолетние наблюдения позволили установить существенные изменения популяции десятиногих раков в условиях антропогенного воздействия. Как известно (Виноградов, 1967), в северо-западной части моря зарегистрировано 18 видов: *Hippolyte inermis*, *Athanas nitescens*, *Crangon crangon*, *Palaemon adspersus*, *P. elegans*, *Upogebia pusilla*, *Callinassa truncata*, *Diogenes pugilator*, *Pisidia longimana*, *Carcinus aestuarii*, *Macropipus arcuatus*, *M. holsatus*, *Xantho poressa*; *Pilumnus hirtellus*, *Eriphia verrucosa*, *Pachygrapsus marmoratus*, *Brachynotus sexdentatus* и *Rhithropanopeus harrisi tridentata*.

В начале 70-х годов нами были обнаружены те же виды, за исключением каменного краба *E. verrucosa*, но кроме этого был встречен *Macropodia longirostris*, а на личиночных стадиях развития — *Callinassa truncata*. Остальные из перечисленных видов встречались как в траловых уловах, так и в сетных сборах на стадиях пелагических личинок, которые в ночное время суток образовывали значительные концентрации в гипонейстоне. Наиболее массовыми формами в заливах и лиманах Северо-Западного Причерноморья были следующие: *Palaemon adspersus*, *P. elegans*, *Crangon crangon*, *D. pugilator*, *C. aestuarii*, *P. hirtellus* и *M. arcuatus*. Численность крабов в прибрежных участках выражалась десятками экземпляров на 1 м², креветок — сотнями. У поверхности моря в период массового размножения численность личинок крабов и креветок также достигала в отдельных пробах сотен экземпляров на 1 м³.

Начиная с 1973 г. численность десятиногих раков начала резко снижаться. В первую очередь это касается крабов. Так, по результатам наблюдений 1976—1978 гг., ранее массовый краб *C. aestuarii* по численности достигал не более 5 % той, которая отмечена в 60-х годах. В середине 70-х годов в северо-западной части Черного моря обнаружено лишь 10 представителей отряда Decapoda: *A. nitescens*, *P. adspersus*, *P. elegans*, *C. crangon*, *D. pugilator*, *P. longimana*, *P. hirtellus*, *M. arcuatus*, *C. aestuarii* и *Rh. harrisi tridentata*. Большинство перечисленных выше видов как по количеству таксонов, так и по биомассе встречались в Каркинитском заливе, где образовывали плотные концентрации в зарослевых биоценозах.

По материалам наблюдений 1980—1985 гг., такие рыбы, как *C. aestuarii* и *P. hirtellus*, встречаются в единичных экземплярах и только у крымского берега Каркинитского залива. Из крабов в Одесском заливе еще довольно часто встречается *Rh. harrisi tridentata*. Последний из упомянутых видов в настоящее время получил широкое распространение в Днепровско-Бугском, Березанском, Тилигульском, Григорьевском, Хаджибейском и Днестровском лиманах. В Днестровском лимане голландский краб поднимается по судоходному каналу до г. Белгород-Днестровский; известны единичные случаи его нахождения в Северо-Крымском канале, куда, вероятно, он был занесен на стадии планктонной личинки. Остается пока не выясненным вопрос, может ли он там размножаться и образовывать популяции. Практика показала, что голландский краб успешно живет в пресноводных аквариумах и стал популярным объектом любителей-аквариумистов.

В последние годы значительно уменьшилось в планктоне и количество личинок декапод. Для сравнительной характеристики численности ли-

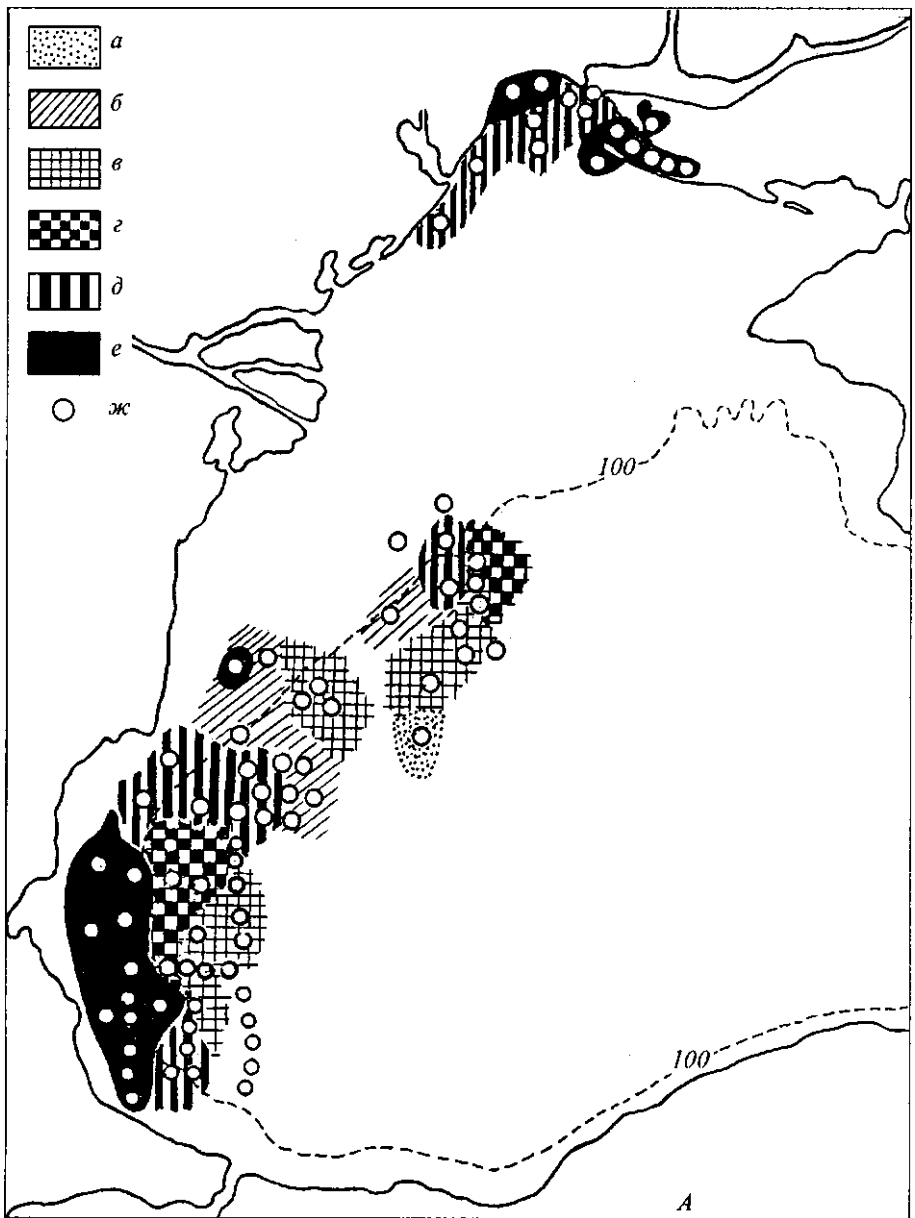
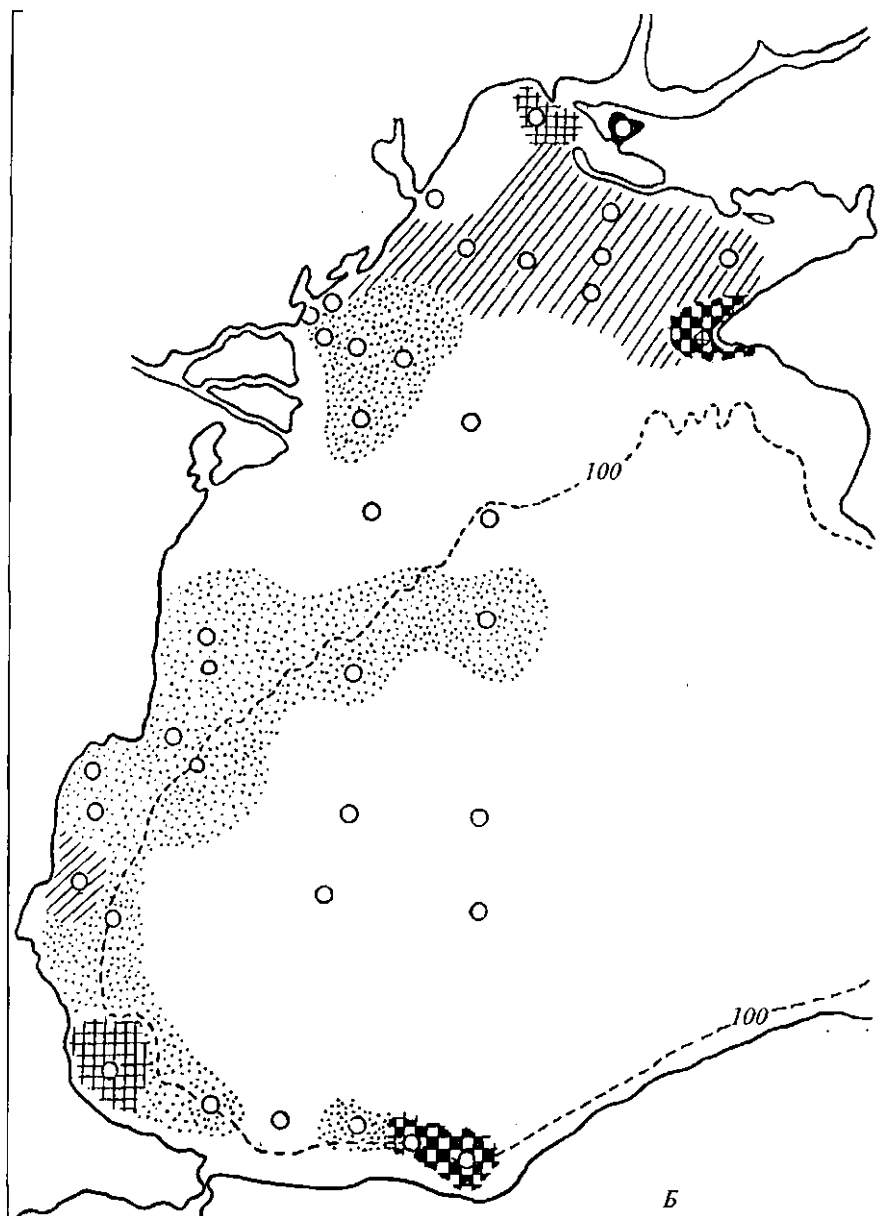


Рис. 79. Схема распределения личинок десятиногих
 А — 1969 г. (июль — сентябрь), Б — 1981 г. (июнь—август); а — 0,01 — 0,1; б — 0,1 — 1,0;

чинок были использованы результаты обработки проб, собранных в двух рейсах нис «Миклухо-Маклай»: 1969 и 1981 гг. Выбор именно этих двух рейсов объясняется тем, что обе экспедиции работали в сходных условиях в период с августа по сентябрь, т. е. в сезон массового размножения *Oeasrosia*. Таким образом, эти экспедиции сопоставимы как в сезонном аспекте, так и по исследованным акваториям, охватившим всю западную половину Черного моря, включая северо-западную ее часть.

В 1969 г. в северо-западной части моря на участке от Дуная до Каркинитского залива личинки декапод встречались почти на всех станциях (исключая опресненные участки Днепровско-Бугского лимана). Их численность варьировала в пределах 16—2432 экз./м³, максимальная биомасса от-



раков в западной части Черного моря:

а — 1,0–1,4; б — 10–50; в — 50–100; г — более 100 экз./м³; ж — станции

мечена в Егорлыцком заливе. В юго-западной части моря высокая численность личинок (100–1730 экз./м³) наблюдалась за пределами территориальных вод побережий Турции и Болгарии вплоть до мыса Эмине (рис. 79, А).

По материалам наблюдений 1981 г., показатели численности личинок декапод значительно снизились. Их не обнаружили у побережья Одессы и в Тендровском заливе. Однако единичными экземплярами зоэа и мегалопы встречались в большинстве проб как в прибрежных районах, так и в центральных областях северо-западной части. Максимальные показатели численности наблюдались в области, прилегающей к мысу Тарханкут (рис. 79, Б).

Сравнительные данные плодовитости декапод Черного моря в разные годы

Вид	1951*	1970**	1962	1981-1983
<i>Palaemon adspersus</i>	1200	1940	1542	2473,4 ± 132,6
<i>P. elegans</i>	800	1249	1027	1650,2 ± 96,5
<i>Crangon crangon</i>	2572	1290	1936	3015,1 ± 267,0
<i>Pilumnus hirtellus</i>	1038	11730	—	12392,7 ± 626,2

* У побережья Карадага (по З.А. Виноградовой, 1951).

** У побережья Болгарии (по К. Булгуркову, 1970).

Подсчитано, что численность личинок декапод в планктоне западной половины Черного моря уменьшилась более чем в 100 раз по сравнению с 60-ми годами. Основные причины столь значительного обеднения фауны десятиногих раков заключаются в следующем: периодически повторяющиеся заморы, вызывающие снижение численности родительских форм; нарушение естественных биоценозов в результате хозяйственной деятельности человека, что особенно ощутимо в прибрежной части моря, т. е. в местах массового размножения животных.

Имеются основания полагать, что в сложившихся неблагоприятных условиях северо-западной части Черного моря наблюдается изменение плодовитости декапод. Для изучения этого вопроса были сопоставлены данные, полученные в северо-западной части моря при солёности 18—20 ‰, с данными предыдущих исследователей, проводивших свои наблюдения в районе Карадага и у побережья Болгарии, где солёность варьировала в пределах 17—18 ‰. Эти данные приведены в табл. 11. Как показано в табл. 11, средняя плодовитость некоторых видов декапод значительно увеличилась, что особенно выражено у *Crangon crangon*. Предполагается, что в неблагоприятных условиях, вызванных заморными явлениями, популяции восполняют свою численность путем увеличения плодовитости.

У берегов Крыма и Кавказа, где процессы эвтрофирования не так сильно выражены, популяции десятиногих раков пострадали меньше по сравнению с северо-западной частью моря. Именно от кавказских и крымских берегов наблюдаются миграции личинок в акватории, прилегающие к Северо-Западному Причерноморью. Так, в районе Тендровской косы изредка можно встретить личинок крабов *E. verrucosa* и *M. longirostris*, довольно часто отмечаются зоэа и мегалопы *S. aestuarii*. В северо-западную часть Черного моря личинки креветок поступают в результате сгонных явлений из открытых лиманов и прибрежных участков заливов. Таким образом, при улучшении среды обитания популяции десятиногих раков в западной части Черного моря могут быстро восстановиться.

Значение и использование десятиногих раков

Десятиногие раки играют немаловажное значение в функционирующей экосистеме. Большинство из них, например раки-кроты, — активные мелиораторы грунта, многие виды улучшают санитарное состояние водоемов за счет поедания трупов погибших животных. Кроме того, десятиногие раки являются кормовой базой для промысловых рыб не только во взрослом состоянии, но и на личиночных стадиях развития. Вместе с ли-

чинками других бентоносных беспозвоночных, личинки декапод в прибрежных районах морей образуют большие концентрации в приповерхностных горизонтах воды, участвуя при этом в постоянном кругообороте органических веществ между толщей воды и дном.

Практически все виды креветок и многие крабы съедобны для человека. В странах Юго-Восточной Азии в пищу употребляются даже мелкие креветки длиной 15—20 мм. Однако промыслом используются в первую очередь наиболее крупные представители: омары, раки, лангусты, крабы и крупные креветки. Омары иногда достигают внушительных размеров: отдельные особи имеют массу более 20 кг (Буруковский, Сиренко, 1986).

Промысел ракообразных постоянно возрастает. Так, мировой вылов креветок в 1962 г. составил 700 тыс. т (Иванов, 1964). По данным ФАО¹, в 1980 г. креветок добывалось свыше 1,3 млн т, что составило 70 % общего вылова ракообразных. В Тихом океане добывалось свыше 50 % мирового улова креветок. Самые высокие уловы зарегистрированы в Карибском море и Мексиканском заливе. Интенсивный промысел ведется Мексикой, Кубой, Норвегией, США, Канадой, Японией, Бразилией, Колумбией, Китаем, Кореей, Таиландом и Индонезией преимущественно у берегов Северной Атлантики и Юго-Восточной Азии. Рыболовный флот бывшего СССР вылавливал креветок преимущественно в открытых районах Мирового океана и в прибрежных участках Берингового, Белого, Балтийского, Баренцева, Японского и Охотского морей.

Несмотря на то что мировой вылов креветок в конце 80-х годов увеличился почти в 2 раза за счет обнаруженных новых скоплений глубоководных видов креветок, в прибрежных акваториях многих стран прослеживается тенденция к снижению уловов. Создавшееся положение объясняется увеличивающимся загрязнением береговых морских и солоноватых вод.

Первое место в мировом промысле занимают креветки семейства *Penaeidae*. Однако список креветок, имеющих промысловое значение, насчитывает 342 вида (НоЮиш, 1980). Значительно меньше промысловое значение крабов. Разные виды используются промыслом в Чесапикском заливе (США), у берегов Канады, Камчатки и на других шельфах Мирового океана.

Мясо ракообразных высоко ценится на мировом рынке и часто является самым дорогостоящим продуктом питания, что связано иногда с праздничными традициями некоторых народностей.

В практике используется не только мясо, но и экзоскелет, или экзувий, ракообразных. В процессе онтогенеза, начиная с личиночных стадий, животные неоднократно сбрасывают экзувий, главный компонент органической фракции которого — хитин. Сам хитин и его производное хитозон широко применяются в различных областях техники и медицины. Производные хитина используются в фармацевтической промышленности для изготовления лекарств, способствующих заживлению ран, а также для защиты от разрушения лекарственных препаратов. С помощью хитозана из воды можно извлекать соединения урана, цинка, свинца и других металлов, осаждать примеси из сточных загрязненных вод, увеличивать длительность действия пестицидов, повышать стойкость и клейкость красок, улучшать качество бумаги и целлюлозных волокон (Хмелева, Голубев, 1984). В последнее время ежегодно добывается около 1 тыс. т хитозона, преимущественно США и Японией.

¹ ФАО — Продовольственная и сельскохозяйственная программа ООН (Food and Agriculture organization UN).

В Черном море промысел десятиногих раков на протяжении многих лет носил кустарный характер. Население южных областей Украины издавна вылавливало креветок в лиманах и заливах Северо-Западного Причерноморья. Большие скопления креветок летом в прибрежных частях водоемов способствовали легкой добыче их кустарными орудиями лова (небольшие волокуши, ручные тралы и т. п.). Свежевыловленных креветок использовали в пищу в вареном виде. Иногда их заготавливали впрок: животных высушивали на тканевых подстилках под воздействием солнечных лучей. Черноморских креветок широко применяют также в качестве «наживки» в любительском рыболовстве.

Впервые промысловая биомасса креветок (имеются в виду особи длиной более 40 мм) для Черного моря была определена В.Н. Никитиным (1933) и численно выражалась 4 тыс. т. В 50—60-х годах в литературе неоднократно высказывалось мнение о возможности организованного промысла креветок в южных морях. Однако, несмотря на давно созревшие предпосылки, промышленный лов креветок рыболовецкими колхозами Одесской обл. начался лишь с 1964 г. в Хаджибейском лимане и продолжался до 1981 г. (см. рис. 74). Креветок реализовывали сельскохозяйственным предприятиям по очень низкой цене, последние использовали их преимущественно на корм птице. Спрос на креветок на рынках Одессы всегда был большим, рыночная цена превышала закупочную более чем в 15—20 раз.

В последние годы кустарный вылов креветок проводится только в Тигульском лимане, на некоторых участках шельфа, а также в заливах Северо-Западного Причерноморья.

Одним из путей пополнения естественных запасов десятиногих раков в прибрежных водах и получения дополнительной пищевой продукции является крупномасштабное выращивание перспективных видов. За последние два десятилетия в Японии, США, Индии, Мексике, Индонезии и других странах ведутся интенсивные разработки по выращиванию креветок. В США и странах Западной Европы выращивают омаров. В настоящее время в мире культивируется около 10 тыс. т креветок, но с каждым годом масштабы биотехнических работ все возрастают.

Имеются предпосылки выращивания креветок и в районах, прилегающих к шельфам южных морей бывшего СССР. Предполагается, что местных креветок *Рајаетоп асізрегзш* и *Р. еІе%аn&* можно выращивать в искусственных бассейнах или в лагунах.

По нашему мнению, заслуживает внимания изучение искусственного воспроизводства на северо-западном шельфе Черного моря краба *СаШ-песіев зарісіш*. Его личинки проникают в прибосфорский район, взрослых крабов находили неоднократно в различных районах Черного моря. Имеются основания полагать, что в северо-западной части моря, особенно в районах, примыкающих к устьям Дуная, Днестра и Днепра, краб мог бы нормально развиваться и размножаться. В перспективе в Северо-Западном Причерноморье можно выращивать до товарных размеров тепловодных креветок семейства *Рераеісіае*. Уникальный набор лиманов с различной соленостью и длительное теплое лето на юге Украины вселяют надежду на возможность этого мероприятия. Однако для искусственного выращивания ценных промысловых видов необходимо устройство зимовалов для содержания маточного поголовья, что может существенно повысить себестоимость продукции по сравнению с тропическими и субтропическими странами.

Другой путь увеличения продукции десятиногих раков — акклиматизация ценных видов. Вопрос акклиматизации в Черном море новых объектов

промысла ставился давно. Уже в конце 50-х годов Л.Г. Виноградовым и А.А. Нейман (1959) предлагалось вселить в Черное море омара, но больше для этой цели подходит американский омар, так как для него оптимальная соленость воды составляет 14—16 ‰ (для личинок — 20—21 ‰) .

Была попытка акклиматизации в черноморских лиманах тихоокеанской креветки *Pandalus kessleri* (Мишарев, 1962), единичные экземпляры которой встречались до 1961 г. в Хаджибейском лимане (Сальский, 1963). На основании наших многолетних исследований в период с 1970 по 1985 г. в этом водоеме можно сделать вывод, что опыт акклиматизации был неудачным, так как тихоокеанские креветки не прижились. Одной из причин этого можно считать значительное понижение солености.

В 80-х годах Институтом зоологии АН Беларуси в порядке эксперимента была сделана попытка интродукции в Кучурганский лиман субтропической креветки *Macrobrachium niponense*. Как в водоемах-охладителях Березовской ГРЭС (Хмелева, Голубев, 1984), так и в Кучурганском лимане, куда сбрасываются теплые воды электростанции, по наблюдениям 2002 г., популяция *M. niponense* нормально развивалась.

СПЕЦИАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Систематическое описание десятиногих раков

О Т Р Я Д Б Е С А Р О Б А Б А Т Ы Ш Ь Ь Е, 1802 - ДЕСЯТИНОГИЕ РАКИ

Отряд десятиногих раков характеризуется наибольшей многочисленностью видов среди всех представителей высших ракообразных. Всего в Мировом океане количество видов *Oeucarosida* составляет более 8 тыс., в морских и пресноводных водоемах бывшего СССР известно около 280. Это, как правило, относительно крупные животные длиной от 1 см (или немного менее) до 1 м и более. Самым крупным представителем *Oeucarosida*, очевидно, надо считать японского краба *Masgospes caetrus*, у которого расстояние между концами вытянутых в стороны средних переопод достигает 3—4 м.

Отряд характеризуется большим разнообразием во внешнем строении тела. Для всех десятиногих раков общим признаком является следующее: три передних грудных сегмента срослись с головой и образовали головогрудь, покрытую хитиновым панцирем, и с конечностями, превращенными в ногочелюсти; десять грудных ног, принадлежащих к свободным грудным сегментам, служат для передвижения, откуда и произошло название «*Oeucarosida*». Детально внутреннее и внешнее строение этой группы ракообразных описано в предыдущих разделах книги.

В отечественной систематике отряд *Oeucarosida* принято подразделять на два подотряда в зависимости от основного способа передвижения: *Neogatta* (плавающие) — преимущественно креветки, и *Yergapla* (ползающие) — куда относятся крабы, речные раки, омары, лангусты и раки-отшельники. Большинство декапод плавают и ползают одновременно. Поэтому разделение по способу передвижения весьма условно и некоторые классификационные системы не приводят этих терминов.

Таблица для определения подотрядов Oeucarosida (по З.И. Кобяковой, М.А. Долгопольской, 1969)

- 1(2). Тело латерально сплюснуто и имеет креветочную форму. В большинстве случаев рострум хорошо выражен, но может отсутствовать. Первый абдоминальный сегмент обычно меньше других. Плеоподы всегда хорошо развиты и используются для плавания. Переоподы без экзоподитов или с экзоподитами *Neogatta*
- 2(1). Тело сплюснуто дорсовентрально. Рострум выражен слабо или отсутствует. Абдомен относительно небольшой. Плеоподы слабо развиты или отсутствуют вовсе. Переоподы без выростов *Yergapla*

**ПОДОТРЯД NATANTIA BOAS,
1880 - ПЛАВАЮЩИЕ**

Подотряд характеризуется следующими признаками: abdomen всегда длиннее карапакса, снабжен хорошо развитой мускулатурой, чаще прямой, изгибается в сочленениях каждого абдоминального сегмента. Антеннула имеет стилоцерит, антеннальная чешуйка большая, пластинчатая. Переоподы обычно тонкие, за редким исключением первой пары. Иногда на первых трех парах переопод имеются экзоподиты. Пять пар плеопод, как правило, присутствуют и хорошо приспособлены для плавания. Подотряд включает около 2 тыс. видов.

В целом подотряд принято делить на три трибы: каридные креветки (*Caridea*), стеноподидные креветки (*Stenopodidea*) и пенеидные креветки (*Penaeidae*).

Таблица для определения триб Natantia

- | | |
|---|---------------------|
| 1(2). Плеврон второго абдоминального сегмента частично заходит за первый и третий сегменты; клешни на третьей паре переопод отсутствуют; abdomen обычно круто изгибается или умеренно согнут | Caridea |
| 2(3). Плеврон второго абдоминального сегмента не заходит за первый сегмент; третья пара переопод с клешнями; abdomen не имеет крутого изгиба. Третья пара переопод значительно длиннее первых двух; самцы без петазмы, самки без телекума | Stenopodidea |
| 3(2). Третья пара переопод лишь немного длиннее первой и второй; нормально все хелипеды одинаковых размеров. Самцы имеют петазму, самки с телекулом | Penaeidea |

В южных морях живут представители только трибы **Caridea**.

Т Р И Б А CARIDEA DANA, 1952 - КАРИДНЫЕ

У большинства семейств abdomen согнут на уровне третьего абдоминального сегмента. Плеврон второго сегмента частично заходит за первый и третий сегменты. Мандибулярный шупик, если он присутствует, прямой. Первая пара максиллопед имеет уплощенный отросток, находящийся у основания экзоподита, эндоподит короткий. Эндоподиты третьей пары максиллопед состоят из четырех — шести сегментов (реже — семь). Третья пара плеопод самца без петазмы, внутренний отросток всегда присутствует. Яйца самок прикрепляются к плеоподам. Из яиц выклеваются личинки, проходящие метаморфоз через несколько стадий зоэа, но иногда они могут выклеваться на стадии презоэа. Наугошальные стадии протекают в яйце. Половое отверстие самца открывается между коксальным члеником пятого переопода и телом.

Известно 1600 видов, обитающих в морях, эстуариях и пресных водах. В Азово-Черноморском бассейне отмечено 12 видов, принадлежащих к 8 родам и 5 семействам.

*Таблица для определения семейств трибы Caridea
(по З.И. Кобяковой, М.А. Долгопольской, 1969)*

- | | |
|--|--------------------|
| 1(4). Карпус второго переопода не разделен на вторичные членики | |
| 2(3). Первая пара переоподов с ложной клешней. Антеннулы с двумя жгутиками | Crangonidae |

- 3(2). Первая пара переоподов с настоящей клешней. Антеннулы с тремя жгутиками. **Palaemonidae**
- 4(1). Карпус второго переопода разделен на вторичные членики
- 5(6). Глаза скрыты под передним краем головогрудного панциря **Alpheidae**
- 6(5). Глаза хорошо заметны и не скрыты под передним краем панциря
- 7(8). Правый и левый переоподы первой пары неодинаковые . . . **Processidae**
- 8(7). Правый и левый переоподы первой пары не различаются по длине и строению **Hippolytidae**

Л и ч и н к и (по М.А. Долгопольской, 1969):

- 1(2). Тело коленообразно изогнуто на уровне третьего абдоминального сегмента; вентральный край карапакса зазубрен **Hippolytidae**
- 2(1). Тело не изогнуто. Вентральный край карапакса ровный 3.
- 3(4). Тело узкое, длинное, стекловидно-прозрачное; уже на первой стадии раньше остальных торакальных ножек закладываются переоподы пятой пары, имеющие шиловидную форму **Alpheidae**
- 4(3). Тело расширено в передней части, менее прозрачно. Порядок закладки переопод обычный 5.
- 5(6). Первые антенны дугообразно изогнуты, расходящиеся, рострум очень короткий, лишь слегка превышает длину надглазничных шипов **Processidae**
- 6(5). Первые антенны не изогнуты дугообразно, слабо расходятся; рострум длинный 7.
- 7(8). Карапакс широкий, обычно с парой дорсальных шипов; рострум длинный, начиная со второй — третьей стадии с шипами на дорсальной и вентральной сторонах; все переоподы с экзоподитами **Palaemonidae**
- 8(7). Карапакс без дорсальных шипов. Только первые две пары переопод с экзоподитами. Дорсальная сторона третьего абдоминального сегмента и латеральные углы пятого сегмента (кроме *Pontophilis trispinosus*) с шиловидными выростами или крючками **Crangonidae**

**С Е М Е Й С Т В О HIPPOLYTYDAE BATE,
1988 - ЛОШАДКОВЫЕ**

Syn.: *Virbius Stimpson, 1860; Heller, 1863; Чернявский, 1884.*

Тело имеет характерную для креветки форму. Рострум в виде шипа либо пластинки. Глаза хорошо развиты и не спрятаны под карапакс. Мандибулы обычно глубоко расчлененные и делятся на йнцизорную и молярную части. На первых двух парах переопод обязательно имеются клешни. Первая пара переопод менее развита по сравнению с остальными. Карпус второй пары делится на членики. Экзоподиты на переоподах отсутствуют.

На стадии личинки представители семейства морских лошадок очень изменчивы, и поэтому возникают трудности в характеристике личиночных стадий семейства в целом, на что указывали Р. Гюрней (*Gurney, 1942*) и другие исследователи. По наблюдениям Р.Р. Макарова (1966) многие виды западнокамчатского шельфа имеют хорошо заметную, окрашенную в красный цвет цервикальную борозду, не исчезающую длительное время даже у фиксированных экземпляров.

Семейство насчитывает более 200 видов, принадлежащих к 26 родам. Среди них только 14 видов имеют незначительное промысловое значение (*Holthuis, 1980*).

Представители Hippolitidae встречаются преимущественно в умеренных водах Атлантического и Тихого океанов, многочисленны в морях Дальнего Востока (Виноградов, 1950; Макаров, 1966). Только в районе Курильских островов насчитывается 18 видов (Кобякова, 1958). В Черном море семейство представлено 2 родами.

Таблица для определения родов семейства Hippolytidae

- 1(2). Карпус второй пары переопод состоит из трех члеников. На переднем конце карапакса имеется надглазничный шип **Hippolyte**
 2(1). Карпус второй пары переопод состоит более чем из 20 члеников. Надглазничный шип на переднем конце карапакса отсутствует. **Lismata**

Л и ч и н к и :

- 1(2). Экзоподиты максиллопод вооружены не более шести перистыми щетинками. Пятая пара переопод мало чем отличается от всех остальных и заканчивается коготком **Hippolyte**
 2 (1). Экзоподиты максиллярных ножек имеют более шести перистых щетинок. Пятая пара переопод длиннее остальных, веслообразная **Lismata**

Р О Д HIPPOLYTE LACHN, 1815 - ЛОШАДКА

Syn.: Virbius Stimpson, 1860.

Рострум относительно большой и вооружен шипами, которые значительно варьируют. На переднем конце карапакса имеется три пары шипов: надглазничный, антеннальный и гепатический. Глаза средних размеров. Антеннулы с двумя жгутами, наружный более толстый и короткий. Мандибула без шупика, однако снабжена инцизорными зубцами. Третья пара максиллопод с экзоподитом, но без эпиподита. Карпус второй пары переопод состоит из трех члеников. Переоподы третьей — пятой пар самца приспособлены для хватания. Тельсоп с двумя парами дорсальных шипов.

Л и ч и н к и проходят пять стадий развития. Рострум удлинненный либо треугольной формы. Глаза выступают за карапакс, имеющий выросты на верхнем либо нижнем крае. Третий абдоминальный сегмент значительно больше остальных. Последний абдоминальный сегмент вооружен латеральными шипами или без них.

Род представлен в умеренных и теплых водах и включает преимущественно мелкие виды (всего 22 вида), каждый из которых не имеет промыслового значения. Так как большинство видов этого рода живут в литоральной зоне либо плавают среди водорослей, в США, Канаде и других странах их называют травяными креветками (Gross shrimp). В Черном море живут 2 вида рода Hippolyte, определение которых затруднительно из-за значительных колебаний формы рострума. Некоторые авторы говорят о существовании только 1 вида. Однако доказано наличие личинок в планктоне 2 видов (Кобякова, Долгопольская, 1969). В нашем материале четко различаются 2 вида как на личиночной, так и на более поздних стадиях развития.

Таблица для определения видов рода Hippolyte

- 1(2). Базальный членик антеннулы лишь немного длиннее остальных, без шипов на теле. Наружные дистальные шипы тельсона более чем в 3 раза короче внутренних **H. longirostris**

- 2(1). Базальный членик антеннулы значительно длиннее и вооружен мощным тупым шипом, направленным вперед. Наружные дистальные шипы тельсона лишь немного короче остальных **H. inermis**

Л и ч и н к и :

- 1(2). Рострум короткий, треугольной формы (на первой стадии редуцирован). На уровне глазного стебелька имеется хорошо развитый дорсальный бугорок либо тупой шип в передней части карапакса

. **H. longirostris**

- 2(1). Рострум длинный на всех стадиях, тоненький; дорсальный бугорок слабо выражен; шип отсутствует **H. inermis**

Hippolyte longirostris Czerniavsky,

1868 — лошадка длинноклювая (рис. 80—83)

Syn: *Virbius gracilis* Heller, 1863; *Ostroumov*, 1896; *Nizabetovsky*, 1912; *Pesta*, 1918; *Булгурков*, 1938; *V.gracilis* var. *longirostris* Czerniavsky, 1868; *V.tenuirostris* Czerniavsky, 1884; *H. varians* Leach, 1814; *Borcea*, 1913; *Bacesco*, 1940; *H.varians* var. *fascigera* Motas, *Baleanu*, 1936; *H. fascigera* Crosse, 1953; *H. prideauxiana* Ляхов, 1940; *H. longirostris* Holthuis, 1947; *Bacesco*, 1967; *Кобякова*, Долгопольская, 1969. **Л и ч и н к и :** *H. longirostris*, *Sars*, 1912; *Bourdillon-Casanova*, 1960; *Долгопольская*, 1969.

Карапакс немного сплюснен по бокам и заужен спереди. Надглазничный шип хорошо развит, антеннальный и гепатический шипы немного короче. Рострум короче карапакса, относительно тонкий, вооружен шипами, количество которых может варьировать от одного до пяти на верхнем крае, и слабо развитыми шипами на нижнем крае. Иногда шипы на роструме отсутствуют вовсе. Э.В. Маккавеева (1967) морфологическую изменчивость рострума связывает с возрастом. Чем старше индивидуумы, тем больше шипов у них на роструме и более широкий в дистальной части сам рострум.

Стебель антеннулы состоит из трех сегментов, каждый из которых без значительных выростов, имеются только перистые щетинки на втором сегменте. Эндоподит антенн состоит из двух члеников, относительно короткий, внутренний край гладкий. Первая пара переопод короче остальных, имеет клешню и оснащена перистыми (у основания) и простыми (на дистальном конце) щетинками. Переоподы второй пары тонкие, длинные, их карпусы состоят из трех сегментов; клешни имеют такие же щетинки, как и переоподы первой пары. Последние три пары переопод заканчиваются коготками. Проподусы третьей и четвертой пар переопод имеют значительные шипы на внутреннем крае.

Абдомен гладкий, без особых выступов. Третий абдоминальный сегмент очень расширен у нижнего края и прикрывает частично соседние сегменты; третий сегмент в виде колпачка надвигается на четвертый, где абдомен наиболее подвижен.

Эндоподиты второй пары плеопод вооружены простыми щетинками; у самцов имеются выросты с крючками.

Уроподы двучленистые, с зубчиками на верхнем крае; вершина лопасти расположена несколько выше от дистального шипа; щетинки на экзоподите отсутствуют.

Тельсон более чем в 2 раза длиннее своей ширины, вооружен двумя парами дорсальных шипов в средней части. Проксимальный и латеральный края образуют почти прямой угол. Наружные проксимальные шипы тельсона очень маленькие, значительно короче остальных.

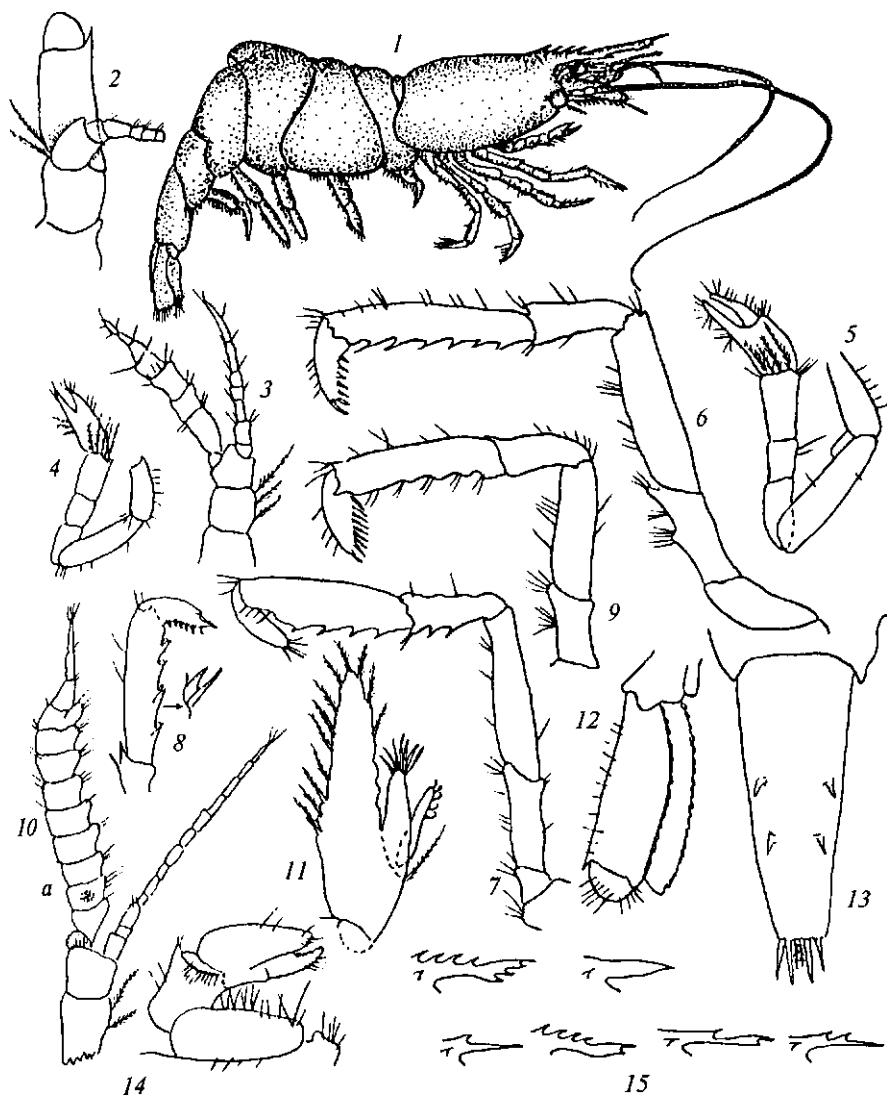


Рис. 80. *Hippolyte longirostris*:

1 - общий вид, 2 - антенна самки, 3 - антенна самки, 4 - переопод I самца, 5 - переопод II самки, 6 - переопод III самки, 7 - переопод III самца, 8 - переопод IV, 9 - переопод V самки, 10 - антеннула самца с синусной железой (а), 11 - эндоподит плеоподы II самца appendix masculina, 12 - уропода, 13 - тельсон, 14 - клешня первой переоподы, 15 - вариации роострума (2-14 - по М. Вайеско, 1967; 15 - по З.И. Кобяковой, М.А. Долгопольской, 1969)

Л и ч и н к и . Карапакс более чем в 2 раза короче остальной части тела, передний вентральный край с зубчиками, на дорсальном крае имеется бугорок в передней части. Роострум на первой стадии редуцирован, у последующих стадий он имеет треугольную форму и заострен в передней части. Скафоцериты второй пары антенн на дистальном конце овально закруглены, с сегментами на первых трех стадиях развития; у особей четвертой стадии на наружном дистальном крае появляются шипы. Мандибулы вооружены острыми зубами, расположенными как на режущей части, так и на жующей. Все три пары ногочелюстей уже на первой стадии имеют расчлененные эндоподиты, более короткие на первых двух стадиях развития. Абдомен с расширенным третьим сегментом, его пятый сегмент вооружен латеральными шипами. Тельсон лишь немного короче карапакса, имеет сре-

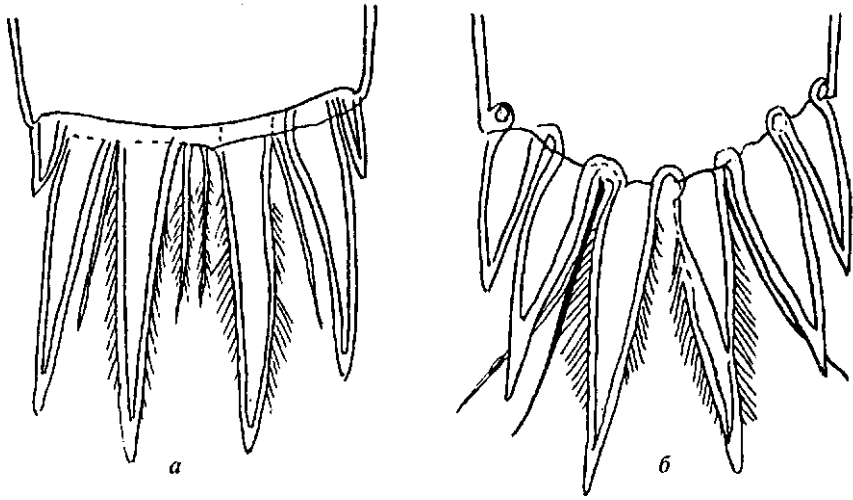


Рис. 81. Вооружение тельсона:
 а — *Hippolyte longirostris*, б — *H. inermis* (no M. Bacesco, 1967)

динную выемку и оснащен 14 перистыми щетинками у особей на двух первых стадиях развития, у более поздних личинок количество щетинок уменьшается. Уроподы вырастают у особей начиная с третьей стадии, и также имеют хорошо развитые перистые щетинки. Двухветвистые плеоподы начинают развиваться с третьей стадии.

Тело почти прозрачное, преобладают синие и красные хроматофоры, расположенные главным образом на тельсоне и в передней части карапакса.

О к р а с к а. Цвет послеличиночных стадий в большинстве случаев темно-коричневый с зеленоватым оттенком. Животные, обитающие в зарослях филофоры, всегда ярко-красные. М. Беческу (Bacesco, 1967) указал на почти прозрачных особей с темно-зеленым оттенком. Вдоль побережья Англии выделяется несколько цветовых вариаций: зеленые, красные и бурые. Эти вариации четко коррелируют с соответствующей окраской водорослей. В экспериментальных условиях рачки уже через 5–6 ч сосредотачиваются на водорослях соответствующего их окраске цвета; на форму водорослей они не реагируют (Chassar, 1956).

Максимальная длина самок 13,5 мм, самцов — 9,5 мм.

Р а с п р о с т р а н е н и е и э к о л о г и я. С.А. Зернов (1913) отметил, что взрослые особи лошадок являются массовым компонентом биоценоза скал, где они находят убежище среди водорослей, относящихся к родам кароллина и цистозира. М. Беческу (Bacesco, 1967) указал, что у Аджиджи (Румыния) среди цистозир и зостеры доминировали самки на протяжении всего года. Мы находили этих креветок в Цемесской (Новороссийской) бухте, у Южного берега Крыма и в канале, соединяющем оз. Донузлав (Крым) с морем. В последнем случае креветки были найдены в снятых с бетонных стенок водорослей. Известно распространение этого вида у Карадага, а также у берегов Болгарии: у Варны, Бургаса, Несебра, Тzareва.

Вид распространен в Средиземном море, у северо-западного побережья Африки, вдоль побережья Израиля, найден у берегов Ирландии (Ceidigh, Murrey, 1982). Максимальная глубина встречаемости 48 м.

Наибольшая численность отмечается в летне-осенний период в прибрежных участках. Зимой часть популяции перемещается на глубину, превышающую 20 м, где обычно обитает в зарослях цистозир или филофоры (Маккавеева, 1967).

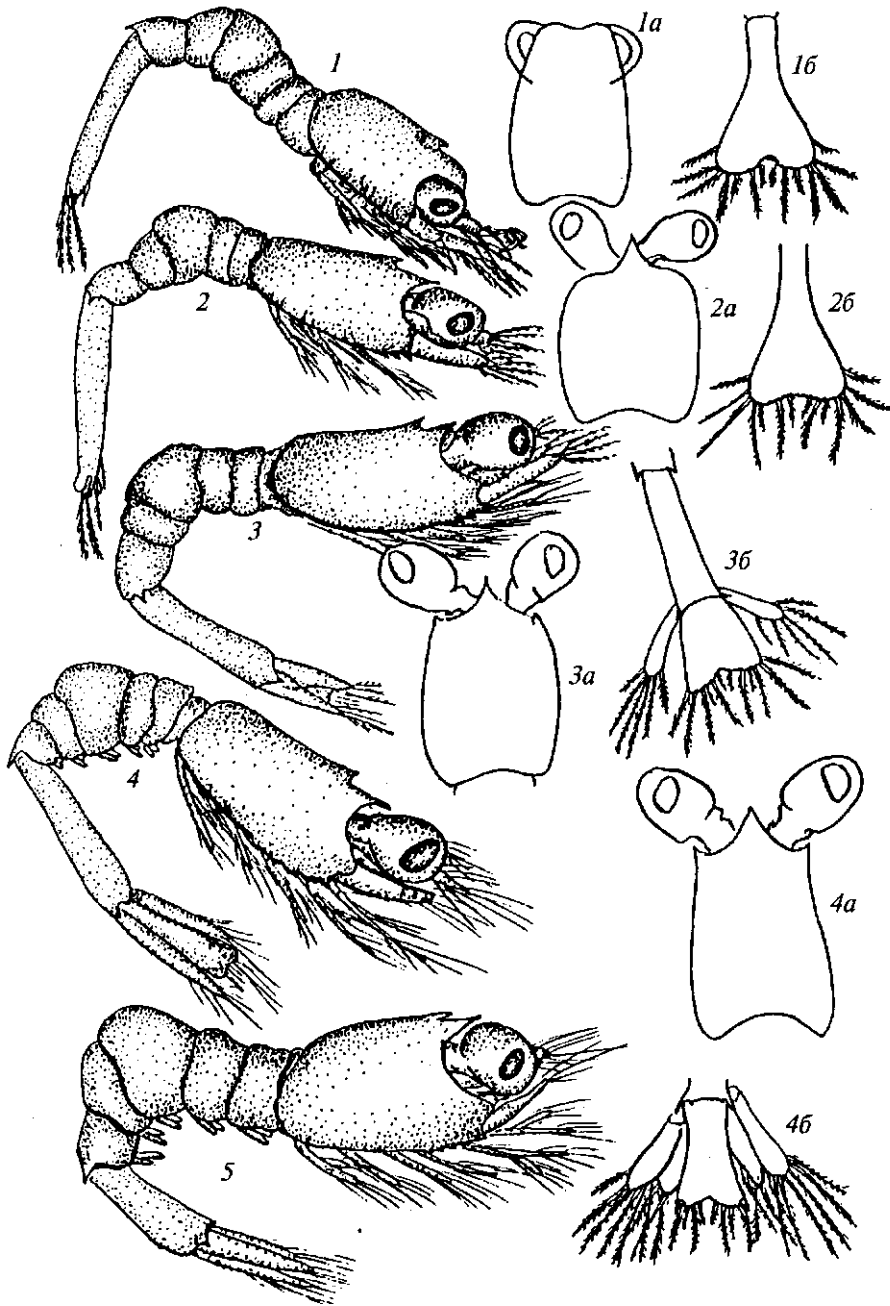


Рис. 82. Личинки *Hippolyte longirostris*:

1—5 — зоза-1—5; 1a—5a — дорсальный вид карапакса зоза-1—4; 16—46 — тельсон зоза-1—4

Имеются сведения, что лошадки очень быстро реагируют на загрязнение моря (Маккаева, 1967; Миловидова, Смоляр, 1971).

Личинки в нашем материале были обычной формой нейстона в восточной части Черного моря и на участке прибрежных вод от Туапсе до Батуми. Вместе с тем, учитывая большое количество проб, в северо-западной части моря они не встречаются, в западной — попадаются на акватории, примыкающей к южной части Болгарии. На всех отмеченных выше участках моря личинки *H. longirostris* были приурочены к прибреж-

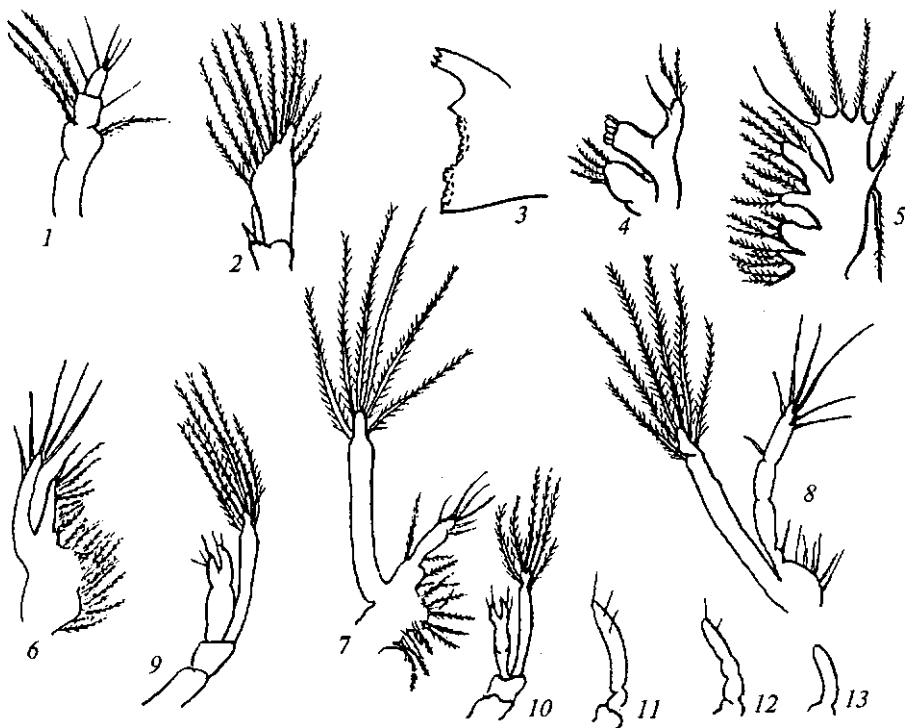


Рис. 83. Придатки тела личинок *Hippolyte longirostris*:

1 — первая, 2 — вторая антенны, 3 — мандибула, 4 — первая, 5 — вторая максиллы, 6—8 — первая—третья максиллопеды, 9—13 — первая—пятая переоподы

ной полосе и ловились над глубиной, не превышающей 100-метровую изобату.

Средние данные в пересчете на 1 м³ воды, полученные в 1970-1971 гг., показали, что личинки *H. longirostris* в приповерхностных горизонтах воды присутствуют на всех стадиях развития с явным преобладанием их в верхнем 5-сантиметровом слое как в дневное, так и в ночное время суток. Обращает на себя внимание тот факт, что личинки на первой стадии развития были обнаружены только в июле. Количество личинок в дневных сборах в 2—3 раза меньше, чем в ночных.

В декабрьских пробах у побережья Кавказа и Крыма личинки описываемого вида не встречались. Не попадались они в этих же районах и в июле, хотя температура воды у поверхности моря в это время достигала 22 °С. Следовательно, можно предположить, что в районе Кавказа пик размножения этих креветок приходится на август-сентябрь.

Из литературных источников известно (Долгопольская, 1948), что в Севастопольской бухте личинки *H. longirostris* встречаются с начала июня до середины декабря при температуре 12,5—25,5 °С. Известно также, что в Средиземном море выклюнувшиеся из яиц личинки могут удлинять метаморфоз. Однако в нашем материале присутствовали только особи, представленные в табл. 12.

***Hippolyte inermis* Leach, 1815 — лошадка невооруженная (рис. 84—86)**

Syn.: *Alpheus viridis* Otto, 1828; *Virbius viridis* Heller, 1863; *Niczabetowsky*, 1912; *V. brullei* Чернявский, 1884; *Hippolyte predeauxiana* Leach, 1815; Pesta, 1918; *Vaïesco*, 1949; *H. gracilis* var. *viridis* Chichkoff, 1912; *Vaïesco*, 1967. Личинки: *H. inermis* Lebour, 1931; Bourdillon-Casanova, 1960; Roux, 1963; *Hippolyte* sp.

Долгопольская, 1969.

Карапакс вооружен супраорбитальным, антеннальным и гепатическим шипами. Рострум чаще наклонен вниз, длиннее карапакса, массивный, имеет хорошо развитые шипы как на верхнем, так и на внутреннем крае. Стебель антеннулы трехчленистый, базальный членик с хорошо выраженным тупым шипом, направленным вперед. На втором—третьем членике антеннулы самца имеются перистые щетинки, у самок все членики гладкие. Эндоподит антенны одночленистый, относительно длинный, с зубчиками на внутреннем крае. Первая пара переопод с клешнями, вооруженными перистыми щетинками только на проксимальном конце. Карпус трехчленистый. Клешня имеет перистые щетинки. Вторая пара переопод также вооружена клешнями, длинная и тонкая, состоит из трех сегментов. Остальные переоподы заканчиваются коготками.

Абдомен гладкий. Третий абдоминальный сегмент расширен в нижней части и надвигается на четвертый. Плеоподы двуветвистые. Эндоподит плеоподы самца имеет два выроста: *apendix masculina* и *apendix interna*. Уроподы одночленистые, вооруженные простыми и перистыми щетинками, экзоподиты их с зубчиками как на внутреннем, так и на внешнем крае. Вершина наружной лопасти уроподы значительно выше двузубого проксимального шипа. Тельсон в 3—4 раза длиннее ширины, вооружен двумя парами шипов в верхней части; проксимальный край выпуклый. Наружные шипы тельсона хорошо развиты.

О к р а с к а . Преобладают зеленовато-коричневые тона. Длина креветок в Черном море до 24 мм, в Адриатическом — до 42.

Л и ч и н к и . Карапакс у особей первой стадии развития гладкий, у последующих имеет зубчики на нижнебоковом крае. Рострум у особей первой стадии тонкий, выступает за глазной стебелек. Его длина по отношению к телу уменьшается в процессе метаморфоза, начиная с третьей стадии, он имеет небольшие выросты, иногда шипообразные. Глаза на второй стадии стебельчатые, овальные и направлены горизонтально в стороны. Надглазничные шипы появляются на второй или третьей стадии. Скафоцеллит на первых двух стадиях с овальным передним краем, где хорошо выра-

Таблица 12

Суточное распределение (экз./м²) личинок *Nippolyte longirostris* по горизонтам лова и стадиям развития в июле—сентябре в восточной и западной частях Черного моря

Горизонт лова, см	Стадия развития	Восточная часть				Западная часть			
		VII		VIII		VIII		IX	
		День	Ночь	День	Ночь	День	Ночь	День	Ночь
0-5	Первая	1,4	6,3	0	0	0	0	0	0
	Вторая	0	4,4	0	0	0	3,2	0	9,3
	Третья	4,2	5,2	0	4,2	0	9,7	1,9	0
	Четвертая	1,1	3,5	2,1	29,3	2,1	6,2	4,5	15,2
	Пятая	0	0	17,3	12,1	1,3	18,4	7,2	11,3
	Мизис	1,4	6,1	0	6,0	0	3,4	0	4,0
	В с е г о	8,1	25,3	21,7	51,6	3,4	40,9	13,6	34,4
5-25	Первая	1,8	0	0	0	0	0	0	0
	Вторая	0	4,5	2,4	1,3	0	0	0	0
	Третья	0	0	0	0	0	4,4	0	1,2
	Четвертая	0	7,4	9,3	6,8	1,4	3,1	0	4,2
	Пятая	2,2	0	8,9	8,9	—	0	6,5	6,7
	Мизис	0	1,2	0	0	0	0	0	2,4
	В с е г о	4,4	13,1	20,6	17,0	1,6	7,5	6,5	14,5

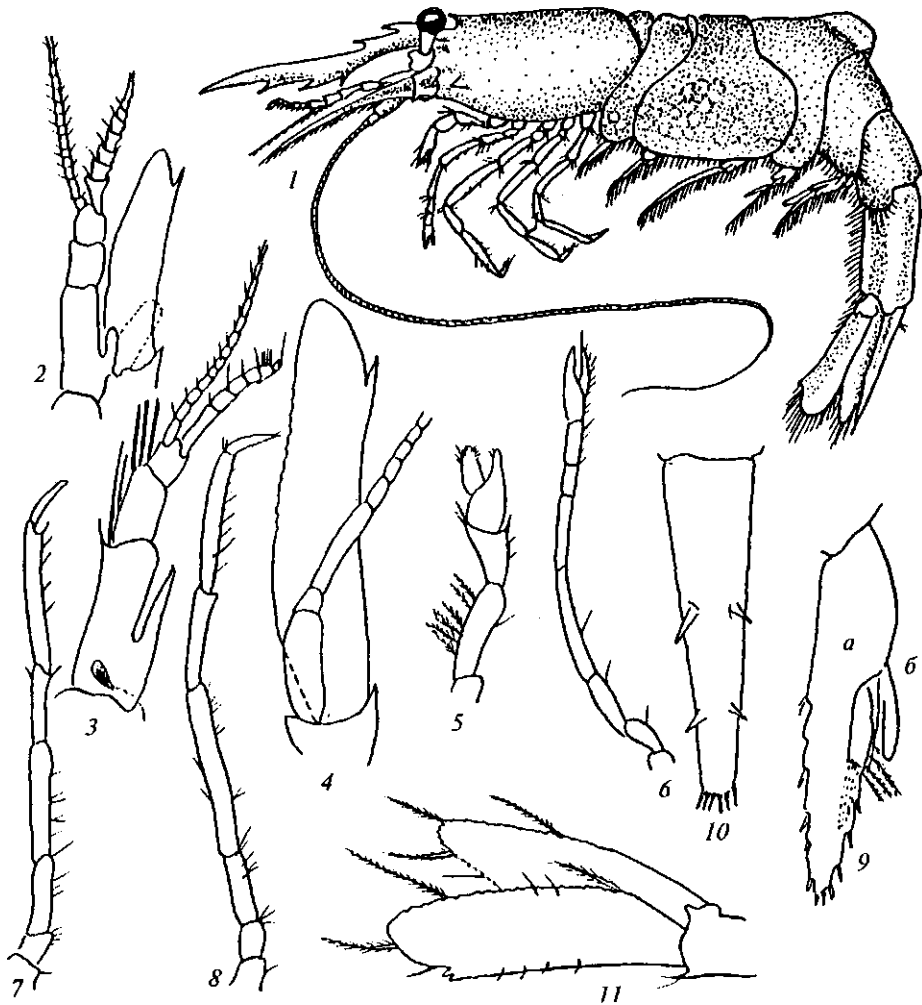


Рис. 84. *Hippolyte inermis*:

1 — общий вид, 2 — первая антенна самки, 3 — первая антенна самки, 4 — вторая антенна самки, 5—8 — первая — четвертая переоподы, 9 — плеоподы самки с appendix masculina (a) и appendix interna (b), 10 — тельсон, 11 — уropоды (по М. Bañesco, 1967)

жена сегментация. Антеннула со щупиком и вооружена перистой щетинкой в начале метаморфоза, затем количество щетинок увеличивается. На последних двух стадиях антенна вооружена шипами, расположенными ближе к основанию. Мандибула с многочисленными острыми зубчиками. Все максиллопеды нормально развиты уже на первой стадии, эндоподиты членистые и короче экзоподитов у первых двух пар, у третьей пары они значительно длиннее. Первые две пары переопод двуветвистые, три последние без придатков, членистые; на первой стадии переоподы в зачаточном состоянии и видимы только в профиль. М и з и д н а я стадия характеризуется отсутствием придатков на всех переоподах, причем первая пара меньше второй и обе пары вооружены клешнями; все остальные переоподы заканчиваются коготками, имеющими зубчики на верхнем крае.

Абдомен изогнут на уровне третьего абдоминального сегмента. Дистальные сегменты имеют хорошо развитые латеральные шипы. Третий сегмент значительно шире остальных. У личинок четвертой стадии имеется анальный шип. Тельсон вооружен латеральными шипами и перистыми ще-

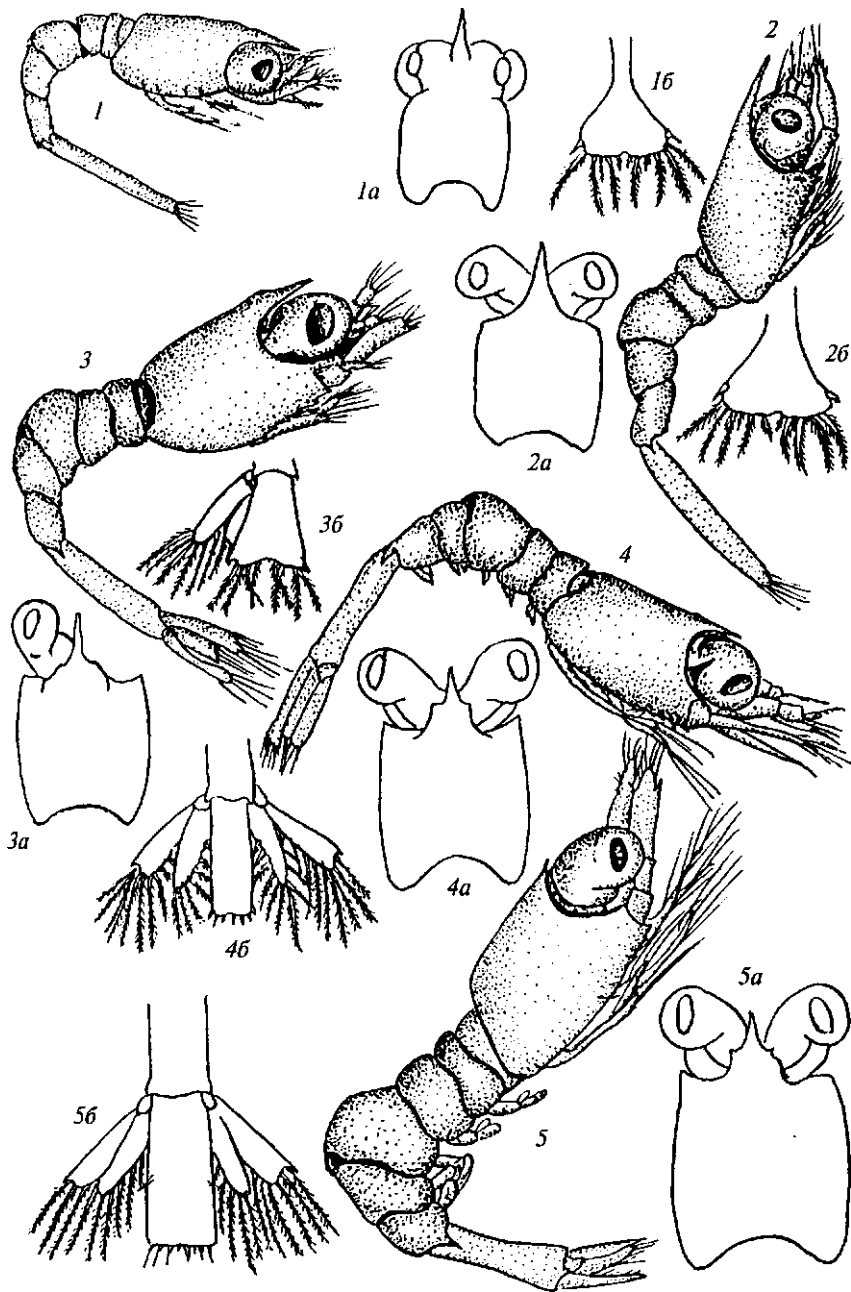
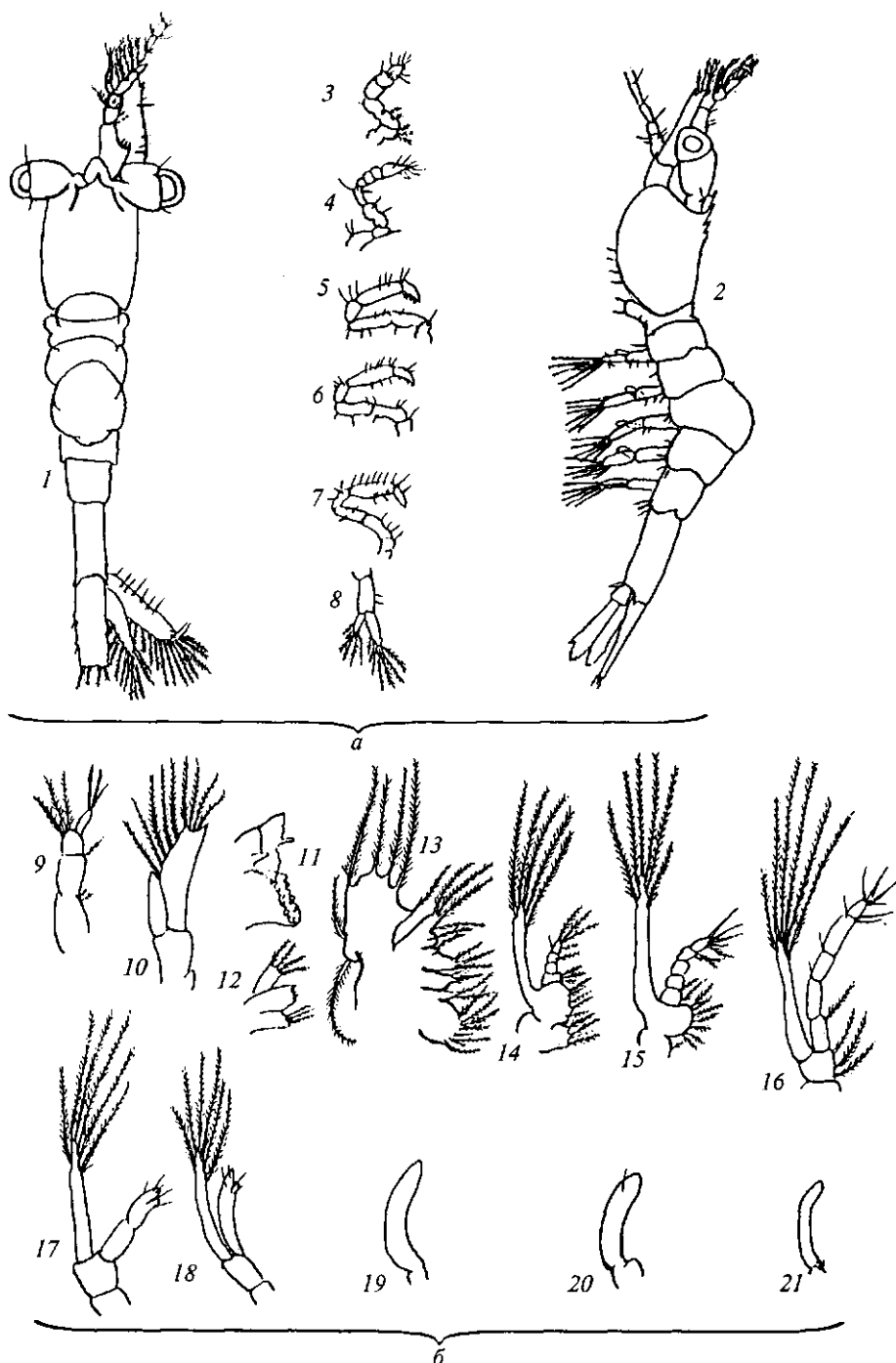


Рис. 85. Личинки *Hippolyte inermis*:

1—5 — зоза-1—5; 1a—5a — дорсальный вид карапакса зоза-1—5; 16—56 — тельсон зоза-1—5

ганками разной длины, более длинные щетинки на первой стадии и более короткие — на поздних. Задний край тельсона у личинок первой стадии имеет срединную выемку, в процессе метаморфоза он постепенно выравнивается и выемка исчезает. Уроподы появляются на третьей стадии, плеоподы на двух последних стадиях и просматриваются в виде зачатков неоформившихся экзо- и эндоподитов. Оперение плеопод появляется на мидиальной стадии.

В процессе метаморфоза обычно личинка проходит пять стадий зоза. Однако известны случаи, когда зоза линяли до 10 раз, проходя ряд проме-



РНС. 86. *Hippolyte inermis*:

a — послеличиночная стадия: 1 — дорсальный вид, 2 — вентральный вид, 3—7 — первая—пятая переоподы, 8 — плеоподы (по М.А. Долгопольской, 1969); *б* — придатки тела *Hippolyte inermis*: 9 — первая, 10 — вторая антенны, 11 — мандибула, 12 — первая максилла, 13 — вторая максилла, 14—16 — первая—третья максиллопеды, 17—21 — первая—пятая переоподы

жуточных стадий (Roux, 1963). Продолжительность личиночных стадий следующая: первая и вторая — 3 сут, третья и четвертая — 4, пятая — до 8 сут. За весь период метаморфоза личинка вырастает с 1,6 до 4,8 мм.

У личинок преобладают синие хроматофори, расположенные на тельсоне и карапаксе. Мизидная стадия чаще всего зеленовато-коричневая с просветленными продольными полосами по бокам. Встречаются желто-зеленые и коричневые экземпляры.

Длина до 9 мм.

Р а с п р о с т р а н е н и е и э к о л о г и я . В Черном море мы находили *N. inermis* преимущественно у мыса Тарханкут, а также в других районах Крымского побережья. Вид встречается не так часто, преимущественно в зарослях цистозир и других водорослей. В иных участках моря отмечен у г. Сузополя (Болгария) на глубине 1—2 м, а также у Мангалии (Румыния) при солености воды 15 ‰ (Vacesco, 1967).

Личинки в нашем материале встречались очень редко. В западной части Черного моря мы их находили на одной из станций у Бургаса при температуре воды 22,5 °С в начале сентября. В восточной части личинки *N. inermis* попадались вместе с личинками *N. longirostris* всего лишь на трех станциях: в период с 03.VII по 08.VIII в районе Поти и Гудауты при температуре поверхностной воды 23—24 °С над глубиной, не превышающей 85 м. В пробах упомянутых районов личинки были на второй, третьей и четвертой стадиях развития и всегда попадались единичными экземплярами в слое воды 0—45 см. Небольшое количество наблюдений не позволяет найти какой-либо закономерности в вертикальном распределении личинок. Вероятно, *N. inermis* можно отнести к редким для Черного моря видам беспозвоночных.

Из других районов Мирового океана известно (Lebourg, 1947), что в проливе Ла-Манш яйценосные самки встречались летом и в это же время происходит выклев личинок. В Адриатическом море яйценосные самки встречались также на протяжении всего лета и в начале осени, в Средиземном море размножение происходит весной и в летние месяцы (Vatova, 1928).

Р О Д *LYSMATA* RISSO, 1816 - ЛИСМАТА

Карапакс вооружен хорошо выраженным антеннальным шипом. Рострум уплощенный, с шипом на верхнем крае, иногда шипы присутствуют на нижнем. Мандибулы со щупиком, максиллопеды с экзоподитом. Карпусы второй пары переопод длинные состоят из многих члеников. Наружные жгутики антеннул раздвоены.

Л и ч и н к и . Карапакс удлинённый, с выраженной скульптурой на поверхности, имеет зубчики или неровности на нижнем крае. Шипы на переднем крае карапакса хорошо выражены. Рострум удлинённый, с шипами на верхнем крае у основания. Последняя пара переопод длиннее остальных, проподусы сильно расширены, уплощенные в виде весла.

Род включает 10 видов, обитающих в субтропических и тропических зонах Мирового океана.

Небольшое промысловое значение имеют 3 вида этого рода: *L. californica* (длина 70 мм), *L. vittata* (длина 43 мм) и *L. seticaudata*. Первые 2 вида употребляются в пищу народами Северного Китая, Индии, Индонезии, а также на о. Ява (Holthuis, 1980).

Lysmata seticaudata (Risso, 1816) — лисмата щетинконогая (рис. 87—89)

Syn.: *Aglaope striata* Rafinesque, 1814; *Melicerta seticaudata* Risso, 1816; *Palaemon cognatii* Risso, 1816; *Alpheus cougneti* Risso, 1827; *Lysmata aberrans* Чернявский, 1884; Совинский, 1904; Ваёско, 1937; *Lysmata seticaudata* Pesta, 1918; Vacesco, 1940; Кобякова, Долгопольская, 1969. **Л и ч и н к и :** *Miersia clavigera* Caroli, 1918; *Lysmata seticaudata* Gurney, 1937; Curian, 1956; Долгопольская, 1949, 1969; Bourdillon-Casanova, 1960.



Рис. 87. *Lysmata seticaudata*:

1 — общий вид; 2 — первая антенна; 3 — вторая антенна; 4 — мандибула; 5 — первая максилла (а — дактилус); 6 — первая переопода; 7 — вторая переопода; 8, 9 — третья—четвертая переоподы; 10 — первая плеопода; 11 — вторая плеопода; 12 — уроподы; 13 — тельсон

Названия ФА О: Monaco shrimp (англ.); Bouc momegasse (фр.); Gamaron monagueis (исп.).

Местные названия: Crevette monégasque (Франция); Gambaru mone gascu (Монако); Camberetto rosso (Италия); Gamblu tas-said (о. Мальта); Creveta rosie (Румыния).

Карапакс удлиненной формы, тонкий. Антеннальный и птеригостомальный шипы развиты. Рострум слегка наклонен вниз и вооружен че-

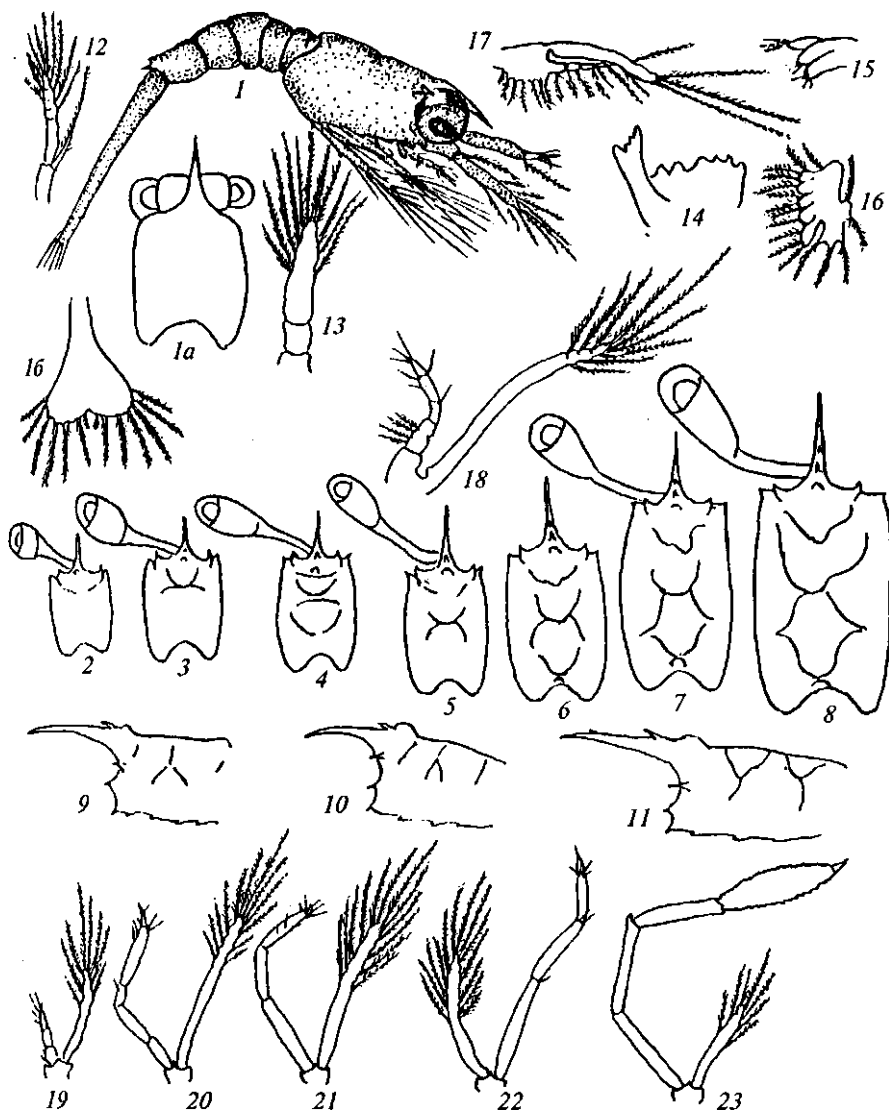


Рис. 88. Личинки Бувтаїа Bergiaiclaга и придатки их тела:

1 - зоеа-1; 1a - дорсальный вид карапакса зоеа-1; 1b - тельсон зоеа-1; 2-8 - дорсальный вид карапакса зоеа-2-8; 9-11 - вентральный вид карапакса на поздних стадиях метаморфоза; 12 - первая антенна зоеа-1; 13 - вторая антенна зоеа-1; 14 - мандибула; 15 - первая максилла зоеа-1; 16 - вторая максилла зоеа-1; 17 - первая максиллопеда зоеа-2; 18 - вторая максиллопеда зоеа-2; 19-23 - первая-пятая переоподы зоеа-4

тырьмя шипами на верхнем крае и двумя-тремя — на нижнем. Нижние шипы имеются только на конце роострума, верхние продолжаютсЯ на карапаксе сзади от глазных орбит. Глаза сидят на относительно длинных глазных стебельках. Наружные жгуты антеннул очень длинные и раздвоенны, сросшаяся у основания часть в 1,5 раза длиннее свободной. Базальный членик антеннулы имеет шипообразный вырост. Скафоцерит антенны в 2 раза превышает длину роострума. Максиллы вооружены как простыми, так и перистыми щетинками. Первая пара переоподов тонкая и длиннее всех остальных, карпус многочленистый, дактилус с выростами на внутреннем крае.

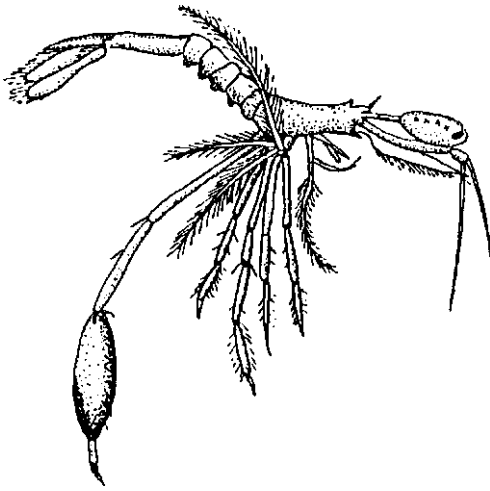


Рис. 89. Мизидная стадия Бувтаса
Бедлаисшга (из М. ВабеБсо, 1967)

дях скульптура карапакса более сложная. Антеннальные шипы хорошо развиты, менее заметны птеригостомальные шипы. Рострум длинный, узкий, слегка наклонен вниз. У первых двух стадий имеется бугорок у основания рострума, впереди которого у особей, начиная с третьей стадии, появляются шипы (один шип у особей второй — пятой стадий, два шипа у всех последующих). У личинок первой стадии глаза сидячие, у последующих они расположены на длинных глазных стебельках, которые лишь немного короче карапакса. Антенны с хорошо выраженной сегментацией уже на первой стадии. Мандибулы со сформированной режущей и жующей частями. Все три пары максиллопед с очень длинными экзоподитами, плавательных щетинок от трех до девяти. Уже после первой линьки у личинок появляется характерная очень длинная пятая пара переопод, снабженная ярко пигментированным и зазубренным по краям широким веслообразным придатком. Экзоподиты первой — пятой пар переопод снабжены хорошо развитыми перистыми щетинками.

Абдомен длинный, гладкий. Пятый абдоминальный сегмент имеет пару латеральных шипов. Тельсон на первой стадии несет 14 оперенных щетинок, на второй их уже 16. Уроподы появляются на третьей стадии; они имеют хорошо развитый экзоподит и зачаточный (без щетинок) эндоподит. Начиная с шестой стадии, как эндоподиты, так и экзоподиты хорошо развиты.

Мизидная стадия имеет очень характерное строение. В 1918 г. Е. Кароли (CaroH) описал ее в качестве отдельного вида под названием *Mleaga clavigera*. Карапакс у особей мизидной стадии значительно уменьшается в размерах, хотя глаза и пятая пара переопод все еще развиты. Экзоподиты переопод второй — четвертой пар с длинными мощными перистыми щетинками.

Окраска личинок разнообразна. Тело окрашено в красноватые, голубые и желтые тона. На глазных стебельках отмечаются большие красные хроматофоры. Послеличиночные экземпляры в нефиксированном виде очень красивого цвета, тон ярко-красный с прерывистыми полосками вдоль тела.

Размеры личинок колеблются от 3,34 мм (на первой стадии) до 6,89 мм (на девятой).

Абдомен без каких-либо выростов, второй сегмент несколько шире остальных. Тельсон с двумя парами шипов, расположенными по бокам на верхней части, имеются шипы на конце тельсона, между которыми располагаются перистые и простые щетинки. На эндоподитах уропод с внутренней стороны также имеются шипы.

Окраска варьирует, преобладают зеленые тона.

Максимальная длина самок 45 мм, самцов — 26.

Личинки. Личиночных стадий девять. Карапакс продолговатый, нижний край зубчатый, верхний имеет два бугорка, расположенные у основания рострума и в задней части. На более крупных ста-

Распространение и экология. Вид обитает в Восточной Атлантике у восточного побережья Европы на юг от Нормандских островов, в Средиземном и Черном морях на глубине 4—60 м. Личинки встречаются на глубине до 100 м (Kurian, 1956).

В Черном море известны единичные находки представителей этого вида, хотя личинки в планктоне встречаются относительно часто. Это наводит на мысль, что креветки ведут скрытый образ жизни.

Взрослые экземпляры *L. seticaudata* у побережья Черного моря нами не найдены.

З.А. Кобякова и М.А. Долгопольская (1969) отмечают, что в Черном море этот вид встречается у берегов Кавказа, Румынии и в Севастопольской бухте. М.А. Долгопольская (1948) предполагает, что судя по количеству личинок в планктоне в некоторые годы в течение июля — августа эта креветка должна быть обычной в Севастопольской бухте. При этом, как правило, в дневном планктоне ловились исключительно личинки первой и второй стадий, в ночных сборах у поверхности и на глубине 20—25 м изредка попадались личинки третьей и четвертой стадий. В Севастопольской бухте они отмечены с конца июня до середины сентября. Таким образом, встречаемость личинок в Черном море совпадает с встречаемостью таковых в Адриатике, где максимум их в планктоне наблюдается в июле (Caroli, 1918; Kurian, 1956).

В некоторых случаях лисмата щетинконогая выступает в роли чистильщика. Так, Р. Пазнер (Patzner, 1982) упоминает, что эта креветка чистит ротовую полость мурене (*Mureana helena*), обитающей у Болеарских островов.

Личинки в наших сборах в большинстве случаев попадались единичными экземплярами на всех стадиях развития. В западной части Черного моря они были пойманы на двух станциях у берегов Румынии в районе, примыкающем к г. Констанце. На одной станции, выполненной 29. XII, выловлено 68 экз. на третьей и четвертой стадиях развития над глубиной 78 м при температуре воды у поверхности 19,7 °С и на другой — над глубиной 135 м при температуре воды 22 °С.

В прибрежных участках восточной части моря на акватории от Севастополя до Новороссийска личинки встречались почти постоянно с июня по сентябрь, но преимущественно ночью. Наибольшее их количество от-

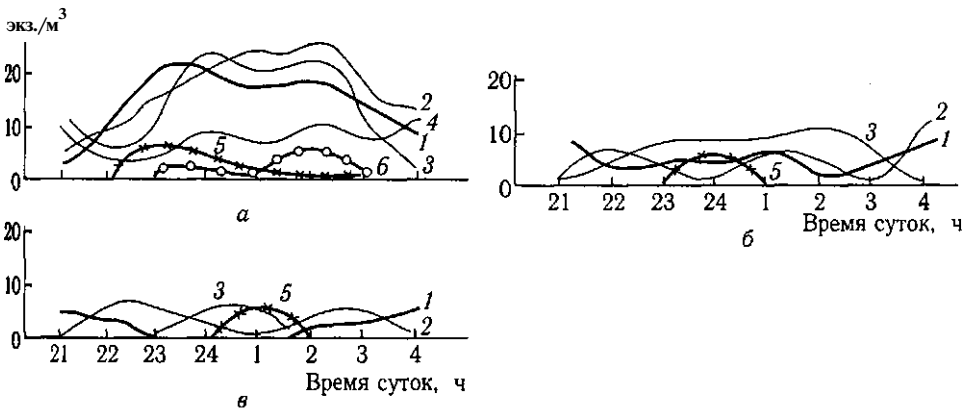


Рис. 90. Распределение (экз./м³) личиночных стадий *БутьгЛа* ветлсаио^а в ночное время суток у мыса Ай-Тодор:

a - микрогоризонт 0—5, *б* — 5—25, *в* — 25—45 см. Стадии развития: / — I, 2 — II, 3 — III, 4 — IV, 5 — V, 6 — мизис

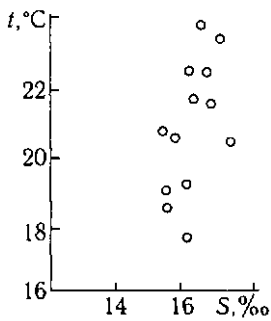


Рис. 91. С. У-диаграммы встречаемости личинок *Lysmata seticaudata*

мечено у Крымского побережья (мыс Ай-Тодор) 19.УП 1965 г. при температуре воды 22 °С. В этом же районе была выполнена многочасовая станция с интервалом наблюдений 1 ч. Как показано на рис. 90, а, личинки *Б. Бетисаисаиса* ночью концентрировались у поверхности воды. В пробах наибольшее количество особей составляли ранние стадии развития. Пик концентрации личинок на них в слое нейстона был от 23.00 до 2.00. В это же время организмы более поздних стадий находились в меньшем количестве, в некоторых наблюдениях отсутствовали вовсе.

В микрогоризонте 5—25 см (рис. 90, в) обнаружены личинки первой — третьей и пятой стадий развития. При этом особи первой стадии были во всех пробах, второй — отсутствовали в уловах в 3.00. Личинки третьей стадии развития являлись постоянным компонентом нейстона на протяжении всей ночи, на пятой их обнаружили только в 24.00.

В микрогоризонтах 25—45 см (рис. 90, в) и 5—25 см количественное распределение личинок было сходно. В этом горизонте личинки были на всех стадиях, за исключением четвертой и мизидной.

В упомянутых районах Крыма и Кавказа личинки *Б.Бетисаисаиса* встречались в конце лета и начале осени, но в это время их количество в дневных ловах не превышало 14 экз./м³, кроме того, они не являлись постоянным компонентом нейстона.

Изучение термических и солевых факторов одновременно со сбором материала позволило нам построить г, 5-диаграммы встречаемости личинок. Их анализ (рис. 91) дает нам основание полагать, что на ранних стадиях развития *Б. бетисаиса* чувствительна к солевому режиму. У поверхности моря личинки были найдены в узком диапазоне варьирования солёности — от 15,8 до 17,9 ‰, колебания температуры были более значительны — от 17,9 до 24,1 °С. Возможно, отсутствие этого вида в северо-западной части Черного моря можно объяснить значительным опреснением воды в прибрежных участках.

СЕМЕЙСТВО ALPHEIDAE RAFINESQUE, 1815 - АЛФЕЙНЫЕ

Карапакс гладкий, имеет лишь кардиальные канавки. Антеннальный и брахиостомальные шипы обычно отсутствуют. Глаза всегда покрыты карапаксом. Рострум, если он присутствует, короткий, лишен каких-либо выростов. Мандибулы имеют инцизорные отростки и снабжены щупиком, состоящим из двух, реже трех сегментов. Основание антеннулы цилиндрической формы, базальный членик не длиннее суммы остальных члеников. Первая пара переопод часто асимметрична (одна из клешен массивнее) или обе клешни слабо развиты. Вторая пара переопод длинная, тонкая, снабжена тоненькими клешнями с сегментированными карпусами. Третья — пятая пары переопод имеют шипообразные карпусы и простые разветвленные дактилусы; проподусы пятой пары снабжены более или менее развитыми щетинками.

Абдомен обычно с последовательными выемками на всех сегментах, которые наименее выражены на третьем сегменте; шестой сегмент короткий, широкий, у самок шире, чем у самцов. Тельсон также широкий, закругленный на проксимальном конце.

Л и ч и н к и характеризуются наличием длинных последних переопод, которые иногда хорошо развиты уже на первой стадии развития. Тело личинок большинства изученных видов прозрачное.

Представители большинства родов семейства алфейных характеризуются небольшими размерами. Живут большей частью в тропических и субтропических морях. В настоящее время известно около 300 видов *Alpheidae*, из которых 12 имеют небольшое промысловое значение в таких странах, как Вьетнам, Китай (северная часть), Япония, Бангладеш, Италия, Испания, Бразилия и др. (Holthuis, 1980). Наиболее крупный вид *Alpheus brevicristatus*, обитающий у берегов Китая, Японии и Тайваня, достигает длины 100 мм. В странах Юго-Восточной Азии чаще всего промышляют 2 вида: *Alpheus euphrosine* de Man, 1897 и *A. microgynchus* de Man, 1897.

Многие виды, принадлежащие к роду *Alpheus*, известны под названием раков-шелкунов, так как они способны издавать звуки с помощью большой клешни.

В Черном море имеется 2 рода алфейных, каждый из которых включает по 1 виду.

Таблица для определения родов семейства Alpheidae

- 1(2). Глаза не выступают за передний край карапакса или спрятаны за надглазничный прозрачный выступ. Рострум короткий, лишь немного длиннее глаз **Alpheus**
- 2(1). Глаза выступают за передний край карапакса, но глазные стебельки короткие. Рострум заметно превышает длину глазных стебельков **Athanas**

Л и ч и н к и :

- 1(2). Глазные стебельки почти равняются длине рострума. Антеннальная пластинка на ранних этапах развития с заметной сегментацией **Alpheus**
- 2(1). Глазные стебельки короче рострума. Антеннальная пластинка без следов сегментации **Athanas**

**Р О Д ALPHEUS FABRICIUS,
1798 - АЛФЕЙ**

Syn.: Crangon Weber, 1795.

Тело сжато, слегка уплощено, с коротким гребнем в передней части карапакса. Антеннулы подразделяются на наружные и внутренние жгуты. Щуплик мандибулы трехчленистый. Максиллопеды имеют хорошо выраженные экзоподит и эндоподит. Все переоподы (исключая четвертую пару) также снабжены эпиподитами. Обычно одна из клешней самца (чаще правая) значительно крупнее и имеет специальное приспособление, с помощью которого животное способно издавать звуки. Этот шелкающий орган имеет форму выступа на подвижном пальце, который входит в углубление на неподвижном пальце. Карпусы второй пары переопод пятичленистые. В настоящее время известно около 200 видов рода *Alpheus*, живущих преимущественно в тропической зоне Мирового океана. В Черном море обнаружен 1.

Alpheus dentipes Guerin, 1832 — алфей зубчатый (рис. 92—94)

Syn.: *Alpheus dentipes* Совинский, 1882; Виноградова, 1951; Вабеско, 1967; Кобякова, Долгопольская, 1969; *A. similis* Чернявский, 1984. Л и ч и н к и : *Alpheus dentipes* Williamson, 1968; Долгопольская, 1969.

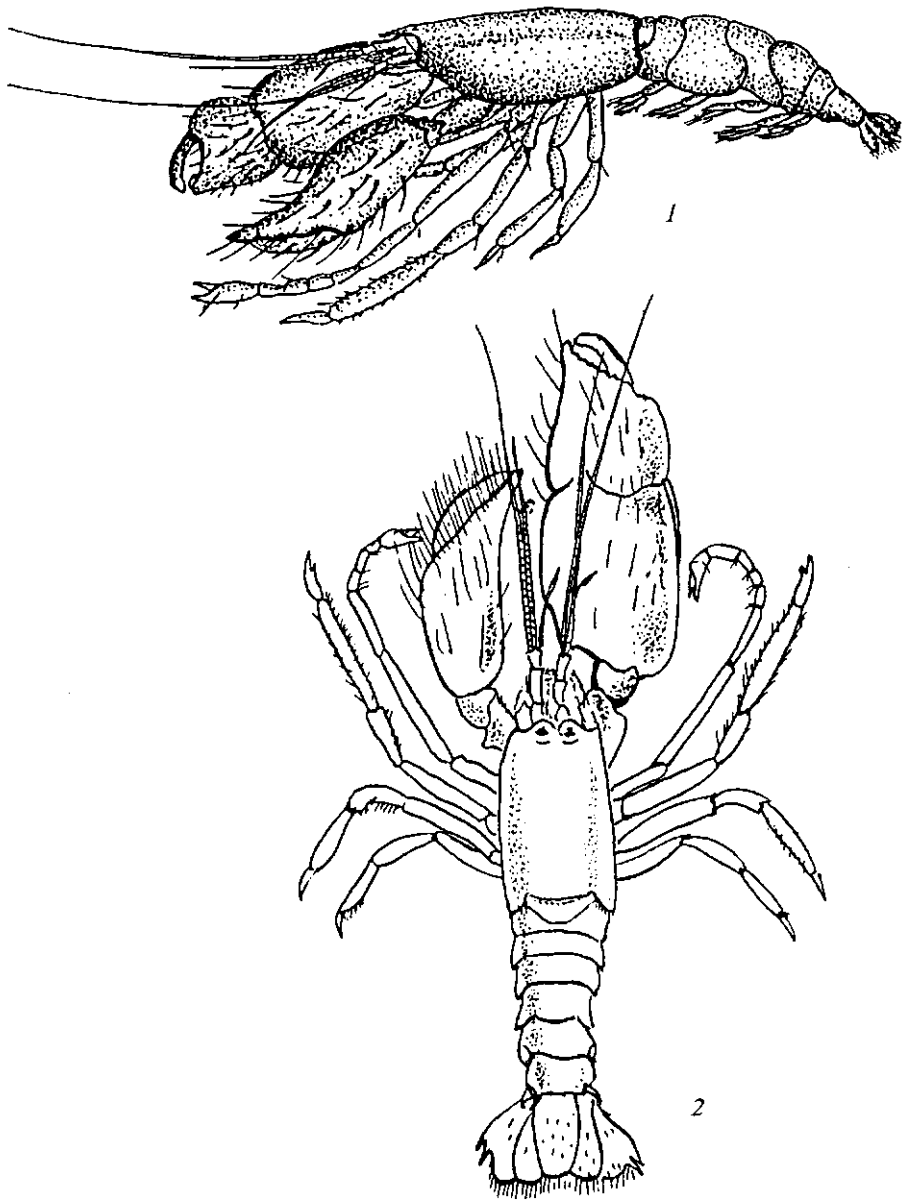


Рис. 92. Alpheidae scud. Шрек:

1 — латеральный вид; 2 — дорсальный вид (2 — по З.И. Кобяковой, М.А. Долгопольской, 1969)

Карапакс со слегка выраженной скульптурой, вооружен коротким тонким рострумом, заостренным на конце. В передней части карапакса имеются надглазничные козырьки, прикрывающие глазные стебельки сверху. Наружный край скафоцерита слегка изогнут, зауженный у вершины, наружный шип превышает длину пластинки. Первая пара переопод массивная, наблюдается асимметрия; у самцов клешни могут превышать длину карапакса и имеют хорошо выраженную скульптуру в виде поперечного и продольного желобов; на поверхности клешненосных ног имеются крупные перистые щетинки. Подвижный палец массивный, с сильно изогнутым наружным краем. Все перечисленные выше признаки первой пары переопод значительно отличают алфеев от других черноморских креветок. Вторая пара переопод тонкая и вооружена обычной

небольшой клешней. Третья и четвертая пары переопод снабжены зубцами на карпусах.

Абдомен слегка уплощен, его сегменты имеют зубчики на нижнем крае. Тельсон широкий, нижний край его закруглен, снабжен хорошо развитыми шипами и длинными перистыми щетинками. Уроподы также имеют обильное оперение.

О к р а с к а . Преобладают красноватые тона, некоторые экземпляры бутылочного цвета.

Обычно алфей зубчатый — труднодоступное для исследователя животное, отличающееся небольшими размерами (до 25 мм) и живущее в расщелинах скал. Покидает свои убежища преимущественно ночью.

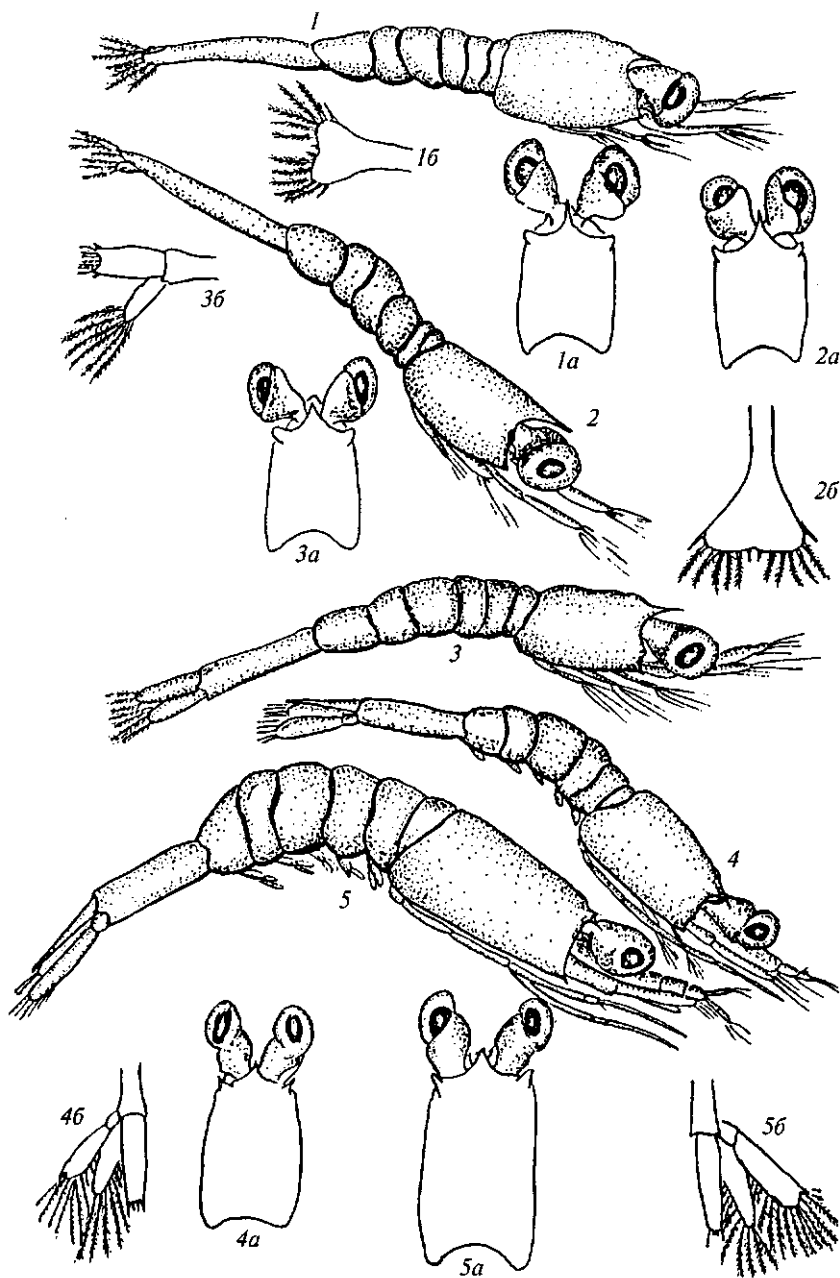
Л и ч и н к и . Личиночных стадий семь. В целом личинки вытянуты в длину, особенно на первых стадиях. Поверхность карапакса в основном гладкая, лишь на верхнем крае имеются хорошо выраженные бугорки, переходящие на последних стадиях в супраорбитальные шипы. Глаза хорошо развиты и расположены на относительно коротких глазных стебельках. Рострум короткий, треугольной формы и не превышает половины длины глаз. Как антенны, так и антеннулы сегментированы на всех стадиях развития. Мандибулы с хорошо развитыми инцизорными отростками. Максиллы снабжены простыми и перистыми щетинками, которые хорошо развиты только на последних стадиях. Экзоподиты всех максиллопед членистые, со щетинками; эндоподиты их очень маленькие, однако на последней паре превышают длину экзоподитов. Первые две пары переопод в начале развития редуцированы, одноветвистые, начиная с третьей стадии, разделяются на экзоподит, заканчивающийся клешней, и эндоподит, вооруженный перистыми щетинками. Переоподы личинок третьей и четвертой стадий редуцированы, на пятой они имеют хорошо выраженные эндоподиты, заканчивающиеся коготками и перистыми экзоподитами. Последняя пара переопод двуветвистая на второй стадии и одноветвистая, длинная, превышающая длину карапакса.

Абдомен длинный, узкий. Тельсон почти такой же длины, как абдоминальные сегменты, вместе взятые; задний край его имеет небольшую срединную выемку и в начале развития вооружен 12 перистыми щетинками, на более поздних стадиях задний край тельсона почти ровный. Уроподы одноветвистые на третьей стадии и двуветвистые на всех последующих стадиях. Зачаточные плеоподы появляются у личинок на четвертой стадии развития.

Тело личинок прозрачное, яркие хроматофоры отсутствуют.

В лабораторных условиях выклев личинок рода *Alpheus* происходит обычно в утренние часы (Tufail, Hashmi, 1966). Личинки семейства *Alpheidae* описаны Д. Виллиамсоном (Williamson, 1968).

Р а с п р о с т р а н е н и е и э к о л о г и я . Вид известен в Средиземном море, а также в Восточной Атлантике от Португалии до Гвинейского залива и Азорских островов, где обитает на глубине, не превышающей 40 м. В Черном море вид, очевидно, встречается довольно редко, что подтверждается небольшим количеством находок в планктоне как взрослых особей, так и личинок. Имеются сведения, что у Болгарского побережья взрослые экземпляры были найдены южнее Созополя на глубине 10—17 м в рецентном ракушечном известняке, образованном из раковин *Mutilus*, *Ostrea* и других моллюсков, которые были склеены трубочками полихет *Vermiliopsis infundibulum*. Креветки обитали в отверстиях этого известняка, при этом яйценосных самок находили с июля по сентябрь (Булгурков, 1973). В отечественной литературе для Черного мо-



ря алфей зубчатый упоминается многими исследователями (Совинский, 1882; Виноградова, 1951; Кобякова, Долгопольская, 1969). По данным М.А. Долгопольской (1948), личинки этой креветки в районе Севастополя встречаются в июле и октябре. В результате обработки более 2 тыс. проб нейстона и планктона, собранных в различных участках Черного моря, нами личинки *A. sepires* были обнаружены только 2 раза: в районе г. Гагры в микрогоризонте 0—5 см найдено 3 экз. на первой стадии развития в ночное время суток, а также в районе Гудауты (Кавказ) выловлено 2 экз. на второй стадии развития. В обоих случаях поимка личинок приходилась на вторую декаду августа. Взрослые особи попадались нам также у Гудауты среди раковин устриц и в районе Новороссийска в обрастаниях мола.

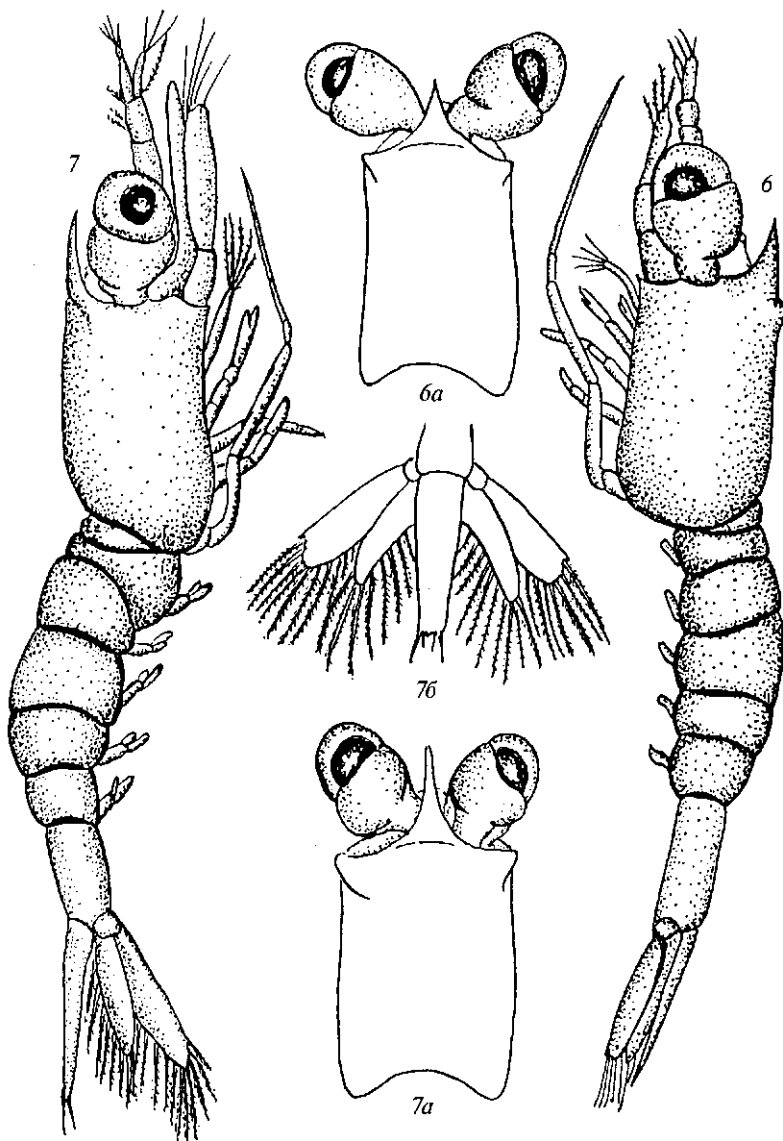


Рис. 93. Личинки *Alpheus dentipes*:

1 — 5 — зоа-1—7; 1а—7а — дорсальный вид карапакса зоа-1—5; 1б—5б — тельсон зоа-1—5; 6-7 — зоа-6—7; 6а—6б — дорсальный вид карапакса зоа-6—7; 7 — общий вид личинки; 7а — карапакс личинки зоа-7; 7б — тельсон зоа-7

РОД ATHANAS LEACH, 1814 - АТАНАС

Тело укорочено, с мощным абдоменом. Гребень на дорсальной поверхности карапакса отсутствует. Передняя часть карапакса непосредственно переходит в шиловидный рострум. Передний нижний край карапакса без каких-либо выростов, округлый. Максиллопеды вооружены экзоподитами. Три первые пары переопод имеют экзоподиты.

Немногочисленный род, включающий около 20 видов, встречающихся в Индоветпаоцифическом районе, а также в умеренных и тропических зонах Атлантики, в Средиземном море. В Черном море найден 1 вид.

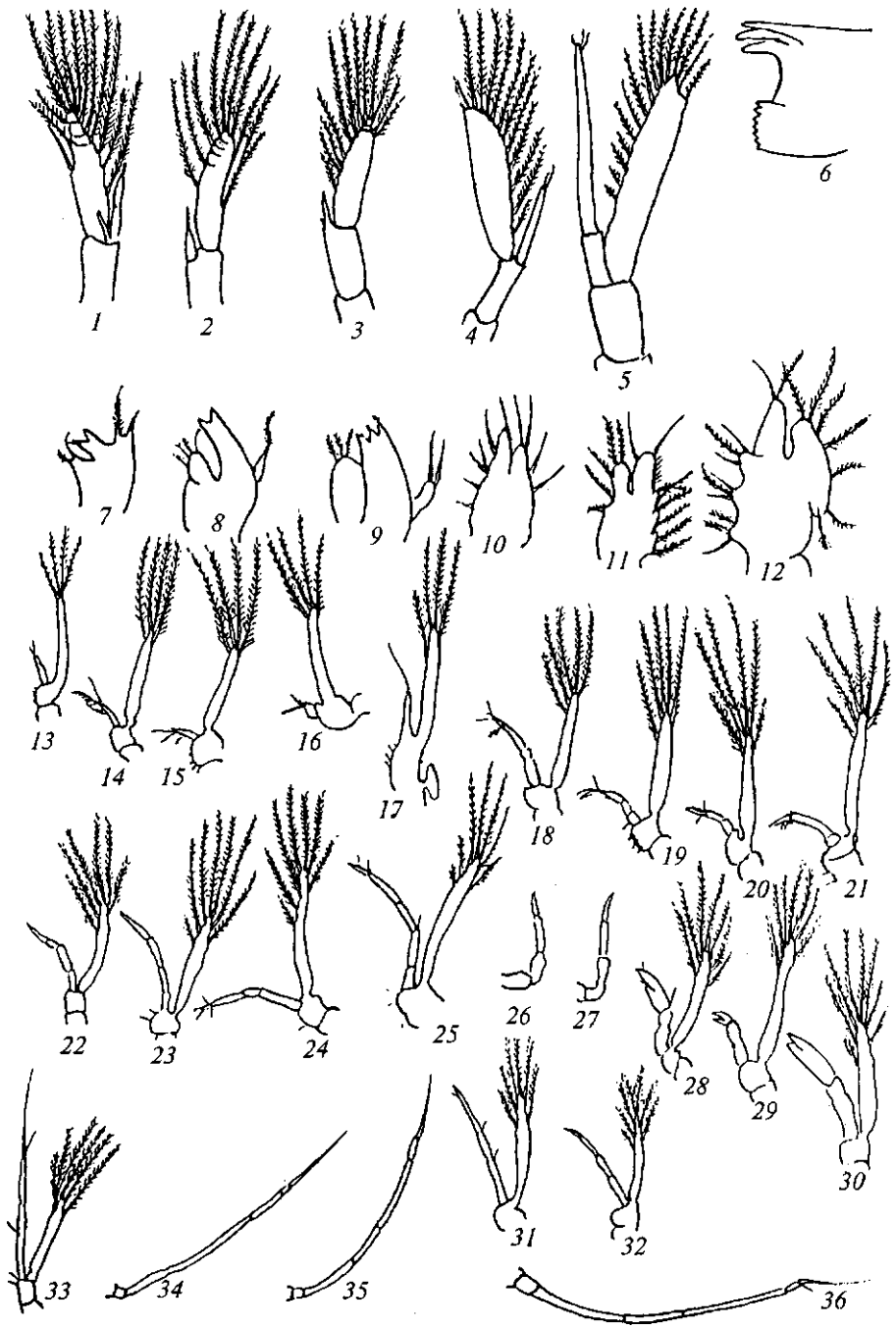


Рис. 94. Придатки тела личинок *A. rufipes* Спенфелда:

1-3 — вторая антенна зоа-1-3; 4 — вторая антенна зоа-5; 5 — вторая антенна зоа-7; 6 — мандибула; 7 — первая максиллопеда зоа-2; 8 — первая максилла зоа-4; 9 — первая максилла зоа-5; 10 — вторая максилла зоа-1; 11 — вторая максилла зоа-2; 12 — вторая максилла зоа-4; 13 — первая максиллопеда зоа-1; 14 — первая максиллопеда зоа-2; 15 — первая максиллопеда зоа-3; 16 — первая максиллопеда зоа-4; 17 — первая максиллопеда зоа-5; 18 — вторая максиллопеда зоа-1; 19 — вторая максиллопеда зоа-2; 20 — вторая максиллопеда зоа-1; 21 — вторая максиллопеда зоа-5; 22 — третья максиллопеда зоа-1; 23 — третья максиллопеда зоа-3; 24 — третья максиллопеда зоа-4; 25 — третья максиллопеда зоа-5; 26 — первая переопода зоа-1; 27 — первая переопода зоа-2; 28 — первая переопода зоа-3; 29 — первая переопода зоа-4; 30 — первая переопода зоа-5; 31 — третья переопода зоа-5; 32 — четвертая переопода зоа-5; 33 — пятая переопода зоа-2; 34 — пятая переопода зоа-3; 35 — пятая переопода зоа-4; 36 — пятая переопода зоа-5

Athanas nitescens Leach, 1815 — атанас блестящий
(рис. 95-97)

Син.: *Palaemon nitescens* Leach, 1813; *Alpheus dentipes* Guerin, 1832; *A. vittatus* Nardo, 1847; *A. similis*, Чернявский, 1884; *Arete diocletiana* Heller, 1863; *Athanas tranisians*, *A. alpheodes* Чернявский, 1884; *Athanas nitescens* Heller, 1863; Чернявский, 1884; *Vorcea*, 1929; *A. nitescens* var. *rotundicauda* Чернявский 1884; *Vorcea*, 1929; *A. nitescens* Ваёесо, 1967; Кобякова, Долгопольская, 1969. Личинки: *Athanas nitescens* Долгопольская, 1948, 1969; *Bourdillon-Casanova*, 1960.

Тело утолщенное, с массивным абдоменом. Карапакс цилиндрической формы и вооружен относительно коротким, заостренным на конце гладким рострумом. Сцилоцериты слегка превышают вершину второго членика стебля антеннулы. Жгуты антеннулы относительно короткие, наружный жгут состоит из двух ветвей, но первые пять члеников слиты вместе. Наруж-

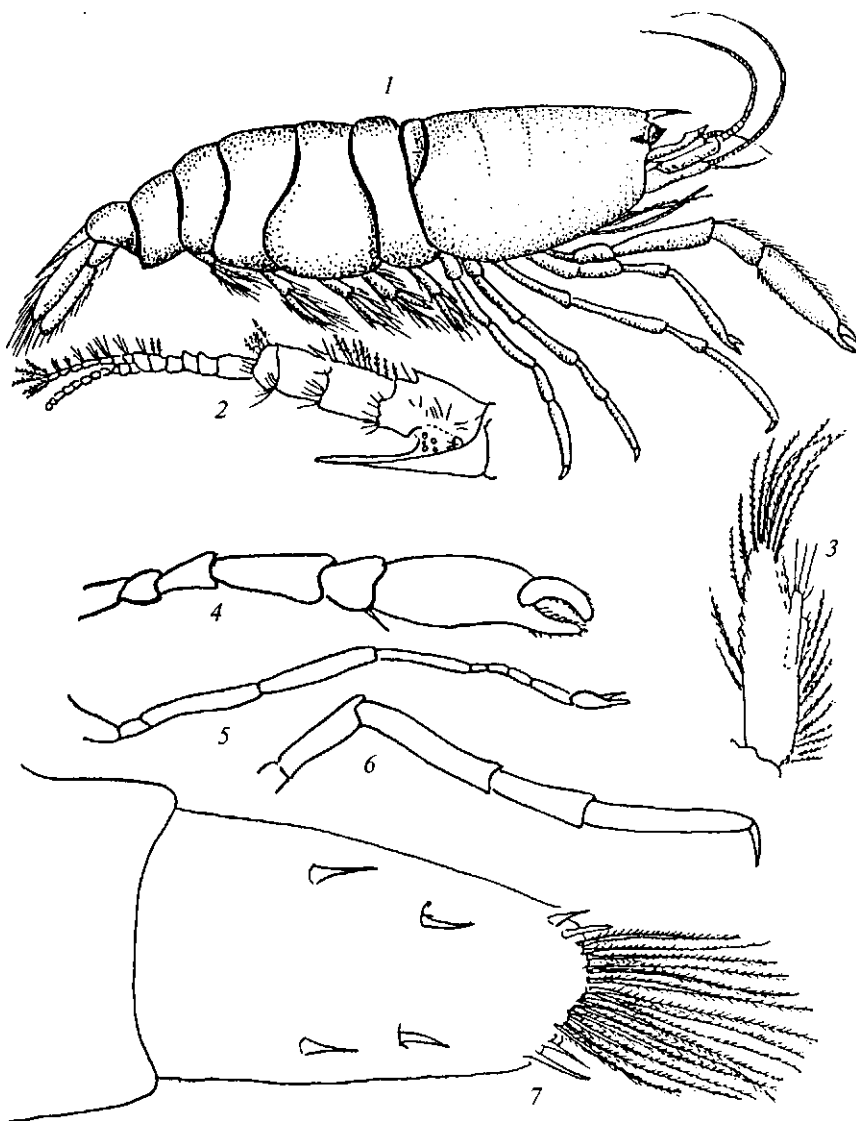


Рис. 95. АШпаз пкевсеп:

1 — общий вид, 2 — первая антенна, 3 — стилоцерит второй антенны, 4—6 — первая — третья переоподы, 7 — тельсон (2, 3 — по М. Ваёесо, 1967)

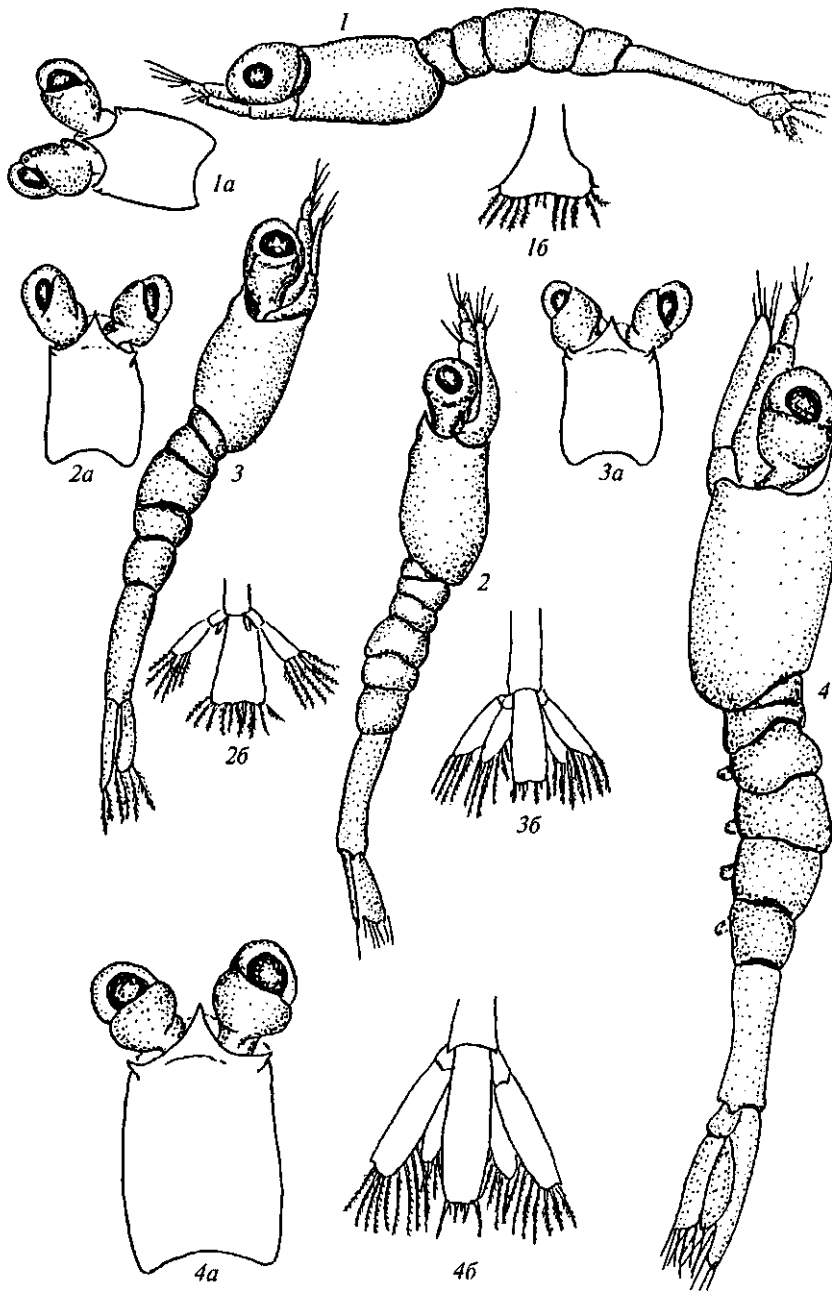


Рис. 96. Личинки Агтшав пкеБеш:
 1-4 — зоза-1- 4; 1a-4a — дорсальный вид карапакса зоза-1-4; 1b-4b — тельсон зоза-1-4

ные шипы скафоцеритов длинные, превышают пластинчатую часть. Переоподы нормально развиты, первые две пары с клешнями, которые значительно крупнее на первой паре. Асимметрия клешней только у самцов; ладони значительно длиннее пальцев. Вторая пара переопод одинакова как у самцов, так и у самок.

Абдомен без выраженной скульптуры. Тельсон короткий, снабжен относительно крупными шипами на верхней части и двумя парами крупных латеральных шипов на заднем крае. Проксимальный конец тельсона округ-

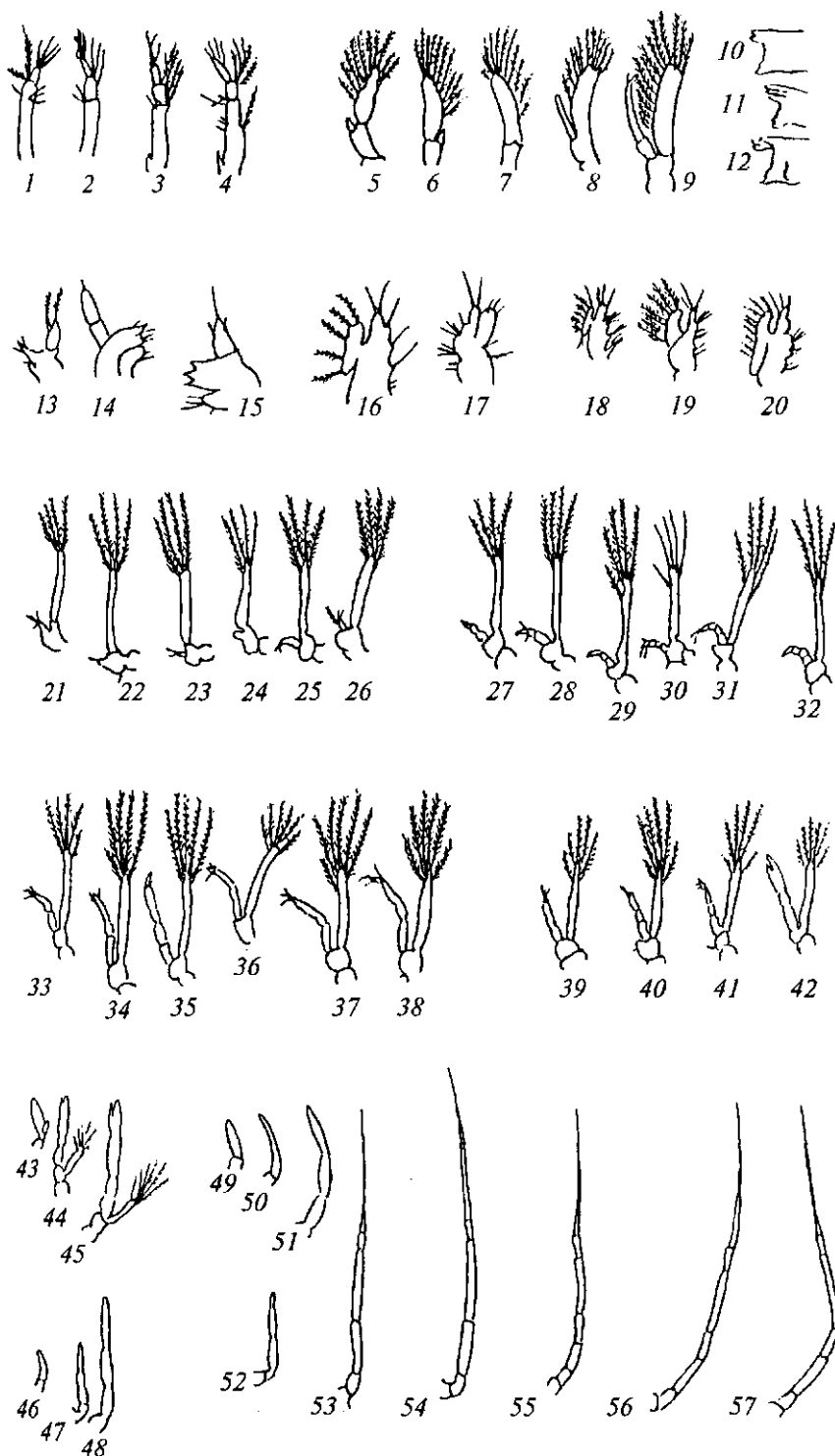


Рис. 97. Придатки тела личинок *Агrippаев шчепецк*:

1-3- первая антенна зоэа-1-3; 4 - первая антенна зоэа-6; 5-9 - вторая антенна зоэа-1-4; 9 - первая антенна зоэа-6; 10 - мандибула зоэа-2; 11 - мандибула зоэа-4; 12 - мандибула зоэа-6; 13 - первая максилла зоэа-2; 14 - первая максилла зоэа-4; 15 - первая максилла зоэа-6; 16, 17 - вторая максилла зоэа-1 - 2; 18-20 - вторая максилла зоэа-4-6; 21-26 - первая максиллопеда зоэа-1 - 6; 27, 28 - вторая максиллопеда зоэа-1-2; 29-32 - вторая максиллопеда зоэа-3-6; 33-38 - третьи максиллопеда зоэа-1-6; 39-42 - первая переопода зоэа-2-5; 43-45 - вторая переопода зоэа-4-6; 46-48 - третья переопода зоэа-4-6; 49-51 - четвертая переопода зоэа-4-6; 52-57 - пятая переопода зоэа-1-6 (по Долгопольской, 1969, с изменениями)

лый и закапчивается 15 перистыми щетинками. Уроподы лишь слегка длиннее тельсона.

О к р а с к а . Преобладают синие тона с восковым налетом, часто встречаются особи, окрашенные в коричневый или грязно-желтый цвет, антеннулы всегда темно-коричневые. Глазные стебельки чаще всего красного цвета.

Обычно самцы крупнее самок. Отдельные экземпляры самцов достигают длины 21,5 мм, самок — 12—15 мм (Bacesco, 1967).

Л и ч и н к и в развитии проходят шесть стадий. Тело вытянутое в длину, тонкое, с относительно удлинённой абдоминальной частью. Карапакс гладкий, короткий, с небольшими бугорками в передней части. Рострум короткий в начале развития и по отношению к карапаксу увеличивается с каждой стадией, превышая в конце личиночного развития середину глазных стебельков. Последние длинные, направлены вперед. Антенны в виде двуветвистых выростов на первой стадии, в конце развития они становятся трехчленистыми. Антеннулы двуветвистые, состоят из внутренней ветви — одночленистого жгута на первых трех стадиях развития и антеннальной пластинки с 10—12 перистыми щетинками; в конце развития внутренняя ветвь почти достигает длины экзоподита. Мандибулы с глубоко изрезанными краями, слаборазвиты. Первая пара максилл имеет одночленистый эндоподит у особей всех стадий, вторая пара состоит из густооперенного протоподита и пластинчатого экзоподита, вооруженного пятью — девятью перистыми щетинками. Все три пары максиллопед с длинными экзоподитами: эндоподит первой пары маленький, одночленистый, на второй паре он двучленистый. Третья пара максиллопед характеризуется почти равными экзоподитами и эндоподитами. Переоподы зачаточны на первой стадии. Начиная с четвертой стадии, первая пара переопод длинная, вторая расчленяется на короткий экзоподит и длинный эндоподит с клешней на двух последних стадиях развития. Третья и четвертая пары переопод одноветвистые в процессе всего личиночного развития. Пятая пара переопод зачаточна у личинок первой стадии и полностью сформирована, шиловидной формы у всех последующих стадий.

Абдомен длинный, гладкий, тельсон со слегка волнистым краем и со сглаженной срединной выемкой. Нижний край тельсона снабжен 12 перистыми щетинками у особей первой стадии, в дальнейшем количество щетинок уменьшается. Двуветвистые уроподы появляются у личинок, начиная с третьей стадии, на второй наблюдаются только зачатки эндоподитов. Одноветвистые плеоподы появляются у особей четвертой стадии, разделение на две ветви наблюдается у личинок только на последней стадии развития.

Р а с п р о с т р а н е н и е и э к о л о г и я . Вид распространен в Атлантике от берегов Норвегии до западной Африки. Встречается у берегов Испании, Франции, Италии, Израиля, Египта, в Адриатическом, Мраморном и Черном морях.

Вид довольно широко распространен у берегов Румынии и Болгарии, где он встречается среди водорослей *Zostera*, *Taňáis*, *Cumella* и др. В этих районах яйценосные самки отмечены с июня по август (Bacesco, 1967). Изучая фауну Черного моря, С.А. Зернов (1913) отметил, что *A. nitescens* является частой формой в районе г. Севастополя, а также составной частью биоценоза скал и ракушечника в северо-западной части Черного моря. В этих районах креветки половозрелы на протяжении всего летнего периода. В Севастопольской бухте М.А. Долгопольская (1948) отметила присутствие личинок в июне и октябре при температуре воды 14—25 °С, поздние личиночные стадии появлялись только в августе и держались до конца октября.

В наших сборах *A. nitescens* встречались почти во всех исследованных районах от Тендровского залива на западе до Геленджика на востоке. Излюбленные места — каменистые россыпи с множеством водорослей, преимущественно на глубине 4—10 м. Иногда креветки поднимаются в верхние слои воды. Так, наибольшее количество послеличиночных форм в приповерхностном слое мы наблюдали в районе оз. Донузлав 19.VIII 1969 г. при температуре воды 22 °С. В уловах трехъярусной планктонно-нейстонной сети по микрогоризонтам организмы распределялись следующим образом: 0—5 см — 14 экз., 5—25 — 5 и 25—45 см — 8 экз.

Личинки *A. nitescens* в приповерхностных горизонтах воды были обнаружены нами в районе, прилегающем к Одесскому заливу, на четвертой-пятой стадиях развития в октябре, у Южного берега Крыма в августе (на всех стадиях развития), а также в районах Качи и Очамчиры. Личинки встречались только в единичных экземплярах. Во всех упомянутых выше районах они не попадались вместе с родительскими формами.

Л.В. Арнольди (1949) указал на высокую биомассу креветок *A. nitescens* в нижней сублиторали Черного моря. Несмотря на это, личинки совершенно отсутствовали в приповерхностном планктоне этих участков.

В Средиземном море (Bourdillon-Casanova, 1960) личинки *A. nitescens* многочисленны в планктоне с мая по декабрь, но встречаются и в январе: в летне-осенний период они составляют там постоянный и важный элемент прибрежного планктона. По сообщению югославского исследователя К. Курьяна (Kugian, 1956), в Адриатическом море личинки этого вида встречаются в прибрежных водах летом и осенью. В водах Атлантики (Torgson, 1946; Lebour, 1947; Williamson, 1956) присутствие личинок в планктоне наблюдается только в летние месяцы.

Из изложенного выше следует, что личинки *A. nitescens* заселяют преимущественно толщу водной массы и по сравнению с другими видами десятиногих раков являются редкой формой в нейстоне, где они могут появляться главным образом ночью. В Черном море вид заселяет все прибрежные воды в пределах бывшего СССР, Румынии и Болгарии.

СЕМЕЙСТВО *PALAEEMONIDAE* *RAFINESQUE,*
1815 - ПАЛЕМОНИДНЫЕ

Карапакс цилиндрической формы. Жабры редуцированы. Рострум большой, с шипами преимущественно на верхнем крае. Антенны состоят из хорошо развитого пластинчатого скафоцерита и длинных жгутов, превышающих длину тела. Антеннулы у большинства родов с двумя жгутами. Мандибулы обычно с инцизорными отростками. Переоподы одноветвистые, две первые пары снабжены клешней, вторая пара обычно длиннее первой. Карпус второго переопода длинный, не подразделен на вторичные членики.

В состав семейства входит большое количество родов, распространенных во многих районах Мирового океана. В целом семейство принято делить на следующие подсемейства: *Euryrhynchus*, *Typhlocaridinae*, *Pontoninae* и *Palaemoninae*. Живут в морских, солоноватоводных и пресных водоемах. В южных морях имеются представители только одного семейства *Palaemoninae*.

Многие виды имеют значительное промысловое значение. Всего используется промыслом в разных водоемах около 80 видов (Holthuis, 1980). Среди них наиболее крупными являются представители рода *Macrobrachium*, которые живут в пресных водах. Так, *M. gosenbergi* может достигать длины до 320 мм.

Верхние жгуты второй пары антенн с двумя ветвями, соединяющимися у основания. У основания третьей пары максиллопед имеются плевробранхии. Задний край тельсона с двумя парами шипов и с двумя или более щетинками. Копулятивные органы (apendix masculina или apendix interna) располагаются на второй паре двуветвистых плеопод. В Черном море имеется один род, включающий 3 вида (Holthuis, 1952).

РОД PALAEMON WEBER, 1795 - ПАЛЕМОН

Syn.: Leander Desmarest, 1849.

Карапакс вооружен двумя шипами, расположенными ниже глазной орбиты, и хорошо развитым рострумом с шипами. Края рострума обычно с рядом волосков, расположенных между шипами. По бокам карапакса имеются желобки, отходящие от нижнего шипа переднего края; в задней части они несколько изогнуты вниз. Мандибулы у большинства видов имеют трехчленистый щупик с проподусом, в дистальной части которого имеются щетинки, расположенные поперечными рядами. Задний край тельсона вооружен двумя короткими наружными шипами и двумя длинными внутренними, между которыми имеются перистые щетинки. Дорсальные шипы тельсона также хорошо развиты.

Л и ч и н к и . Карапакс на первой стадии гладкий, на второй стадии он вооружен одним дорсальным и парой супраорбитальных шипов. У личинок третьей стадии и у всех последующих имеется три дорсальных шипа на карапаксе. Начиная со второй стадии, пятый абдоминальный сегмент снабжен парой хорошо развитых латеральных шипов. Первая пара антенн, начиная с третьей стадии, имеет хорошо развитые шипы у основания. Задний край тельсона вогнут, прямой или выпуклый. В процессе метаморфоза личинка линяет от 5 до 10 раз.

Род включает многочисленные виды, живущие в морских и солоноватых водоемах, преимущественно в прибрежной зоне. 15 видов используется промыслом. В Черном море обитает три вида рода Palaemon.

Таблица для определения видов рода Palaemon

- 1(2). Щупики мандибул двухчленистые. На верхнем крае рострума и средней линии карапакса расположено 7—9 шипов, из них 3 позади глазной орбиты **P. elegans**
- 2(1). Щупики мандибул трехчленистые. Позади глазной орбиты расположены 1—2 шипа.
- 3(4). На верхнем крае рострума обычно 8 шипов, 2 из которых находятся позади глазной орбиты на карапаксе. Шипы на нижней стороне рострума расположены равномерно от конца рострума до глазного стебелька. Карпус второго переопода короче меруса **P. serratus**
- 4(3). На верхнем крае рострума обычно 5—6 шипов, из которых позади глазной орбиты расположен только один. Шипы на нижней стороне рострума сосредоточены преимущественно в передней части, карпус второго переопода короче меруса **P. adspersus**

Л и ч и н к и :

- 1(2). Скафоцериты второй пары антенн у первых двух стадий в дистальной части подразделены на 5 члеников. У последующих стадий скафоцериты становятся цельными, их дистальные части округлые, не

- имеют шипов. Эндоподиты второй пары максилл вооружены тремя щетинками *P. serratus*
- 2(1). Скафоцериты второй пары антенн на ранних стадиях развития в дистальной части подразделены на 5 члеников. У последующих стадий скафоцериты становятся цельными, их дистальные части округлые, не имеют шипов. Эндоподиты второй пары максилл вооружены двумя щетинками *P. adpersus*
- 4(3). Задний край тельсона слегка вогнут, имеется небольшая срединная выемка на ранних стадиях развития *P. elegans*

Palaemon elegans Rathke, 1837
Палемон изящный (рис. 98—101)

Syn.: *Cancer squilla* Forsk, 1795; *Palaemon minans* Norman, 1861; *Palaemonella gracilis* Paulson, 1875; *Leander squilla prototipa* Чернявский, 1884; *L. squilla brevidigitata* Чернявский, 1884; *L. squilla tipica* Чернявский, 1884; *Palaemon (leander) minas* Thallwitz, 1892; *P. squilla* Ostroumov, 1896; *Leander squilla intermedia* Чернявский, 1884; De Man, 1915; Chichkoff, 1912; *Leander squilla* var. *elegans* De Man, 1815, Pesta, 1918, Bals, 1927, Dimitrova, 1935, Булгурков 1938, Caspers, 1951; *Leander squilla* Чернявский, 1884, Chichkoff, 1912, Ворсеев, 1932, Ляхов, 1940, Vacesco, 1940, 1949, Куделина, 1959, Малиновская, 1961, Ляхов, 1951; *Palaemon elegans* Holthuis, 1950, Vacesco, 1967, Кобякова, Долгопольская, 1969, Марочкина, 1980, Макаров, 1977, Hartholl, Dalley, 1981, Balestra, Carli, 1981, Webster, 1982, Бекьурзаев, 1983, Хмелева, Голубев, 1984. Личинки: *Palaemon elegans* Tsurnamal, 1963, Долгопольская, 1969, Fincham, 1978, Carli, Vignova, Balestra, 1981.

Названия ФАО: Rockpool prawn (англ.), Bouquet flaque (франц.), Samarón de poza (исп.).

Местные названия: Каменная креветка (Украина, Россия), Tångräka (Швеция), Strandreje (Дания), Strandereke (Норвегия), Steingarnele (Германия), White prawn (Британские острова), Garnberetto (Италия), Craveta, Garida de piatra (Румыния).

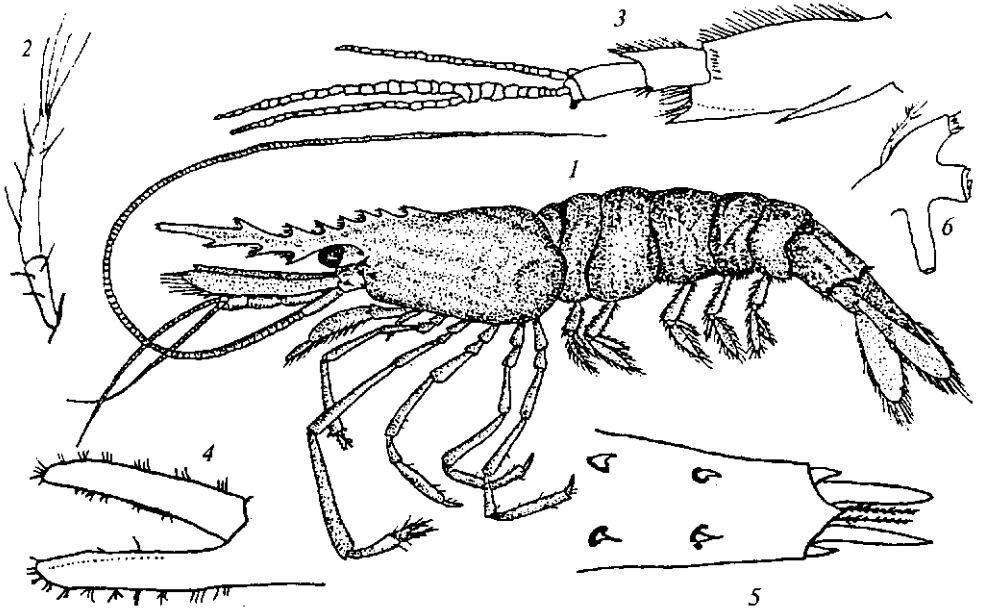


Рис. 98. *Palaemon elegans* Раѳаеѳоп е^авп:

1 — обшй вид, 2 — шупик мандибулы, 3 — первая антенна, 4 — клешня первой переоподы, 5 — тельсон, 6 — мандибула

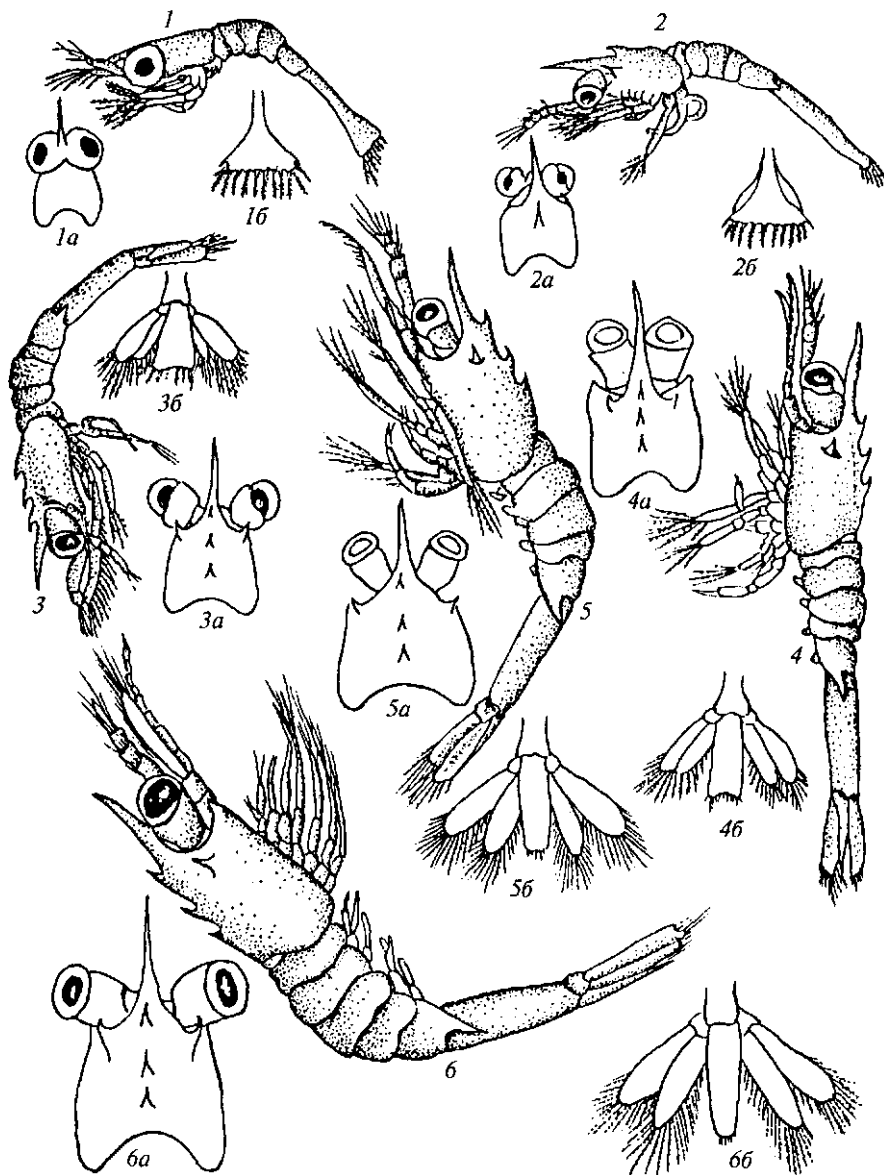


Рис. 99. Личинки Раїаеѳоп е^агш:

1—6 — зоза-1-6; 1а—6а — дорсальный вид карапакса зоза-1-6; 16—66 — тельсон зоза-1-6

Карапакс снабжен относительно мощным, не превышающим дайну скафоцери́та рoстрoм, часто слегка приподнятым в дистальной части. На средней линии карапакса и на верхнем крае рoстрoма имеется от 7 до 9 шипов, снабженных щетинками, на нижнем крае рoстрoма чаще всего 3 шипа, но их количество может быть и большим. Конец рoстрoма раздвоен. Глазные стебельки относительно короткие. Наружные жгу́ты антенн почти равняются длине тела, антеннулы сросшиеся у основания, сросшаяся часть их почти такой же длины, как и рoстрoм, или немного короче. Щупик мандибулы двучленистый, заканчивается длинными щетинками. Карпус второго переопода обычно длиннее меруса и короче клешни. Абдоминальные сегменты, кроме последнего, без выраженной скульптуры, нижние края их снабжены щетинками. Шестой абдоминальный сегмент имеет продольные гребни. Тельсон

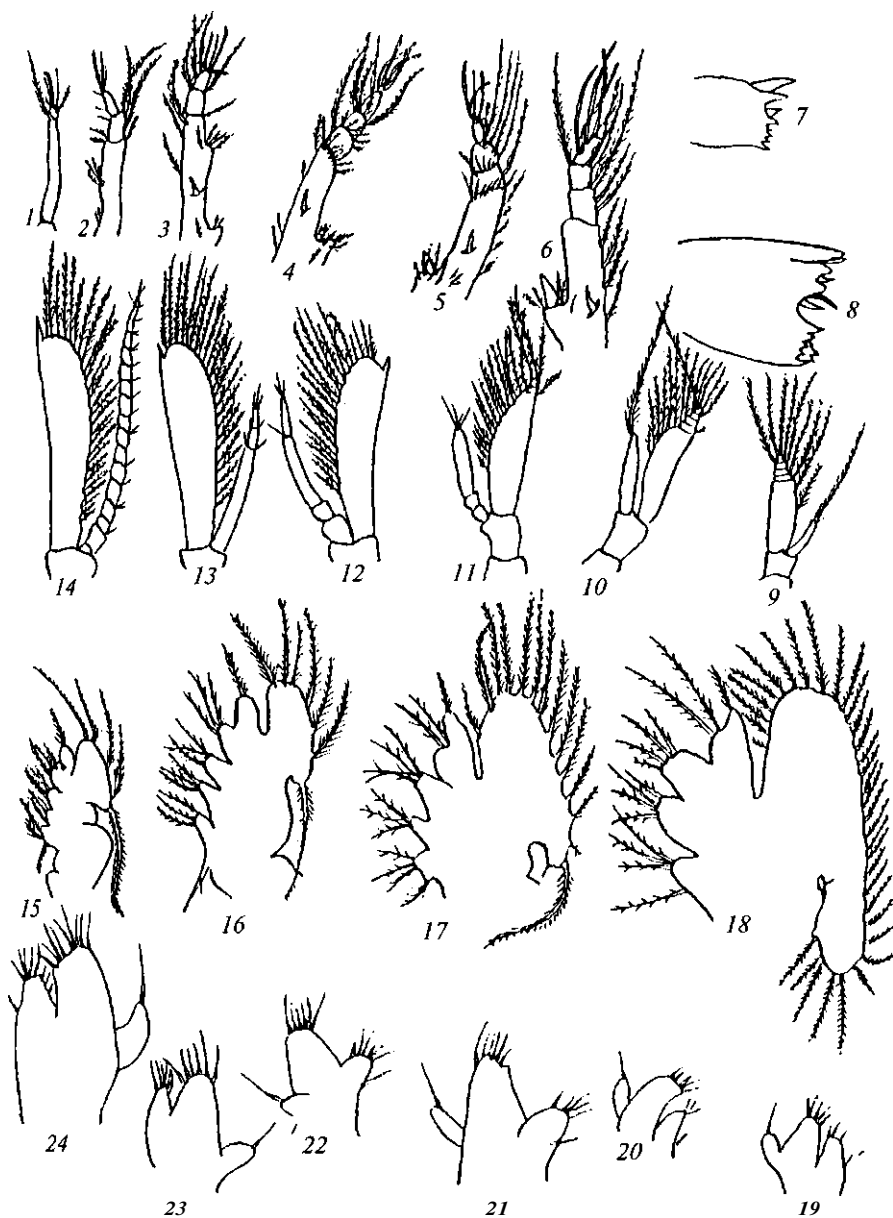


Рис. 100. Придатки тела личинок *Palaemonetes*:

1-6 — первая антенна зоза-1-6; 7 — мандибула зоза-1; 8 — мандибула зоза-6; 9-14 — вторая антенна зоза-1-6; 15-17 — вторая максилла зоза-1-3; 18 — вторая максилла зоза-6; 19-24 — первая максилла зоза-1-6

вооружен двумя парами шипов на верхней части, задний край его снабжен двумя латеральными шипами и двумя более длинными срединными, между которыми располагаются две длинные перистые щетинки.

О к р а с к а . Креветки яркого цвета, голубоватые или зеленоватые. Бросаются в глаза яркие опоясывающие и точечные полосы преимущественно голубого цвета, на переоподах желтые пигментные участки.

Максимальная длина — до 58 мм.

Л и ч и н к и . Обычно от 6 до 9 личиночных стадий, в нашем материале 6 стадий. Тело массивное. Карапакс гладкий на первой стадии развития, на всех последующих стадиях вооружен супраорбитальными и дорсальными

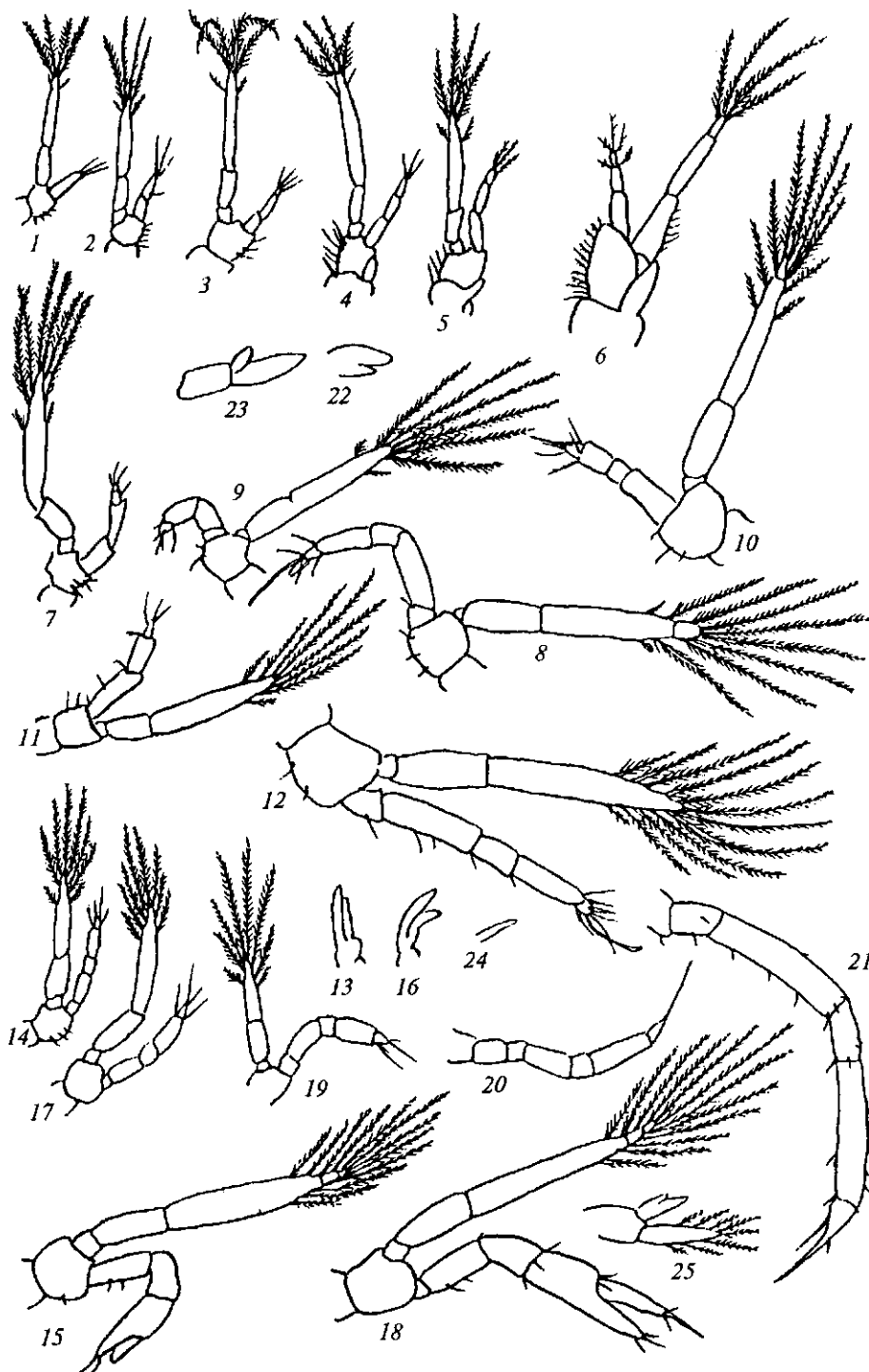


Рис. 101. Придатки тела личинок Раѳаѳетон е^аш:

1—6 — первая максилла зоа-1—6; 7 — вторая максилла зоа-1; 8, 9 — вторая максиллопеда зоа-3—4; 10 — вторая максиллопеда зоа-6; 11 — третья максиллопеда зоа-1; 12 — третья максиллопеда зоа-6; 13, 14 — первая переопода зоа-1—2; 15 — первая переопода зоа-6; 16, 17 — вторая переопода зоа-1—2; 18 — вторая переопода зоа-6; 19 — третья переопода зоа-3; 20 — пятая переопода зоа-3; 21 — пятая переопода зоа-6; 22, 23 — первая плеопода зоа-4—5; 24 — вторая плеопода зоа-5; 25 — четвертая плеопода зоа-6

шипам, которых у личинок первой стадии 1, у третьей — 2, у четвертой — 3. Глаза сидячие у особей первой стадии и стебельчатые у всех последующих. Антенны, начиная с третьей стадии, снабжены мощными шипами у основания и заканчиваются как перистыми, так и простыми щетинками. В начале развития скафоцерит поделен на апикальные членики, а затем становится одночленистым с хорошо выраженным шипом в дистальной части. Мандибулы на всех стадиях с изрезанными краями в дистальной части. Первая пара максиллопед на первой стадии с маленьким нечленистым эндоподитом, вооруженным простыми щетинками. Переоподы в начале развития рудиментарны, на второй и третьей стадиях с эндоподитами вооруженными 8—12 перистыми щетинками. Последняя пара переопод одноветвистая, начиная с третьей стадии, подразделяется на членики, последний из которых заканчивается коготком.

Абдомен массивный, пятый сегмент характеризуется наличием сильных латеральных шипов. Двухветвистые плеоподы появляются только у особей пятой стадии. Тельсон расширен на дистальном конце в начале развития, задний край его с 14 перистыми щетинками, в конце развития тельсон узкий с парой небольших шипов в дистальных углах.

О к р а с к а. Личинки полупрозрачные, видны крупные хроматофоры желтого, голубого и розового цветов, сосредоточенные на абдомене, карапаксе и глазных стебельках.

Р а с п р о с т р а н е н и е и э к о л о г и я. Вид широко распространен вдоль восточного побережья Атлантики от Британских островов до Западной Африки. У Атлантического побережья Европы в районах с сильными приливами (Нидерланды, Франция) населяет литоральную зону. В районах со слабыми приливами (Швеция) встречается в зарослях zostеры, где медленно растет. Предполагается, что снижение темпа роста и продукции яиц в районах со слабыми приливами обусловлено сильным потоком генов из литоральных популяций, снижающих приспособляемость последних (Вегшгц, 1983).

В лагунах и лиманах южных морей вид образует большие концентрации. В 1954—1956 гг. *P. e[^]аш* был вселен в Аральское море вместе с кефалью, где особенно распространился в южной части на песчаном и илисто-песчаном фунтах на глубине до 3 м в водах с соленостью 0,5—20 ‰ (Бекмурзаев, 1983). В северной части Аральского моря креветки предпочитают каменистые фунты.

Имеются сведения, что *P. e[^]ат* начиная с 1930 г. пополнил фауну Каспийского моря (Куделина, 1959), где излюбленным биотопом является каменисто-скалистый фунт с густыми зарослями водорослей, которые служат убежищем и пищей. В Каспийском море изучался вопрос об использовании *P. e[^]аш* в марикультуре (Магомедов и др., 1980). В Черном море он живет на глубине до 30 м вдоль всего побережья от Батуми до р. Дунай (Калишевский, 1905; Ляхов, 1951). В западной части моря эта креветка встречается у берегов Болгарии, где предпочитает биоценозы скал (Булгурков, 1970), и у берегов Румынии (Васевсо, 1967).

В наших наблюдениях взрослые особи *P. e[^]аш* встречались вдоль побережья Кавказа, Крыма, а также повсеместно в северо-западной части Черного моря и в Азовском море. Особенно многочисленны креветки в Григорьевском, Березанском и Сухом лиманах. В 1975 г. вид вселился в Хаджибейский лиман, где с 1977 по 1984 г. был объектом промысла.

Личинки в наших сборах в западной части моря попадались сравнительно редко, преимущественно единичными экземплярами (у Бургаса). В северо-западной части моря они были отмечены у берегов Одессы и у мыса Тарханкут. Не образуется больших концентраций личинок в приповерх-

Встречаемость личинок *Palaemon elegans* в различных районах у Кавказского побережья Черного моря

Район сбора материала	Дата исследования	Время суток, ч	Горизонт лова, см	Количество, экз./м ³
Гагры	6.VIII 1965 г.	3.00	0—25	17,9
	6. VIII 1965 г.	3.00	5—25	14,0
	6.VIII 1965 г.	3.00	25—45	0
Сочи	8.VIII 1965 г.	11.00	0—5	6,6
	8.VIII 1965 г.	11.00	5—25	3,2
	8.VIII 1965 г.	11.00	25—45	11,5
Туапсе	9.VIII 1965 г.	2.00	0—5	24,4
	9.VIII 1965 г.	2.00	5—25	0
	9.VIII 1965 г.	2.00	25—45	0
	9.VIII 1965 г.	4.00	0—5	31,3
	9.VIII 1965 г.	4.00	5—25	7,6
	9.VIII 1965 г.	4.00	25—45	0
	9.VIII 1965 г.	6.00	0—5	4,2
	9. VIII 1965 г.	6.00	5—25	13,1
	9.VIII 1965 г.	6.00	25—45	9,7
Сочи	5. VIII 1967 г.	14.00	0—5	0
	5.VIII 1967 г.	14.00	5—25	3,5
	5.VIII 1967 г.	14.00	25—45	0
	9. VIII 1967 г.	20.00	0—5	4,6
	9. VIII 1967 г.	20.00	5—25	1,4
	9. VIII 1967 г.	20.00	25—45	6,2
	10.VIII 1967 г.	9.30	0—5	13,3
	10.VIII 1967 г.	9.30	5—25	2,8
	10.VIII 1967 г.	9.30	25—45	1,4

ностных горизонтах воды и у Крымского побережья. У берегов Кавказа численность их несколько возрастает, и там они встречаются более постоянно, особенно в ночных сборах. Данные о встречаемости личинок *P. elegans* в районе Кавказа приведены в табл. 13.

Несмотря на то что взрослые особи креветок часто встречаются в Азовском море, их личинки в приповерхностных горизонтах воды не обнаруживались даже в сезон массового размножения. В лиманах северо-западной части Черного моря личинки *P. elegans* очень многочисленны и держатся преимущественно вдоль береговой линии.

Из литературных источников известно (Долгопольская, 1948), что в планктоне Севастопольской бухты личинки *P. elegans* очень многочисленны с июля по октябрь и встречаются на первой — четвертой стадиях развития при температуре воды 15,7—24,6 °С.

Palaemon adspersus Rathke, 1837 — палемон крапчатый (рис. 102—104)

Syn.: *Leander fabricius* Rathke, 1849; Чернявский, 1884; *L. rectirostris* Zaddach, 1847; Heller, 1846; *L. leachii* Bell, 1851; Mortensen, 1897; *L. edwardsi* Чернявский, 1884; Калишевский, 1905; *L. rectirostris f. tipica* Чернявский, 1984; *L. adspersus var. fabricii* Zmudzinski, 1962; *L. adspersus* Калишевский, 1905; Balls, 1927; Ворсеа, 1932; Лавров-Навозов, 1939; Макаров, 1940; Макаров, Пилявская, 1951; Jensen, 1958; Кривошей, 1962; *Palaemon adspersus* Holthuis, 1952; Ваёско, 1967; Кобякова, Долгопольская, 1969; Макаров, 1974, 1978; Проскурина, 1980; Hageman, Weber, 1981; Игнатьев, 1982. Личинки: *Leander adspersus* Kurian, 1956; *Palaemon adspersus* Bourdillon-Casanova, 1958; Макаров, Голодецкий, 1980.

Названия ФАО: Baltic prawn (англ.), Bouquet Balte (фр.), Camarón báltico (итал.).

Местные названия: травяная креветка, европейская креветка (Украина), Carida, Creveta de airba (Румыния), Gambaretto (Италия), Ostseekrabbe, Ostsegarnele (Германия), Strandreke (Норвегия), Almindelige reje, Roskildereje (Дания), Råka, Almån råka (Швеция).

Карапакс снабжен относительно прямым рострумом, превышающим длину антеннальных пластинок. Верхний край рострума снабжен пятью — семью шипами, на нижнем крае имеется три или четыре шипа. Конец рострума раздвоен. Супраорбитальные шипы карапакса хорошо развиты, направлены вперед. Мандибула с трехчленным щупиком (у всех остальных представителей этого рода он двучленный). Экзоподит первой пары максиллопед сильно расширен у основания, по длине почти равняется эндоподиту. Эндоподиты второй пары максиллопед состоят из пяти члеников, короче экзоподитов. Эндоподиты третьей пары трехчленистые, длиннее экзоподитов. Вторая пара переопод наиболее развита, немного превышает длину антеннальных пластинок и заканчивается длинной клешней, у которой подвижный палец превышает длину ладони. Тельсон заостренный на конец и снабжен двумя парами латеральных шипов.

Окраска. В Черном море встречаются особи грязно-желтого цвета с оттенком слоновой кости, экземпляры, живущие в зарослях макрофитов, обычно желтоватого цвета, икроносные самки чаще темно-коричневые.

Самки всегда больше самцов, максимальный размер до 82 мм.

Личинки имеют пять стадий развития. Карапакс на первой стадии гладкий, продолговатый, задний край с дорсальной выемкой. На второй стадии появляются один дорсальный и пара супраорбитальных шипов. У личинок третьей и всех последующих стадий наблюдаются три дорсаль-

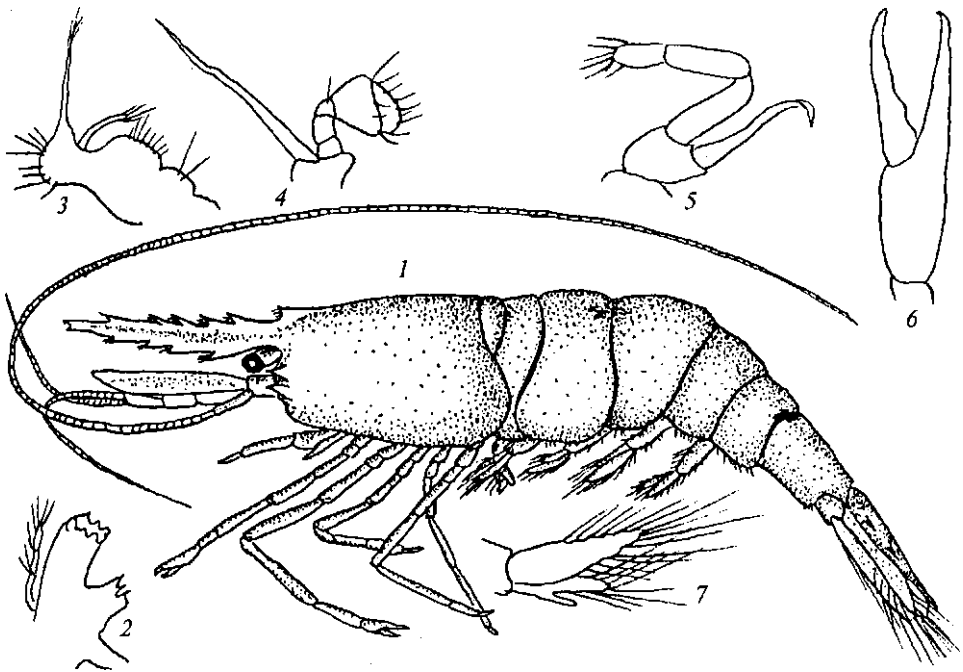


Рис. 102. Рапаетоп аскрегеиБ:

1 — общий вид, 2 — мандибула, 3—5 — первая — третья максиллопеды, 6 — клешня второй переоподы, 7 — пятая плеопода

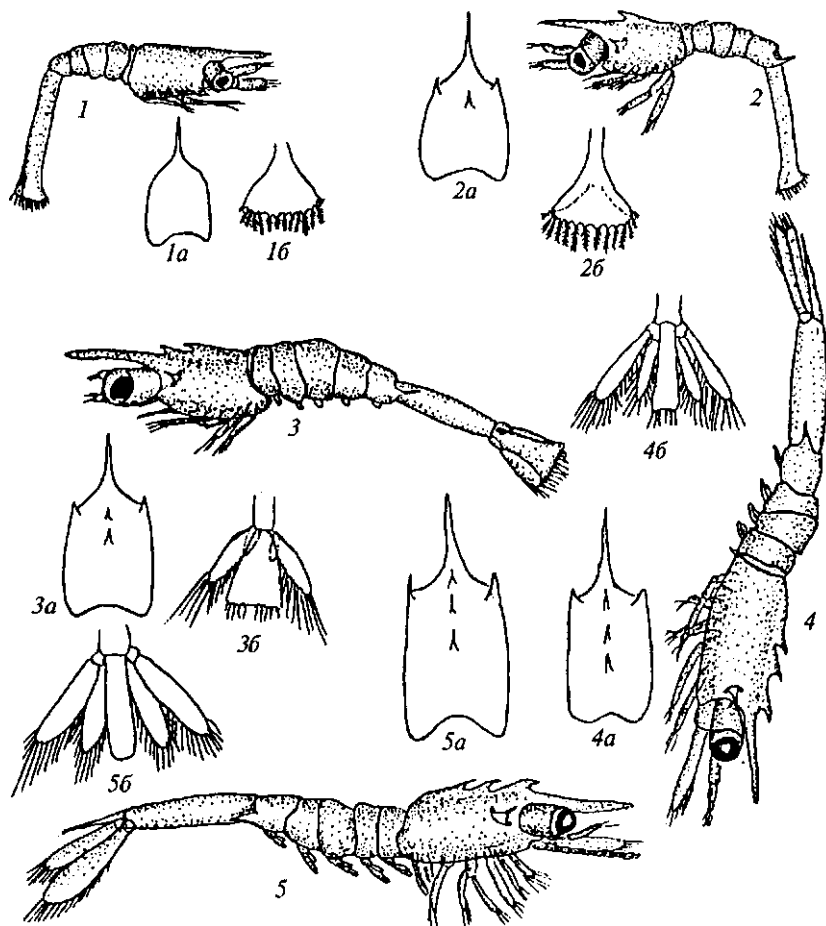


Рис. 103. Личинки *Palaemonetes pectinatus*:

1-5 — зоеа-1-5; 1a-5a — дорсальный вид карапакса зоеа-1-5; 1b-5b — тельсон зоеа-1-5

ных шипа на карапаксе. Рострум прямой или слегка наклонен вниз, относительно широкий у основания. Первая пара антенн в начале развития заканчивается хорошо развитой перистой и четырьмя маленькими простыми щетинками; у последующих стадий количество щетинок резко возрастает и появляются шипы у основания. Вторая пара антенн двуветвистая, состоит из короткого эндоподита со щетинкой и более длинного экзоподита, заканчивающегося четырьмя члениками у особей первых двух стадий развития; у старших личинок экзоподит одночленистый, заканчивающийся шипом на переднебоковом крае; экзоподит разделен на членики и в конце метаморфоза превышает антеннальную пластинку. Эндоподиты второй пары максилл с двумя щетинками, но их может быть и больше. Все три пары максиллопед достаточно развиты, начиная с первой стадии; эндоподиты их короче экзоподитов, трехчленистые в начале развития, на пятой стадии количество члеников увеличивается до пяти. Зачатки двуветвистых переопод (последняя пара одноветвистая) появляются уже на первой стадии. Последняя пара переопод разделяется на членики на третьей стадии развития.

Абдомен гладкий у личинок первой стадии, у всех последующих стадий последний абдоминальный сегмент заканчивается парой мощных латеральных шипов. Редуцированные плеоподы появляются у личинок третьей стадии. Тельсон длинный, расширен на конце, задний край слегка выпук-

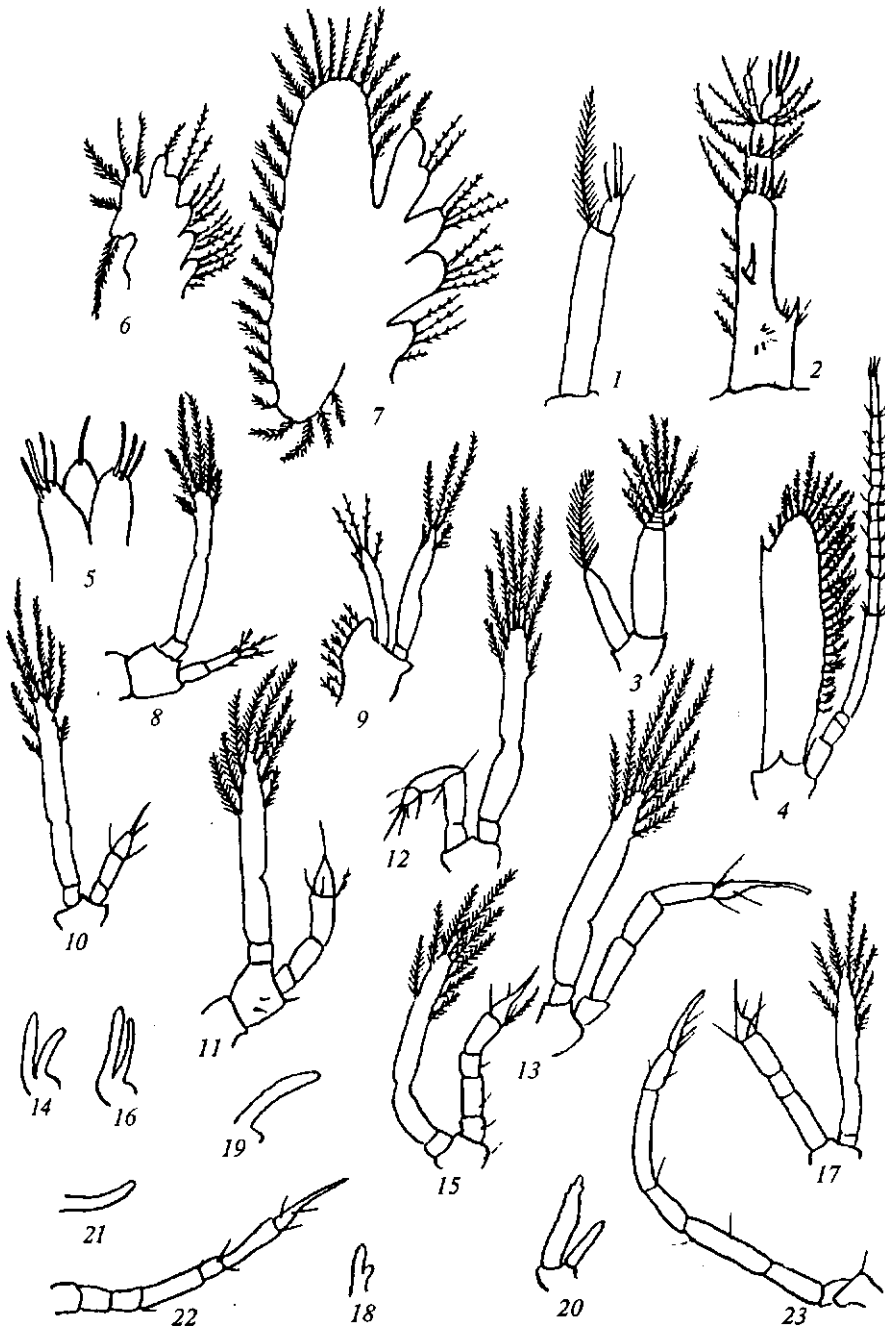


Рис. 104. Придатки тела личинок *Raiaetop acivregesh*:

1 — первая антенна зоа-1; 2 — первая антенна зоа-5; 3 — вторая антенна зоа-1; 4 — вторая антенна зоа-5; 5 — первая максилла зоа-1; 6 — вторая максилла зоа-1; 7 — вторая максилла зоа-5; 8 — первая максиллопеда зоа-1; 9 — первая максиллопеда зоа-5; 10 — вторая максиллопеда зоа-1; // — вторая максиллопеда зоа-5; 12 — третья максиллопеда зоа-1; 13 — третья максиллопеда зоа-5; 14, 15 — первая переопода зоа-1-2; 16, 17 — вторая переопода зоа-1-2; 18 — третья переопода зоа-4; 19 — четвертая переопода зоа-3; 20 — четвертая переопода зоа-5; 21, 22 — пятая переопода зоа-2-3; 23 — пятая переопода зоа-5

лый или прямой, вооружен 14 перистыми щетинками в начале развития и шестью в конце. Одноветвистые уropоды появляются на третьей стадии и становятся хорошо развитыми на четвертой.

О к р а с к а . Многочисленные мелкие хроматофоры рассеяны равномерно по всему телу, глаза голубые; большие ярко-красные хроматофоры имеются на глазных стебельках, жгутах антенн и у основания роострума.

Р а с п р о с т р а н е н и е и э к о л о г и я . Вид широко распространен у восточного побережья Атлантического океана от юго-западной части Норвегии до Северной Африки. Был многочисленным у берегов Дании, Швеции, Германии, в северо-западной части Черного моря. Имеются сведения, что в перечисленных районах издавна использовался промыслом (Макаров, Пилявская, 1951; Jensen, 1958; Holthuis, 1980).

У берегов Дании креветки многочисленны в мелководных фиордах (Hagerman, Weber, 1980), где предпочитают заросли макрофитов, встречаются в Балтийском море (Zmudzinski, 1961).

На широкое распространение *P. adspersus* в Черном море указывали многие исследователи. Так, упоминание об этом виде мы находим еще в работах В.К. Совинского (1882), В. Чернявского (1884) и М.Ф. Калишевского (1905). Позже С.А. Зернов отметил, что *P. adspersus* является типичным представителем зарослей зоостеры, половозрелым становится в начале весны, летом и осенью. Изучая количественное распределение зообентоса Каркиницкого залива, Л.В. Арнольди (1949) писал, что *P. adspersus* в заливе занимает все биоценозы. На большое количество креветок *P. adspersus* в Тендровском заливе указал С.Б. Гринбарт (1968).

Если в 1905 г. М.Ф. Калишевский, описывая распространение десятиногих раков, привел данные о нахождении *P. adspersus* в Атлантическом океане, в Средиземном, Северном, Адриатическом и Черном морях, отметил, что вид отсутствует в Каспии и Арале, то Е.Н. Куделина (1951) сообщила, что с 1939 г. зоопланктон Каспийского моря обогатился личинками этого вида, акклиматизирован он там был в 1930 г. Исследования в Каспийском море показали, что *P. adspersus* там образует значительные концентрации и имеет большое значение как кормовая база для рыб. В Каспийском море креветка *P. adspersus* может приобрести настолько уродливую форму (Касымов, Пятакова, 1973), что это позволило ошибочно выделить ее в отдельный вид (Фан Хыудык, 1971), который был назван *Palaemon follirostris*.

Широко распространена эта креветка и в Аральском море. В Азовском море также встречается повсеместно (Ляхов, 1951). Таким образом, вид заселяет все южные моря.

Наши наблюдения подтверждают широкое распространение *P. adspersus* в Черном и Азовском морях. При этом следует отметить, что эта форма является массовой во многих лиманах Северо-Западного Причерноморья, особенно таких, как Хаджибейский, Сухой, Григорьевский, Тилигульский и Березанский, где численность может достигать нескольких тысяч экземпляров на 1 м². Широкое распространение креветок можно наблюдать в Чатырлыцком, Красноперекопском, Джарылгачском, Тендровском и Егорлыцком заливах, а также в Жебриянской бухте.

Личинки в наших нейстонных и планктонных сборах встречались как в Черном, так и в Азовском морях на всех стадиях развития. Съемка, произведенная в июле—августе 1965 г., показала, что особи на ранних стадиях развития встречаются преимущественно в прибрежных районах моря. Так, в районе, расположенном несколько севернее устья Дуная, в июле попадаются в относительно небольших количествах, где их численность в приповерхностных горизонтах моря может составлять 4,4—19,6 экз./м³.

Рис. 105. Распределение (экз./м³) личинок стадий Рагаеоп аа^регеиБ у поверхности воды в Казантипском заливе: а - 0-5, б - 5-25, в - 25-45 см. Стадии развития: 1 - I, 2 - II, 3 - III, 4 - IV, 5 - мизис

Эти личинки были преимущественно на второй и третьей стадиях развития. В это же время в центральной области северо-западной части моря обнаружен лишь 1 экз. на мизидной стадии над глубиной 65 м в микрогоризонте воды 0—5 см при температуре 20,5 °С. В первой половине августа личинки встречались единичными экземплярами в районе Ялы и Анапы.

Обработка проб, собранных в летних экспедициях 1967 и 1968 гг., показала, что наиболее богаты личинками Р. азрегеш акватории моря, прилегающие к Тендровскому заливу, а также воды Одесского залива. Воды Кавказского побережья, начиная от Новороссийска, характеризовались полным отсутствием этого вида.

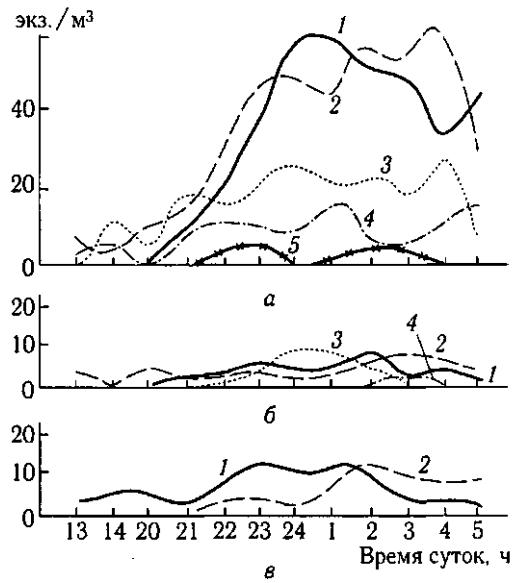
Пробы, собранные в августе 1969 г. в западной части моря, показали, что личинки в массовом количестве попадают преимущественно ночью у Болгарского побережья на станциях, расположенных над глубиной менее 100 м.

Пробы, собранные в Азовском море в августе 1965 г., свидетельствуют, что личинки Р. аскрепшз в этом водоеме также не встречаются в центральных областях; они в большом количестве попадались в планктонно-нейстонную сеть лишь на станциях, выполненных ближе к берегу. В пробах, собранных 12.УШ в Казантипском заливе над глубиной до 10 м при температуре воды 24 °С, личинки встречаются круглосуточно на всех стадиях развития. Суточная динамика численности на этой станции представлена на рис. 105.

В Казантипском заливе у поверхности воды явно преобладали личинки на ранних стадиях развития. Личинки первой стадии появлялись в уловах вечером начиная с 21.00. При этом их численность резко возростала с наступлением темноты, утром, после восхода солнца, она несколько падала. Численность личинок на второй стадии развития почти такая же, как и на первой, но в верхнем 5-сантиметровом слое воды они встречались и в дневные часы. Личинки третьей и четвертой стадий сравнительно в меньших количествах попадались в уловах на протяжении суток, их суточная ритмика была выражена очень слабо.

В горизонте воды 5—25 см личинки присутствовали преимущественно на первых трех стадиях развития, личинка на четвертой стадии была обнаружена лишь однажды в 3.00. В этом горизонте воды в дневные часы были личинки только на второй стадии развития. Пик встречаемости личинок на третьей стадии приходился на полночь.

При облове горизонта 25—45 см выяснилось, что личинки здесь присутствуют на протяжении суток только на первой и второй стадиях развития, причем особи первой стадии появлялись в уловах с наступлением сумерек.



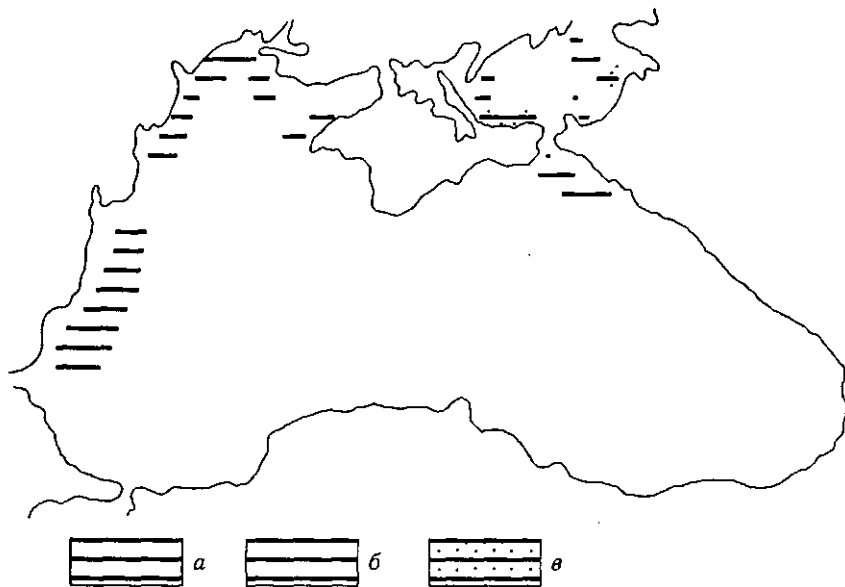


Рис. 106. Распределение личинок Раїаеіоп аскрегеш в Черном и Азовском морях по наблюдениям 1966—1970 гг.:

а — до 10, б — 10-50, в — более 50 экз./м⁵

Пробы, собранные в 1965—1969 гг., показали, что у поверхности воды Черного моря личинки преобладают в западной части. Особенно богаты личинками северо-западная часть Черного моря и Азовское море (рис. 106). Полностью свободными от личинок оказались акватории, прилегающие к Южному берегу Крыма, а также участок у побережья Кавказа восточнее Новороссийска. Географическое распределение личинок *P. аёзрегзш* в Черном и Азовском морях совпадает с распределением их родительских форм (рис. 106).

Постоянные наблюдения в Тендровском заливе свидетельствуют, что у Тендровской косы личинки преимущественно второй стадии развития у поверхности воды начали появляться в конце мая при температуре воды 16 °С. При этом можно было наблюдать явно выраженное увеличение их в уловах в июне и особенно в июле. В этот период года встречались личинки, как правило, второй и третьей стадий развития. Рекордный улов планктонно-нейстонной сетью (972 экз./м³) был отмечен нами у поверхности во-

Распределение (экз./м³) личинок Раїаеіоп аїврегвїв

Горизонт лова, см	Стадия развития	Дата					
		06.V	30.V	01.VI	02.VI	12.VI	01.VII
0—5	Вторая	0	0	2,4	4,1	11,6	27,7
5—25		0	1,1	2,7	2,6	7,1	13,6
25—45		0	0	3,2	0	5,6	9,4
0—5	Третья	0	0	1,4	5,9	4,9	7,2
5—25		0	0	0	3,2	1,1	2,4
25—45		0	0	0	2,4	3,2	6,5
0—5	Четвертая	0	0	0	0	0	0
5—25		0	0	0	0	0	0
25—45		0	0	0	0	0	0

Рис. 107. Суточная динамика численности (экз./м³) личинок *Palaemon adspersus* в Тендровском заливе: а — II стадия, б — III стадия; / — 0—5 см, 2 — 5—25, 3 — 25—45 см

ды П.VIII 1969 г. в ночное время суток при температуре 23 °С и полном штиле.

В большинстве случаев личинки *P. adspersus* приурочены к приповерхностному биотопу пелагиали 0—5 см. Средние данные, выраженные в процентах всего облавливаемого слоя воды 0-45 см, приводятся в табл. 14 и 15.

На суточной станции, выполненной 11.VII 1969 г. в Тендровском заливе, в приповерхностных горизонтах воды личинки присутствовали как ночью, так и днем (табл. 15).

Представление о распределении личинок *P. adspersus* в Тендровском заливе в течение суток дает рис. 107. В микрогоризонте 0—5 см особи второй стадии развития встречались в сравнительно небольших количествах (днем 14—92 экз./м³), максимум (до 630 экз./м³) наблюдался с наступлением темноты. Примерно такая же картина распределения личинок в течение суток наблюдалась и в нижележащих горизонтах 5—25 и 25—45 см, с той лишь разницей, что количество особей было меньше в 2 раза в микрогоризонте 5—25 см и в 4 раза в микрогоризонте 25—45 см.

Количество личинок на третьей стадии развития было меньшим, чем на второй. Картина их распределения у поверхности воды, в общем, сходна с таковой второй стадии; отличия заключались в том, что в среднем и нижнем ярусах в светлое время суток наблюдалась несколько большая их численность.

Представляет интерес то обстоятельство, что в июле 1969 г. в прибрежной зоне Тендровской косы на расстоянии нескольких сантиметров от берега в большом количестве (около 1 тыс. экз./м²) у самого дна можно было наблюдать половозрелых особей *P. adspersus*, представленных преимущественно самками, имеющими яйца под абдоменом. Очевидно,

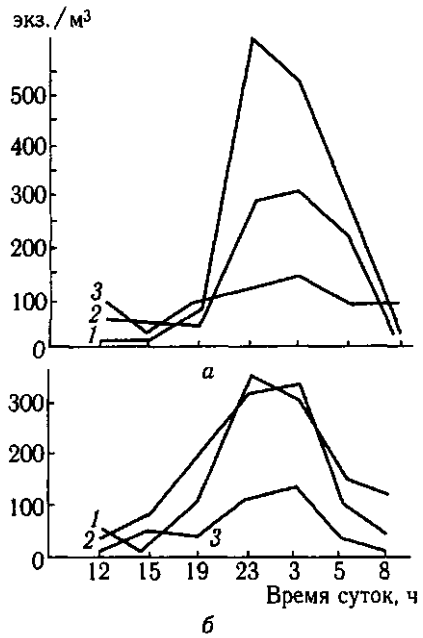


Таблица 14
в Тендровском заливе в период с мая по июль 1969 г.

исследования

02.VII	03.VII	04.VII	05.VII	06.VII	07.VII	10.VII	П.VII
18,5	68,6	23,2	142,8	146,1	14,3	69,0	86,3
9,8	51,0	13,6	94,2	172,3	29,0	62,8	75,5
14,2	24,3	15,0	50,7	9,9	17,3	30,5	49,2
24,4	29,6	3,2	41,3	44,8	23,0	99,1	104,5
19,5	26,3	44,8	32,1	25,3	64,7	58,3	176,2
12,7	6,5	17,3	15,2	17,0	59,2	17,0	48,1
0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	1,4	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0

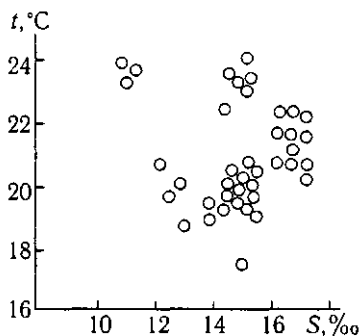


Рис. 108. t, S -диаграммы встречаемости личинок *P. adspersus* в Черном и Азовском морях

Таблица 15
Суточное распределение (%) личинок *Palaemon* аэзрегэиз по горизонтам и стадиям развития в Тендровском заливе

Горизонт лова, см	День		Ночь	
	Вторая стадия	Третья стадия	Вторая стадия	Третья стадия
0—5	48,5	37,0	56,4	46,8
5—25	36,1	43,4	29,0	46,7
25—45	15,4	19,6	14,6	6,5

креветки во время нереста придерживались прибрежной полосы, где на мелководье более интенсивно нагревается вода. У многих особей яйца были с пигментными пятнами, что характеризует стадию выклева. Ясно, что личинки в это время выклевывались из яиц. Параллельно с наблюдением в этом же месте был произведен облов нейстона, в результате чего выяснилось, что личинки на первой стадии у поверхности воды отсутствовали. Тогда была предпринята попытка получить личинок искусственным путем и проверить их реакцию на выбор биотопа. Для этого самок со зрелыми яйцами, готовыми к выклеву, помещали в белый пластмассовый сосуд, наполненный водой. При сильном встряхивании сосуда происходит преждевременный выклев личинок, которые видны невооруженным глазом. Осторожно и медленно выливая воду из сосуда непосредственно в море, можно наблюдать, как личинки сразу же устремляются на дно, выполняя зигзагообразные движения. Погибшие личинки обладают нейтральной плавучестью. Таким образом, из всего сказанного можно предположить, что только что выклюнувшиеся личинки *P. adspersus* проявляют отрицательный фототаксис и придерживаются придонного слоя воды. Большинство личинок находятся у поверхности только после превращения во вторую стадию.

На основании построения t, S -диаграмм для личинок *P. adspersus* можно сделать вывод, что они обладают относительно большой эвригалинностью — встречаются при солесности морской воды 11,5—17,8 ‰. Температура воды, при которой найдены личинки этого вида, колеблется от 15,8 до 24,2 °C (рис. 108).

Из литературных источников известно (Долгопольская, 1948), что в районе Севастополя личинки *P. adspersus* встречаются с мая до середины октября при температуре воды 13,5—25,5 °C.

Palaemon serranas Pennant, 1777 — палеомон пилообразный (рис. 109—112)

Syn.: *Melicerta triliania* Risso, 1816; *Cancer captivas* Nordo, 1847; *Palaemon trilianus* Risso, 1826; *Milne edwards*, 1837; *Heller*, 1863; Чернявский, 1884; *Leander latrelilianus* (с вариациями *intermedia*, *aberrans*) Чернявский, 1884; *L. triellianus* Adensamer, 1898; Вълканов, 1957; *L. serratus* Sharp, 1893; *Palaemon serratus* Gimens, 1922; *P. oratelli* Monod, 1931; *P. serratus* Baöesco, 1967; Кобякова, Долгопольская, 1969. Личинки: *Leander serratus* Kurian, 1956; Bourdillon-Casanova, 1958; Fineham, 1938.

Названия ФА О: Common prawn (англ.), Bouquet (фр.), *Samarón común* (исп.).

Местные названия: Gruntvannsreke (Норвегия), Sagegarnelle (ФРГ), Common prawn (Британские острова), Bouquet, Crevette rose (Франция), Gambaru russu (Монако), Smaçao (Португалия), Samarón (Испания), Gambero sega, Gambero delle rocce, Gamberetto, Palemone (Италия), Gambli (Мальта), Cozica obicna (Югославия), Gembri (Тунис), Qarzan (Израиль), Take (Турция).

Карапакс снабжен довольно развитым рострумом, прямым и или слегка наклоненным вниз. По длине рострум слегка превышает скафоцериты, раздвоен на конце и снабжен семью — девятью шипами на верхнем крае и четырьмя-пятью — на нижнем. Шипы на роструме направлены вперед, высокие и острые. Щупики мандибул трехчленистые. На базисе экзоподита имеется пара хорошо развитых отростков с внутренней стороны. Сросшаяся часть наружного короткого жгута второй пары антенн короче свободной части, конец жгутика немного превышает рострум. У основания второй пары антенн имеются хорошо развитые шипы, пластинчатая часть скафоцеритов превышает наружный шип. Первый переопод тонкий, заканчивается клешней, второй — самый длинный и массивный, превышает длину рострума, его клешни значительно длиннее карпуса, пальцы составляют около половины длины всей клешни и длиннее карпуса.

Абдомен менее развит по сравнению с *Palaemon elegans* и *P. adspersus*. Тельсон заканчивается десятью шипами. Экзоподиты плеоподов снабжены 14 щетинками.

Максимальная длина 110 мм, максимальная масса 12 г.

Личинки в процессе метаморфоза за 15—29 сут проходят девять стадий развития (Fincham, 1983). В нашем материале восемь стадий. По сравнению с другими видами рода *Palaemon* личинки отличаются ботшими размерами. Уже на первой стадии они достигают длины 3,2 мм, в конце метаморфоза вырастают до 6,5 мм. Карапакс на первой стадии без шипов, глаза на коротких глазных стебельках. У личинок второй стадии появляется один дорсальный шип, третьей — два, четвертой — три; пара супраорбитальных шипов присутствует у всех особей, начиная со второй стадии.

В начале развития антенны заканчиваются перистой щетинкой, на второй и у всех последующих стадий они становятся трехчленистыми, со мно-

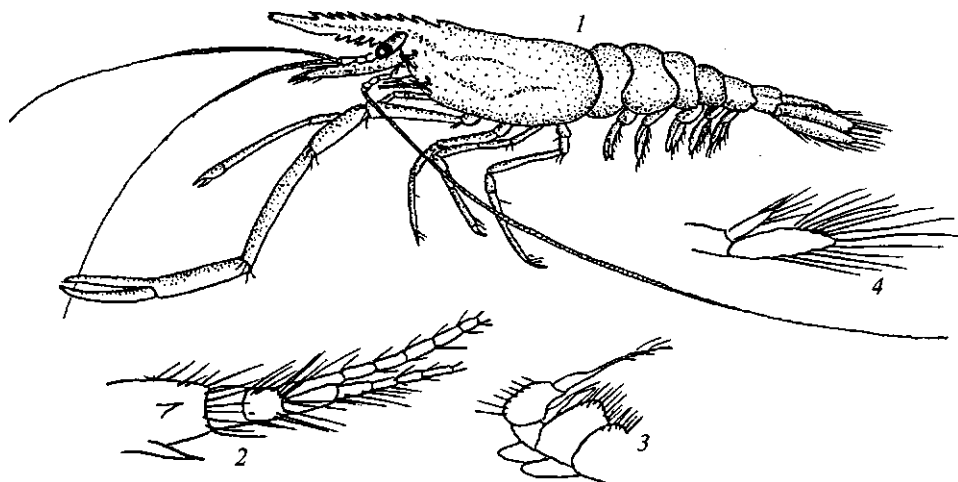


Рис. 109. *Palaemon serratus*:

/ — общий вид, 2 — первая антенна, 3 — первая максиллопеда, 4 — первая плеопода

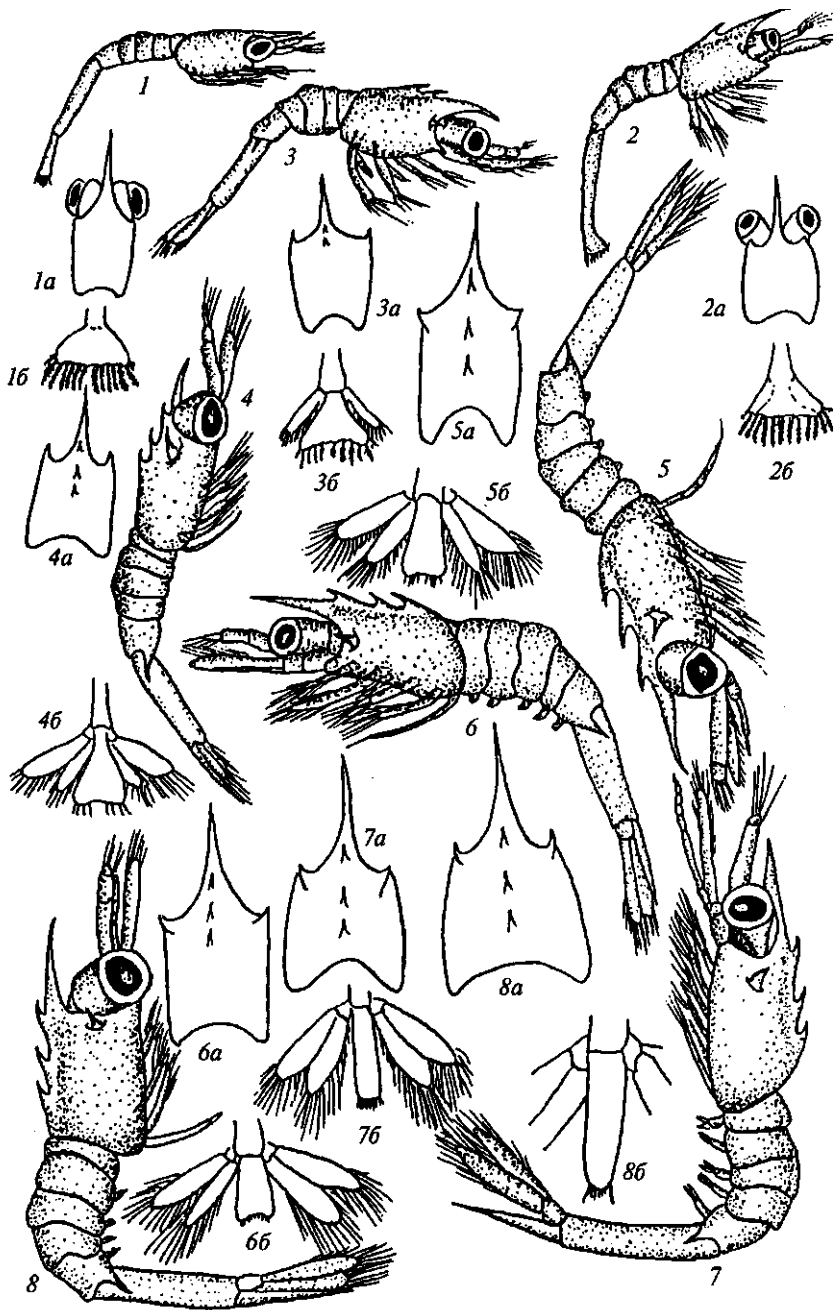


Рис. 110. Личинки Раїаетоп ієттаШв:

1-8 — зоза-1 — 8; 1a-8a — дорсальний вид карапакса зоза-1 — 8; 16-86 — тельсон зоза-1 — 8

жеством как простых, так и перистых щетинок; на четвертой стадии у основания антенн вырастают хорошо развитые шипы. На первых двух стадиях скафоцериты второй пары антенн подразделены на пять члеников на дистальном конце, к которым прикреплены 10—13 перистых щетинок; эндоподиты одночленистые, заканчивающиеся большой перистой щетинкой. В дальнейшем членистость скафоцеритов исчезает, дистальные края их закругляются, увеличивается количество члеников на эндоподитах до девяти

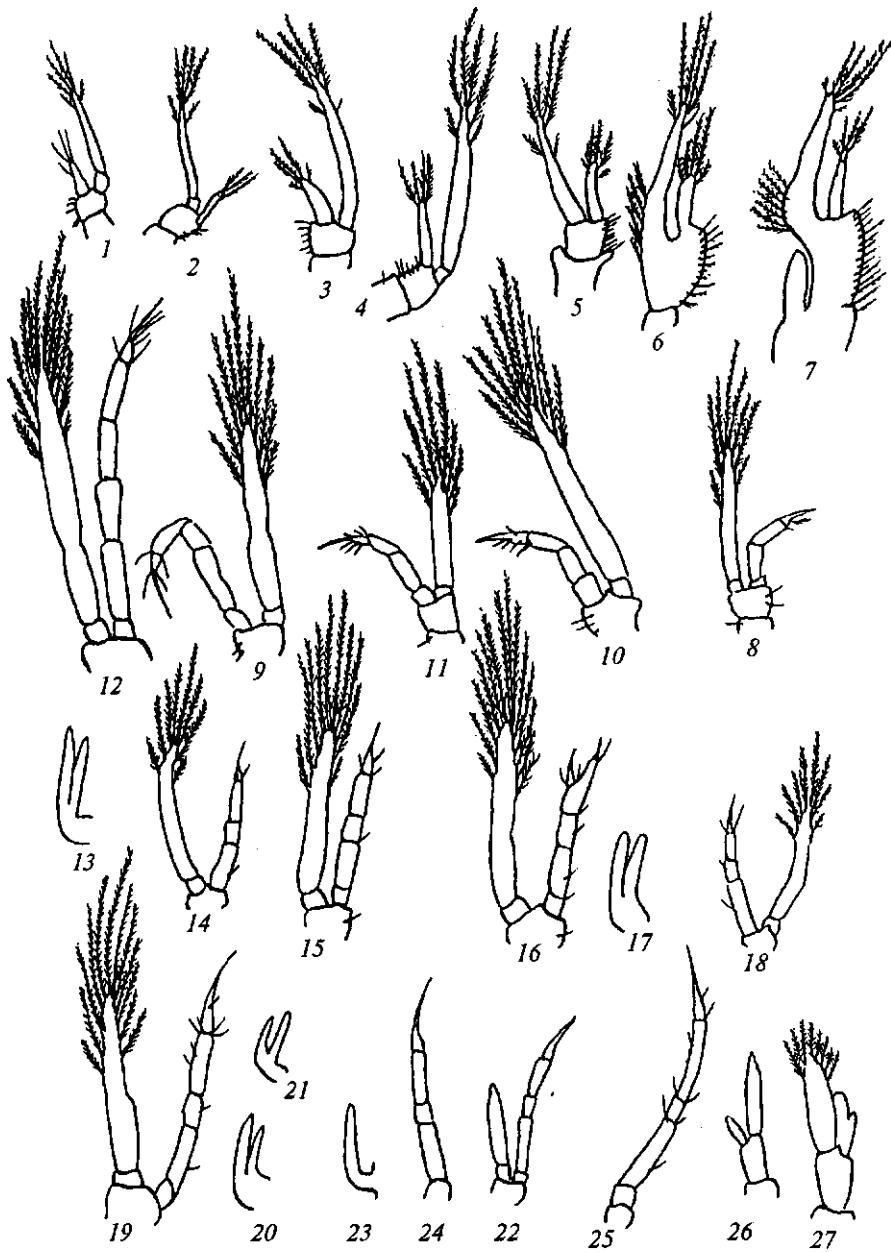


Рис. 111. Придатки тела личинок *Palaemon serratus*:

1-3 — первая максиллопеда зоэа-1-3; 4-7 — первая максиллопеда зоэа-5 — 8; 8 — вторая максиллопеда зоэа-1; 9 — вторая максиллопеда зоэа-3; 10 — вторая максиллопеда зоэа-8; 11 — третья максиллопеда зоэа-1; 12 — третья максиллопеда зоэа-8; 13, 14 — первая переопода зоэа-1-2; 15 — первая переопода зоэа-4; 16 — первая переопода зоэа-8; 17, 18 — вторая переопода зоэа-1-2; 19 — вторая переопода зоэа-8-2; 20 — третья переопода зоэа-3; 21 — четвертая переопода зоэа-5; 22 — четвертая переопода зоэа-5; 23, 24 — пятая переопода зоэа-3-4; 25 — пятая переопода зоэа-8; 26 — первая плеопода зоэа-8; 27 — пятая плеопода зоэа-8

в конце метаморфоза. Первая пара максилл на базисах и коксах содержит простые щетинки. Эндоподиты второй пары максилл вооружены тремя щетинками. Эндоподиты максиллопед короче экзоподитов на всех стадиях развития и заканчиваются тремя — пятью простыми щетинками. В конце метаморфоза первая пара максиллопед с хорошо развитым выростом у ос-

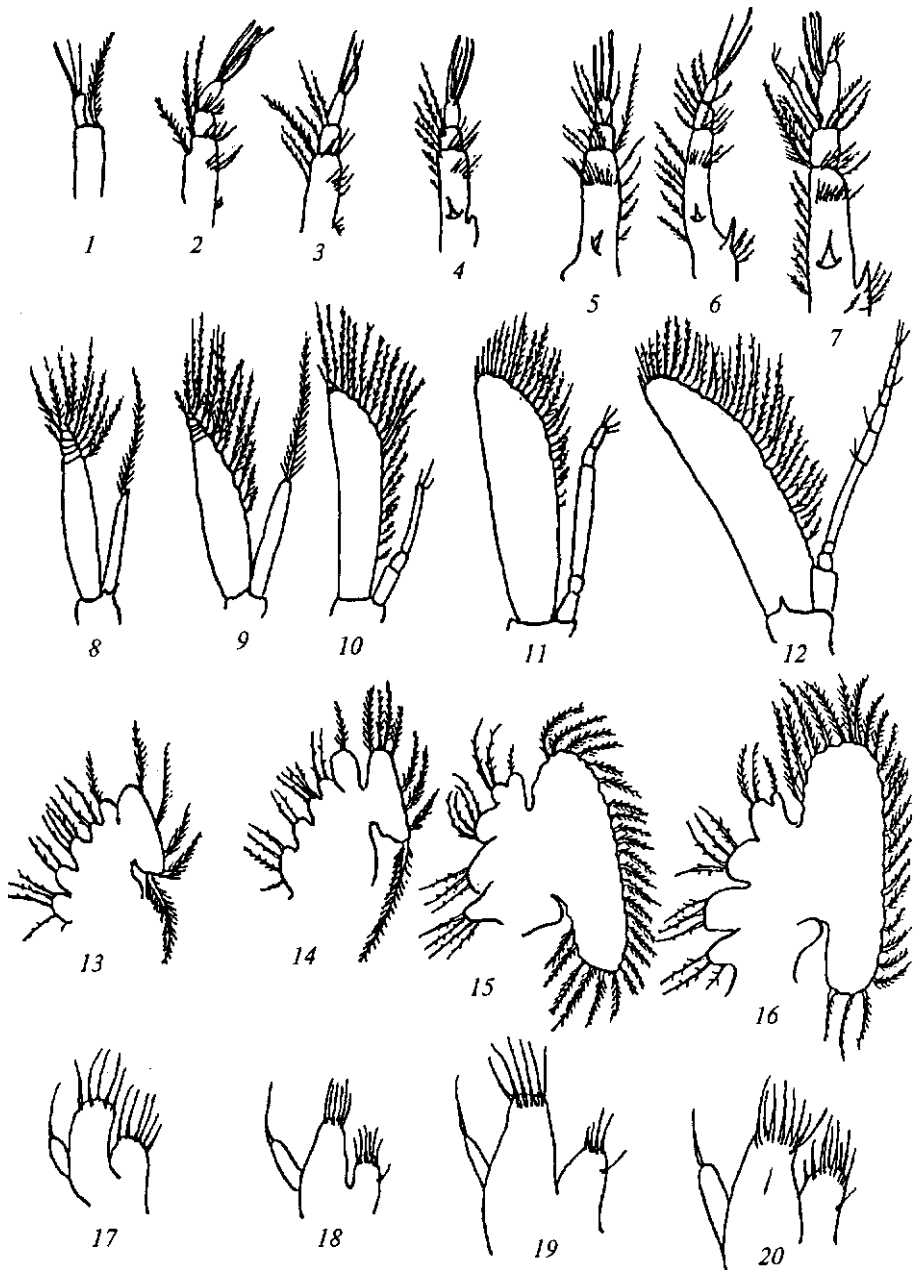


Рис. 112. Придатки тела личинок *Palaemon serratus*:

1—5 — первая антенна зоа-1—5; 6, 7 — первая антенна зоа-7—8; 8—10 — вторая антенна зоа-1—3; // — вторая антенна зоа-6; 12 — вторая антенна зоа-8; 13, 14 — вторая максилла зоа-1—2; 15 — вторая максилла зоа-6; 16 — вторая максилла зоа-8; 17, 18 — первая максилла зоа-1—2, 19 — первая максилла зоа-5; 20 — первая максилла зоа-8

нования. Зачатки двуветвистых переопод первой и второй пар появляются уже на первой стадии развития, на последующих стадиях вполне сформированные эндоподиты лишь немного короче экзоподитов. Переоподы третьей и четвертой пар появляются на третьей стадии, но все же они редуцированы; полное их формирование наблюдается у личинок пятой — восьмой стадий. Зачатки последней пары переопод в виде одночленистого и одноветвистого отростка наблюдаются у личинок третьей стадии, у особей чет-

вертой и последующих стадий они четырех-пятичленистые и заканчиваются коготком.

Абдоминальные сегменты нормально развиты, последний из них характеризуется наличием сильных шипов, направленных назад. Зачатки плеопод появляются на пятой стадии, в конце метаморфоза они полностью сформированы. У личинок первой стадии задний край тельсона почти прямой, вооружен 14 перистыми щетинками; начиная с третьей стадии, задний край тельсона вогнут, на двух последних — выпуклый.

О к р а с к а характеризуется наличием красно-оранжевых хроматофоров, расположенных на карапаксе и абдомене (Bourdillon-Casanova, 1958).

Длина тела достигает 85 мм.

Р а с п р о с т р а н е н и е и э к о л о г и я . Вид распространен у побережья Восточной Атлантики от Британских островов на севере до Западной Африки на юге. Встречается в Средиземном и Черном морях. В Черном море *P. serratus* можно отнести к редким животным. В литературе описаны лишь единичные находки. Так, найдена креветка в 1 экз. у порта Мичурин (Bacesso, 1967), в 1 экз. длиной 9,8 см в 70 милях северо-западной Босфорского пролива (Булгурков, 1963). Отмечен на побережье Крыма, в Варненском и Сухумском заливах (Кобякова, Долгопольская, 1969).

В наших материалах 1 экз. (самец) длиной 5,7 см был пойман у мыса Калиакра на глубине около 7 м в дночерпательной пробе. Из этого можно предположить, что *P. serratus* зарывается в грунт и ведет скрытый образ жизни.

Личинки в Адриатическом море встречаются в прибрежных водах с февраля по октябрь, максимум встречаемости в планктоне наблюдается с июня по август (Kugian, 1956). В Средиземном море период кладки яиц очень растянут. Так, у Неаполя яйценосных самок находили зимой, в Марсельском заливе они встречаются в июле, хотя личинки там обнаруживаются сравнительно редко на протяжении большей части года (Bourdillon-Casanova, 1958). Сведений о встречаемости личинок в Черном море, по литературным данным, не имеется. В наших сборах личинки *P. serratus* были обнаружены в ловах с помощью малого нейстонного трала в 2 милях от Днестровского лимана. Данная проба содержала 49 экз. личинок на всех стадиях развития. Присутствие личинок на первой стадии свидетельствует о том, что они не мигрировали из отдаленных районов, а массовый нерест происходил где-то поблизости.

СЕМЕЙСТВО CRANGONIDAE НА WORTH, 1825 - КРАНГОВЫЕ

Рострум (если он есть) короткий, дорсально уплощен и лишь немного выступает за передний край карапакса. Глаза небольшие. Мандибулы без молярного отростка, щупик также отсутствует. Первая пара переопод с ложной клешней, массивная, вторая — немного тоньше, такая же или полностью отсутствует. Экзоподиты и эпиподиты отсутствуют на второй — пятой парах переопод. Дактилусы простые, карпус не подразделен.

Л и ч и н к и . По наблюдениям Р.Р. Макарова (1966), личинки семейства Crangonidae характеризуются следующей совокупностью признаков. Карапакс лишен шипов, но его верхний край обычно зубчатый. Рострум всегда имеется, но у разных видов он различной формы — игловидный, прямой или загнутый вверх. Скафоцериты второй пары антенн не подразделяются на членики. Переоподы несут экзоподиты только на первой паре и клешни на первых двух парах. Третий абдоминальный сегмент иногда

имеет дорсальный шип или на втором-третьем абдоминальных сегментах имеются дорсальные кили. Пятый абдоминальный сегмент с латеральным шипом, что является признаком всех личинок этого семейства. Плеоподы одноветвистые и только на последней личиночной стадии несут эндоподиты в виде маленького бугорка. Тельсон никогда не бывает прямоугольным, с параллельными боковыми краями, он всегда постепенно расширяется книзу. Боковые края тельсона никогда не несут более одной пары шипов; по заднему краю на первой стадии шипов 14, на всех последующих их восемь пар. На послеличиночной стадии тельсон сужается к заднему краю, количество щетинок на нем уменьшается.

Личинки, проходящие укороченное развитие, имеют несколько иную последовательность в развитии конечностей. В частности, при вылуплении они уже с развитыми плеоподами и переоподами, в то время как уроподы у них еще не отчленились от тельсона.

Семейство состоит из 12 родов, включающих более 120 видов (De Man, 1920), большинство из которых живут в низких и высоких широтах в обоих полушариях. Однако встречаются виды, населяющие умеренные и тропические воды, а также большие глубины океана (Ortman, 1985). Промыслом используется 13 видов, принадлежащих к 5 семействам. Самым крупным видом можно считать *Sclerocrangon salebrosa*, который достигает длины 200 мм и используется промыслом в Беринговом и Охотском морях, а также в северной части Японского моря (Иванов, 1955; Кобякова, 1955). У берегов Кореи промыслом используется креветка *Argis lar*, достигающая длины 106 мм (Yoshida, 1941). Максимальная длина всех остальных промысловых видов 49-99 мм (Holthuis, 1980).

В Черном море семейство Crangonidae представлено 2 родами — Crangon и Pontophilus.

Таблица для определения родов Crangonidae

- 1(2). Карапакс с одним или двумя срединными шипами, супраорбитальные шипы отсутствуют. Вторая пара переопод значительно короче остальных Pontophilus
- 2(1). Вторая пара переопод немного длиннее или равняется длине остальных грудных ног Crangon

Л и ч и н к и (Долгопольская, 1969):

- 1(2). Рострум удлинённый, слегка заостренный. На третьем абдоминальном сегменте один дорсальный шиловидный вырост Crangon
- 2(1). Рострум короткий, расширен у основания. На третьем абдоминальном сегменте дорсальные шипы либо отсутствуют, либо их два Pontophilus

РОД CRANGON FABRICIUS, 1798 - КРАНГОН

Карапакс почти гладкий, с коротким рострумом, не имеющим зубцов или каких-либо других образований. Глаза выступают из-за карапакса, глазные стебельки тонкие. На карапаксе имеется один или два дорсальных шипа (у некоторых видов они отсутствуют); пара латеральных, антеннальных, бронхиостегнальных и птеригостенальных шипов всегда присутствует. Антеннальная пластинка резко заострена. Внутренний, или вентральный, шип на мерусе первой пары переопод присутствует или отсутствует. Вторая пара переопод с простой клешней. Четвертая и пятая пары переопод немного толще второй и третьей. Эндоподиты переопод (кроме первой пары)

двучленистые, без базальных придатков. Дактилусы слегка уплощены. Вентральные шипы на двух последних абдоминальных сегментах присутствуют или отсутствуют. Эндоподиты второй пары плеопод самца вооружены перистыми щетинками по краям и длиннее *appendix masculina*.

В результате последней ревизии (Заренков, 1965) род был разделен на 2 подрода.

ПОДРОД *NEOCRANGON* ZARENCOV, 1965 - НЕОКРАНГОН

На медиальной линии карапакса один шип, дорсальные кили четвертого абдоминального сегмента выражены хорошо, но не достигают заднего края этого сегмента. Артробранхий на третьей паре максиллопед отсутствует. Представители этого подрода распространены преимущественно в высоких широтах.

ПОДРОД *CRANGON* FABRICIUS, 1798 - КРАНГОН

На медиальной линии карапакса один шип, дорсальные кили четвертого абдоминального сегмента едва намечены или отсутствуют. Артробранхий на третьей паре максиллопед в редуцированном состоянии.

Личинки характеризуются отсутствием шипов на карапаксе, рострум в большинстве случаев короткий и также без шипов.

Представители подрода распространены как в теплых, так и в холодных морях.

Crangon crangon Linnaeus, 1758 — крангон обыкновенный (рис. 113—115)

Syn.: *Astacus crangon* Mfller, 1776; *Crangon vulgaris* Fabricius, 1798; *C. vulgaris* var. *maculosus* Зернов, 1913; *Crango vulgaris* Lamarck, 1801; *Crangon rubropunctatus* Risso, 1816; *C. maculosus* Rathke, 1837; Ульянин, 1872; Ворсеа, 1934; Вабеско, 1940; *C. maculatus* Marcusen, 1867; *C. maculosus brevirostris* Чернявский, 1884; *C. maculosus suchumica* Чернявский, 1884; *Steiracrangon orientalis* Чернявский, 1884; *C. crangon typicus* Doflein, 1900; *C. crangon mediterranea* Brashnicov, 1907; *C. crangon* Вабеско, 1967; Кобякова, Долгопольская, 1969. Л и ч и н к и : Bourdillon-Casanova, 1960; Williamson, 1960; Долгопольская, 1969; Dalley, 1980; Gurney, 1982.

Н а з в а н и я Ф А О : Common shrimp (англ.), Crevette grise (dpp.), Quisquilla (исп.).

М е с т н ы е н а з в а н и я : песчаная креветка (Украина), Carida de nisip (Румыния), Cali karidesi (Турция), Sandreke, Hestereke (Норвегия), Hestereje, Sandhest (Дания), Rákhast, Sandraka (Швеция), Nieta katkarapu (Финляндия), Nordseekrabbe, Krabbe, Granat, Kraut, Porre, Sanduhl (Германия), Garnaal, Neordseekrabbe, Garnaat, Garn (Нидерланды), Shrimp, Common shrimp, Brown shrimp (Англия), Crevette grise (Франция), Sauticot (Нормандия), Cabra, Camarao mouro, Camarao branco (Португалия), Quisquilla (Испания), Gamberetto grigio (Италия), Pieskorovna kozica (Югославия), Garida (Израиль).

Тело слегка сплющено дорсально. Рострум короткий, тупой, на конце небольшой желобок. Карапакс имеет мало выраженную скульптуру, на его переднем крае небольшое вздутие, которое как бы продолжает рострум. Шипы на карапаксе небольшие, эпигастральный шип и гепатические шипы находятся почти на одном уровне от переднего края. Мандибулы симметричные, без щупиков. Первая пара антенн короткая, вторая — с мощным скафоцеритом, заканчивающимся шипом на проксимальном конце. Жгулы антеннул тонкие и равняются 2/3 длины тела. Вторая пара максилл со щупиком. Первый переопод доходит до конца третьей пары максилло-

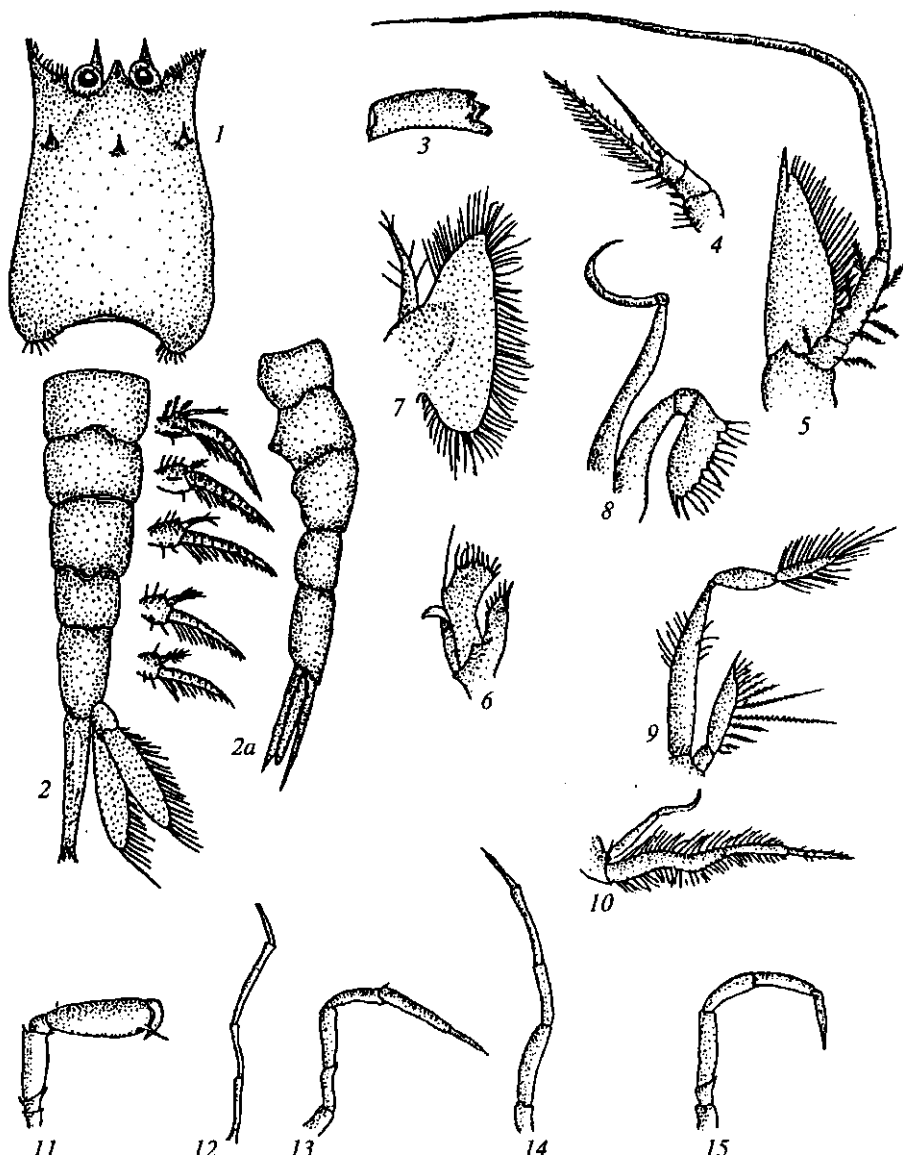


Рис. 113. Стагпоз стагпоз:

1 — карапакс; 2 — абдомен с тельсоном, дорсальный вид; 2a — абдомен, вентральный вид; 3 — мандибула; 4 — первая антенна; 5 — вторая антенна; 6 — первая максилла; 7 — вторая максилла; 8 — первая максиллопеда; 9 — вторая максиллопеда; 10 — третья максиллопеда; 11—15 — первая — пятая переоподы

пед, его ложная клешня почти в 3 раза длиннее ширины. Вторые и третьи переоподы тонкие, третья немного длиннее второй, четвертая и пятая толще второй и примерно равной длины с ней.

Абдомен без выраженной скульптуры. На тельсоне имеется небольшой желобок сверху. Тельсон вооружен двумя парами латеральных шипов и шестью шипами на дистальном конце. Уроподы почти такой же длины, как и тельсон.

Л и ч и н к и . Личиночных стадий пять, однако могут наблюдаться дополнительные линьки (Оигпеу, 1982). Рострум у ЛИЧИНОК первой стадии тонкий, узкий, у более поздних — расширен у основания. Глаза на коротких стебельках, немного короче рострума. Верхняя часть карапакса гладкая,

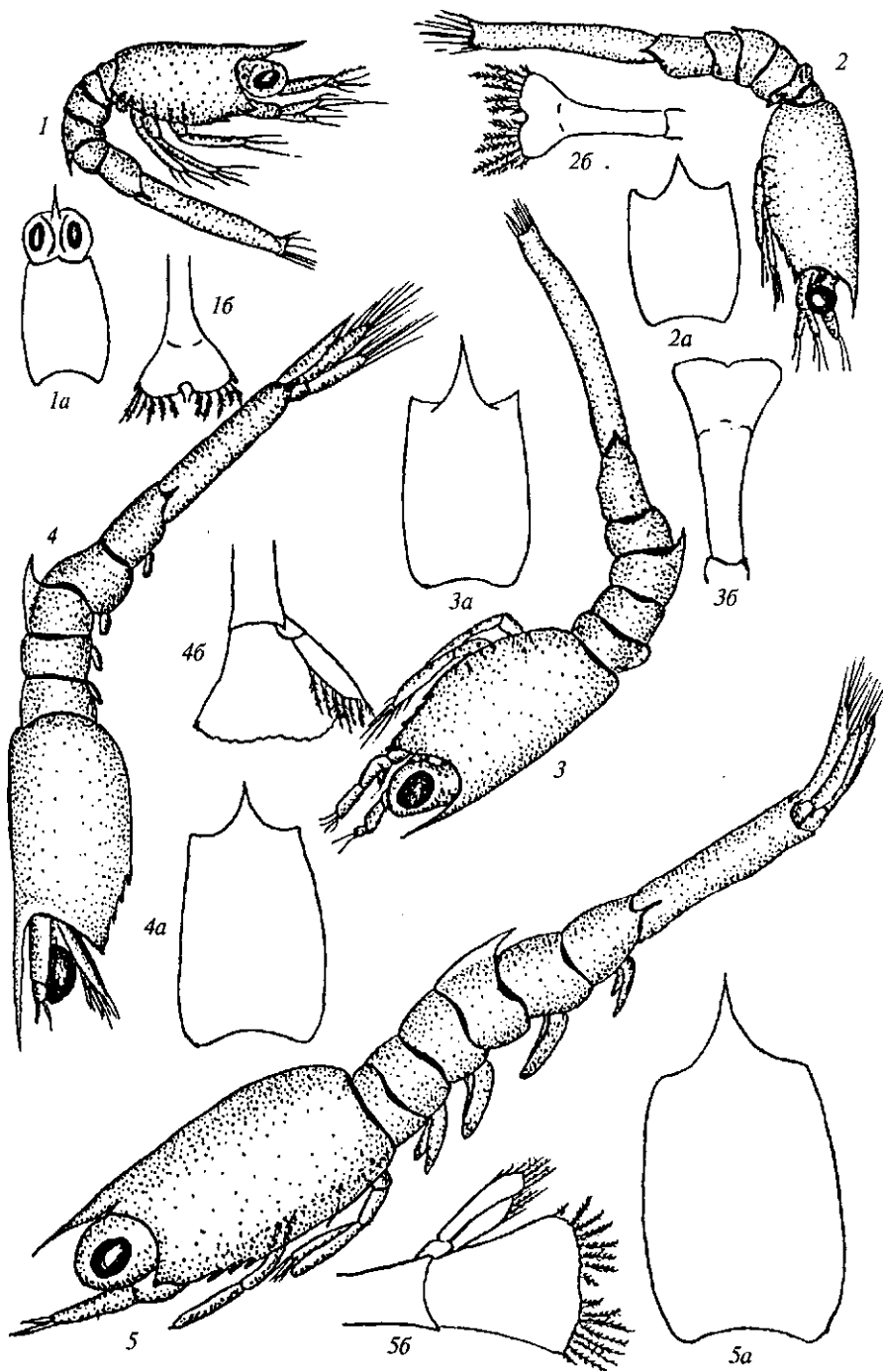


Рис. 114. Личинки Станет сгаг^оп:

1—5 — зоза-1—5; 1a—5a — дорсальный вид карапакса зоза-1—5; 16—56 — тельсон зоза-1—5

на переднебоковом крае имеются зубчики с нижней стороны. Первая пара антенн заканчивается перистой щетинкой и четырьмя эстетасками. Вторая пара антенн имеет широкий плоский экзоподит с 12—16 перистыми щетинками и одночленистый экзоподит, количество члеников которого на пятой стадии возрастает до трех. Мандибулы симметричные, с хорошо развитыми жующими и режущими частями. На коксах первых максилл имеется по

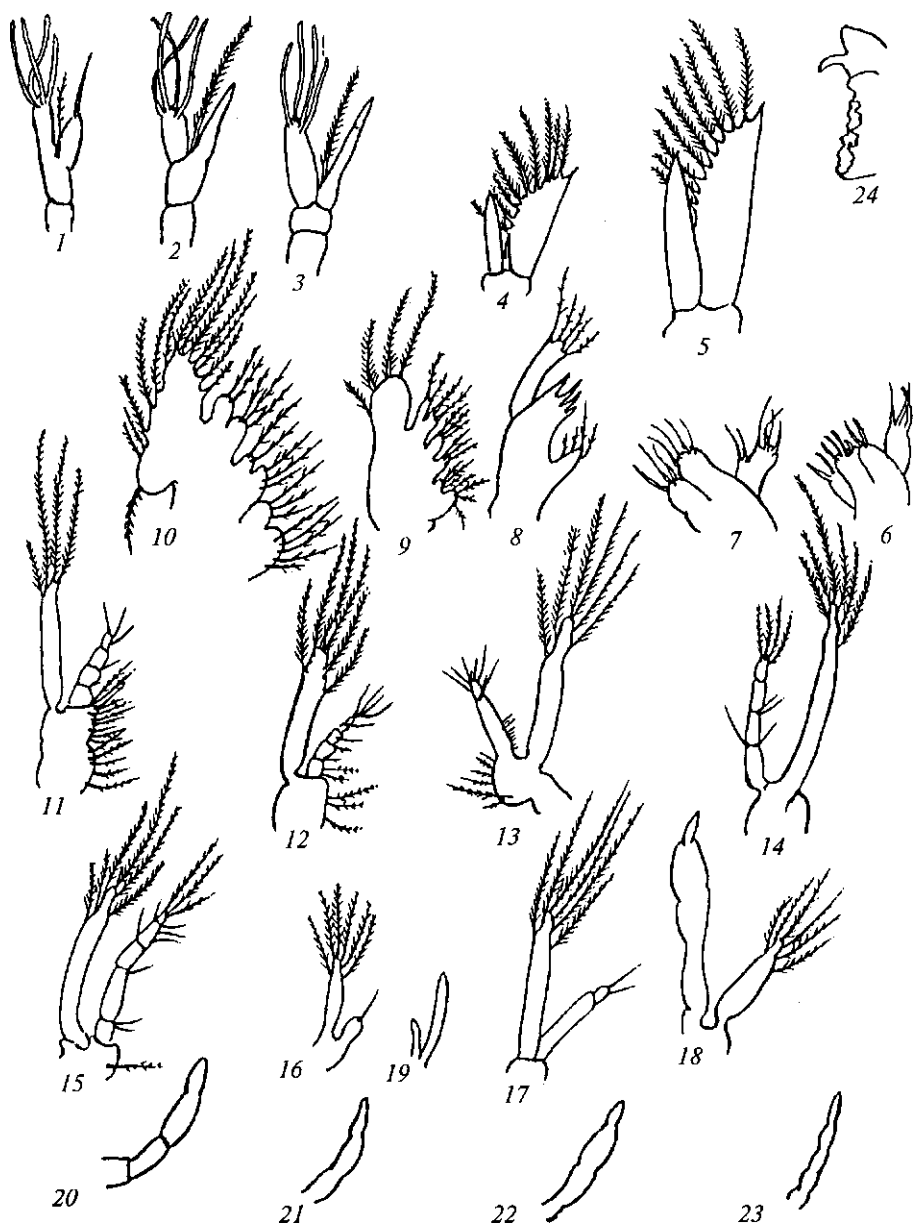


Рис. 115. Придатки тела личинок *Stenophanes sagittatus* оп:

1—3 — первая антенна зоа-1—3; 4 — вторая антенна зоа-1; 5 — вторая антенна зоа-5; 6—7 — первая максилла зоа-1—2; 8 — первая максилла зоа-5; 9 — вторая максилла зоа-1; 10 — вторая максилла зоа-5; 11 — первая максиллопеда зоа-1; 12 — первая максиллопеда зоа-5; 13 — вторая максиллопеда зоа-2; 14 — третья максиллопеда зоа-1; 15 — третья максиллопеда зоа-5; 16—18 — первая переопода зоа-3—5; 19 — вторая переопода зоа-3; 20 — вторая переопода зоа-5; 21 — третья переопода зоа-5; 22 — четвертая переопода зоа-5; 23 — пятая переопода зоа-5; 24 — мандибула зоа-3

семь простых щетинок. Вторая пара максилл состоит из двух лопастей, проксимальная лопасть вооружена шестью щетинками, дистальная — четырьмя; экзоподит вооружен пятью щетинками. Все три пары максиллопед двуветвистые, эндоподиты первых двух пар, состоящих из члеников, значительно короче таковых последней. Экзоподиты длиннее эндоподитов. Первая пара переопод на первых двух стадиях развития в зачаточном состоянии; их эндоподиты на третьей стадии двучленистые, на пятой — четырех-

членистые. Одноветвистые переоподы второй — четвертой пар появляются у личинок третьей стадии, все они членистые.

Абдомен с крыловидными выростами на первом сегменте, одним шипообразным выростом на третьем сегменте и латеральными шипами на пятом. Рудименты плеопод на всех абдоминальных сегментах. Тельсон веерообразный, с волнистым краем, вооружен 14 перистыми щетинками (у второй стадии их 16). Уроподы короче тельсона, внутренняя ветвь значительно короче наружной.

О к р а с к а взрослых экземпляров очень варьирует. Часто креветки абсолютно точно имитируют цвет субстрата. В Тилигульском лимане отмечались абсолютно черные экземпляры, на беловатом песке встречаются светлые, чуть желтоватой окраски. Тело личинок почти прозрачное со звездчатыми коричневыми хроматофорами, разбросанными по всему телу. Хроматофоры могут изменяться под действием освещения (Pautsch, 1953).

Максимальная длина 91 мм.

Р а с п р о с т р а н е н и е и э к о л о г и я. Крангон обыкновенный — эвригалинный вид (Заренков, 1965), однако наибольшее распространение приурочено к солоноватоводным участкам. Вид широко распространен у побережья Великобритании, где вдоль западного побережья используется промыслом (Driver, 1976). У побережья Германии эту креветку вылавливают для пищевых и кормовых целей. По имеющимся данным, в 1973 г. выловлено 6745 т на пищевые цели и 21 071 т на корм сельскохозяйственным животным. В Северном море крангон обыкновенный является базой для питания промысловых рыб (Tiews, 1976). В связи с большим хозяйственным значением очень хорошо изучены такие биологические аспекты вида, как размножение и продолжительность жизни, а также рост и развитие (Meixner, 1968). Крангон обыкновенный в летние месяцы заходит в устье р. Эльбы, где может переносить понижение солености **ДО 10 ‰** и распределяться по всей толще воды (Kühl, Mann, 1964). Литературные данные свидетельствуют о широком распространении этой креветки у берегов Нидерландов, где она совершает приливно-отливные и сезонные миграции (Hartsuyker, 1966). Вид встречается также в Белом (Бескубская, 1963), Балтийском (Zmudzinski, 1961), Средиземном и Черном морях.

В Средиземном море икроносные самки встречаются в апреле, сентябре и ноябре, однако число периодов кладки яиц увеличивается при более высокой солености; длительность инкубационного периода колеблется от 4 недель летом до 13 недель зимой; икроносные самки находятся вдали от берега (Bourdillon-Casanova, 1960).

В Черном море крангон обыкновенный имеет широкое распространение. Впервые в список десятиногих раков эта креветка была включена В.Чернявским (1884). В водах Одесского залива отмечена М.Ф. Калишевским (1905) и С.Б. Гринбартом (1949). В Одесском заливе вид найден в обрастающих затонувших судов, а также в илистых песках и в черном иле. Встречается также в Тендровском заливе (Конкина и др., 1928). У побережья Болгарии (Булгурков, 1970) крангон обыкновенный предпочитает песчаные грунты, яйценозные самки встречаются с марта по октябрь. Многочислен вид также у берегов Румынии (Vacesco, 1967). Кроме перечисленных выше участков моря *Stangon stangon* широко распространен у Босфора, на Придунайском участке, в нижней части Днестровского лимана, в Сухом, Тилигульском и Березанском лиманах, в Ягорлыцком и Каркинитском заливах, у берегов Крыма и Кавказа, а также в Азовском море.

Личинки крангона обыкновенного широко представлены в Северном море. Данные о распределении личинок в этом районе противоречивые. Так, по некоторым сведениям, личинки приурочены к полигалинной зо-

Горизонт лова, см	Дата					
	06.V	30.V	01.VI	02.VI	12.VI	01.VII
0 — 5	24,2	14,6	18,1	41,3	4,6	0
5 — 25	28,4	7,1	16,0	17,0	2,1	0
25 — 45	16,7	7,7	5,0	32,0	3,6	0

не и не встречаются при солености воды менее 10 ‰, наиболее многочисленны в летние месяцы и отсутствуют зимой; количество их увеличивается во время прилива — они населяют всю толщу воды (Kühl, Mann, 1964). По другим сведениям, личинки остаются преимущественно в поверхностном опресненном слое выше галоклина. Сезонное распределение личинок у берегов Германии изучено Ю. Элссом (Elss, 1973), который установил, что они встречаются в ловах икряной сетью и зимой. В зимние месяцы под 1 м² поверхности моря в среднем было 8 экз. личинок и максимальная концентрация (23 экз./м²) отмечена на пути от маяка Альте-Везер к отмели Боркум-Рифф.

Летом популяция личинок значительно многочисленней — максимальная концентрация 347 экз./м² отмечена в августе. Несколько меньшая концентрация личинок наблюдается у эстуариев рек Эльбы и Везера, где в июле численность достигала 280 экз./м². Обилие личинок в исследуемом районе менялось по месяцам в разные годы. Во второй половине октября отмечено значительное снижение количества личинок. Зимой 97 % личинок находилось на ранних стадиях развития, летом доля ранних стадий снижалась. В июле 1968 г. 24 % личинок были на последних стадиях. Зимой различия в горизонтальном распределении выражены меньше, чем летом; летом популяция личинок более многочисленна в северных акваториях моря.

В планктоне Черного моря личинки известны из района Карадага, где они попадались единичными экземплярами с начала июля до начала октября (Долгопольская, 1940). В планктоне Севастопольской бухты особи на ранних стадиях развития были отмечены при температуре 6,5—13,5 °С преимущественно с января по март (Долгопольская, 1948).

В ловах планктонно-нейстонной сетью личинки крангона обыкновенного встречались относительно регулярно как в дневных, так и в ночных пробах. Материал, собранный в период с мая по июль 1969 г. в Тендровском заливе, показал, что наибольшее количество личинок в нейстоне и подстилающих слоях планктона наблюдается в начале мая при температуре воды 14,9 °С. В последующие месяцы с повышением температуры (до 23,6 °С в июле) количество личинок в уловах уменьшается. Данные о встречаемости личинок крангона обыкновенного в Тендровском заливе приводятся в табл. 16.

В мае личинки обнаружены на первых двух стадиях развития; при этом особи первой стадии преобладали и составляли до 70 % общей численности.

Во второй половине июня преобладали особи второй и третьей стадий развития. Одновременно в уловах попадались личинки первой и четвертой стадий, иногда мизидные. Такая же картина наблюдалась и в первой половине июля, однако за пределами Тендровского залива в северо-западной части Черного моря в этом месяце личинок крангона обыкновенного не находили.

стадия в Тендровском заливе с мая по июль 1969 г.

исследования						
02.УП	03.VII	04.УП	Об.УП	07.УП	Ю.УН	11.VII
3,2	0	0	0	3,1	6,0	0
1,4	5,0	2,3	2,7	0	3,0	7,2
0	3,2	4,8	4,1	0	0	2,6

Можно предполагать, что период нереста крангона обыкновенного в северо-западной части Черного моря очень растянут по сравнению с другими видами десятиногих раков. Это предположение подтверждается тем фактом, что мы их находили в октябре в районе Сухого лимана на третьей и четвертой стадиях развития.

В западной части моря над глубиной, не превышающей 100 м, личинки попадались главным образом на более поздних стадиях развития, в том числе и на стадии мизис.

Многочасовая станция, выполненная во второй декаде августа 1969 г., на участке моря, прилегающем к району побережья между Турцией и Болгарией, показала, что в конце лета личинки крангона обыкновенного находятся преимущественно на поздних стадиях развития (рис. 116). В это время особи на мизидной стадии преобладали над другими стадиями на протяжении темного времени суток, в некоторых пробах они достигали 32 экз./м^3 у поверхности моря. Днем численность личинок на мизидной стадии не превышала 7 экз./м^3 , в некоторых случаях у пленки поверхностного натяжения они вовсе не встречались. В это же время мизидные формы могут находиться в нижележащих горизонтах 5—25 и 25—45 см, где их местообитание также не носит постоянного характера.

Личинки пятой стадии развития постоянно встречались в горизонте воды 0-5 см, где их численность достигала $25-27 \text{ экз./м}^3$ как днем, так и ночью. В нижележащих горизонтах личинки на этой стадии постоянно присутствовали ночью, но днем они не являлись постоянным компонентом приповерхностного горизонта пелагиали.

Личинок на четвертой стадии развития можно было наблюдать только в темное время суток в слое нейстона с максимальной численностью 19 экз./м^3 , в подстилающих слоях воды 5—25 и 25—45 см встречаемость их вдвое меньше. При этом нахождение личинок на четвертой стадии в слое 5—25 см отмечено только с 22.00 до 24.00.

Более ранние стадии развития (вторая и третья) встречались относительно редко у самой поверхности моря: особи второй стадии отмечены однократно в 01.00, третьей — в период с 13.00 до 14.00.

Таким образом, у южного побережья Болгарии совершенно отсутствовали личинки крангона обыкновенного на первой стадии развития. Из этого можно предположить, что в западной части Черного моря заканчивается метаморфоз личинок данного вида.

Изучение проб нейстона и планктона, полученных в первых числах августа 1967 г. в районе Батуми, подтвердило, что на этом участке моря метаморфоз заканчивается к концу лета. В первой половине августа в районе, расположенном между Туапсе и Новороссийском, был найден единственный экземпляр личинки на третьей стадии развития, у мыса Тарханкут встречались особи даже на первой стадии развития. Из этого следует, что метаморфоз крангона обыкновенного заканчивается раньше в южных районах

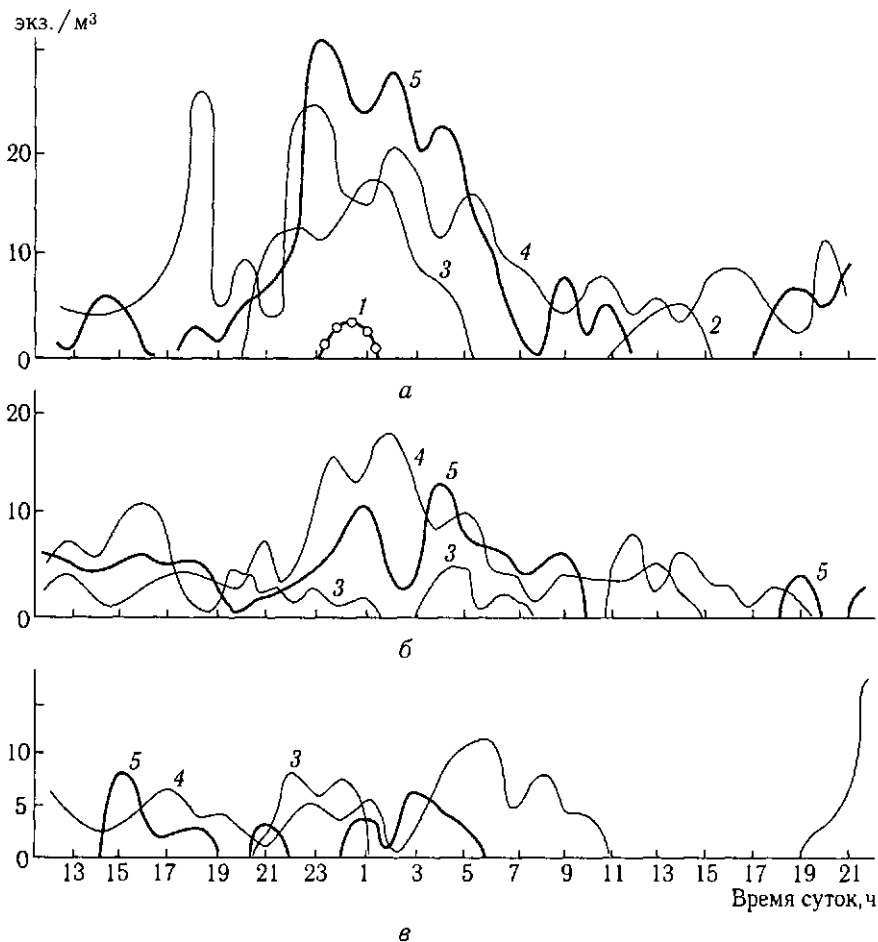


Рис. 116. Суточная динамика численности (экз./м³) различных стадий личинок *Crangon crangon* по микрогоризонтам:

а — 0—5, *б* — 5—25, *в* — 25—45. Стадии развития: 1 — II, 2 — III, 3 — IV, 4 — V, 5 — мизис

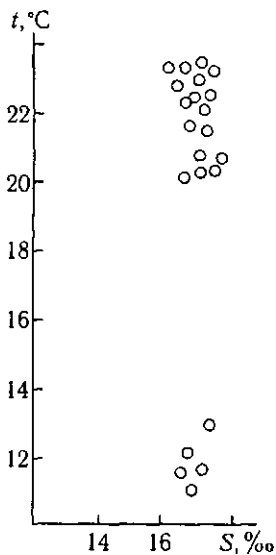


Рис. 117. *t, S*-диаграмма встречаемости личинок *Crangon crangon* в Черном море

Черного моря и несколько позже (в октябре—ноябре) в самой северной его части.

Более поздние исследования (1980—1983) показали, что у Болгарского побережья за пределами территориальных вод встречаются икроносные

самки во второй половине октября. Таким образом, в южных районах Черного моря не исключена осенняя генерация личинок.

Данные о температуре и солености, при которых встречаются личинки крапана обыкновенного в Черном море, представлены на /^-диаграммах (рис. 117).

РОД PONTOPHILUS LEACH, 1815 - ПОНТОЛЮБ

Syn.: Crangon Heller, 1869; Philocerhas Kemp, 1910.

Карапакс имеет выраженную скульптуру на верхней поверхности в виде бугорков, иногда с рядами шипиков. Рострум короткий, тупой на дистальном крае или острый. На роструме иногда имеются латеральные зубцы. Вторая пара переопод короче остальных, вооружена ложной клешней. Плеоподы с базальными придатками на эндоподите, но у некоторых видов отсутствуют.

Л и ч и н к и рода описаны Д. Виллиамсоном (Williamson, 1960). Они довольно крупные и достигают длины 5,5 мм. Жгутик антеннулы короче карапакса, не имеет сегментации или сегментирован только на последней личиночной стадии. Третий абдоминальный сегмент вооружен дорсальным шипом, пятый — с парой дорсолатеральных шипов. Тельсон большой, с широким и глубоким вырезом.

Представители рода распространены в умеренных и тропических водах Атлантики и в морях Средиземноморского бассейна. Промыслом используется вид *Pontophilus spinosus* (максимальная длина 52 мм), который встречается в приловах с другими креветками у побережья Испании и Италии (Holthuis, 1980). В Черном море известны 2 вида, не имеющие промыслового значения.

Таблица для определения видов рода *Pontophilus*

- 1(2). На дорсальной поверхности карапакса имеются один шип по средней линии и по два плоских лопастевидных вздутия по бокам. Рострум широкий, с небольшой выемкой на конце **P. fasciatus**
- 2(1). На дорсальной поверхности карапакса три шипа, один из которых расположен посередине, и по одному с каждой стороны. Рострум округлый на конце **P. trispinosus**

Л и ч и н к и :

- 1(2). На пятом абдоминальном сегменте латеральные шипы мощные, серповидной формы. На третьем абдоминальном сегменте имеется два дорсальных шипа, расположенные рядом **P. fasciatus**
- 2(1). На пятом абдоминальном сегменте латеральные шипы маловыраженные или они отсутствуют. Дорсальный шип на третьем абдоминальном сегменте отсутствует **P. trispinosus**

***Pontophilus trispinosus* Nailstone, 1835 — понтолюб трехиглый (рис. 118—121)**

Syn.: Crangon maculosus Rathke var. brevirostria Чернявский, 1884; *Pontophilus trispinosus* Bell, 1853; Ляхов, 1940; Vacesco, 1948, 1949, 1967; Кобякова, Долгопольская, 1969. Л и ч и н к и : *Pontophilus trispinosus* Долгопольская, 1948; Williamson, 1960; Bourdillon-Casanova, 1960.

Карапакс вооружен тремя шипами на спинной стороне, расположенными ближе к переднему краю; дорсальный шип выступает немного впереди, супраорбитальные шипы хорошо развиты; имеется пара бороздок

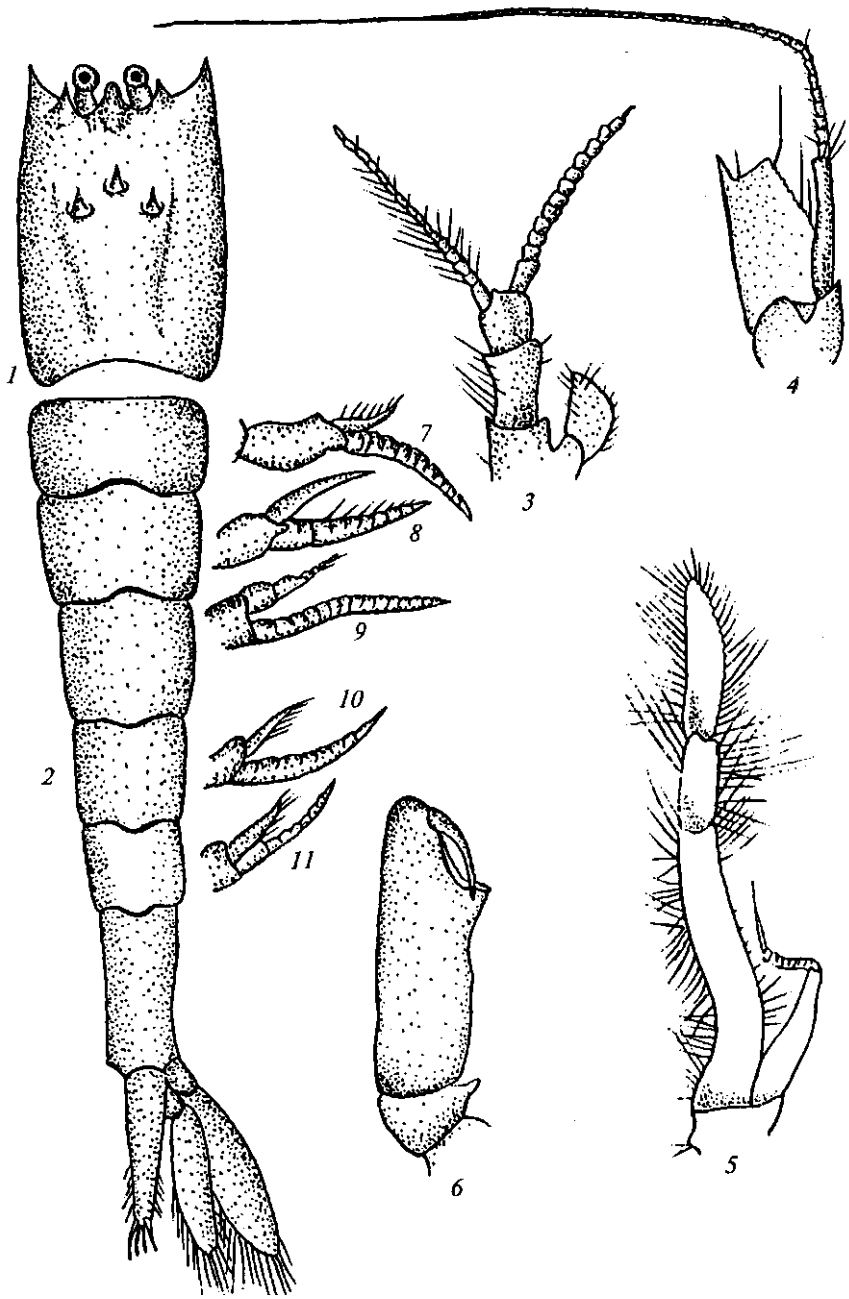


Рис. 118. *Pontophilus trispinosus*:

1 — карапакс, дорсальный вид; 2 — abdomen с тельсоном, дорсальный вид; 3 — первая; 4 — вторая антенны; 5 — третья максиллопеда; 6 — клешня первой переоподы; 7—11 — первая — пятая плеоподы (5 — по М. BaCesco, 1967)

на карапаксе, сужающихся к заднему краю. Рострум закруглен на конце, короткий и лишь немного превышает половину длины глазных стебельков. Первая пара антенн состоит из двух относительно коротких жгутиков; базальный членик стебля с длинным чешуевидным выростом, достигающим 2/3 длины второго членика. Вторая пара антенн имеет скафоцериты трапециевидной формы и заканчивается мощным шипом на

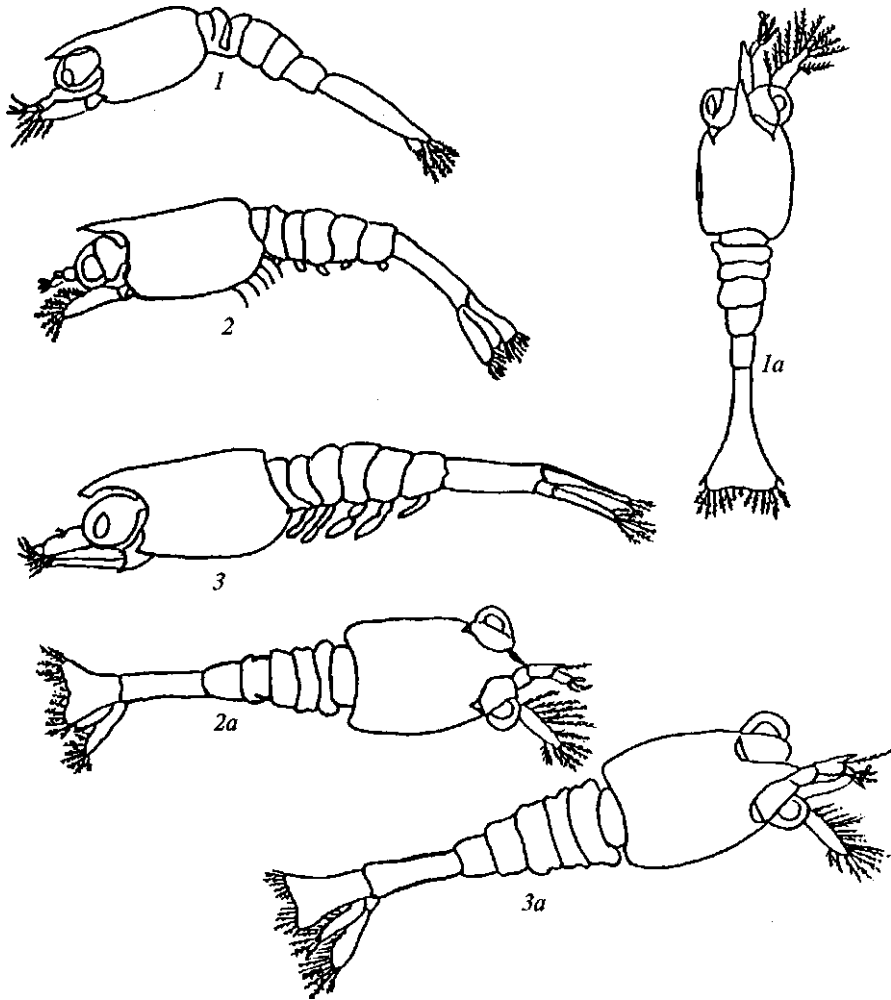


Рис. 119. Личинки РогюрпИив ичвртовай:
1—3 — латеральный вид зоеа-1—3; 2a—3a — дорсальный вид зоеа-1—3 (по М.А. Долгопольской, 1969)

дистальном крае; стебель эндоподита немного короче длины скафоцери-та. Третья пара максиллопед с длинными оперенными щетинками по краям, экзоподит немного короче длины первого членика. Переоподы, кроме второй пары, тонкие, проподус второй пары массивный, вооружен ложной клешней.

Абдоминальные сегменты гладкие, за исключением шестого, снабжен-ного маловыраженным срединным гребнем. Тельсон почти такой же дли-ны, как и урододы.

О к р а с к а . Взрослые экземпляры окрашены преимущественно в желтый цвет, местами красные или коричневые; с нижней стороны живот-ные более светлые, роговицы глаз темно-серые с черными включениями.

Длина самцов достигает 15 мм, самок — 25 мм.

Л и ч и н к и проходят пять стадий развития, три из которых описа-ны М.А. Долгопольской (1969). Карапакс гладкий, переднебрюшной край зазубрен. Глаза на коротких стебельках, направлены в стороны. Рострум острый, тонкий, слегка выступает за линию глаз. Антеннальная пластинка широкая. Мандибула с хорошо развитой жующей и режущей частями. Все



Рис. 120. Придатки тела личинок Ропкіргіїш ^ріпо Бі^:

1 — первая антенна зоеа-1; 2 — первая антенна зоеа-3; 3 — вторая антенна зоеа-3; 4 — мандибула; 5 — первая максилла зоеа-1; 6 — первая максилла зоеа-3; 7, 8 — вторая максилла зоеа-2-3; 9-11 — первая максиллопеда зоеа-1-3; 12-14 — вторая максиллопеда зоеа-1-3 (по М.А. Долгопольской, 1969, с изменениями)

три пары максиллопед двуветвистые, членистые, эндоподиты первой и третьей пар значительно короче, третий максиллопед длиннее экзоподита. Зачатки всех переопод имеются уже на первой стадии. На третьей — пятой стадиях первые переоподы двуветвистые, переоподы второй — пятой пар одноветвистые, членистые.

Абдомен с крыловидными выростами на первом сегменте, одним дорсальным шипообразным выростом на третьем и латеральными шипиками на пятом сегментах, на последней стадии — на шестом сегменте. Тельсон с волнистым краем, имеет 7+7 неравных щетинок. Уроподы короче тельсона, внутренняя ветвь значительно короче наружной. Плеоподы зачаточные на четвертой стадии.

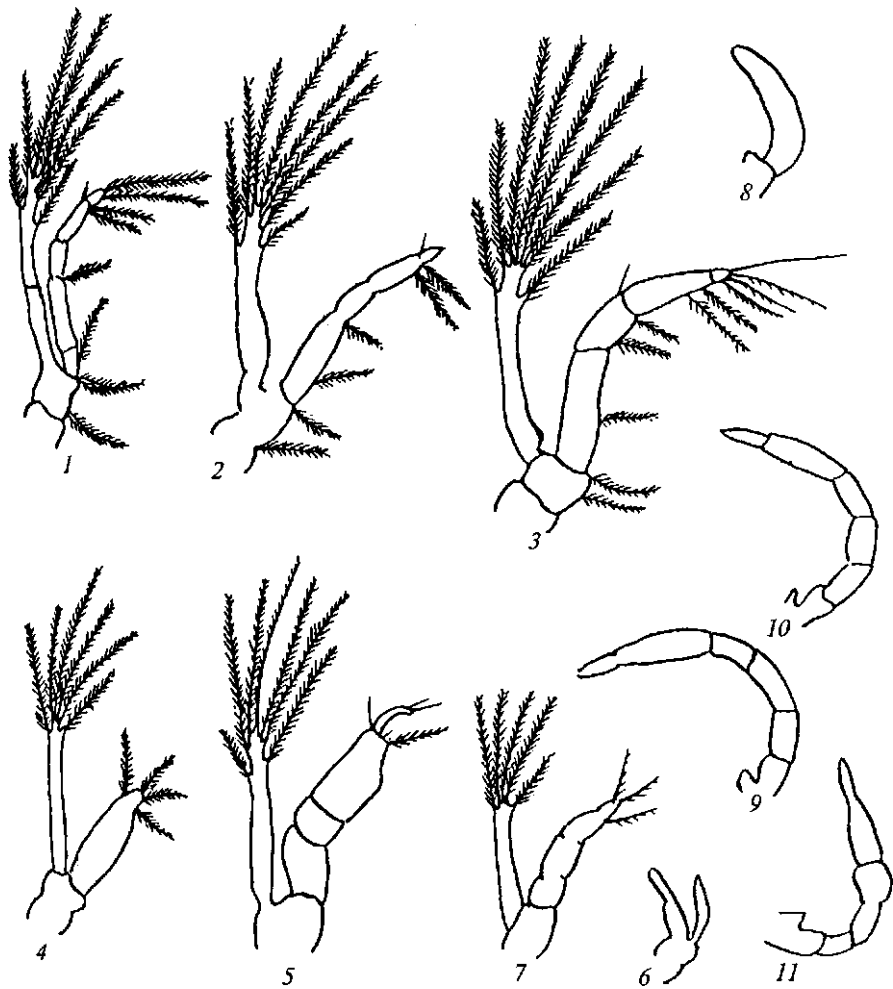


Рис. 121. Придатки тела личинок *Paracalanus crassirostris*:
 1—3 — третья максиллопеда зоеа-1—3; 4, 5 — первая переопода зоеа-2—3; 6, 7 — вторая переопода зоеа-2—3; 8, 9 — третья переопода зоеа-2—3; 10 — четвертая переопода зоеа-3; 11 — пятая переопода зоеа-3 (по М.А. Долгопольской, 1969, с изменениями)

М и з и д н а я с т а д и я . Глаза направлены вперед. Рostrum узкий, притуплённый, короче глаз. Карапакс с одним дорсальным и супраорбитальными шипами. Большое количество звездчатых коричневых пигментных клеток, рассеянных по всему телу.

Р а с п р о с т р а н е н и е и э к о л о г и я . Вид распространен в Атлантике от берегов Англии и Ирландии до Азорских островов. Встречается в Северном море, в западной части Средиземного моря, в Адриатическом и Черном морях.

В Северном море и в проливе Ла-Манш личинки находятся в планктоне с весны по осень, в Средиземном море икротосные самки выловлены в январе и марте (ВоигСИИоп-Савапоуа, 1960).

В Черном море вид редко встречается. Известны единичные экземпляры из различных районов моря. Так, понтолюб трехгильный был обнаружен у Карадага (Ляхов, 1940), у берегов Болгарии и Румынии в 1948—1950 гг., в том числе и икротосные самки на глубине до 15 м (ВасеБсо, 1967). В планктоне Севастопольской бухты личинки встречались в августе и октяб-

ре при температуре воды 6,5–13,5 °С на первых двух стадиях развития, а также на пятой стадии (Долгопольская, 1948).

В наших пробах единичные экземпляры понтолюба трехиглого отмечались в прибрежной зоне моря Крымского побережья (у Качи и в районе Карадага). В упомянутых районах среди зарослей водорослей на глубине 2,2–6,1 м в конце лета встречались икротосные самки длиной 20–22 мм, максимальное количество яиц у которых не превышало 572. Несмотря на это, личинки в слое нейстона и нижележащих горизонтах воды не встречались. Можно полагать, что личинки этого вида не появляются у поверхности воды. В наших сборах они отсутствовали во всех исследуемых районах во все сезоны года, не имеется сведений об их нахождении в толще воды и в работах планктологов.

Pontophilus fasciatus Risso, 1815 — понтолюб перевязанный (рис. 122–124)

Syn.: *Crangon fasciatus* Risso, 1816; *Rhilocheras fasciatus* Kemp, 1910; *Pontophilus trispinosus* Bell, 1853; *Badesco*, 1948; *Pontophilus fasciatus* Badesco, 1949, 1967; **Кобякова, Долгопольская, 1969. Личинки;** *Pontophilus fasciatus* Долгопольская, 1948, 1969; *Bourdillon-Casanova*, 1960; *Williamson*, 1960.

Карапакс с небольшими бугорками на спинной части; на нем имеется образование в виде складки, начинающейся на переднебоковом крае и за-

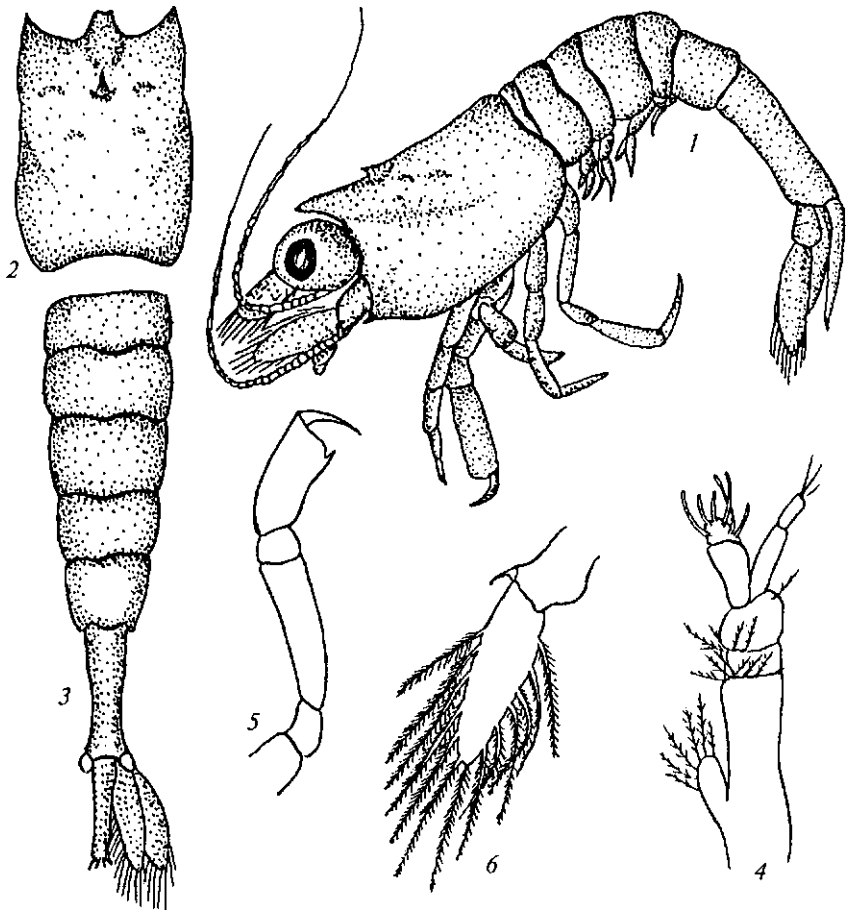


Рис. 122. *Pontophilus fasciatus*:

1 — общий вид; 2 — карапакс, дорсальный вид; 3 — abdomen с иельсоном, дорсальный вид; 4 — первая антенна; 5 — вторая переопода; 6 — вторая плеопода

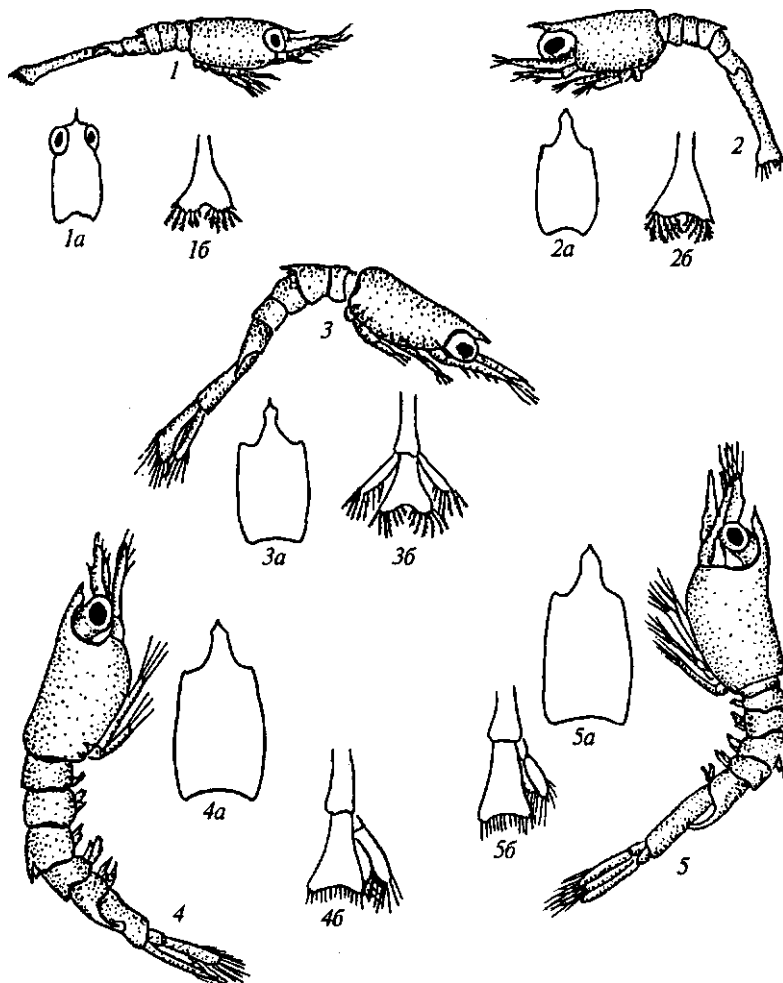


Рис. 123. Личинки РоШорпиЧв Гаяпагль:
 • 5 — зоза-1—5, общий вид; 1a—5a — дорсальный вид карапакса зоза-1—5;
 1b—5b — тельсон зоза-1—5

канчивающейся в срединной части, дорсальный шип умеренной величины, супраорбитальные шипы малозаметны. Рострум заканчивается небольшой выемкой на дистальном конце, с глубоким желобком посередине. Глазные стебельки короткие, но глаза в целом превышают длину рострума. Первая пара антенн короткая, у молодых особей обе ветви двучленистые, у более поздних креветок количество члеников возрастает. Скафоцериты второй пары антенн с мощным апикальным шипом, широкие, немного закругленные на конце. Жгуты не превышают половины длины тела. Проподус второй пары переопод составляет более 1/3 длины всех вместе взятых остальных члеников, клешня ложная.

Абдомен гладкий, без каких-либо образований. Тельсон утонченный и заканчивается четырьмя шипами, сверху имеется продольный желобок. Уроподы несколько длиннее тельсона.

О к р а с к а . Преобладают коричневые и желтоватые тона. Личинки окрашены в желтоватые тона, иногда желтоватые и красноватые.

Максимальная длина самок 22 мм, самцов — 15 мм.

Л и ч и н к и . Личиночных стадий пять. Карапакс без выраженной скульптуры. Рострум широкий, почти параллельный на уровне глазных

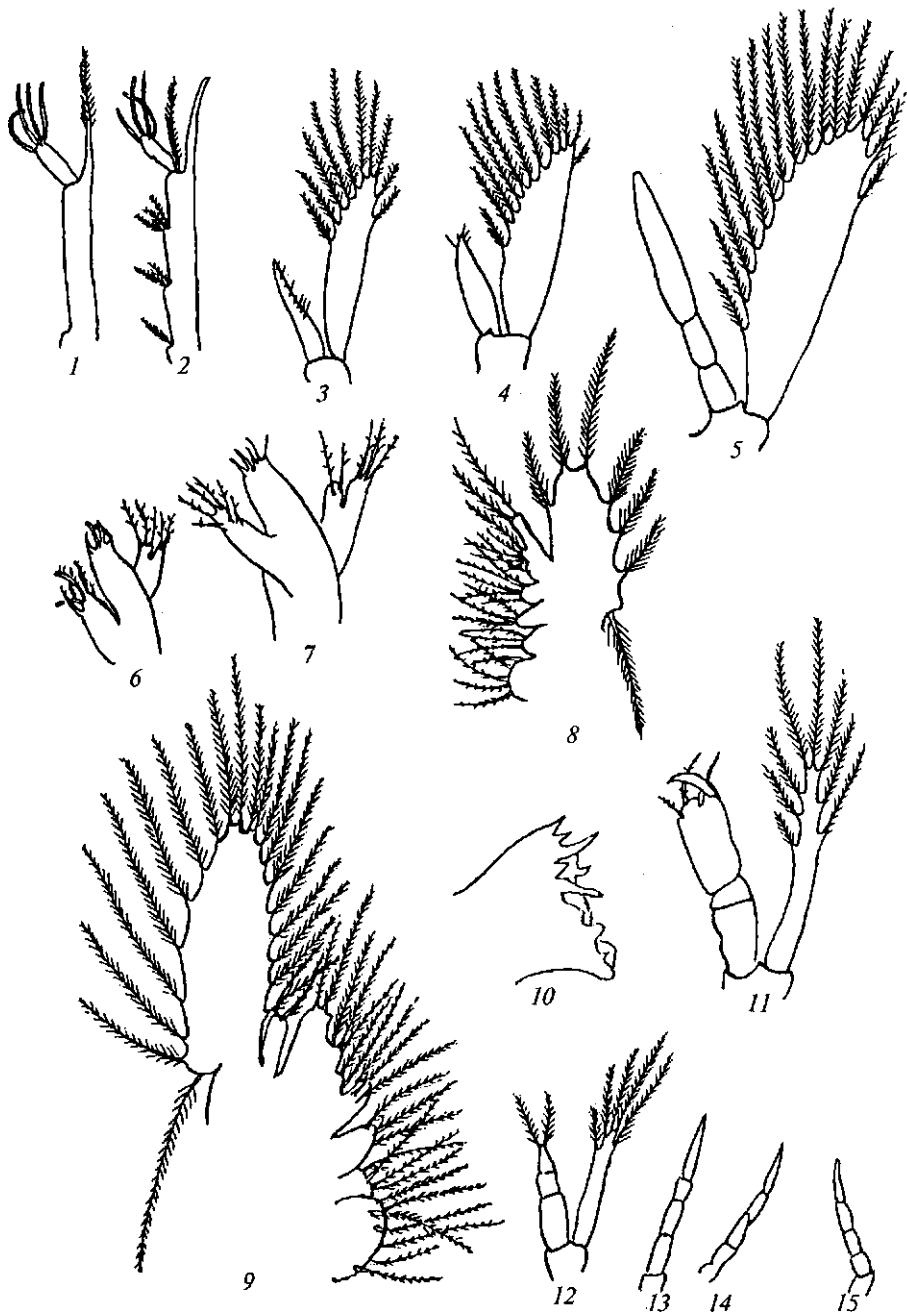


Рис. 124. Придатки тела личинок *Pogoniponiv fasciatus* •.

/ — первая антенна зоа-1; 2 — первая антенна зоа-2; 3 — вторая антенна зоа-2; 4 — вторая антенна зоа-3; 5 — вторая антенна зоа-5; 6 — первая максилла зоа-1; 7 — первая максилла зоа-5; 8 — вторая максилла зоа-2; 9 — вторая максилла зоа-5; 10 — мандибула; 11 — первая переопода зоа-5; 12 — вторая переопода зоа-5; 13 — третья переопода зоа-5; 14 — четвертая переопода зоа-5; 15 — пятая переопода зоа-5

орбит и резко суживается на проксимальном конце. У первой стадии глаза на коротких глазных стебельках, у более поздних стадий глазные стебельки удлиняются, однако глаза не превышают длину роострума. Первая пара антенн заканчивается перистой щетинкой и четырьмя простыми, сегментация в начале развития отсутствует. Скафоцериты второй

пары антенн без шипов, свободные концы их почти округлые. Мандибулы без шупиков. Максиллы мало изменяются в процессе метаморфоза. Все три пары максиллопед хорошо развиты уже на первой стадии, их эндоподиты короткие, членистые, хорошо вооруженные. Первая пара двуветвистых переопод появляется на второй стадии, ложная клешня образуется у личинок двух последних стадий. Вторая пара двуветвистых переопод прослеживается у особей третьей стадии. Переоподы с третьей по пятую стадию одноветвистые, членистые на двух последних стадиях развития.

Абдомен с крыловидными выростами на втором сегменте. Третий сегмент вооружен парой дорсальных шипов, расположенных рядом, пятый снабжен характерными длинными крючкообразными шипами. Тельсон со срединной выемкой, вооружен 12 или 14 перистыми щетинками, латеральные шипы отсутствуют. Уроподы короче тельсона, их внутренние ветви лишены щетинок.

М и з и д н а я стадия, описанная М.А. Долгопольской (1969), характеризуется следующими признаками: особи на этой стадии значительно меньше личиночных. Рострум относительно широкий, ровно срезан. Первая пара переопод с ложной клешней, остальные — ходильного типа с коготками. Тельсон удлинённый, четырехугольный, с четырьмя шиловидными щетинками и маленькими шипиками.

Р а с п р о с т р а н е н и е и **э к о л о г и я**. Вид распространен у восточного побережья Атлантики от берегов Норвегии на юг до Азорских островов, в Средиземном, Адриатическом и Черном морях.

В Ирландском море личинок в планктоне отмечали в октябре (Williamson, 1956), в Средиземном море они встречались почти регулярно с марта по ноябрь (Bourdillon-Casanova, 1960); в это же время находили икраносных самок (Pesta, 1918). Литературных сведений о распределении этого вида очень мало.

Очевидно, понтолюб перевязанный не является массовой формой для Черного моря. Он обнаружен у берегов Болгарии в Бургаском заливе, где зарывается в песок и ведет скрытый образ жизни на глубине 1—2 м (Булгурков, 1963). В единственном экземпляре найден у берегов Румынии (Vascesco, 1967). Личинки отмечены М.А. Долгопольской (1948) в Севастопольской бухте.

В наших сборах имеются единичные находки у мыса Тарханкут, где была найдена икраносная самка длиной 18,5 мм на глубине 6,2 м среди зарослей водорослей при температуре придонного слоя 17,3 °С. В районе Батуми на глубине 12,6 м (грунт — песок) обнаружено два самца длиной 7,5 и 11,7 мм, которые находились вместе с *Crangon crangon*. На первой стадии развития был выловлен 1 экз. личинки в слое 25—45 см в районе, который прилегает к Одесскому заливу (мыс Северный). В августе 1983 г. в одной из проб, взятой малым нейстонным тралом у Керченского пролива, было найдено 17 экз. личинок на всех пяти стадиях развития.

СЕМЕЙСТВО PROCESSIIDAE ORTMAN,
1898 - ПРОЦЕССИДНЫЕ

Рострум расположен горизонтально, короткий. Для представителей семейства характерно строение первой пары переопод: они асимметричны, правый заканчивается клешней, левый — когтем. Вторые переоподы неодинаковы по длине, тоньше первой пары, имеют сегментированный карпус и заканчиваются настоящей клешней.

Л и ч и н к и описаны Р. Гюрнеем (Gurney, 1942). Рострум отсутствует у особей первой стадии, у таковых последующих стадий он рудиментарный. Супраорбитальные и бранхиостегнальные шипы на карапаксе у большинства видов большие. Стебель антеннулы сильно изогнут. Экзоподиты второй пары антенн несегментированны. Вторая пара максилл с четырьмя щетинками на базисе. Экзоподиты максиллопед на ранних стадиях с тремя щетинками. Переоподы третьей и четвертой пар не развиты в начале метаморфоза, на более поздних стадиях пятая пара, а иногда и четвертая с экзоподитами.

Семейство включает два немногочисленных рода — *Processa* и *Nicoides*, отличающиеся наличием экзоподитов на первой паре переопод. Это преимущественно мелкие креветки, максимальный размер которых не превышает 56 мм. Процессидные живут преимущественно в теплых и умеренных водах. В Черном море известен 1 род.

РОД *PROCESSA* LEACH, 1815 - ПРОЦЕССА

Syn.: *Nica* Чернявский, 1884; *Risso*, 1816; *Holthuis*, 1955. Л и ч и н к и : *Hectarthropus* Gurney, 1937.

Карапакс гладкий, передний край с небольшим антеннальным шипом. Глазные стебельки умеренной длины. Антеннулы с двумя жгутами, из которых правый длиннее левого. Третий — пятый переоподы длинные, тонкие, с гладкими дактилусами, экзоподиты отсутствуют на всех переоподах.

Л и ч и н к и . Карапакс с маловыраженной скульптурой, антеннальный шип отсутствует. Глаза большие, но короче основания антеннулы, стилоцерит короткий, иногда со срезанной верхушкой.

Род включает 12 видов, из которых промыслом используются только *P. canniculata* и *P. edulis*. В Черном море известен только 1 вид.

Processa edulis Risso, 1816 — процессса съедобная (рис. 125—128)

Syn.: *Nicoides pontica* Sovinsky, 1882; *Nica edulis* f. *pontica* Чернявский, 1884; *Processa (Nica) edulis* Baëesco, 1937; *P. edulis* f. *pontica* Baescso, 1949; *P. pontica* Baëesco, 1967; *P. edulis* Виноградова, 1951; *Holthuis*, 1957; Кобякова, Долгопольская, 1969. Л и ч и н к и : *Processa canniculata* Долгопольская, 1948; *Processa edulis* Kurian, 1956; Долгопольская, 1969.

Н а з в а н и я ФА О: *Nica shrimp* (англ.), *Guernade nica* (нем.), *Camaron nica* (исп.).

М е с т н ы е н а з в а н и я : *Salero* (Италия), *Italienisher Granatkrebs* (Германия), *Green shrimp* (Англия).

Тело компактное. Карапакс гладкий. Рострум короткий и на 1/3 не достигает вершины глаз, его конец раздвоен на конце вертикально, нижний вырост длиннее верхнего, имеются щетинки преимущественно на нижней стороне. Силоцерит антеннулы короткий, прямой, у переднего наружного угла без шипа. Второй членик стебля антеннулы примерно равен третьему. Скафоцериты с почти параллельными краями; шипы расположены ниже верхушки, дистальные концы закругленные и немного заходят за конец стебля антеннулы. Эндоподиты максилл заканчиваются небольшими щупиками, расположенными поперек. Экзоподиты максиллопед толстые, членистые, заостренные на проксимальном конце, почти на длину двух последних члеников заходят за скафоцериты. Переоподы тонкие, длинные, первая пара с утолщенной настоящей клешней с правой стороны и дактилусом с левой. Вторая пара переопод значительно длиннее остальных и также асимметрична: пра-

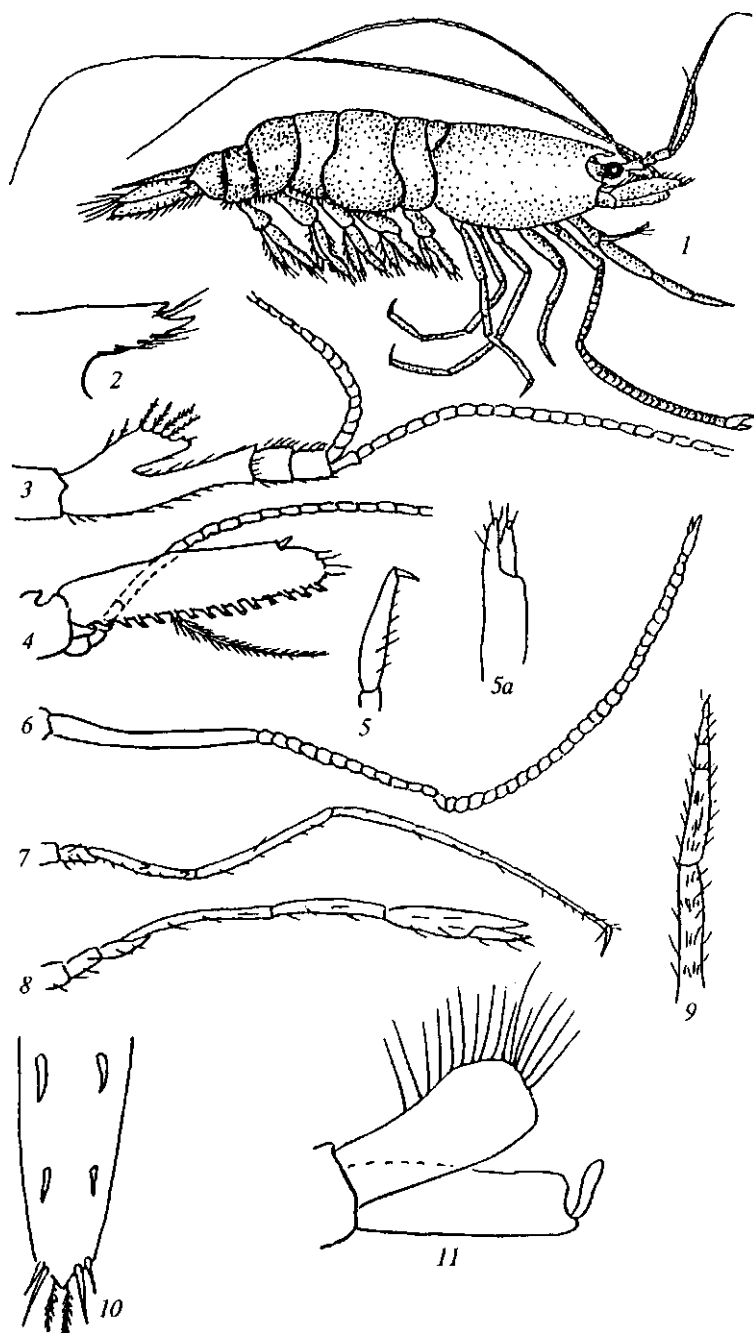


Рис. 125. ПроцевБа ескпи:

/ — общий вид; 2 — рostrум; 3 — первая антенна; 4 — вторая антенна; 5 — конец левой первой переоподы; 5a — конец правой первой переоподы; 6 — вторая переопода; 7 — третья переопода; 8 — первая переопода (правая); 9 — третья максиллопада; 10 — конец абдомена; 11 — максилла

вый более длинный, его карпус и мерус состоят из многочисленных члеников; левый более короткий, членики на мерусе более крупные, чем на карпусе; клешни тонкие. Все остальные переоподы симметричны, заканчиваются коготками.

Абдомен гладкий, массивный и немного толще карапакса; два последних сегмента значительно тоньше остальных, пятый вооружен шипом на

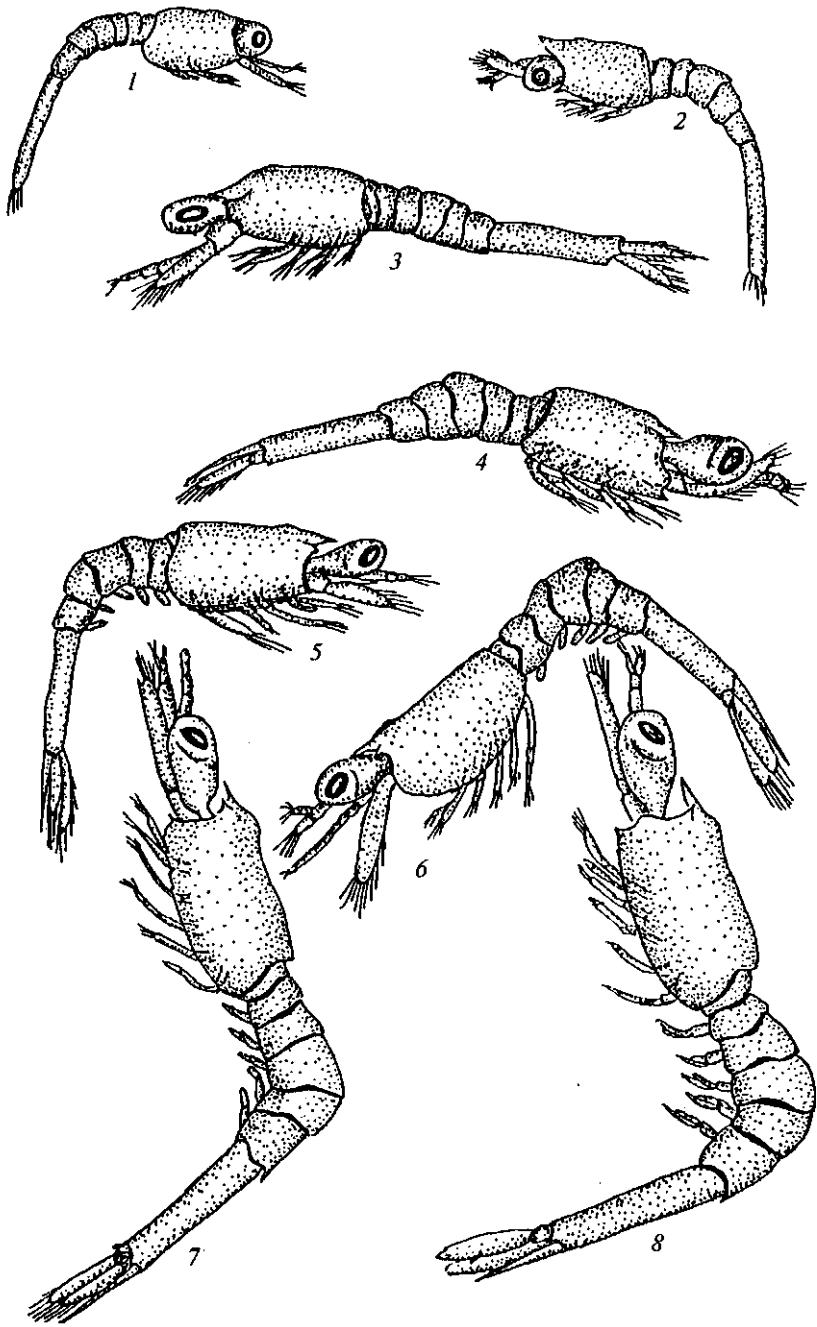


Рис. 126. Личинки *ГросевБа ес^Ив*:
1—8 — зоеа-1—8

нижнебоковом крае. Тельсон с двумя парами мощных шипов на верхней стороне, четырьмя шипами и двумя перистыми щетинками на конце; примерно равняется длине уropод.

О к р а с к а . С верхней стороны преобладают красноватые тона, переходящие в более бледные и даже зеленые. Очевидно, окраска может варьировать: у берегов Англии этот вид называют зеленой креветкой (Ноктш, 1980). На личиночных стадиях особи преимущественно бледно-коричне-

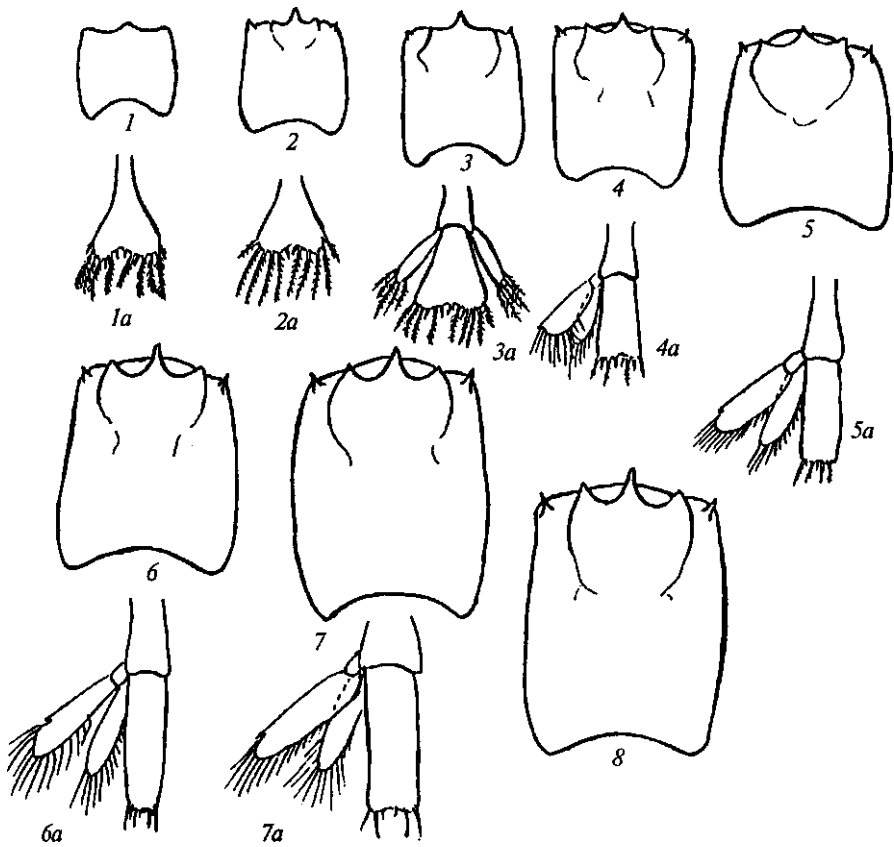


Рис. 127. Личинки *Processa edulis*:

1—8 — карапакс зоза-1—8, дорсальный вид; 1a—7a — тельсон-1—7, дорсальный вид

вые, с блестящими белесыми хроматофорами, расположенными на тельсоне, имеются отдельные группы хроматофор по всему слегка прозрачному телу.

Максимальная длина 56 мм (ВасеБсо, 1967).

Л и ч и н к и . Личиночных стадий восемь или девять. Тело продолговатое, карапакс в 2 раза короче abdomена, широкий и слегка приплюснутый, после второй стадии с двумя острыми супраорбитальными шипами и острым передним вентральным краем, где на более поздних стадиях появляются зубчики. У личинок второй стадии и всех последующих на верхней стороне карапакса имеется характерная скульптура в виде широкого бугорка. Рострум отсутствует на первой стадии, на всех последующих стадиях он тонкий, прямой и увеличивается в процессе метаморфоза. Глазные стебельки у особей первой стадии очень короткие, у таковых последующих стадий они значительно увеличиваются и значительно превышают длину рострума. В конце развития глаза широко расставлены и выступают на 2/3 длины за боковой край карапакса. Первая пара антенн дугообразно изогнута, вооружена перистыми щетинками и эстетасками на свободном конце. Скафоцериты второй пары антенн не сегментированы, у личинок первой стадии без апикального шипика, начиная со второй стадии, с параллельными краями. Мандибулы и максиллы обычной для личинок креветок формы. Все максиллопеды двуветвистые уже на первой стадии, экзоподиты с четырьмя — восьмью щетинками, эндоподиты состоят из четырех члеников. Самые короткие эндоподиты у максиллопед

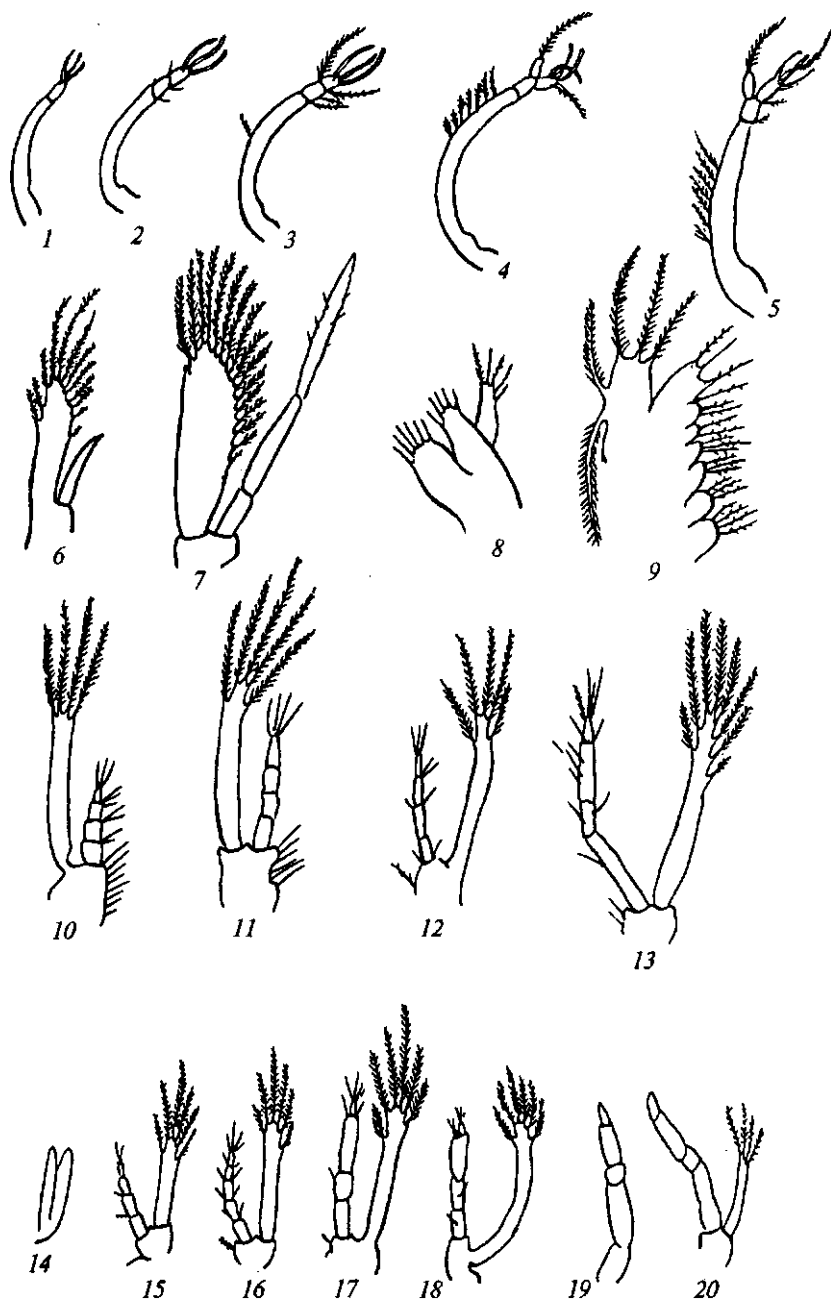


Рис. 128. Придатки тела личинок *Processa edulis*:

/ — первая антенна зоа-1; 2—4 — первая антенна зоа-3—5; 5 — первая антенна зоа-8; б — вторая антенна зоа-1; 7 — вторая антенна зоа-8; 8 — первая максилла зоа-1; 9 — вторая максилла зоа-8; 10 — первая максиллопеда зоа-1; 11 — вторая максиллопеда зоа-1; 12 — третья максиллопеда зоа-1; 13 — третья максиллопеда зоа-7; 14—16 — первая переопода зоа-1—3; 17 — вторая переопода зоа-4; 18 — третья переопода зоа-4; 19 — четвертая переопода зоа-7; 20 — пятая переопода зоа-8

первой пары, у третьей они почти такой же длины, как и экзоподиты. Недоразвитые двуветвистые переоподы первой пары имеются уже в начале развития и полностью формируются у личинок второй стадии, эндоподиты их состоят из четырех-пяти члеников, которые, вместе взятые, могут превышать длину экзоподитов. Развитые переоподы второй и третьей пар

появляются у особей на четвертой стадии, развитые четвертые переоподы наблюдаются у личинок шестой и последующих стадий, пятый переопод без экзоподита.

Абдомен удлиннен, его пятый сегмент с двумя дорсальными шипами. Имеется два латеральных шипа на четвертом сегменте. Антеннальный шип появляется только на пятой стадии. Тельсон на первых двух стадиях развития с хорошо выраженной срединной выемкой и с 14 перистыми щетинками. На последующих стадиях тельсон удлинненный, прямоугольной формы, задний край слегка вогнут и вооружен щетинками, в конце развития — шипами. Уроподы на второй стадии с короткой внутренней ветвью, на четвертой обе ветви развиты, но короче тельсона. Двухветвистые плеоподы появляются на пятой стадии и очень длинные в конце развития.

Основываясь на строении тельсона и других морфологических признаках, М. Беческо (Bacesco, 1967) выделил эту креветку в самостоятельный черноморский вид — *Processa pontica*. Однако на личиночных стадиях мы не нашли никаких различий в метаморфозе между адриатическим видом *P. edulis* (Kurian, 1956) и черноморским. Очевидно, вид очень изменчив во взрослом состоянии — только в Средиземном море выделено три подвида (Nouvel, Holthuis, 1957).

Р а с п р о с т р а н е н и е и э к о л о г и я . Вид распространен в Восточной Атлантике от Британских островов до Средиземного и Черного морей.

В Северном море личинок находили с июля по октябрь, максимум встречаемости наблюдался в августе (Rees, 1952). У Плимута (Британские острова) икротосные самки вылавливались в феврале, личинки в планктоне были обнаружены в апреле и во все летние месяцы (Gurney, 1923). В Адриатическом море личинки встречались в планктоне на протяжении всего года с максимальной численностью в период с июня по октябрь, чаще всего в слое воды 0—50 м (Kurian, 1956).

В Черном море вид встречается редко. Из литературных источников известно (Bacesco, 1967), что икротосные самки наблюдались в ноябре 1957 г. у Сузополя (Болгария) и содержали 252 — 850 яиц. В июле — августе креветок находили у Балчика и Варны (Болгария). У румынских берегов вид отмечен в районах Аджиджи и Мангалии. Икротосные самки были отмечены также в районе Карадага (Виноградова, 1951) и у Севастополя, где, по наблюдениям С.А. Зернова (1913), в начале июня и в августе были обнаружены половозрелые особи. Личинки в планктоне Севастопольской бухты встречались с июня по октябрь (Долгопольская, 1948).

В наших сборах этот вид обнаружен только у оз. Донузлав (Крым), где 4 экз. (самки длиной 24—26 мм) были пойманы с помощью сачка среди водорослей на глубине 0,7 м. Несмотря на большое количество проб нейстона и поверхностного планктона, взятых в различных участках Черного моря, личинки *P. edulis* встречались исключительно редко. Так, они были найдены в августе 1969 г. в районе оз. Донузлав на третьей и четвертой стадиях развития (ночные сборы). В районе Новороссийской бухты в этот же период года обнаружены особи первой — шестой стадий. Личинки на поздних стадиях развития были отмечены в районе Туапсе в ноябре 1969 г.

Таким образом, вид, очевидно, распределяется вдоль всего побережья Черного моря, однако редкая встречаемость не позволяет изучить в полной мере его экологические особенности.

**ПОДОТРЯД REPTANTIA BOAS,
1880 - ПОЛЗАЮЩИЕ**

Тело удлиненное или крабовидной формы, в большинстве случаев уплощено в спинно-брюшном направлении. Рострум по отношению к длине тела короткий либо вовсе отсутствует. Антеннулы без стиллоцеритов. Переоподы хорошо развиты (особенно первая пара) и приспособлены для передвижения по грунту: базис и исхиум часто слиты вместе. Абдоминальная часть либо сильно развита, либо редуцирована. Первый абдоминальный сегмент меньше остальных. Плеоподы часто редуцированы или отсутствуют.

В подотряд включается огромное количество видов, обитающих в реках, озерах, морях и океанах, а также на суше. Соответственно наблюдается большое разнообразие в морфологическом строении. В большинстве случаев в систематических работах подотряд Kϕlapгла подразделяется на несколько семейств. Вместе с тем между рангом подотряда и семействами широко приняты такие систематические единицы, как Апотига и Вгаспуига, а также другие названия, объединяющиеся разными терминами, что приводит к путанице. Например, крабов (Вгаспуига) часто называют группой, или разделом, однако в соответствии с общепринятой зоологической номенклатурой (Джеффери, 1980) такие термины отсутствуют. Поэтому упомянутые группы, или разделы, в пределах подотряда следует относить к инфраотрядам. В результате этого подотряд Кергапта разделится на следующие инфраотряды: Апотига (бесхвостые), Вгасбуига (короткохвостые), АБгасига (раки) и РаПпига (лангусты). Систематическая единица инфраотряда оправдана и на личиночных стадиях, так как каждый из упомянутых таксонов имеет характерную для себя личиночную стадию, постличинка у каждого инфраотряда имеет свое название: у крабов — «мегалоба», у лангустов — «филосома», у раков-отшельников — «глаукотоз».

Таблица для определения инфраотрядов /ϕerlania

- | | | |
|-------|--|----|
| 1(2). | Третья пара переопод подобна таковым первой пары. Они или вооружены клешнями, или простые и почти цилиндрические. Абдомен всегда прямой, симметричный, с хорошо развитыми эпимерами (плеврами) и широкими уropодами | 2. |
| 2(1). | Третья пара переопод отличается от первой и никогда не вооружена клешнями. Абдомен редко прямой, симметричный, с хорошо развитыми эпимерами и уropодами | 3. |
| 3(4). | Рострум маленький или отсутствует (за исключением Ра1тиге1ш). Тело часто несколько сжато сверху вниз. Клешней на переоподах обычно нет. Если клешни есть, то их подвижный палец лежит снаружи Райпига | |
| 4(3). | Рострум хорошо развит. Тело почти цилиндрическое. Переоподы с клешнями, на которых подвижный палец лежит внутри Азгасига | |
| 5(6). | Последняя пара переопод по величине, положению и форме всегда отличается от переопод третьей пары. Абдомен несколько редуцирован, но часто выполняет другие функции, кроме совокупления и вынашивания яиц, очень редко прямой и симметричный. Уropоды почти всегда имеются. Третья пара максиллопед обычно узкая Апотига | |
| 6(5). | Переоподы последней пары подобны таковым третьей. Абдомен маленький, симметричный, прямой и подвернут под головогрудь, служит лишь для размножения. Уropоды отсутствуют. Третья пара максиллопед обычно широкая Вгасбуига | |

И Н Ф Р А О Т Р Я Д А в Т А С Т Ш А В С Ж Ы А Ю А Ё Б Е ,
1907 - РАКИ

Таблица для определения семейств (по Вака, 1957)

1. Последние грудные сегменты свободны и подвижны.
— Последние грудные сегменты срослись с предыдущими **Нотапае**
2. Подбранхии не имеют пластинки, но их ствол может быть вытянутым в виде крыла. Короткие шипики на конце отходящей от них связки. Первая пара плеопод отсутствует у обоих полов 3.
— Подбранхии имеют широкие двудольные пластинки на конце отходящей от них связки шипиков. Первая пара плеопод имеется у обоих полов **Азиасиасе**
3. Антеннулы с хорошо развитыми жгутами. Карапакс снизу не расширен **Рагавиасе**
— Жгуты антеннул редуцированы или отсутствуют. Карапакс расширен снизу **Авигоавиасе**

В водах Черноморско-Азовского бассейна встречаются представители только 2 семейств — **Нотапсе** и **Асиасе**. Систематика и биология **Автапсе** подробно описаны С.Я. Бродским (1981) в «Фауне Украины» (т. 26, вып. 3).

СЕМЕЙСТВО НОМАШБАЕ ВАТЕ,
1988 - ОМАРОВЫЕ

Буп.: [ч[ерп[ор51се 81еБЫгш, 1803.

Строение тела напоминает таковое речных раков. Карапакс лишь немного меньше длины абдомена. Тело вытянутое, почти цилиндрическое в передней части. Абдомен с хорошо развитыми уроподами, заканчивающимися хвостовым веером. Пятый сегмент груди неподвижный. Всегда имеется четыре плевробранхии. Половые придатки на первых двух плеоподах.

Л и ч и н к и семейства описаны Р. Гюрнеем (Оигпеу, 1942) на примере ИерБгорз по п ^ с ш. Три личиночные стадии. У личинок первой стадии рострум большой, супраорбитальные шипы на карапаксе отсутствуют и появляются на второй стадии. Антеннулы не сегментированы. Антенны имеют узкий несегментированный экзоподит и жгутик, достигающий 1,5 длины чешуйки. Мандибулы снабжены несегментированной пальпой. Щетинки на первых двух парах максиллопед отсутствуют. Все переоподы снабжены перистыми придатками, первые три пары с клешнями. Три последних абдоминальных сегмента снабжены дорсальными шипами, более длинными на четвертом и пятом. Тельсон имеет форму полумесяца, узкий, вооружен шипами и составляет 4/5 длины тела (без рострума); задний край снабжен большим медиальным шипом и щетинками, расположенными по обеим сторонам. У личинок второй стадии имеются большие недоразвитые плеоподы на втором—пятом сегментах. На третьей стадии появляются уроподы и щетинки на плеоподах, последние первой пары отсутствуют на всех стадиях. Отличительные признаки **Н. по п ^ с ш** и **НотташБ £аттаги8** заключаются в следующем: **Н. £аттагш** не имеет таких длинных шипов на абдомене и тельсоне. Второй шип тельсона слегка редуцирован. Имеются различия также в оперении первой пары максиллопед. Семейство насчитывает небольшое количество видов, но преимущественно крупных размеров,

имеющих промысловое значение у берегов Северной Америки, у Атлантического побережья Европы (Норвегия, Франция, Португалия).

Некоторые виды из рода *Acanthacaris* встречаются сравнительно редко и ведут норный образ жизни. Представители рода *Thaumastocheles* предпочитают жить на грунте.

Известно, что личинки омаров плавают в толще воды, но после превращения в молодых омаров оседают на дно и приступают к рытью U-образных нор в илистом грунте. Норвежский омар роет целые системы тоннелей с двумя типами входов — с пологим входом и кратером и с крутым входом без кратера. Днем омары скрываются в норе, ночью выходят на поиски пищи. У берегов Шотландии (залив Лох-Терридон) на каждых двух квадратных метрах вырыта одна нора, но животными используется только около 2/3 нор (Буруковский, 1986).

РОД *HOMARUS WEBER, 1795 - ОМАР*

Карапакс снабжен лишь мелкими гранулами преимущественно в передней части, абдомен гладкий. Рострум острый, длиннее глазных стебельков. Антенны длиннее тела. Первая пара переопод массивнее всех остальных, клешни огромные, правая больше левой. На дактилусах правой клешни имеются округлые хитиновые бугорки, служащие для раздавливания добычи, дактилусы на левой клешне снабжены пилообразными шипами, которые способствуют измельчению пищи. Вторая и третья пары переопод имеют маленькие клешни, две последние заканчиваются коготками.

Род насчитывает лишь 3 вида: *H. gammarus*, *H. americanus* и *H. carensis*.

Л и ч и н к и во время метаморфоза проходят три стадии развития. Уже у предличинки формируются все переоподы, у особей первой стадии и у всех последующих имеется хорошо развитая клешня. Экзоподиты переопод снабжены хорошо развитыми перистыми щетинками, приспособленными для плавания. Двухветвистые плеоподы появляются у особей второй стадии. Тельсон имеет закругленную выемку с хорошо развитым срединным шипом в начале развития, у особей третьей стадии задний край тельсона почти прямой, с двумя выростами по краям. Иногда различают еще четвертую, «переходную», стадию, у которой все придатки тела напоминают взрослую форму, задний край тельсона становится выпуклым. Зачатки уропод появляются у особей второй стадии, на третьей стадии они снабжены щетинками и достигают половины длины тельсона. Длина личинок *H. americanus* возрастает от 1,75 (на первой стадии) до 3,2 мм (на третьей). Личинки *H. gammarus* несколько крупнее — от 2,54 до 3,86 мм (Charman-tier, 1987).

В Черном море имеется только 1 вид — *H. gammarus*, личинки которого характеризуются наличием дорсальных абдоминальных шипов, которые эквивалентны или короче глубины абдомена. Углы тельсона не сильно удлинены (Williamson, 1983).

***Homarus gammarus* Linnaeus, 1785 — омар обыкновенный** (рис. 129, 130)

Сyn.: *Homarus bulgaris* Milne-edward, 1837; *Vacesco*, 1967; *H. gammarus* Долгопольская, 1969; Буруковский, 1974.

Карапакс почти цилиндрической формы, снабжен мелкими шипами позади глазной орбиты и продольной выемкой; имеется также поперечная затылочная борозда, расположенная приблизительно в средней части. Рострум мощный, заостренный на конце и вооружен двумя парами латераль-

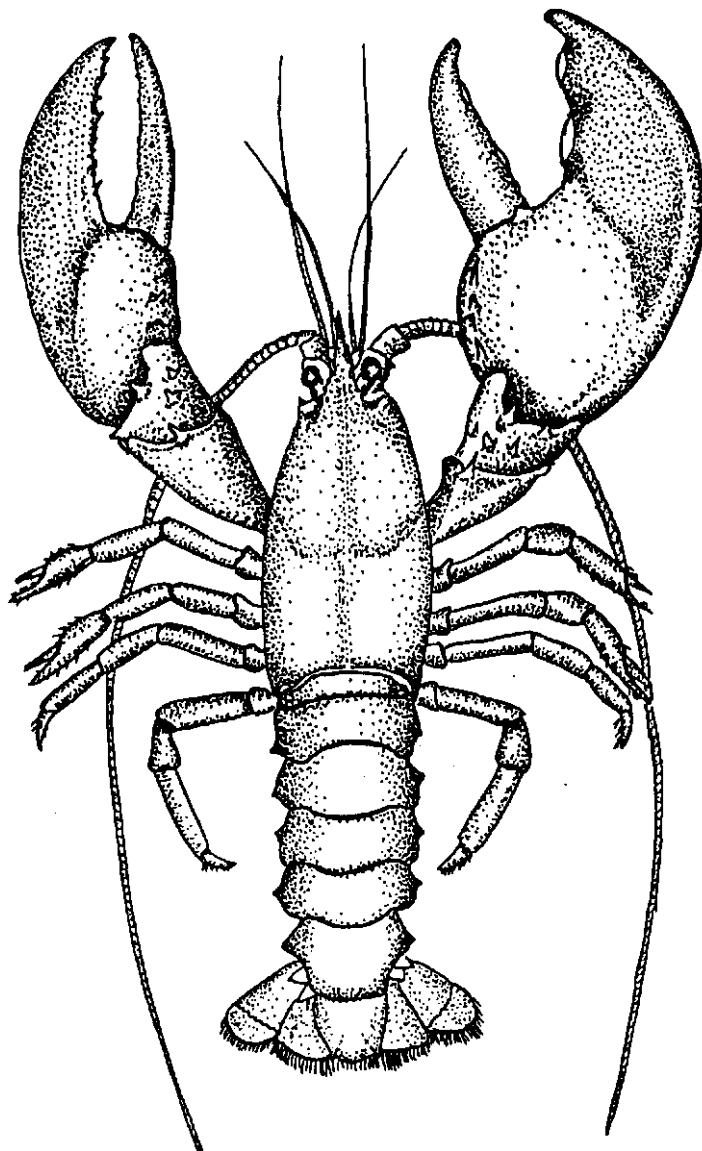


Рис. 129. Нотанк *заттати* Б. Общий вид сверху

ных шипов, направленных вверх. Скафоцериты короткие, не превышают длину рострума и заканчиваются острыми шипами. Антенны превышают длину тела, антеннулы составляют лишь $1/4$ длины антенн. Первый членик третьей максиллопеды уплощен и с внутренней стороны снабжен рядом шипов, третий—пятый членики усажены пучками щетинок с внутренней стороны. Левая клешня первой пары переопод тоньше правой, но длиннее, правая массивнее, но короче; карпус вооружен мощными шипами на верхней стороне. Проподусы второй—пятой пар переопод имеют пучки щетинок, расположенных рядами.

Абдомен длинный, гладкий, все абдоминальные сегменты (кроме первого) заострены с нижней стороны. Тельсон закруглен на свободном конце и снабжен парой небольших латеральных шипов. Внешняя пара уропод подразделяется на диэрезисы, заканчивающиеся бахромой щетинок.

О к р а с к а . Преобладают зеленовато-коричневые особи.

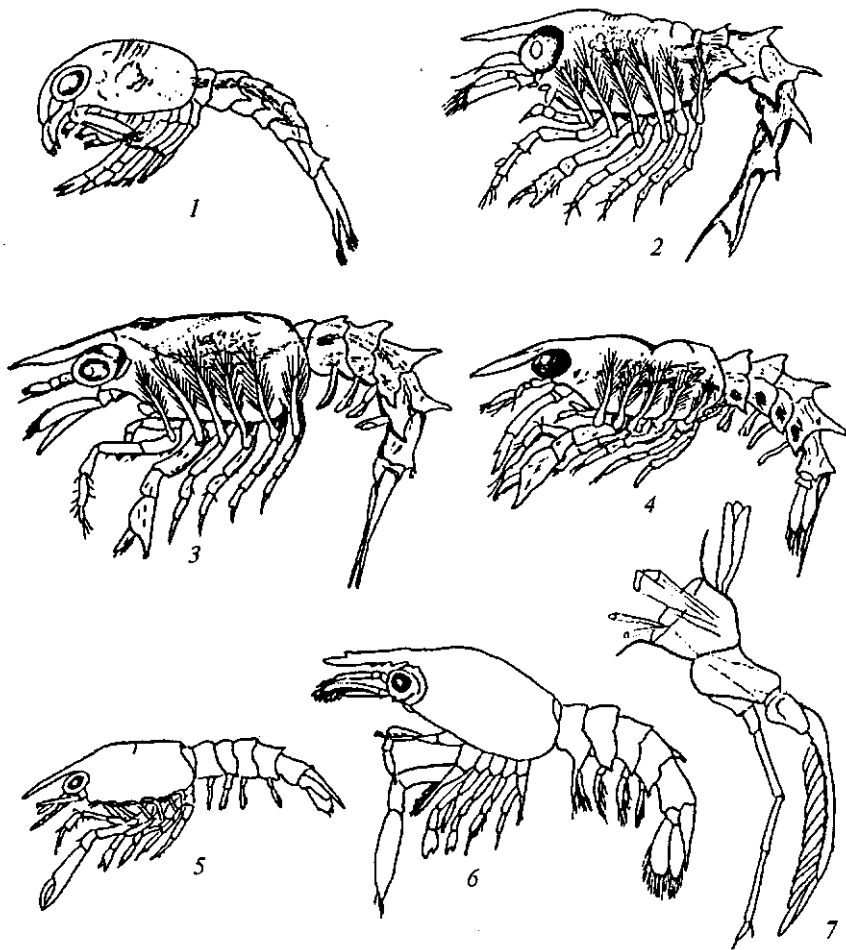


Рис. 130. Личинки представителей рода *Номарус*:
 1 — предличинка *N. americanus*; 2—4 — личинки I—III стадий *N. americanus*; 5 — личинка *N. gammarus*; 6 — переходная IV стадия *N. gammarus*; 7 — левая третья переопода личинки *N. gammarus* (по G. Charmantier, 1987)

Достигает длины 50 см и массы до 11 кг (Вылканов и др., 1983).

Личинки в нашем материале отсутствовали.

Распространение и экология. Встречается в Восточной Атлантике от Норвегии (Тромсе) на севере и на юг до побережья Франции, Португалии, а также северо-западного побережья Африки. Имеются непроверенные сведения, что омары у Турецкого побережья Черного моря являются предметом промысла. В литературе описаны лишь единичные находки в различных участках Черного моря — у Болгарии, у берегов Крыма и Кавказа (Vascoco, 1967; Кобякова, Долгопольская, 1969). По данным М.А. Долгопольской (1949, 1954), омары не могут во взрослом состоянии передвигаться к нашим берегам из Средиземного моря. Поэтому они распространяются с помощью течений на личиночных стадиях. Однако такое явление наблюдается крайне редко, поэтому популяция не достигает того минимума плотности населения, который обеспечил бы встречу малоподвижных самцов и самок. Редкие переселенцы хотя и могут достигать половозрелое™, но они здесь не размножаются. Кроме того, омары не могут завершить свое переселение к нашим берегам, так как одни из самых ранних этапов жизненного цикла — оплодотворение, эмбриональное развитие,

первая личиночная стадия — не находят в Черном море необходимых условий и не осуществляются.

У побережья Англии омары поселяются на участках песчаного дна со скальными выходами. На таких участках они могут избегать выноса течениями, сооружая норы (Howard, Nunny, 1983).

ИНФРАОТРЯД ANOMURA - БЕСХВОСТЫЕ

Тело или удлиненное, или крабовидной формы. В большинстве случаев наблюдается асимметрия в строении тела. Абдомен может сильно видоизменяться. Это преимущественно мелкие ракообразные, но среди них встречаются и гиганты, например широко известный камчатский краб. Представители бесхвостых распространены практически во всех широтах.

Таблица для определения семейств

- 1(2). Абдомен мягкий, утолщенный, хитиновый покров на нем в виде тонкой пленки. Животные прячутся в пустые раковины моллюсков . . . **Paguridae**
- 2(3). Абдомен подогнут под карапакс, и животное имеет вид типичного краба. Уроподы обычно скрыты под тельсоном, эпимеры маленькие . . . **Porcellanidae**
- 3(2). Абдомен не подогнут под карапакс, обычно длиннее его и с хорошо развитым хвостовым веером. Третий переопод без клешни. Эпимеры на абдоминальных сегментах почти отсутствуют . . . **Callianassidae**

Л и ч и н к и (Долгопольская, 1969):

- 1(4). Карапакс без выростов. Рострум небольшой.
- 2(3). Тело удлиненное, водянисто-прозрачное, почти непигментированное. Верхняя часть карапакса без складок . . . **Callianassidae**
- 3(2). Тело укороченное, малопрозрачное, пигментированное (Clibanargus красного цвета), от основания рострума по верхней поверхности идут две расходящиеся складки . . . **Paguridae**
- 4(1). Карапакс с двумя длинными выростами на заднем крае и очень длинным шиповатым рострумом, превышающим общую длину тела почти в 2 раза. Развитие укороченное: две личиночные и одна последняя личиночная стадии . . . **Porcellanidae**

СЕМЕЙСТВО CALLIANASSIDAE BATE, 1888 - КАЛЛИАНАССОВЫЕ

Syn.: Tnalassinidae Heller, 1863; Callianassinidae Borradaile, 1903.

Тело удлиненное, карапакс с характерными линиями, рострум плоский, большой или может отсутствовать. Первая пара антенн состоит из пяти жгутов, скафоцериты редуцированы. Первая пара переопод неодинаковая, с оформившейся или почти оформившейся клешней. Переоподы второй пары одинаковые, с клешнями; последние переоподы отличаются от третьей и четвертой пар.

Абдомен удлинен, шестой сегмент гладкий. Имеются широкие отростки на третьем—шестом абдоминальных сегментах. Плеоподы с внутренним отростком или без него.

Л и ч и н к и семейства описаны Р. Гюрнеем (Gurney, 1942) на примере *Callianassa subterranea* и *C. laticulata*.

Согласно последней ревизии (Laurent, 1979), в Средиземноморском бассейне насчитывается 9 видов, принадлежащих к 3 родам. В Черном море семейство Callianassidae представлено 2 родами.

Таблица для определения родов семейства Callianassidae

- 1(2). Рострум отсутствует или очень маленький. Переоподы первой пары неодинаковые. Проподус третьего переопода не расширен, поперечно-овальный. Три последние пары переопод имеют внутренний отросток **Callianassa**
- 2(1). Рострум большой, в виде пластинки. Переоподы первой пары одинаковые. Проподус третьего переопода не расширен. Эндоподиты третьей — пятой пар плеоподов без внутреннего отростка . . . **Upogebia**

Л и ч и н к и (Долгопольская, 1969):

- 1(2). Рострум такой же длины или длиннее антенн. Глаза направлены вперед. Дорсальные шипы на абдомене имеются. Плеоподов три пары **Callianassa**
- 2(1). Рострум значительно короче антенн. Глаза широко расставлены. Дорсальных шипов на абдомене нет. Плеоподов четыре пары **Upogebia**

Р О Д CALLIANASSA LEACH, 1814 - КАЛЛИАНАССА

Карапакс короче абдомена. Карапакс и абдоминальные сегменты мягкие. Рострум или отсутствует, или маленький, треугольной формы. Глазные стебельки треугольные, уплощенные; роговица расположена на дорсальной поверхности; у некоторых видов глазные стебельки закругленные, с терминально расположенными роговицами. Третья пара максиллопед либо узкая и по своему строению сходна с переоподами, либо широкая, крышкообразная. Третья пара переопод не идентична: левая или правая значительно больше другой, покровы члеников жесткие по сравнению с остальными покровами тела, особенно это касается расширенного проподуса и дактилуса; мерус с зазубриной на свободном конце, карпус сочленяется с мерусом с помощью зауженной части. Вторая пара переопод также с клешнями, но уплощенная и ровная. Третья пара переопод с широким поперечно-овальным проподусом. Последняя пара переопод с ложной клешней. Жабры состоят из двух рядов тонких нитей, плотно прижатых одна к другой так, что образуются пластинки.

Абдоминальные сегменты самые широкие в средней части. Плеоподы неодинаковые: вторая пара плеопод самцов маленькая, но у обоих полов имеются узкие нитевидные эндо- и экзоподиты; три последние пары плеопод пластинчатые, с внутренними отростками на эндоподитах. Длина уropодов равняется таковой тельсона, либо последний короче.

Л и ч и н к и характеризуются удлинением карапаксом. Рострум на всех стадиях развития превышает вершину глазных стебельков, гладкий или с зазубринками на латеральном крае. Второй абдоминальный сегмент имеет шип, направленный назад. Третий—пятый абдоминальные сегменты с более или менее выраженными дорсальными киями. Задний край тельсона в начале развития снабжен срединным выступом, исчезающим в процессе метаморфоза.

В Черном море род представлен 2 видами.

Таблица для определения видов рода Callianassa

- 1(2). Третья пара максиллопед с экзоподитом, мерус почти такой же длины, как ишиум. Тельсон по длине равняется ширине . . . **C. pontica**
- 2(1). Третья пара максиллопед без экзоподита, мерус короче ишиума. Длина тельсона превышает ширину **C. Neishaga**
- Л и ч и н к и (Долгопольская, 1969):
- 1(2). Рострум почти равен длине антенн. Третий и пятый абдоминальные сегменты без дорсального гребня. Тельсон с округлым задним краем. Щетинок больше 20 **C. pontica**
- 2(1). Рострум значительно длиннее антенн. Третий и четвертый абдоминальные сегменты с дорсальными шипами. Тельсон ровно срезан, щетинок не более 12 **C. irnicaia**

**Callianassa pontica Czerniavsky, 1884 —
каллианасса понтическая (рис. 131—133)**

Syn.: *Callianassa subterranea* f. *pontica*, C. erniavsky, 1884; *Callianassa (Callichirus) stebbingi* Pesta, 1918; *Callianassa algerica* Lutze, 1938; *Callianassa (Callichirus) latiscarda* Baéesco, 1940; *Callianassa tyrrhena* Forest et Guinot, 1956; Forest, 1967; *Callianassa pestai* Holthuis, 1953; Zariquicy Alvere, 1968; Кобякова, Долгопольская, 1969; *Callianassa (Callichirus) pontica* Макаров, 1938; Baéesco, 1967; *Callianassa pontica* Laurent at Bozic (ревизия). Л и ч и н к и : *Callianassa pontica* Caroli, 1946; Долгопольская, 1954; *C. pestai* Долгопольская, 1969.

Карапакс с хорошо выраженной гастральной областью, гладкий. Рострум лишь слегка выделяется, закругленный или острый на дистальном конце. Глазные стебельки такой же длины, как базальные членики антеннул, роговицы расположены на некотором расстоянии от дистального края. Антенны слегка длиннее антеннул, их третьи членики значительно длиннее, чем вторые. Третья пара максиллопед с экзоподитом; ишиум и мерус заметно выделяются размерами по сравнению с другими члениками; ишиум почти такой же длины, как мерус, его ширина в 2 раза превышает длину; все членики с длинными щетинками, расположенными на внутреннем крае. Первая пара переопод с клешнями, асимметрична, одна из клешней (левая или правая) значительно больше; ишиум большей клешненосной ноги заметно расширен у дистальной части, края гладкие или покрыты мало выраженными зубцами. Мерус с вентральным гребнем, дистальный край которого зубчатый лишь с внешней стороны, на внутреннем крае у основания меруса имеется очень крупный крыловидный вырост с зубчиками. Проподус заметно расширен, с небольшим шипиком на внутренней стороне дистального конца. Ладонь такой же ширины, как карпус, подвижный палец чуть длиннее, чем неподвижный. Меньшая первая переопода характеризуется узким и длинным карпусом, более узким, чем мерус. Вторая пара переопод густооперенная в области дактилуса, проподуса и карпуса. Третья пара переопод с расширенным проподусом, дистальные края которого зазубрены и с пучками жестких щетинок. Последняя пара переопод с клешнями.

Абдомен сплюснен вентрально. Первые две пары плеопод самца округлены на проксимальном крае, ширина в 0,5 раза превышает длину. Тельсон закругленный на конце, короткий, его ширина превышает длину. Экзоподиты уropод почти овальные, лишь немного превышают длину тельсона.

О к р а с к а . Преобладают голубовато-красные тона.
Максимальная длина животного достигает 52 мм.

Л и ч и н к и . Личиночных стадий три, возможно, четыре. Хитиновый покров прозрачный. Карапакс удлиненной формы, гладкий и вооружен длинным рострумом с малозаметными простыми щетинками на свободном конце. Глазные стебельки на первых двух стадиях короткие, в конце развития они длинные, подвижные. Первая пара антенн на первых двух стадиях не разделена на членики и заканчивается перистой щетинкой, имеются также простые и чувствительные щетинки. На третьей стадии развития первая пара антенн подразделяется на три членика, на дистальном конце последнего имеются зачатки одночленистых жгутиков, один из которых (внешний) снабжен шестью щетинками, другой (внутренний) заканчивается большой перистой щетинкой, имеются также четыре перистые щетинки у основания. Вторая пара антенн состоит из экзоподита, несущего восемь перистых щетинок и два латеральных шипа, расположенные на дистальном конце у основания, и эндоподита, заканчивающегося двумя щетинками. Мандибула с хорошо выраженным шупиком и многочисленными зубчика-

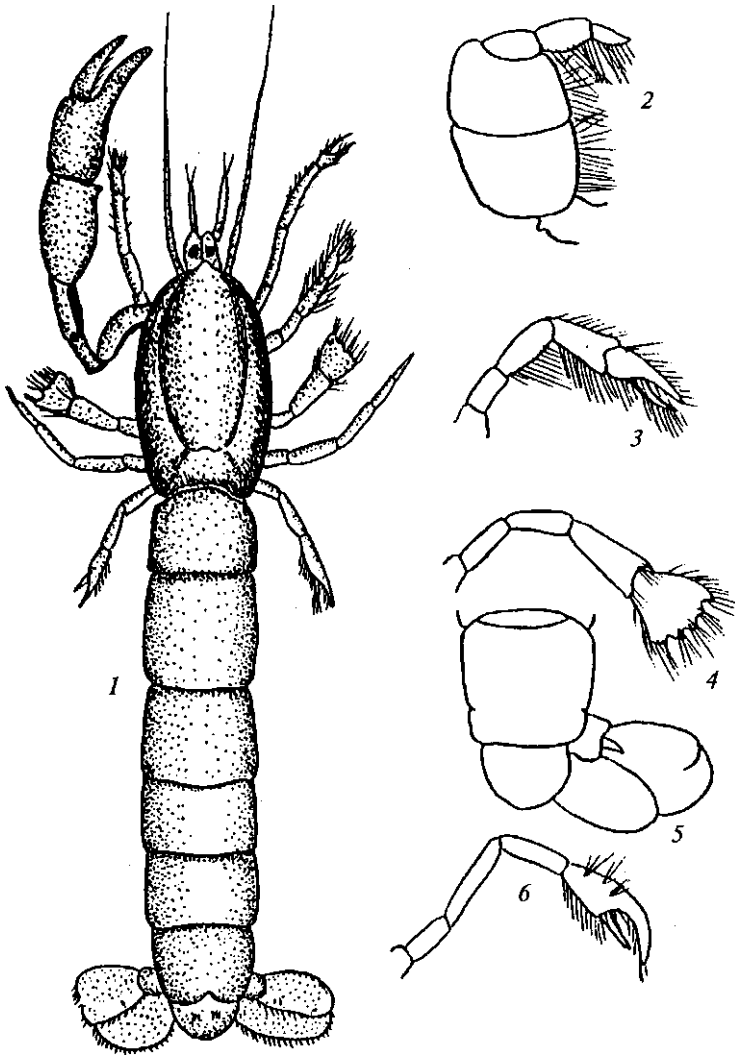


Рис. 131. СаШанаБва ропглас:

1 — общий вид; 2 — максиллопеда-3; 3 — переопода-2; 4 — переопода-3; 5 — тельсон у уроподы; 6 — переопода-5 (по ЭАЫ Байгет, Вою, 1979)

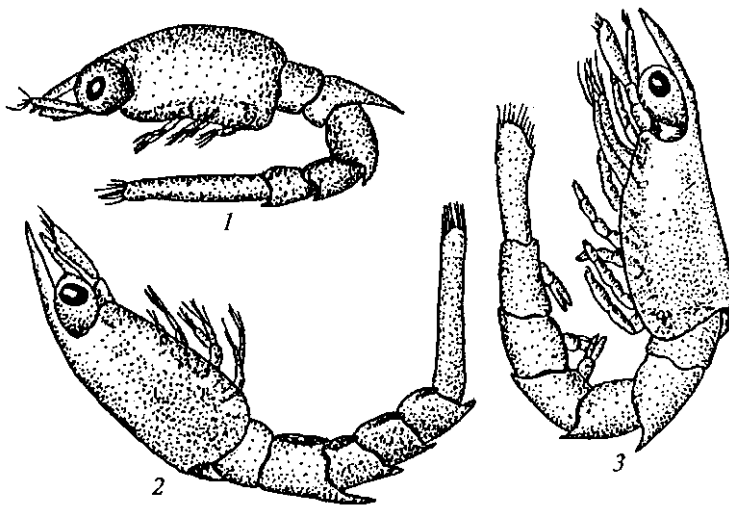


Рис. 132. Личинки *Callianassa pontica*:

1—3 — зоза-1—3

ми на режущем и жующем краях. Первая пара максилл имеет базис, вооруженный группой из восьми коротких шипов, и коксу, несущую по краю ряд перистых щетинок. Вторая пара максилл состоит из четырехлопастного протоподита, вооруженного перистыми щетинками, и четырехчленного эндоподита также с перистыми щетинками; экзоподит вооружен десятью щетинками. Первая пара максиллопед подразделяется на членики уже в начале развития. Щетинистый эндоподит почти равен экзоподиту; эндоподит четырехчленистый, со щетинками на латеральном крае. Вторая и третья пары максиллопед имеют примерно такое же строение, как и первая. Переоподы появляются только на третьей стадии: это семичленистые одноветвистые конечности, две первые пары которых вооружены клешнями, третья — с расширенным проподусом, четвертая и пятая — меньше остальных (особенно пятая), без клешней.

Абдоминальные сегменты длинные. Задний край второго сегмента вытянут в длинный вырост, напоминающий шип, направленный назад. Небольшие выросты имеются на третьем—пятом абдоминальных сегментах. Тельсон широкий, выпуклый, вооружен большим срединным шипом и двумя латеральными шипами, между которыми расположены перистые щетинки. Плеоподы появляются только у личинок третьей стадии на третьем—пятом сегментах. В конце личиночного развития уроподы еще не сформированы.

Особь на стадии глаукотоз имеют гибкое, вытянутое в длину тело, утратившее прозрачность. Рострум становится коротким, треугольной формы. Глаза подвижные, большие. Переоподы первой-второй пар имеют сформированные клешни, покрытые щетинками. Строение переопод сходно с таковым у взрослых форм.

О к р а с к а взрослых животных белая с переходом в синий или красный цвет. Встречаются беловато-глянцевые особи с розовым или светло-голубым оттенком.

Максимальная длина тела 38 мм.

Р а с п р о с т р а н е н и е и э к о л о г и я . Вид широко распространен у западного побережья Франции, в Красном море (Al-Kholy, Mahmoud, 1967), редко встречается у побережья Дании (Christiansen, Grève, 1982). В Средиземном море он известен у Неаполя, у берегов Сицилии, Ве-

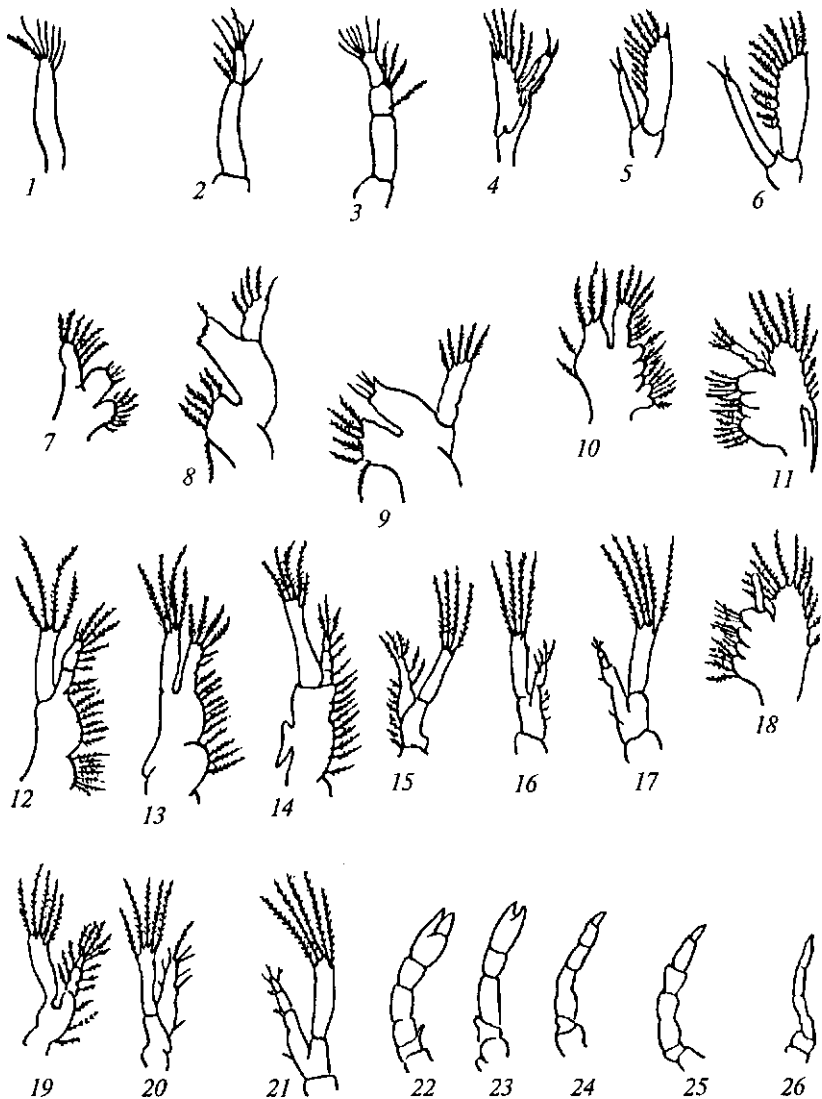


Рис. 133. Придатки тела *Calappa rostrata*:

1 — первая антенна зоа-1; 2 — первая антенна зоа-2; 3 — первая антенна зоа-3; 4 — вторая антенна зоа-2; 5 — вторая антенна зоа-3; 6 — вторая антенна зоа-3; 7 — первая максилла зоа-1; 8 — первая максилла зоа-2; 9 — первая максилла зоа-3; 10 — вторая максилла зоа-1; 11 — вторая максилла зоа-2; 12 — первая максиллопеда зоа-1; 13 — первая максиллопеда зоа-2; 14 — первая максиллопеда зоа-3; 15 — вторая максиллопеда зоа-1; 16 — вторая максиллопеда зоа-2; 17 — вторая максиллопеда зоа-3; 18 — третья максиллопеда зоа-3; 19 — третья максиллопеда зоа-1; 20 — третья максиллопеда зоа-2; 21 — третья максиллопеда зоа-3; 22 — первая переопода зоа-3; 23 — вторая переопода зоа-3; 24 — третья переопода зоа-3; 25 — четвертая переопода зоа-3; 26 — пятая переопода зоа-3

неции и Пизаны. В Черном море вид живет в прибрежной зоне у берегов Болгарии, Румынии, в северо-западной части моря, у Крыма и Кавказа.

Обычно закапывается в фунт и роет норы. В северо-западной части Черного моря встречаются ходы под корнями zostеры. В обычных орудиях лова встречается редко, и поэтому вид плохо изучен в природе. Имеются сведения, что молодые экземпляры в ночные часы поднимаются к поверхности, более крупные особи встречаются у поверхности воды во время сильной зыби (Зернов, 1913). *Каллианасса понтическая* является хищником — в условиях аквариума нападает на других животных или на себе подобных (Макаров, 1939).

Как указывает М.А. Долгопольская (1954), выдерживать первые личиночные стадии в аквариуме очень сложно. Они постоянно поднимаются в поверхностную пленку воды вследствие частых судорожных движений. Однако полученные в лаборатории послеличиночные стадии легко приспособляются и живут в аквариуме довольно длительное время, проделывая ходы в фунте.

Взрослых экземпляров *S. ропис* мы находили в северо-западной части Черного моря у Дофиновского и Григорьевского лиманов в октябре, а также в Тендровском заливе в июле на расстоянии до 50 м от берега. Во всех случаях пойманные экземпляры представляли собой отнерестившихся особей. У Крымского побережья взрослые особи отмечены только в районе Севастополя. Известно (Булгурков, 1970), что на участке моря, прилегающем к побережью Болгарии, яйценосные самки встречаются с июля по сентябрь.

Личинки *S. ропис* в наших сборах попадались постоянно во второй половине лета и осенью. Их характерной особенностью является приуроченность к узкой прибрежной полосе шириной не более 1 мили.

В верхних слоях воды личинки *S. ропис* встречались преимущественно в ночное время суток, днем зарегистрировано всего несколько случаев поимки единичных экземпляров у берегов Крыма и Кавказа при температуре воды 21,3–22,8 °С в штилевую погоду.

По данным уловов планктонно-нейстонной сети, на одной из станций, выполненной в районе Сухуми в конце июля, была вычерчена кривая суточной динамики численности *S. ропис* (рис. 134). На этой многочасовой станции пробы брались только на двух микрогоризонтах: 0–5 и 5–25 см.

Как показано на рис. 134, в приповерхностном биотопе пелагиали личинки начинают появляться только в 22.00, и в это время их численность не превышает 3 экз./м³. Позже их численность резко возрастает до максимального значения 43 экз./м³ незадолго до рассвета. К утру личинки *S. ропис* опускаются снова в более глубокие слои воды.

Личинки *S. ропис* в нейстоне Черного моря появляются только в конце июня, и на протяжении всего летнего периода они встречаются на всех стадиях развития.

Как свидетельствуют данные, представленные в табл. 17, существует явное преобладание личинок в приповерхностном микрогоризонте воды на первой стадии развития над более поздними стадиями, личинки на четвертой стадии в июле не наблюдались. В конце лета и в осенние месяцы

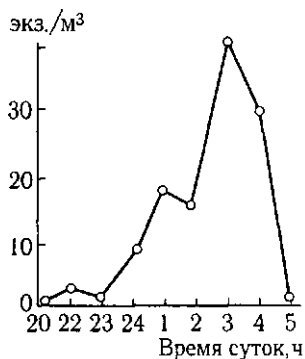


Рис. 134. Суточная динамика численности (экз./м³) *SaShapava roplisa* у берегов Кавказа в слое воды 0–5 см

Таблица 17

Распределение (% общей численности) различных стадий личинок *SaShapava roplisa* с мая по октябрь в Черном море

Стадия развития	Месяц					
	V	VI	VII	VIII	IX	X
Первая	0	57,3	52,4	41,1	16,0	2,2
Вторая	0	28,1	17,2	43,2	49,2	21,1
Третья	0	14,6	30,4	15,7	34,8	76,7

картина несколько изменяется: в октябре явно преобладают личинки третьей стадии, хотя более ранние стадии все же обнаруживаются у поверхности воды.

Присутствие столь малого количества первых личиночных стадий в октябрьских ловах свидетельствует, что в это время размножение вида заканчивается, хотя личинки могут продолжать свой метаморфоз и в более поздние месяцы. Вместе с тем пробы, собранные у берегов Кавказа в декабрьском рейсе, показали, что зимой личинки *S. pontica* у поверхности воды не встречаются.

По сообщению М.А. Долгопольской (1948), в планктоне Севастопольской бухты личинки *S. pontica* на первой стадии развития многочисленны с середины июля до конца октября, особи на стадии глаукотоеэ попадаются с конца августа, преимущественно в ночных и глубинных ловах.

По сообщению М. Лебур (Lebour, 1947), в планктоне Средиземного моря личинки *S. pontica* появляются летом и их можно обнаружить ранней осенью, в Адриатическом море (Kurian, 1958) они встречаются на протяжении всего года, с наибольшей численностью в мае и июле. В Северном море личинки этого вида были найдены только в августе и сентябре (Rees, 1952).

Callianassa truncata Giardet et Bonnier,
1890 — каллианасса рассеченная (рис. 135—137)

Syn.: Cáncer (Astacus) subterraneus Montagu, 1808; Callianassa subterranea Leach, 1815; Bell, 1853; Макаров, 1938; Callianassa pontica Baéscio, 1949; Callianassa truncata Baéscio, 1967; Кобякова, Долгопольская, 1969. Личинки: Calocaris macanarea Долгопольская, 1938; Callianassa (Trypaea) truncata Gurney, 1944; Долгопольская, 1954; Callianassa truncata Caroli, 1946; Долгопольская, 1969.

Тело вытянуто в длину. Карапакс составляет 1/3 общей длины животного и имеет явно выраженное вздутие в гастральной области. Рострум короткий, треугольной формы, с глубокой цервикальной бороздой. Внутренние края глазных стебельков прямые, роговицы несколько удалены от дистального края. Антеннулы в 2—3 раза превышают длину карапакса. Максиллопеды тонкие. Первая пара переопод асимметрична по величине (большая либо левая, либо правая). На проксимальном конце внутреннего выемчатого края большей клешни первой переоподы имеется маленький острый шип, на наружном крае — пять шипов равной величины. Мерус немного длиннее исхиума, его внутренний край немного изогнут, с маленьким шипом на проксимальном конце, за которым следует более крупный заостренный с зубчиками крыловидный выступ, затем на некотором расстоянии расположены еще три небольших шипа; проксимальная четверть наружного края продолжается в большую плоскую долю, которая дистально загнута вверх, ее дистальный край утончен; перед долей наружный край меруса несет 12 шипиков, между которыми расположены щетинки. Карпус короткий, вздутый и равняется проподусу, края его гребенчатые. Неподвижный палец немного короче ладони, его конец изогнут. Подвижный палец немного длиннее неподвижного, его конец сильно изогнут, внутренний край зазубрен. Меньшая первая переопода характеризуется тонким расширяющимся дистально исхиумом и овальным, усеченным на обоих концах мерусом, на задней трети наружного края которого имеется небольшой шип. Карпус более длинный, тонкий, расширяющийся дистально. Длина клешни составляет 2/3 таковой карпуса. Все членики первой меньшей переоподы снабжены щетинками, особенно это касается наружного края карпуса и клешни, имеются также пучки щетинок на пальцах.

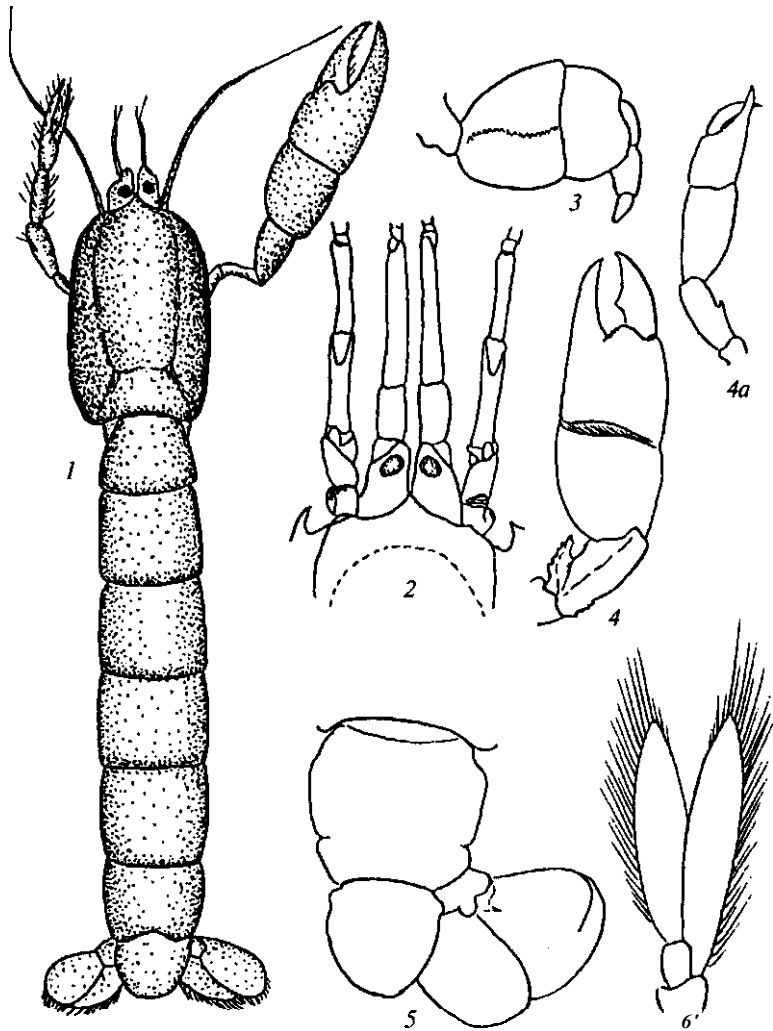


Рис. 135. *Callianassa truncata*:

1 — общий вид; 2 — передняя часть карапакса; 3 — максиллопеда-3; 4, 4a — первая переопода; 5 — задняя часть тельсона и уроподы; 6 — третья плеопода (2—5 по Saint Laurent, Bozic, 1979)

Тельсон слегка закруглен на конце¹, имеет латеральные выступы у основания. Уроподы слегка выступают за тельсон. Наружная ветвь вооружена сильным гребнем и рядом коротких щетинок, простирающихся почти до середины заднего края, и немного отклоняется от него. Внутренняя ветвь по длине равняется ширине, закругленная на заднем крае, с небольшим гребнем. Уроподы самок несколько длиннее, чем самцов.

Л и ч и н к и . Карапакс прозрачный, вооружен только одним шипом на переднебоковом крае. Ротрум широкий, дорсально уплощенный, с зазубринами по краям, выступает за дистальные части антенн, слегка вогнут в средней части. Глаза большие, малоподвижные даже в конце личиночного развития. Первая пара антенн нечленистая в начале развития и трехчленистая в конце метаморфоза, снабжена перистыми и простыми щетинками. Вторая пара антенн двуветвистая, от базального членика отходит короткий одночлени-

•З.И. Кобякова и М.А. Долгопольская (1969) указывают на тельсон, прямосрезанный на конце. Однако в наших материалах встречались особи с тельсоном, закругленным на конце.

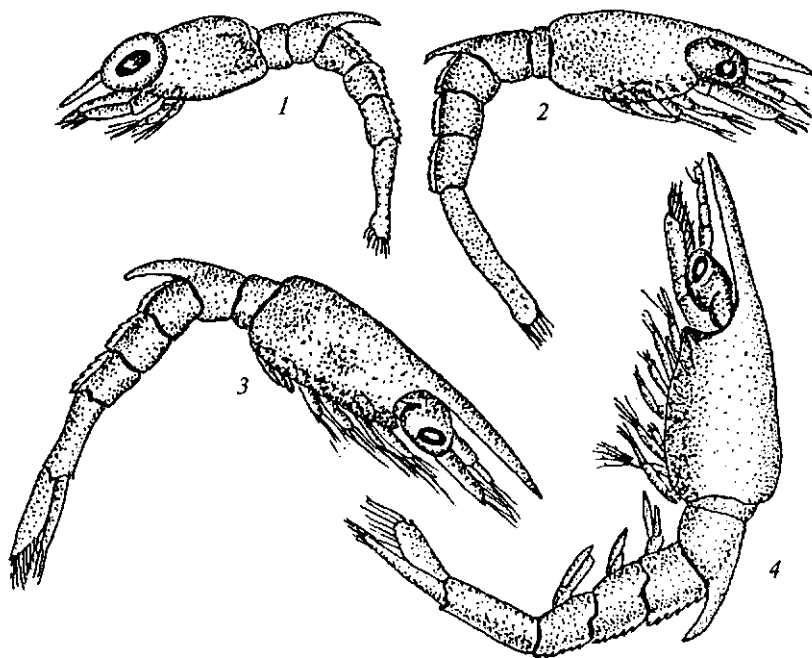


Рис. 136. Личинки *СаШапава г.гипсага*:

1—4 — зоза-1—4

стый эндоподит, в процессе метаморфоза уменьшающийся в размерах по сравнению с экзоподитом. Пластинчатый экзоподит снабжен восемью или девятью перистыми щетинками. Мандибула без шупика в начале развития и приобретает его на последней личиночной стадии, широкая, с многочисленными зубцами на режущем крае. Первая максилла состоит из протоподита с двумя лопастями, базальная лопасть заканчивается двумя шипами и двумя щетинками, на коксе имеется бахрома перистых щетинок, трехчленистый шупик на дистальном конце с четырьмя перистыми щетинками. Вторая максилла состоит из четырехчленистого протоподита, густо усаженного щетинками, щетинистого эндоподита и пластинчатого эндоподита с пятью перистыми щетинками. Максиллопеды на первой стадии с вооруженным эндоподитом и щетинистым экзоподитом. Первые переоподы сформированы на третьей стадии, остальные переоподы появляются на четвертой. На третьей стадии первые переоподы плавательного типа, их эндоподиты еще не подразделены на членики, но снабжены четырьмя перистыми щетинками на дистальном конце и двумя у основания; экзоподиты с пятью длинными перистыми щетинками на дистальном конце. На четвертой стадии развития первые две пары переопод с клешнями. Пятая пара переопод без экзоподита.

Абдоминальные сегменты удлиненные; второй сегмент с характерным дорсальным когтеобразным шипом, направленным назад и превышающим длину следующего сегмента; на третьем абдоминальном сегменте имеются килеобразные зубчатые выросты. У личинок первой и второй стадий тельсон слит с абдоменом, задний край почти прямой, снабжен срединным и латеральными шипами, а также пятью или шестью перистыми щетинками. Одноветвистые уropоды появляются на третьей стадии, на четвертой они двуветвистые, но короче тельсона. В конце личиночного развития на трех последних сегментах появляются двуветвистые голые плеоподы.

Глаукотоэ характеризуется непрозрачным карапаксом с небольшим округлым рострумом, который едва достигает края глаза. Первые две пары

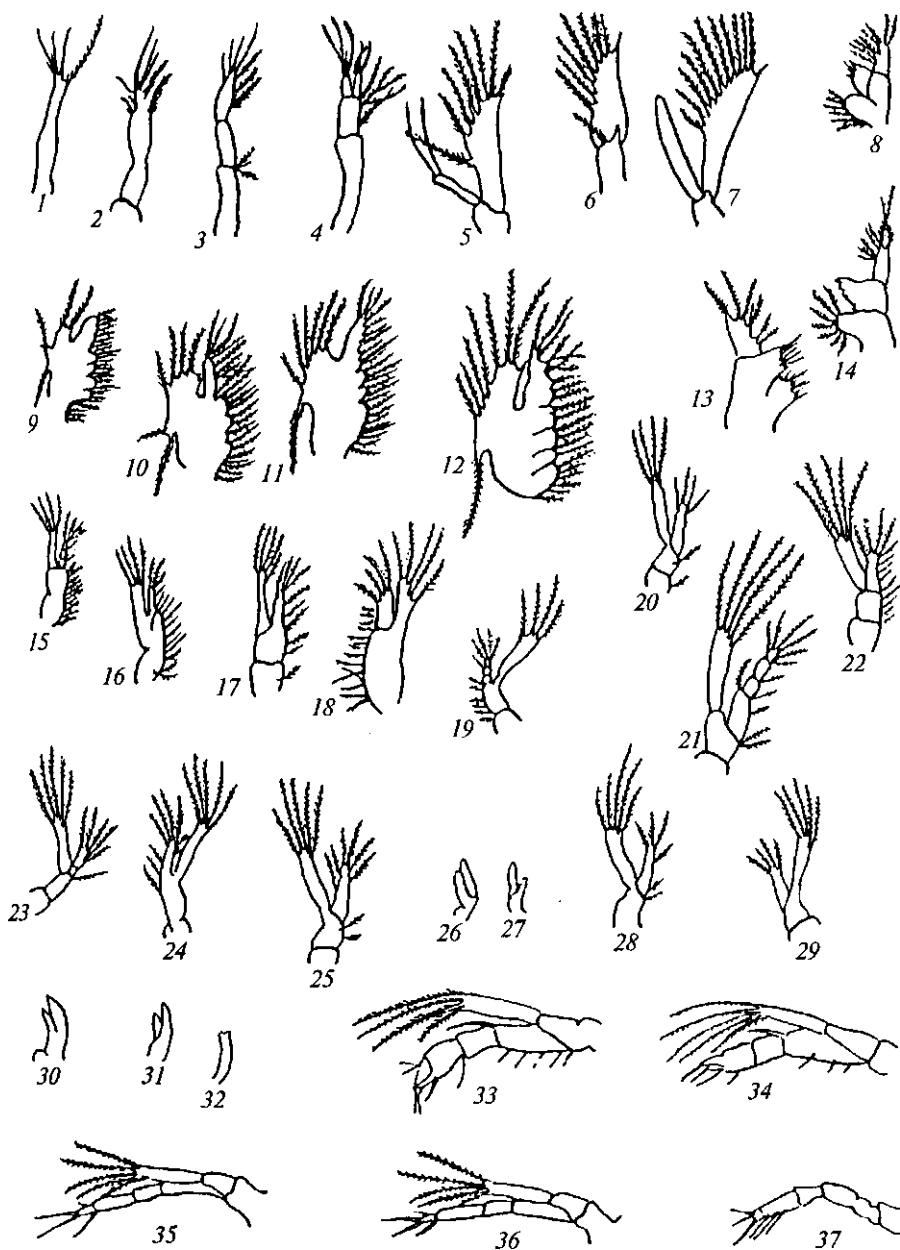


Рис. 137. Придатки тела CaShapaBza gipcala:

1 — первая антенна зоэа-1; 2 — первая антенна зоэа-2; 3 — первая антенна зоэа-3; 4 — первая антенна зоэа-4; 5 — вторая антенна зоэа-1; 6 — вторая антенна зоэа-3; 7 — вторая антенна зоэа-4; 8 — первая максилла зоэа-1; 9 — вторая максилла зоэа-1; 10 — вторая максилла зоэа-2; 11 — вторая максилла зоэа-3; 12 — вторая максилла зоэа-4; 13 — первая максилла зоэа-4; 14 — первая максилла зоэа-2; 15 — первая максиллопеда зоэа-1; 16 — первая максиллопеда зоэа-2; 17 — первая максиллопеда зоэа-3; 18 — первая максиллопеда зоэа-4; 19 — вторая максиллопеда зоэа-1; 20 — вторая максиллопеда зоэа-3; 21 — вторая максиллопеда зоэа-4; 22 — вторая максиллопеда зоэа-2; 23 — третья максиллопеда зоэа-1; 24 — третья максиллопеда зоэа-2; 25 — третья максиллопеда зоэа-3; 26 — первая переопода зоэа-2; 27 — первая переопода зоэа-2; 28 — первая переопода зоэа-3; 29 — вторая переопода зоэа-3; 30 — третья переопода зоэа-3; 31 — четвертая переопода зоэа-3; 32 — пятая переопода зоэа-3; 33 — первая переопода зоэа-4; 34 — вторая переопода зоэа-4; 35 — третья переопода зоэа-4; 36 — четвертая переопода зоэа-4; 37 — пятая переопода зоэа-4

Таблица 18

Распределение (экз./м³) личинок *Callinassa truncata* по горизонтам и стадиям развития в Черном море у Анапы

Горизонт лова, см	Стадия			
	первая	вторая	третья	четвертая
0 — 5	0	6,2	34,1	11,4
5 — 25	0	14,1	61,5	19,2
25 — 45	0	3,5	25,0	34,3

бесцветные; отдельные красноватые пигментные клетки имеются у основания рострума, на границе карапакса и абдомена, а также у основания тельсона. Иногда наблюдаются особи с голубыми хроматофорами на глазных стебельках (Heegard, 1963).

Отдельные экземпляры достигают 55 мм.

Распространение и экология. Вид встречается в Атлантике у побережья Англии, Ирландии, Франции и у северного побережья Африки. В Черном море впервые обнаружен М.А. Долгопольской на личиночных стадиях развития. Однако в Черном море он обнаруживается редко, имеются лишь единичные находки. Отмечен в Севастопольской бухте (Долгопольская, 1954), где личинки встречаются в августе и сентябре на первой и второй стадиях развития.

Нами взрослые особи были обнаружены в районе Батуми на глубине 4,2 м в норах на илесто-песчаном грунте. Личинки в наших сборах попадались также исключительно редко и очень непостоянно. Из всего обработанного материала только на одной станции, выполненной в августе 1965 г. в 3.00 у Анапы, были обнаружены личинки в сравнительно небольшом количестве. Данные этой станции в пересчете на 1 м³ воды приводятся в табл. 18.

Во всех остальных районах моря личинки *S. truncata* были обнаружены единичными экземплярами в различных микрогоризонтах воды, на разных стадиях развития:

- у побережья Болгарии — 2 экз. на первой и второй стадиях развития, над глубиной 75 м, в сентябре 1969 г.;
- у Днестровско-Бугского лимана — 1 экз. на четвертой стадии развития, над глубиной 23 м, в июне 1967 г.;
- у Севастополя — 7 экз. над глубиной 2 м, в августе 1969 г.;
- у Евпатории — 1 экз. на третьей стадии развития, над глубиной 3 м, в августе 1969 г.

Следует добавить, что в перечисленных выше районах Черного моря личинки *S. truncata* в приповерхностных горизонтах воды ловились независимо от времени суток.

У берегов Румынии и Болгарии были найдены особи только на личиночных стадиях (Vacesco, 1967).

РОД *UROGEBIA* LEACH, 1814 - УПОГЕБИЯ

Syn.: *Gebia* Leach, 1815; Milne-Edwards, 1837; Bell, 1853; Чернявский, 1884; Vacesco, 1940.

Карапакс сплюснен и зазубрен на переднем крае так, что переходит в широкий рострум. На латеральной поверхности рострума расположены продольные гребни, густо посаженные щетинками в виде четких рядок. Эти

переопод симметричны, с клешнями. Последняя пара переопод значительно тоньше остальных. Тельсон почти квадратный, равняется длине уropод.

Окраска взрослых животных беловато-серая, переходящая в розовато-красную. Личинки прозрачные с редкими желтоватыми хроматофорами, расположенными на тельсоне, карапаксе и роструме. Как указывает М.А. Долгопольская (1954), глаукотоз светло-желтые или почти

гребни на карапаксе ограничивают хорошо выраженную гастральную область. У некоторых видов лобный край карапакса вооружен небольшим шипом. Глазные стебельки несколько расширены у основания. Максиллопеды узкие. Первая пара переопод симметрична, с настоящими или ложными клешнями, остальные переоподы без клешней. Абдоминальные сегменты расширены в средней части.

Представители рода обитают преимущественно в теплых морях. Они известны у берегов Анголы, в Персидском заливе и Красном море, у восточной части Малайского архипелага, в Японии (Sakai, 1984), у Каролины (США) (Williams, 1965). Всего известно около 50 видов этого рода. В Черном море род представлен 1 видом.

Upogebia pusilla Petagna, 1792 — упогебия крошечная
(рис. 138-141)

Syn.: *Astacus pisullus* Petagma, 1792; *Thalassina littoralis* Risso, 1816; *Gebios littoralis* Milne-Edwards, 1837; Heller, 1863; Чернявский, 1884; Зернов, 1913; Borcea, 1930; Leach, 1940; Vaïesco, 1940; *Upogebia stellata* Schelleberg, 1928; *Upogebia littoralis* de Man, 1927; Макаров, 1938; *Upogebia pusilla* Vaïesco, 1960; Holthuis, 1961; Кобякова, Долгопольская, 1969; Dworschak, 1981, 1983. Личинки: *Gebia littoralis* Косякина, 1936; Долгопольская, 1948, 1949.

Карапакс заужен в передней части, где сплюснен латерально. На дорсальной поверхности карапакса четко выделяется гастральная область, продолжающаяся в конусовидный рострум, закругленный на конце и выступающий вперед немного более чем за середину переднего членика второй пары антенн. Вдоль средней части рострума проходит желобок, достигающий почти середины карапакса, на латеральном крае имеются шипы, покрытые щетинками. На передней части карапакса у основания стебля первой пары антенн хорошо заметен крупный шип. По заднему краю цервикальной борозды имеются небольшие гранулы. Глазные стебельки тонкие, роговица на них расположена в дистальной части. Антенна примыкает к главному стебельку, первый членик ее эндоподита снабжен выемкой в виде полумесяца так, что один край образует шип, членики экзоподита тонкие и более длинные. Скафоцерит антеннулы короткий, треугольный, оканчивается острым шипом. Все максиллопеды узкие, ногообразные, покрыты щетинками.

Первая пара переопод симметрична, нижний край исхиума с тремя—пятью шипами; мерус длинный, сплюсненный, с шипом на внутренней стороне, верхний край треугольный у дистального конца, нижний — с шипами и со щетинками, карпус с покрытым щетинками шипом на дистальном конце по верхнему краю и двумя небольшими шипами над ним; имеется два шипа на нижней поверхности у дистального угла; проподус на верхнем закругленном крае (с внутренней стороны) имеет продольный гребень из гранул, покрыт волосками, параллельно ему проходит гладкий гребень с пучками щетинок, на верхнем крае проподуса близ дистального конца имеется направленный вперед шип, наружная сторона проподуса в виде треугольника с уплощенным участком, боковые стороны которого вооружены мелкими шипами и длинными щетинками; подвижный палец клешни изогнутый; наружная и верхняя стороны покрыты щетинками, верхняя поверхность гладкая, плоская, лишь на проксимальном конце по бокам имеются гладкие гребни, нижненааружный край ближе к основанию несет небольшой шип, рядом с которым имеются гранулы; неподвижный палец острый, с гладким наружным краем, хватательный край мелко зазубрен. Наружная сторона ладони гладкая, слегка выпуклая, на нижней стороне имеются гладкий продольный гребень и борозда, усаженная щетинками.

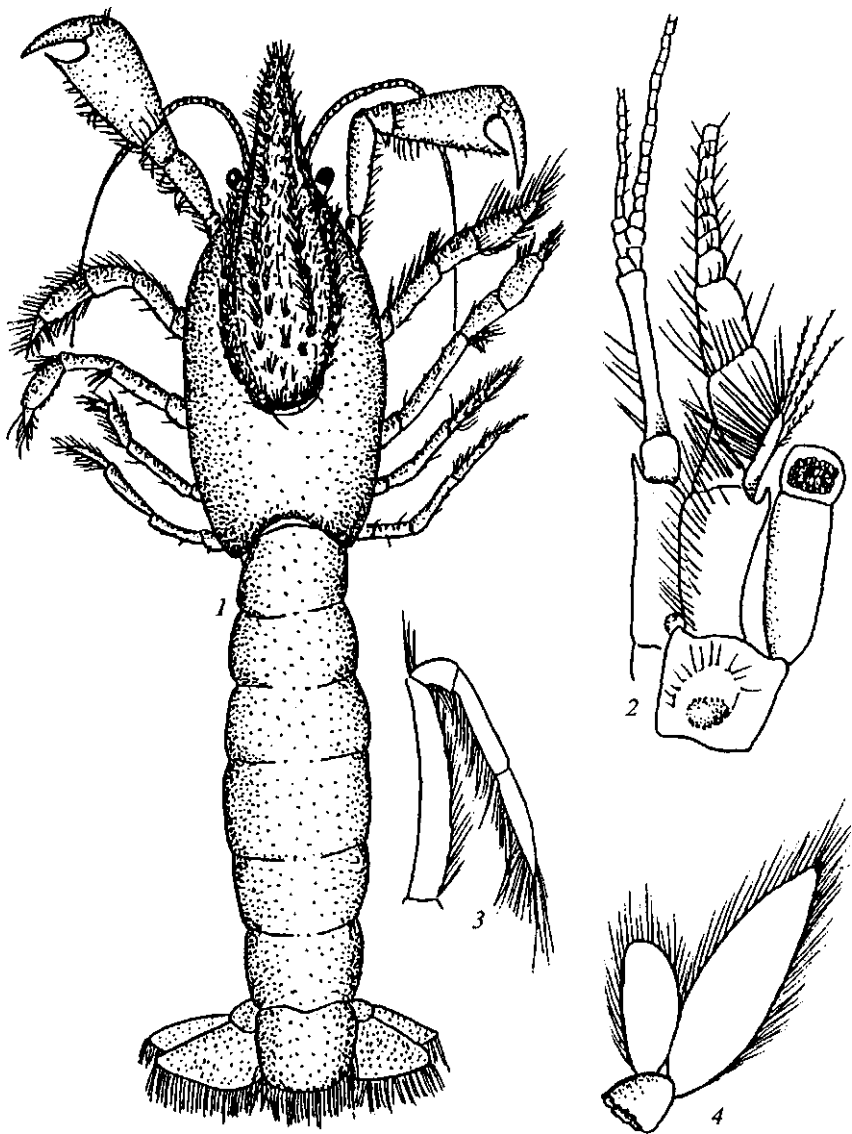


Рис. 138. *Urogebia pusilla*:

1 — общий вид, 2 — первая антенна, 3 — третья максиллопеда, 4 — вторая плеопода
(2 — по М. Вабессо, 1967)

Вторая пара переопод следующего строения: мерус вблизи дистального конца с шипом, имеется пара шипов на нижнем крае, все членики с длинными щетинками. Третья пара переопод на нижнем крае меруса имеет три шипа, карпус с маленьким шипом на нижнем дистальном конце и с пучком щетинок на верхнем крае. Четвертая и пятая пары переопод тонкие, короче остальных.

Абдоминальные сегменты более узкие на проксимальном и дистальном концах, наиболее широкие в средней части. Тельсон почти квадратный, задний край слегка выпуклый, на верхней поверхности имеется бороздка. Уроподы немного длиннее тельсона. Экзоподиты плеопод значительно короче эндоподитов.

Л и ч и н к и . Тело стекловидное. Карапакс гладкий, с почти параллельными боковыми сторонами и тонким конусовидным рострумом. Глаза

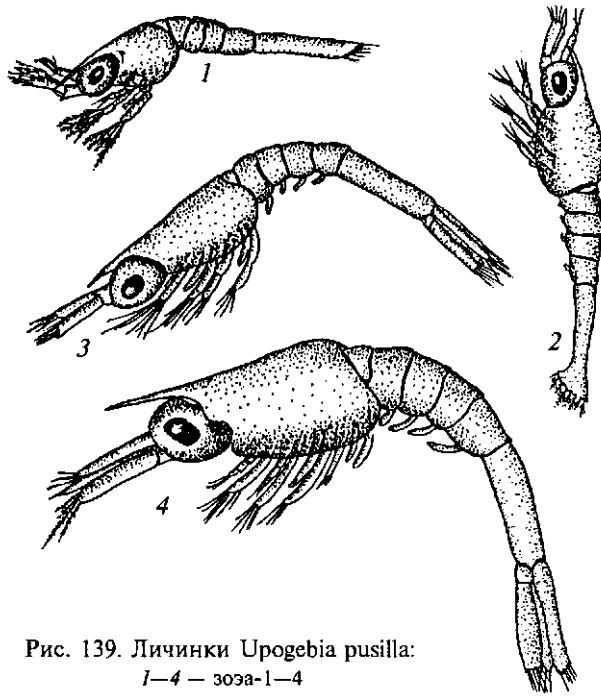


Рис. 139. Личинки *Urogebia pusilla*:
1—4 — зоза-1—4

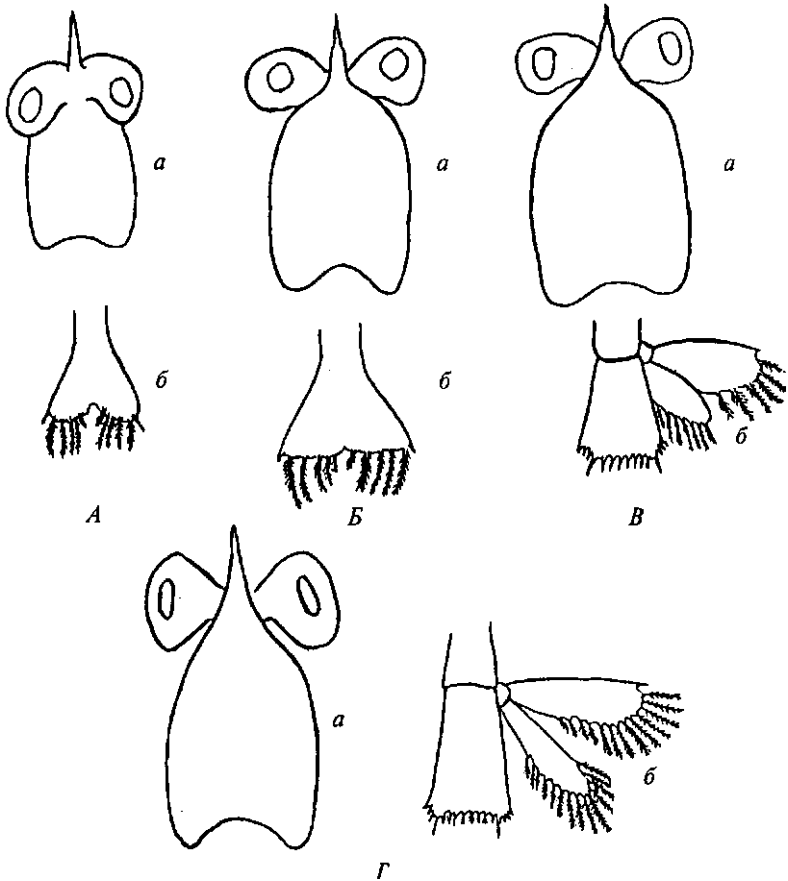


Рис. 140. Карапакс и абдомен личинок *Progebia rsh3a*:
А—Г — стадии развития 1—IV; а — карапакс, б — абдомен

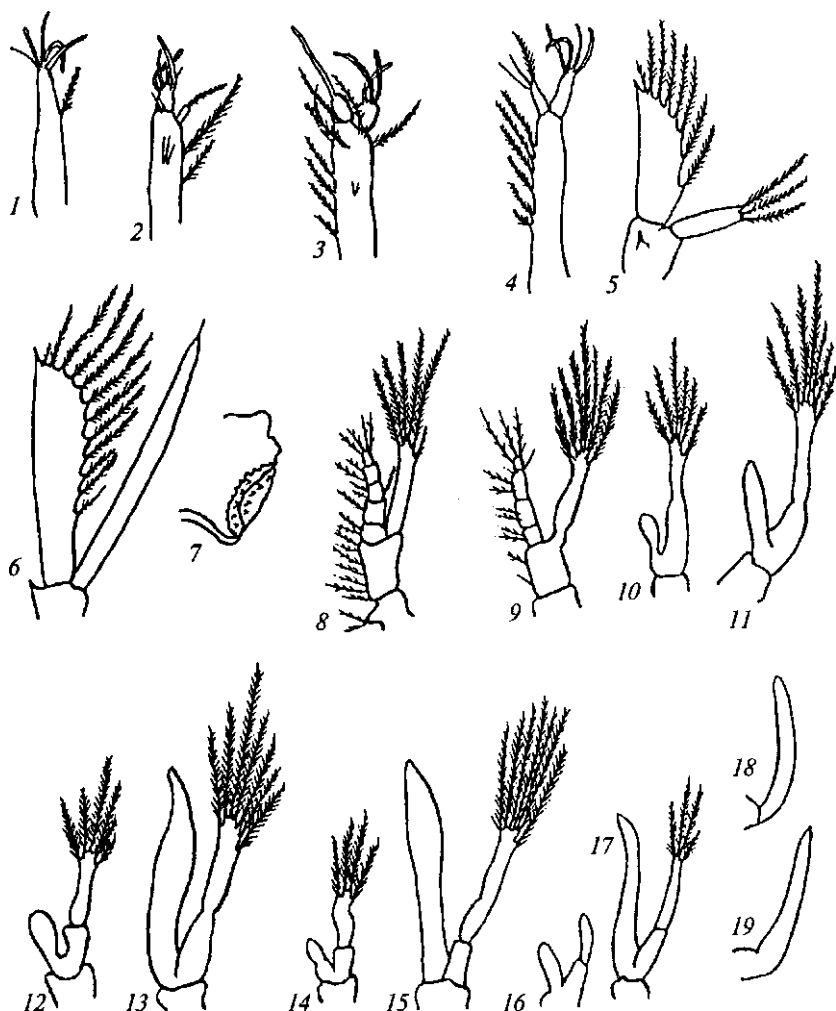


Рис. 141. Придатки тела личинок *Prosebia rishii*:

/ — первая антенна зоа-1; 2 — первая антенна зоа-2; 3 — первая антенна зоа-3; 4 — первая антенна зоа-4; 5 — вторая антенна зоа-1; 6 — вторая антенна зоа-4; 7 — мандибула; 8 — первая максиллопеда зоа-1—4; 9 — вторая максиллопеда зоа-1—4; 10 — третья максиллопеда зоа-1; // — третья максиллопеда зоа-4; 12 — первая переопода зоа-2; 13 — первая переопода зоа-3—4; 14 — вторая переопода зоа-2; 15 — вторая переопода зоа-4; 16 — третья переопода зоа-2; 17 — третья переопода зоа-3; 18 — четвертая переопода зоа-4; 19 — пятая переопода зоа-4

большие, неподвижные в начале развития и подвижные в конце метаморфоза. Первая пара антенн одночленистая, с пучком щетинок на первой стадии у дистального конца, на второй стадии появляется небольшой членик, у основания которого имеются две перистые щетинки, на дистальном конце находится пучок простых щетинок; рядом с этим члеником имеется зачаток жгутика, заканчивающийся перистой щетинкой. Вторая пара антенн с нечленистым узким эндоподитом, заканчивающимся на наружном дистальном крае небольшим шипом, а также 9—13 перистыми щетинками на внутреннем крае. Щупик на мандибule отсутствует.

Первая пара максилл состоит из трехчленистого щупика с длинными перистыми щетинками, двулопастного протоподита, снабженного на свободном конце базальной части неоперенными щетинками и небольшими шипами; коксальная лопасть вооружена пучком смешанных щетинок. Вторая максилла состоит из четырехлопастного протоподита со щетинками, к

которому прикреплен в виде небольшой овальной пластинки с перистыми щетинками экзоподит, и нечленистого эндоподита. Все три пары максиллопед обычной формы, однако третья пара развита только у особей на второй и последующих стадиях.

Переоподы зачаточны на первой стадии, на второй две первые пары выполняют уже плавательную функцию и состоят из развитого экзоподита, заканчивающегося шестью (у первой пары) или четырьмя (у второй) длинными перистыми щетинками; эндоподиты этих ног недоразвиты. На третьей стадии переоподы первой пары имеют экзоподит с семью перистыми щетинками и более длинный голый эндоподит; вторая и третья пары переопод сходны по строению с первой; переоподы двух последних пар имеют вид нечленистых длинных и голых отростков. На четвертой стадии развития переоподы почти не отличаются.

Абдомен гладкий, слегка сужающийся к заднему краю. На первых двух стадиях абдомен слит с тельсоном, задний край которого слегка выпуклый или почти ровный (на второй стадии), со срединной выемкой, латеральными шипами и десятью перистыми щетинками. У личинок третьей и четвертой стадий задний край тельсона вогнут, на нем четко определяются эндоподит и экзоподит.

Глаукотэ характеризуются признаками, сходными со взрослыми особями: относительно небольшие глаза, кардиальная область четко определена на дорсальной стороне карапакса.

О к р а с к а у взрослых особей легко меняется в зависимости от биотопа, однако чаще преобладают зеленовато-серые или красноватые тона. У прозрачных личинок хорошо заметны оранжевые хроматофоры вдоль карапакса, на конце первой антенны, в ротовой области и у основания переопод. Глаукотэ грязно-беловатого цвета.

Максимальная длина тела 59 мм.

Р а с п р о с т р а н е н и е и э к о л о г и я . Вид распространен у восточного побережья Атлантики от Англии до Португалии, в Средиземном, Адриатическом, Черном и Азовском морях. Обычно живет в грунте. Норы имеют U-образную или двойную U-образную часть, вертикальные шахты с выходными отверстиями. В ходах имеются расширенные камеры для поворота животного. Средний диаметр нор и их длина зависят от размера животного. Глубина нор варьирует от 4 до 82 см. От U-образной структуры в глубину часто идут дополнительные ходы. В одной норе всегда присутствует только 1 экз. рака. Норы соседей могут налегать друг на друга, но никогда не имеют сообщений между собой. Объем норы составляет 0,3—535 см³. Объем прокачиваемой через норку воды зависит от такового тела животного и колеблется от 5 до 900 мл/ч. Такое прокачивание сравнимо с приливно-отливными явлениями (Dworschak, 1981).

У берегов Румынии особи длиной до 65 мм встречаются на глубине 0,5—15 м, чаще всего вместе с другими представителями десятиногих (Crangon, Diogenes) среди зарослей zostеры, найдены также в желудках осетров. Популяция у Мамай (Румыния) состояла более чем на 90 % из особей длиной 50—60 мм, у икротосных самок количество яиц варьировало от 1500 до 4500 (Porovici, 1940). Известно также (Никитин, 1948), что в восточной части Черного моря взрослые особи *U. pussilla* отмечены в биотопе илистого песка на глубине 10—15 м, где их плотность составляла 1 экз./м², половозрелые самки с икрой встречались с апреля по август (Зернов, 1913).

Однако личинки в планктоне могут находиться более длительный период времени. Так, М.А. Долгопольская (1948) находила их в планктоне Севастопольской бухты в период с мая по октябрь на первой—четвертой стадиях развития, глаукотэ — с августа по октябрь. При этом было отме-

чено, что послеличиночные стадии в поверхностных ловах попадаются относительно редко, и, судя по опытам в аквариуме, они сразу же после превращения в эту стадию опускались на дно и зарывались в песок, редко всплывая к поверхности. Вместе с тем имеются сведения (Чернявский, 1884), что молодые особи ночью могут выходить на поверхность из своих убежищ, где плавают в большом изобилии на глубине 1—3 м, поднимаясь иногда к самой поверхности воды. Между ними встречаются и половозрелые.

Именно такую картину мы наблюдали в Тендровском заливе летом на расстоянии полумили от берега (глубина 4—5 м). В этом месте производилась добыча песка со дна залива, что, возможно, потревожило животных и заставило их подняться в толщу воды. При этом они проявляли положительный фототаксис и хорошо ловились с помощью сетки у поверхности воды, а также ночью, идя на свет мощного прожектора. В этом случае большая часть самок (58 %) была с выметанными яйцами, которые у некоторых экземпляров были на стадии выклева. Следует отметить, что у поверхности воды также встречались и самцы, здесь же были обнаружены и личинки даже при относительно низкой температуре воды (15,2 °С). Очевидно, для личинок температура не является определяющим фактором. Например, они могут встречаться в планктоне Новороссийской бухты при температуре 14—15 °С (Косякина, 1936).

В наших сборах кроме Тендровского залива мы находили взрослых экземпляров вдоль всего побережья северо-западной части моря, у Крымского побережья и в южной части Березанского лимана. Личинки также являются обычной формой в прибрежных водах во всех исследуемых районах, их мы находили в нейстоне Азовского моря как в центральной его части, так и в Керченском проливе.

Распределение личинок *U. pusilla* неодинаково в различных участках Черного моря. Наблюдается увеличение их численности у западного побережья по сравнению с восточным (рис. 142).

В восточной части моря на участке от Батуми до Анапы численность личинок была небольшой и в слое 0—5 см не превышала 15 экз./м³. Во многих пробах они отсутствовали вовсе. Далее, на запад от Анапы, численность личинок в некоторых пробах достигала 180 экз./м³, у Южного берега Крыма количество личинок снова уменьшалось до 6—18 экз./м³ и увеличивалось в северо-западной части моря и у берегов Румынии, где максимальная численность может достигать 154 экз./м³. Во всех прибрежных водах бывшего СССР, где сбор материала проводился на протяжении нескольких сезонов (исключая зимние месяцы), тенденция сравнительно низкой численности личинок у восточных берегов сохранялась из года в год. Такое яв-

Распределение (экз./м³) личинок *Urogebia pusilla* по горизонтам

Горизонт лова, см	Стадия развития	Дата					
		23.V	30.V	01.VI	02.VI	12.VI	01.VII
0—5	Первая	0	0	0	4,4	9,6	10,5
5—25		0	0	0	0	2,0	2,3
25—45		0	0	0	0	0	4,7
0—5	Вторая	0	0	0	0	0	6,1
5—25		0	0	0	0	0	0
25—45		0	0	0	0	0	2,2



Рис. 142. Распределение личинок *псефены ривша* в Черном и Азовском морях (по наблюдениям 1966—1970 гг.):
а — до 10, *б* — 10—50, *в* — более 50 экз./м'

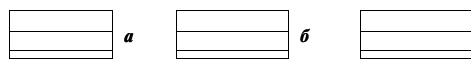
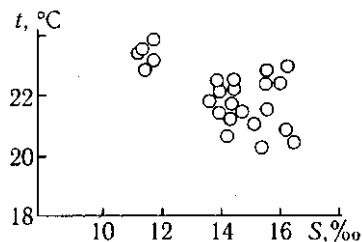


Рис. 143. X, 5-диаграммы встречаемости личинок *псефены ривша* в Черном и Азовском морях



ление можно объяснить тем, что в восточной части Черного моря преобладают каменистые грунты, где личинкам трудно найти подходящий для оседания субстрат.

В наших сборах в приповерхностном биотопе пелагиали личинки *и. ршша* присутствовали с июня по сентябрь включительно.

У Тендровской косы в уловах планктонно-нейстонных сетей личинки начали появляться на первой и второй стадиях развития с начала июня при температуре воды 17,2 °C. Во второй половине июня при повышении температуры воды до 23 °C уловы личинок у поверхности моря увеличились (табл. 19).

Таблица 19

лова и стадиям развития с мая по июль в Тендровском заливе

исследования							
02.VII	03.VII	04.VII	06.VII	07.VII	09.VII	10.VII	11.VII
21,1	0	0	24,1	19,3	0	72,6	25,3
9,4	3,5	0	6,4	2,2	0	0	23,6
2,6	2,0	0	2,2	0	0	5,1	7,2
7,3	0	0	8,1	8,1	0	22,3	21,3
7,3	2,2	0	3,5	2,2	0	0	9,2
3,1	0	0	1,4	0	0	3,1	5,3

Таблица 20

Суточное распределение (%) личинок
и стадиям развития

Горизонт лова, см	День		Ночь	
	Первая стадия	Вторая стадия	Первая стадия	Вторая стадия
0 — 5	67,3	66,0	84,5	71,4
5 — 25	28,3	21,1	8,3	10,3
25 — 45	4,5	12,9	7,2	18,3

Как видно из табл. 19, 4 и 10 июля в уловах личинки отсутствовали во всех трех горизонтах. Это объясняется, вероятно, тем, что в это время наблюдалось волнение моря и дул сильный сгонный ветер, что заставило личинок погрузиться в более глубокие слои воды.

Как в июне, так и в июле в уловах преобладали личинки первой стадии над второй. Личинок на более поздней стадии и послеличных стадиях у поверхности воды не обнаружено.

Личинки и. ршШа явно преобладали в микрогоризонте 0—5 см (табл. 20). Приуроченность их к верхнему слою пелагиали еще более ярко выражается в ночное время суток.

В сборах со стационарной платформы в Одесском заливе в конце сентября личинки попадались на всех четырех стадиях развития. Двухсуточные наблюдения на платформе не показали колебаний численности личинок в приповерхностном микрогоризонте воды; они встречались далеко не в каждой из 94 проб, собранных через каждые 30 мин, обнаружены только в 47 при температуре воды 20—21,5 °С.

В сентябрьских сборах у западного побережья Черного моря личинки встречались на всех стадиях с явным преобладанием более поздних. Такая же тенденция отмечена и в материале, собранном в береговой экспедиции в конце лета у берегов Крыма и Кавказа.

Особь на стадии глаукоты были обнаружены единичными экземплярами в ночных уловах в районе Анапы, Сухуми и у Ялты в августе и сентябре. Следует отметить, что широкое распространение личинок и. ршШа в Черном и Азовском морях согласуется с широким распространением их родительских форм.

На основании анализа t , Δ -диаграмм можно сделать вывод, что у поверхности моря личинки и. ршШа переносят соленость 11,8—16,7 ‰ и встречаются при температуре морской воды 20,6—23,7 °С (рис. 143).

СЕМЕЙСТВО PAGURIDAE DANA, 1852 - РАКИ-ОТШЕЛЬНИКИ

Карапакс продолговатый, сплюснут дорсально или почти цилиндрический, задняя и боковые части обычно мягкие. Рострум, если он присутствует, слабо развит. Глазные стебельки выступают из орбит, часто треугольные. Скафоцериты состоят из пяти члеников, шипообразные. Первая пара переопод наиболее развита, часто асимметрична по размерам, две последние переоподы редуцированы, четвертая обычно с ложными клешнями. Тораксальные стерниты соответствуют третьей — пятой парам переопод.

Абдомен гладкий, асимметричный и часто спирально закручен, сегментация слабо развита. Абдоминальные сегменты адаптированы под раковину брюхоногого моллюска. Плеоподы непарные, присутствуют преимущественно на втором — четвертом или на втором — пятом сегментах с левой стороны. Парные уropоды имеют бородавчатую поверхность. Вместе с тельсоном они служат для удержания животного в раковине моллюска.

Л и ч и н к и . Тело похоже на тело креветок, карапакс гладкий на нижнем крае. Рострум хорошо развит, без зазубрин. Абдоминальные сегмен-

ты лишь у некоторых родов имеют небольшие дорсальные шипы, пятый сегмент с парой латеральных шипов. Количество стадий может быть разным, их может быть две или четыре.

Представители семейства распространены во всех широтах Мирового океана. В Черном море 2 рода.

Таблица для определения родов семейства Paguridae

- 1(2). Первая переопода на левой стороне значительно больше правой; пальцы лежат в вертикальной плоскости **Diogenes**
- 2(1). Первая пара переопод одинакова как с левой, так и с правой стороны; пальцы лежат в горизонтальной плоскости **Clibanarius**

Л и ч и н к и :

- 1(2). Задний край тельсона слегка выпуклый, срединная выемка неглубокая **Diogenes**
- 2(1). Задний край тельсона заметно выпуклый, разделен широкой и глубокой срединной выемкой **Clibanarius**

РОД DIOGENES DANA, 1852 - ДИОГЕН

Карапакс немного расширен в дистальной части, лобный край в средней части снабжен тупым шипом. Глазные стебельки относительно длинные, между ними имеется мягкий отросток — глазной роstrum. Антеннальные чешуйки широкие у основания. Базальные членики третьей пары максиллопод широкие, сближены у основания. Первые переоподы асимметричны, левая развита значительно сильнее правой; проподусы с широкой и покатой наружной поверхностью; дактилусы двигаются в вертикальной плоскости и имеют известковые кончики. Вторая и третья пары переопод заканчиваются коготками, пятая — с ложной клешней. Абдомен мягкий, с редуцированными плеоподами.

Diogenes pugilator Roux, 1828 — диоген воровитый
(рис. 144-147)

Syn.: *Pagurus pugilator* Roux, 1828; *P. varians* Costa, 1838—1862; *P. ponticus*, Kessler, 1861; *Diogenes varians* Heller, 1863; Чернявский, 1884; Chichkoff, 1912; Зернов, 1913; Макаров, 1938; Валканов, 1957; *Diogenes pugilator* Bacesco, 1967; Кобякова, Долгопольская, 1969. Личинки: *Diogenes pugilator* Долгопольская, 1948, 1969.

Отвердевшая часть карапакса почти такой же длины, как и ширины, с острыми боковыми выростами. Глазной роstrum заострен, не превышает глазной чешуйки. Глазная чешуйка имеет форму широкого треугольника с прямым и гладким внутренним краем. Глазные стебельки относительно длинные, цилиндрические. Антенны короткие, не превышают дистального края карпуса первой переоподы, с перистыми щетинками на границе члеников. Скафоцериты короткие, с тремя сильными шипами на внутреннем крае и со щетинками на наружном. Антеннулы состоят из двух коротких ветвей. Первая левая переопода значительно крупнее правой, ее мерус покрыт короткими щетинками и снабжен рядом коротких шипиков; наружная поверхность меруса почти гладкая, нижняя — с гранулами; имеются шипы на внутреннем крае карпуса, наружная поверхность которого выпуклая и гладкая, нижняя — с гранулами. Последние имеют на верхней и нижней поверхностях проподус; дактилус короткий, с твердыми кончиками. Правая первая переопода харак-

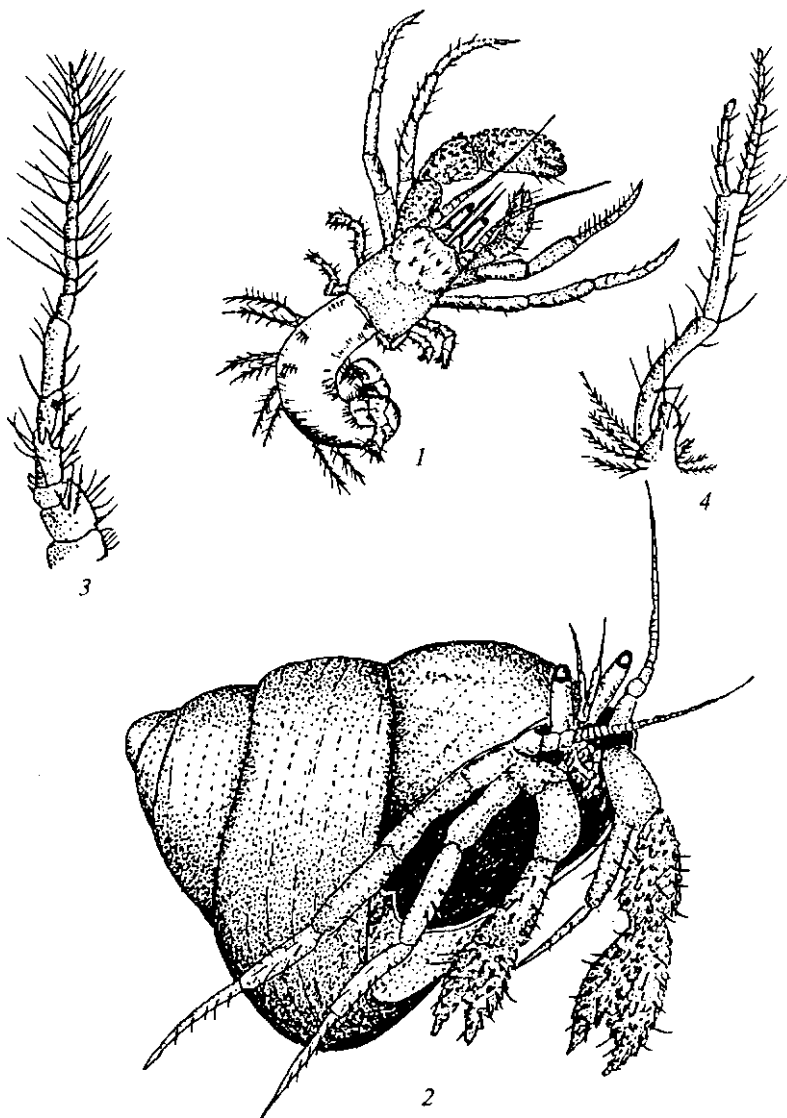


Рис. 144. *Diogenes pugillator*:

1 — общий вид, 2 — вид в домике (убежище — раковина *Gibulla*), 3 — антенна, 4 — антеннула

теризуется следующими признаками: карпус с продольным рядом шипов на верхней поверхности, ладонь короткая, ее подвижный палец изогнутый, при смыкании образуется значительная щель; нижняя поверхность ладони и карпуса гладкая. Вторая и третья пары переопод имеют сильные изогнутые дактилусы, которые длиннее проподусов; все членики сплюснутые и с шипами на верхнем крае. Четвертая и пятая пары переопод значительно короче остальных, пятая пара самая короткая и снабжена ложной клешней.

Абдомен мягкий, гладкий, на нем видна слабовыраженная сегментация. Плеоподы редуцированы, приспособлены для плавания. Уроподы и тельсон видоизменены и снабжены перистыми щетинками по краям; как на эндоподитах, так и на экзоподитах имеются папулы сцепления, расположенные на дистальных краях.

Л и ч и н к и . Личиночных стадий четыре. Карапакс гладкий, с небольшим вздутием позади глаз. Рostrum большой, заостренный на конце, превы-

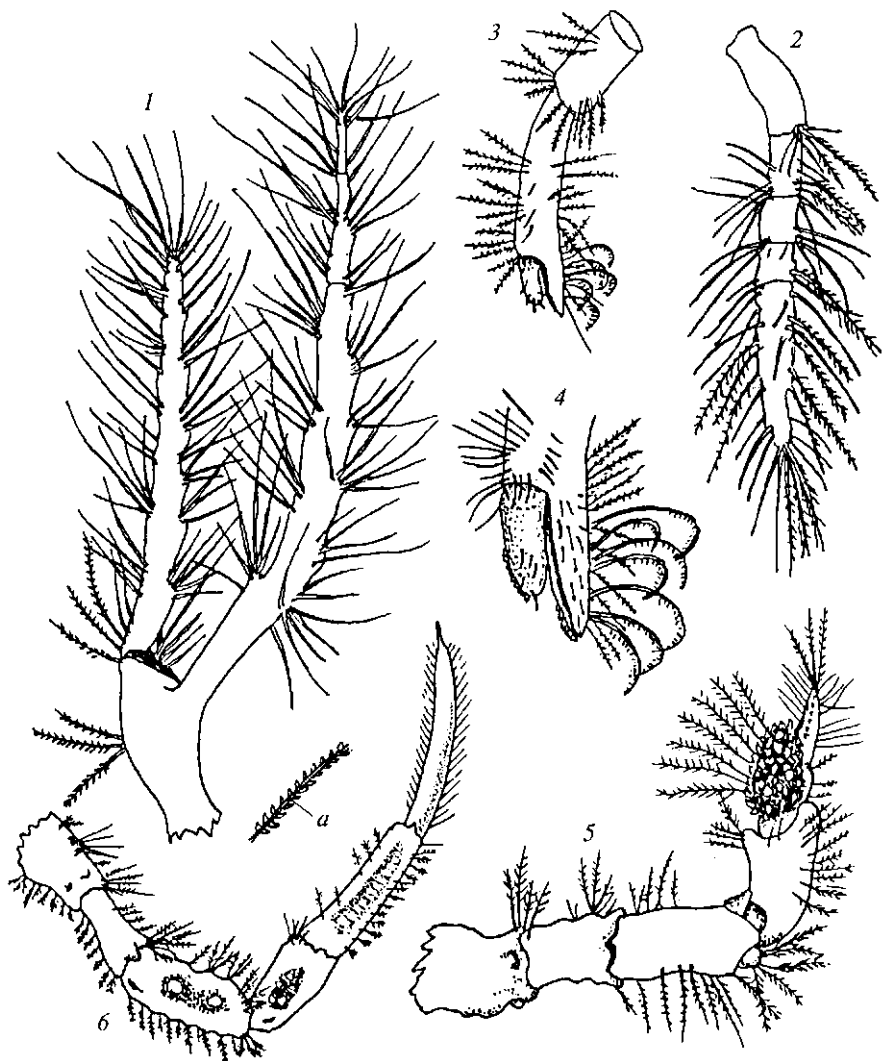


Рис. 145. *Diogenes pugilator* (экземпляр из Аджиджи):
 1 — первая плеопода самки; 2 — первая плеопода самца; 3 — пятая переопода; 4 — клешня; 5 — четвертая переопода самки, где показана зона папилы большого сцепления; 6 — третий переопод самки; а — деталь перистой щетинки (по М. Bacesco, 1967)

шает длину антенн. Глаза на первой стадии сидячие, в конце метаморфоза они располагаются на относительно коротком глазном стебельке. Первая пара антенн в начале развития не подразделена на членики и вооружена тремя перистыми и двумя чувствительными щетинками, на третьей стадии появляется еще один членик и количество перистых щетинок возрастает до пяти. Вторая пара антенн имеет эндоподит, расширенный в дистальной части; вооружена небольшим шипом на переднебоковом крае и восемью перистыми щетинками у особей первой стадии развития, на последующих стадиях количество щетинок увеличивается до 12; эндоподит узкий, короткий, одночленистый в начале развития, в конце метаморфоза становится двучленистым и превышающим длину экзоподита. Мандибула на двух последних стадиях снабжена шупиком.

Первая пара максилл на первой стадии заканчивается двумя шипами на дистальной части и четырьмя щетинками на проксимальной; количество шипов возрастает до четырех, щетинок — до семи на третьей и четвер-

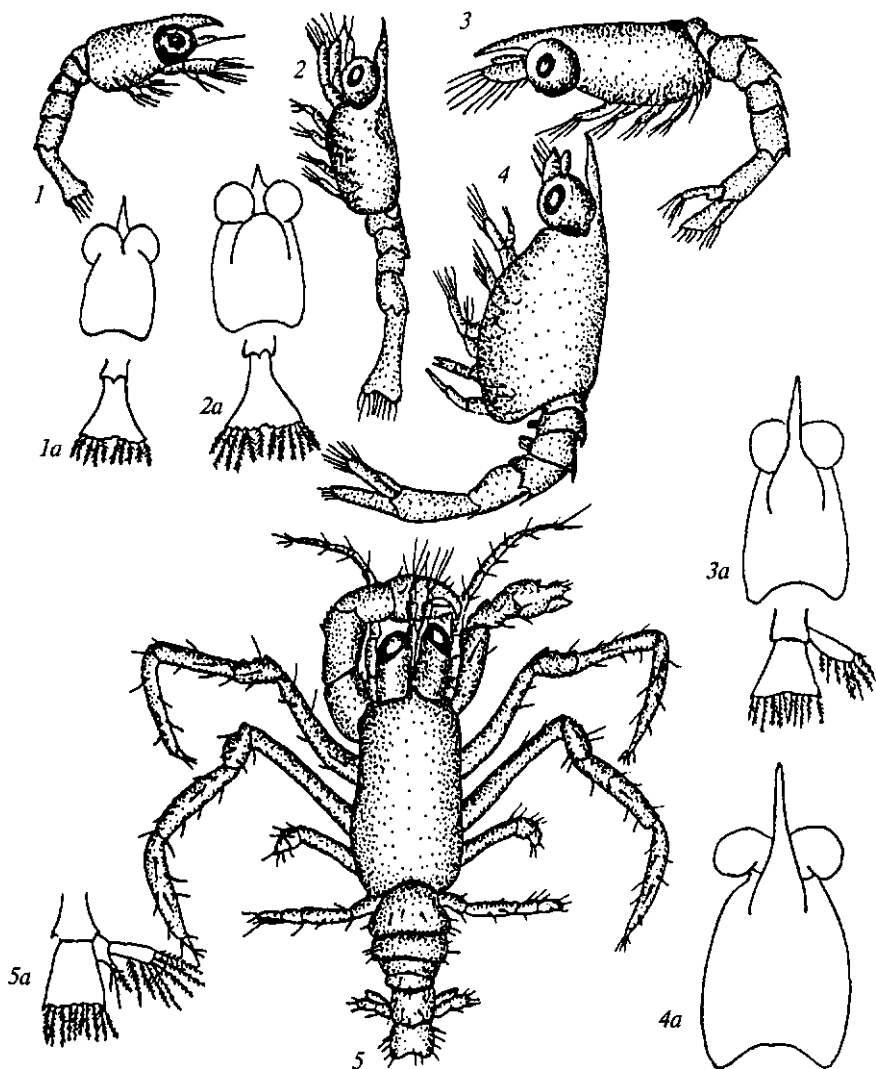


Рис. 146. Личинки *Diogenes pugilator*:

1—4 — общий вид зоэа-1—4; 5 — общий вид глаукотоз; 1a—4a — головогрудь и тельсон зоэа-1—4; 5a — тельсон глаукотоз

той стадиях. Вторая пара максилл с эндоподитом, снабженным пятью — семью шиловидными щетинками. Первая пара максиллопед имеет пятичленистый эндоподит, усаженный короткими щетинками, и одночленистый экзоподит, заканчивающийся шестью перистыми щетинками. Вторая пара максиллопед имеет пятичленистый экзоподит. Эндоподит третьей пары максиллопед редуцирован на первой стадии, он в виде голого одночленистого отростка на третьей стадии и пятичленистого — на четвертой. Количество щетинок на конце экзоподита достигает шести на всех максиллопедах у всех стадий развития. Зачатки переопод появляются у личинок на третьей стадии, у особей на четвертой стадии первая пара утолщенная и заканчивается клешней; вторая и третья пары пятичленистые, длинные, заканчиваются коготком; две последние пары переопод небольшие и заканчиваются недоразвитыми клешнями.

Абдомен с небольшими дорсальными шипами посредине на трех последних сегментах и латеральными шипами на пятом, на первых двух ста-

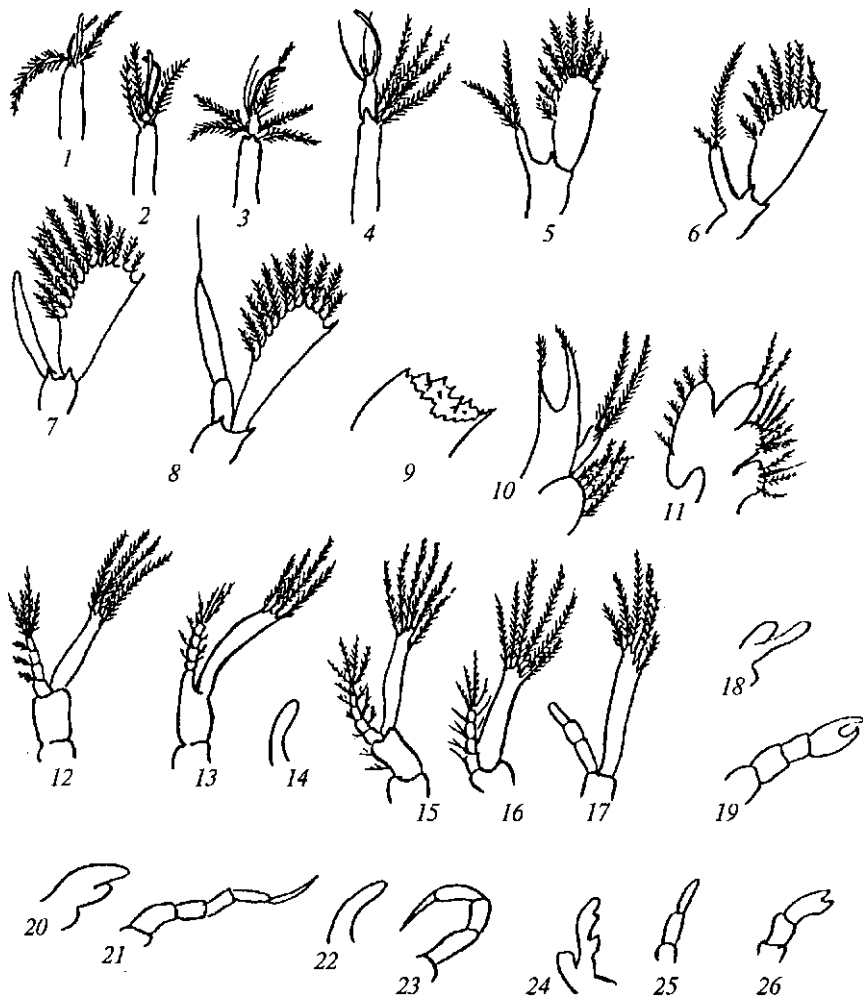


Рис. 147. Придатки тела личинок *Diogenes pugilator*:

1 — первая антенна зоэа-1; 2 — первая антенна зоэа-2; 3 — первая антенна зоэа-3; 4 — первая антенна зоэа-4; 5 — вторая антенна зоэа-1; 6 — вторая антенна зоэа-2; 7 — вторая антенна зоэа-3; 8 — вторая переопода зоэа-4; 9 — мандибула зоэа-1; 10 — первая максилла зоэа-1; 11 — вторая максилла зоэа-1; 12 — первая максиллопеда зоэа-1; 13 — вторая максиллопеда зоэа-1; 14 — третья максиллопеда зоэа-1; 15 — вторая максиллопеда зоэа-1; 16 — вторая максиллопеда зоэа-2; 17 — третья максиллопеда зоэа-4; 18 — первая переопода зоэа-3; 19 — первая переопода зоэа-4; 20 — вторая переопода зоэа-3; 21 — вторая переопода зоэа-4; 22 — третья переопода зоэа-3; 23 — третья переопода зоэа-4; 24 — четвертая переопода зоэа-3; 25 — четвертая переопода зоэа-4; 26 — пятая переопода зоэа-4

дней развития слит с тельсоном, который имеет выемку посредине. Тельсон снабжен латеральными шипами и пятью (на первой стадии) или семью (на второй) перистыми щетинками. Одноветвистые голые плеоподы имеются только на втором и третьем сегментах у личинок четвертой стадии развития. Уроподы появляются у особей третьей стадии развития; их эндоподиты с семью щетинками, экзоподиты короткие и еще полностью не сформированы.

Глаукотэе характеризуются асимметрией как первой пары переопод, так и абдоминальной части. Имеются зачатки плеопод на левой стороне четвертого и пятого сегментов.

Д. Виллиамсон (УУиШагшвоп, 1915) отметил, что в планктоне Северного моря встречаются только две личиночные и одна послеличиночная стадии. В данном случае, возможно, в Северном море наблюдается укороченное развитие.

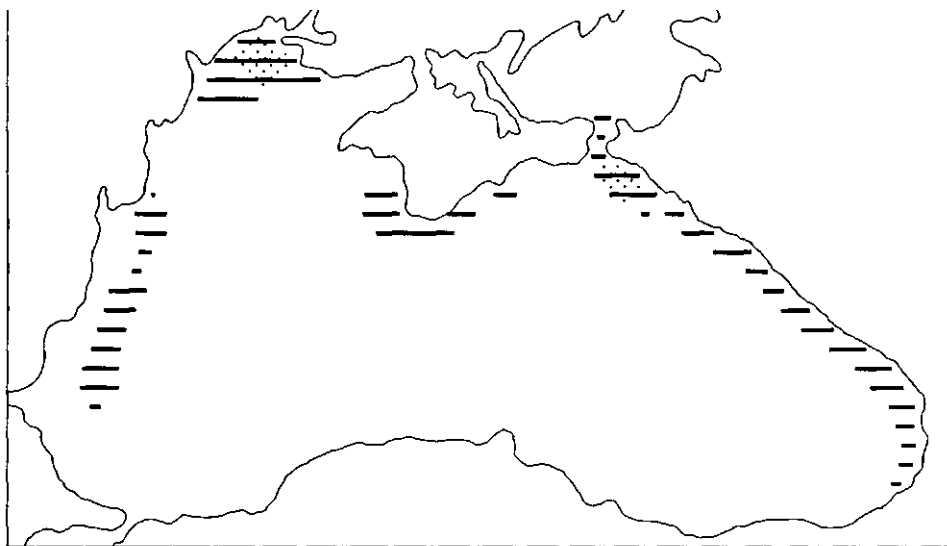


Рис. 148. Распределение личинок *Diogenes pugilator* в Черном и Азовском морях (по наблюдениям 1966—1970 гг.):

а — до 10, б — 10—50, в — более 50 экз./м'

О к р а с к а взрослых животных песчано-каштановая или красновато-кирпичная, карапакс и abdomen часто с синеватым оттенком и с отдельными красно-коричневыми пятнами на pereopodaх. Антенны светло-желтые, глазные стебельки красноватые. Тело личинок слабо пигментировано, особи на стадии глаукотоэ светло-желтого цвета с отдельными пигментными включениями.

Максимальная длина 32 мм.

Р а с п р о с т р а н е н и е и э к о л о г и я. Вид широко распространен у восточного побережья Атлантического океана от Северного моря на юг до Анголы. Многочислен в Средиземном, Адриатическом, Черном и Азовском морях. В Черном море предпочитает песчаный грунт с ракушей до глубины 40 м.

Представители вида живут в раковинах брюхоногих моллюсков, преимущественно в *нассе*, *церитиуме*. Молодые мелкие животные могут жить в раковине *Риссоэ*, более крупные — в раковине мелких рапан. Иногда занимают раковины других моллюсков. Особи на стадии глаукотоэ укрываются под любым подходящим для них предметом, лежащим на дне.

Взрослых особей мы находили в Одесском заливе, в северо-западной части моря, у берегов Крыма, вплоть до Керченского пролива. В большинстве случаев животные заселяют пустые раковины моллюска *Tritia reticulata* и обитают на песчаном или илесто-песчаном грунтах, избегая больших глубин. Однако не так редко животное можно встретить в центральных областях северо-западной части Черного моря. Яйценосные самки *D. pugilator* встречались с июля по август включительно.

Из литературных источников известно (Долгопольская, 1948), что в планктоне Севастопольской бухты личинки *D. pugilator* присутствовали с мая по октябрь при температуре воды 14—23 °С. В наших сборах у поверхности моря они встречались в очень узком диапазоне солености — от

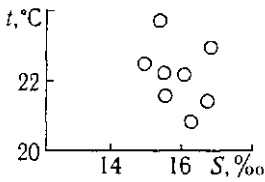


Рис. 149. Диаграммы t, S встречаемости личинок *Diogenes pugilator* в Черном и Азовском морях

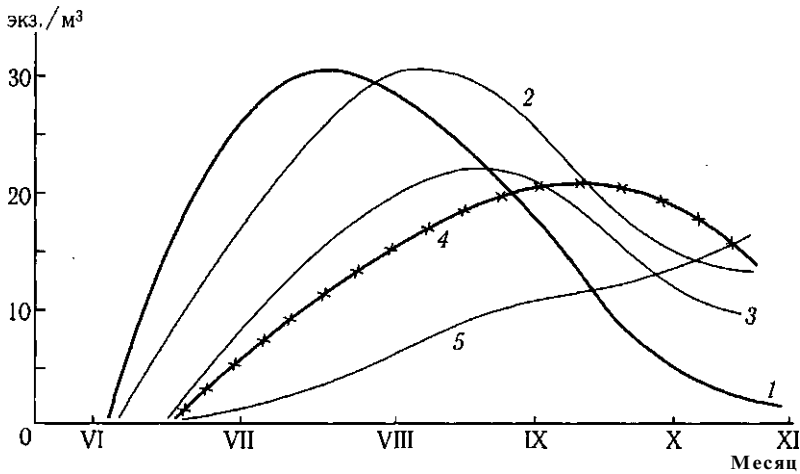


Рис. 150. Сезонная динамика численности (экз./м³) личиночных стадий *Diogenes pugilator* в период с мая по ноябрь. Стадии развития: / - I, 2 - II, 3 - III, 4 - IV, 5 - глаукотоз

15,5 до 17,8 ‰ и температуры поверхностной воды — от 21,4 до 24,0 °C (рис. 149).

В приповерхностных микрогоризонтах воды личинки были многочисленны летом и в первой половине осени. Наибольшее количество наблюдалось в западной половине Черного моря, хотя изредка и в восточной части моря у всего побережья Кавказа. Это один из немногих видов среди десятиногих раков, который живет в Азовском море. Географическое распространение личинок ГЗ. р ^ Ы ог показано на рис. 148.

Как и у многих других видов десятиногих раков, у личинок рш ^ Па-Юг явно выражена приуроченность к верхнему биотопу пелагиали даже в дневное время суток. Так, в августе 1965 г. наибольший процент встречаемости личинок приходился на приповерхностный микрогоризонт воды 0—5 см (табл. 21).

Таким образом, в количественном отношении наблюдается, как и у других видов, общая закономерность: с наступлением темноты увеличивается численность личинок Б. рифПагуг у поверхности воды за счет подъема их с

Таблица 21

Суточное распределение личинок *Diogenes pugilator* по горизонтам лова

Горизонт лова, см	День		Ночь	
	Количество, экз./м ³	Улов в слое 0-45 см, %	Количество, экз./м ³	Улов в слое 0^15 см, %
0—5	79,1	59,4	132,2	81,2
5—25	24,5	18,0	18,4	9,7
25—45	30,4	22,6	36,2	19,1

нижележащих горизонтов. Так, если в дневных сборах в слое воды 0—45 см общая численность личинок составила 104 экз./м³, то с наступлением темноты она возросла до 186 экз./м³. Если суммарное количество личинок дневных и ночных уловов принять за 100 %, то их распределение можно выразить следующим соотношением: днем — 40,6 и ночью — 59,4 %.

На первой стадии развития личинки появляются в начале июня. В это время они были обнаружены в единичных экземплярах у Тендровской косы (с морской стороны). Их массовое появление в Черном море наблюдается в июле (см. рис. 150). Далее, в августе, численность личинок на первой стадии по-прежнему высока и падает в сентябре и октябре.

Личинки второй и третьей стадий развития имеют пик численности в августе, четвертой — в сентябре. Особи на стадии глаукотоэ попадают с июля по октябрь включительно, их численность возрастает в осенние месяцы.

Основная масса личинок приурочена к прибрежной полосе над глубиной до 90 м. Вместе с тем не исключена возможность заноса личинок от берега течениями в более удаленные участки моря. Так, при обработке материала, собранного в сентябре 1965 г., был обнаружен 1 экз. личинки на четвертой стадии развития в центральной части Черного моря.

Отношение личинок *D. rugilator* к температуре и солености представлено на рис. 149.

РОД *CLIBANARIUS* DANA, 1852 - БРОНЕНОСЕЦ

Карапакс удлинённый и постепенно расширяющийся к задней части, передний край с острым лобным выступом, который образует небольшой рострум. Глазные стебельки длинные и тонкие, у основания покрыты небольшими чешуйками. Скафоцериты короткие. Третья пара максиллопед сближена у основания. Первая пара переопод почти симметричная, короткая; пальцы клешней двигаются в горизонтальной плоскости и имеют ложкообразно-выемчатые утолщенные кончики. Четвертая пара переопод с ложными клешнями.

Абдомен без ярко выраженной сегментации, первый сегмент лишен половых придатков.

Представители рода живут преимущественно на литорали тропических морей (Nauyak, 1984), всего насчитывается около 55 видов (Кобякова, Долгопольская, 1969). В Черном море 1 род представлен 1 видом.

Clibanarius erythropus Latreille, 1818 — броненосец рыжий
(рис. 151-154)

Syn.: *Pagurus tubularius* Risso, 1815; *P. misanthropus* Risso, 1826; *P. nigratarsis* Lucas, 1849; *Clibanarius misanthropus* Heller, 1863; Чернявский, 1884; Chichkoff, 1912; Зернов, 1913; Vacesco, 1937; Булгурков, 1938; Макаров, 1938; *Clibanarius erythropus* Holthuis, 1961; Vacesco, 1967; Кобякова, Долгопольская, 1969.
Личинки: *Clibanarius misanthropus* Долгопольская, 1948; *C. erythropus* Долгопольская, 1969.

Тело типичное для раков-отшельников. Карапакс заужен в передней части, однако поперечная часть его цервикальной борозды довольно широкая, и поэтому создается впечатление присутствия дорсального шипа с почти параллельными краями. Лобный край карапакса в виде валика. Глазные стебельки длинные, закрывающиеся у основания треугольными зубчатыми у вершины и на наружной стороне чешуйками. Антенны умеренной длины, немного превышают длину первых переопод; скафоцериты корот-

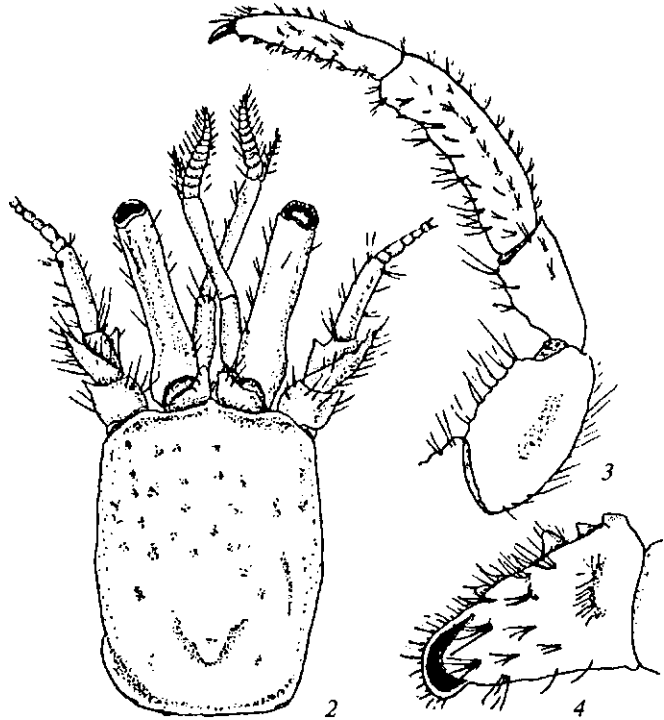
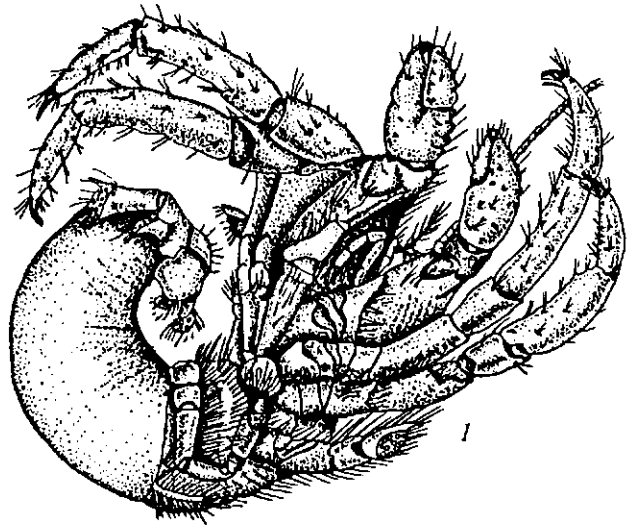


Рис. 151. *Sthenonapshenthorix*:

1 — общий вид; 2 — карапакс, глазные стебельки, антенны и антеннулы; 3 — третья пара переопод; 4 — подвижный палец клешни
(по М. Вабезо, 1967)

кие и немного превышают четвертый сегмент, вооружены острыми шипами и многочисленными щетинками на поверхности. Двухветвистые антеннулы лишь немного длиннее глазных стебельков. Первая пара переопод почти симметрична и имеет следующее строение: мерус — наиболее утолщенный членник — превышает длину глаз, в виде сплющенного треугольника с дугообразно изогнутым верхним краем, внутренний край снабжен бугорками; карпус утонченный, короткий, трехгранный, ventральный край вооружен шипами на дистальном конце; проподус сильно вздутый у основания, покатым наружу и с бугорками на поверхности; дактилусы короткие, слегка изогнутые, с темными ороговевшими клешнями; все членники первой переоподы усажены щетинками. Вторая и третья пары переопод длин-

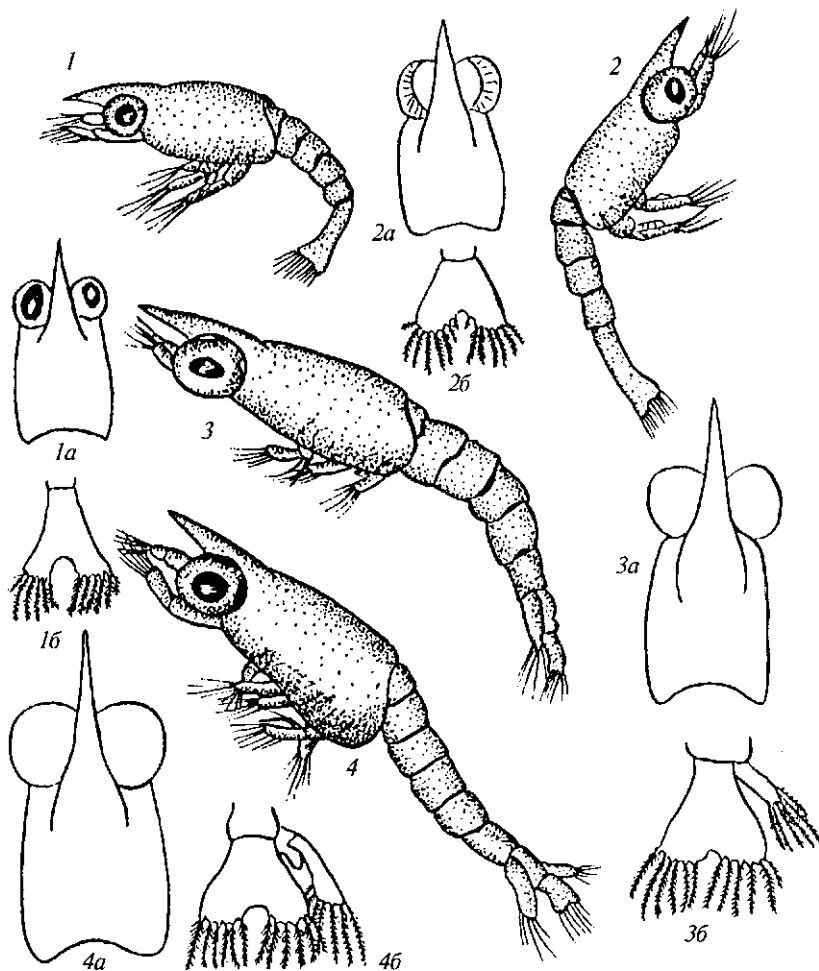


Рис. 152. Личинки *Clibanarius erithropus*:

1—4 — общий вид зоза-1—4; 1a—4a — головогрудь зоза-1—4; 1б—4б — тельсон зоза-1—4

нее остальных, все членики снабжены щетинками, мерусы сплющены, проподусы более закругленные, дактилусы заканчиваются уплотненными коготками. Четвертая и пятая пары переопод значительно меньше остальных, все членики покрыты густыми щетинками.

Абдомен имеет вид кожистого мешка со слабовыраженной сегментацией. Плеоподы и уropоды с папулами сильно изменены, приспособлены для удерживания животного в раковине моллюска.

Л и ч и н к и . Карапакс короткий, широкий, с гладкими краями и неглубокой выемкой сзади, заканчивается широким массивным клиновидным рострумом, который превышает длину антенн. Глаза на первых двух стадиях неподвижные, на последующих стадиях они располагаются на подвижных коротких стебельках. Первая пара антенн одночленистая, с двумя оперенными и тремя простыми щетинками на первой стадии развития; на второй стадии первая пара антенн с выраженным концевым члеником, вооруженным как перистыми, так и простыми щетинками; у личинок третьей стадии появляется одночленистый эндоподит. Вторая пара антенн имеет сужающийся к основанию экзоподит, снабженный 11—12 перистыми щетинками, и эндоподит, равняющийся на первой стадии половине длины экзоподита, и слегка превышает его в конце метаморфо-

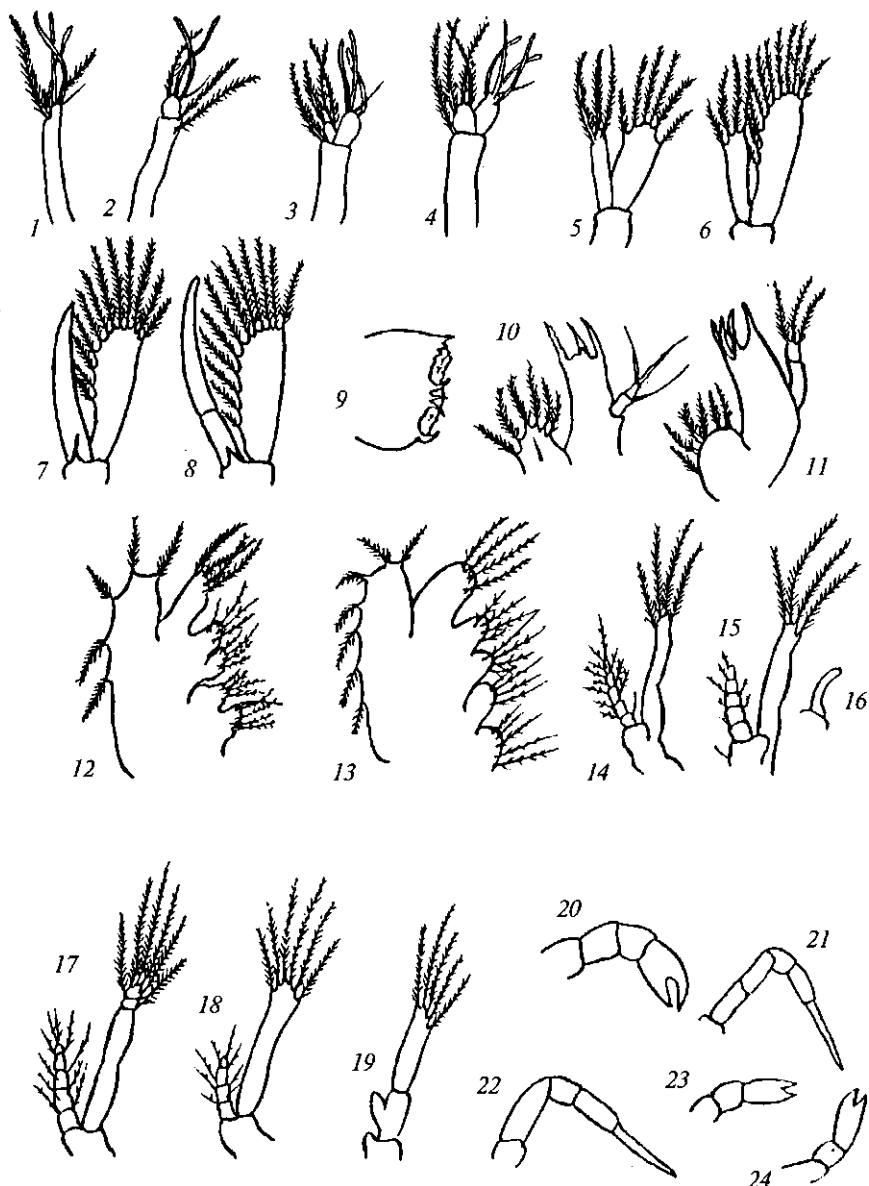


Рис. 153. Придатки тела личинок *Sphaeromyia eckloni*:

1 — первая антенна зоэа-1; 2 — первая антенна зоэа-2; 3 — первая антенна зоэа-3; 4 — первая антенна зоэа-4; 5 — вторая антенна зоэа-1; 6 — вторая антенна зоэа-2; 7 — вторая антенна зоэа-3; 8 — вторая антенна зоэа-4; 9 — мандибула; 10 — первая максилла зоэа-1; 11 — первая максилла зоэа-2; 12 — вторая максилла зоэа-1; 13 — вторая максилла зоэа-2-4; 14 — первая максиллопеда зоэа-1; 15 — вторая максиллопеда зоэа-1; 16 — третья максиллопеда зоэа-1; 17 — первая максиллопеда зоэа-2-4; 18 — вторая максиллопеда зоэа-2-4; 19 — третья максиллопеда зоэа-2-4; 20 — первая переопода зоэа-4; 21 — вторая переопода зоэа-4; 22 — третья переопода зоэа-4; 23 — четвертая переопода зоэа-4; 24 — пятая переопода зоэа-4

за; на первой стадии экзоподит с длинными щетинками, которые утрачиваются у последующих стадий. Мандибула без шупика. Первая пара максилл с дистальной частью, переходящей в два зазубренных шипа, проксимальная часть с семью перистыми щетинками. Вторая пара максилл с экзоподитом, снабженным пятью — семью щетинками. Первая пара максиллопед с нечленистым экзоподитом и пятичленистым эндоподитом; эндоподит второй пары четырехчленистый, экзоподит с пятью щетинками в

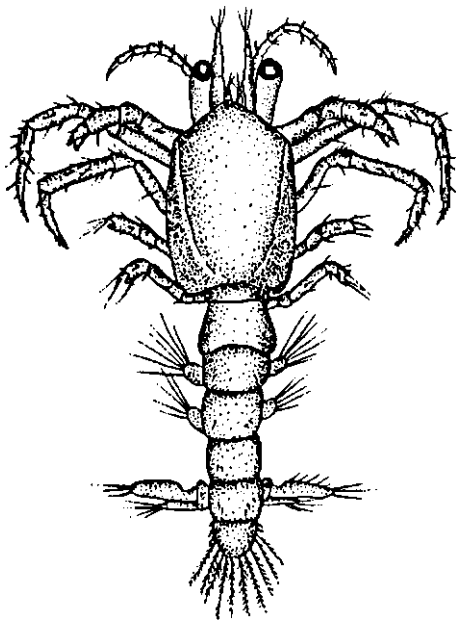


Рис. 154. *Clibanarius erythropus*. Мегалопа

сохраняется и у личинок в конце метаморфоза. Уроподы появляются лишь на третьей стадии, их внешние ветви короче тельсона, внутренние — недоразвиты.

Глаукотэоэ утрачивает массивный рострум, с вполне развитыми длинными переоподами, а также симметричными абдоменом и уроподами; плеоподы имеются на первых двух абдоминальных сегментах.

О к р а с к а взрослых животных в основном светло-коричневая, иногда карапакс и третьи переоподы зеленоватые с коричневыми пятнами. Вторые и третьи переоподы желто-коричневые, их дактилусы черные. Абдомен красноватый на конце, глазные стебельки кроваво-красные. Тело личинок красноватого цвета. Глаукотэоэ яркие, розовато-красные.

Длина взрослых экземпляров до 34 мм.

Броненосец рыжий живет в раковинах моллюсков. Наиболее распространенное жилище — раковины *Cerithium vulgalum*, *Tritia reticulata*, а также *Rapana thomasiana thomasiana*. Выбор раковины зависит от возраста и соответственно от размеров рака-отшельника.

Р а с п р о с т р а н е н и е и э к о л о г и я . Вид встречается у берегов Атлантического океана от Британских до Азорских островов, в Суэцком канале, Средиземном, Адриатическом, Мраморном и Черном морях.

В Черном море вид менее многочислен, чем *D. pugilator*. Имеются сведения, что у Румынского побережья *C. erythropus* в большом количестве встречался в районе Аджиджи, где в августе популяция состояла преимущественно (99 %) из самцов длиной до 30 мм, а также обнаружен в районе Констанцы (Vacesco, 1967). В северо-западной части Черного моря взрослых особей этого вида мы не встречали. Они были обнаружены во время береговой экспедиции у Крыма и Кавказа в августе 1969 г. В это время, вероятно, выклев личинок уже заканчивался, так как только 2 экз. (из сотен наблюдавшихся) были яйценосными.

Личинки *C. erythropus* в нашем материале встречались непостоянно и нечасто. Как выяснилось в результате обработки всех проб нейстона и планктона, собранных в Черном и Азовском морях, личинки присутствовали только на четырех станциях: в двух пробах у побережья Болгарии, где в одной из проб было только 2 экз., в одной пробе, взятой в районе Сухуми,

и в одной пробе из прибрежных вод Крыма. Во всех случаях глубина, над которой были пойманы личинки, не превышала 72 м. Ниже приводятся данные об этих станциях (табл. 22).

Большинство личинок были на первой стадии развития, на второй — отмечены единично, более поздние стадии у поверхности воды не встречались вовсе.

На поздних стадиях развития и глаукотоз личинки встречались

Таблица 22
Распределение (экз./м³) личинок *СКЪапапиз егу* по горизонтам лова в различных участках Черного моря

Горизонт лова, см	У побережья Болгарии	У Сухуми	У Южного берега Крыма
0 — 5	62,6	31,5	74,4
5 — 25	49,1	45,3	26,1
25 — 45	—	21,7	38,3

среди камней, обросших водорослями. Редкая встречаемость личинок *S. erythropus*, а также их обнаружение в приповерхностных слоях пелагиали преимущественно на первой стадии развития наталкивают на мысль, что только что выклюнувшаяся личинка этого вида может подниматься к поверхности моря, но находится здесь очень непродолжительное время, по крайней мере до первой линьки, после чего опускается в более глубокие слои воды, где и проходит ее дальнейший метаморфоз.

СЕМЕЙСТВО PORCELLANIDAE *HENDERSON,*
1883 - ПОРЦЕЛЛАНОВЫЕ

Форма тела крабовидная. Карапакс полностью твердый, сплюснутый, с очерченными краями и слабовыраженными областями; передний край часто выступает или разделен на три доли, но никогда не длинный. Рострум обычно широкий и короткий. Антенны вкладываются в специальные углубления на переднебоковом крае с нижней стороны карапакса и состоят из подвижных трех члеников и жгута; базальный неподвижный членик утолщен, скафоцериты отсутствуют. Базальный членик антеннулы широкий. Глаза частично скрыты в орбитах. Третья пара максиллопед большая и одновствистая, может продолжаться до буккальной полости. Первая пара переопод умеренно удлиненная, обычно широкая и сплюснутая, вооружена мощными клешнями. Остальные переоподы хорошо развиты, за исключением последней пары, более тонкой и короткой.

Абдомен широкий, симметричный, подогнут под головогрудь и состоит из семи сегментов. Плеоподы имеются у самца только на втором сегменте, у самок — на четвертом и пятом.

Л и ч и н к и . Р. Герни (Gurney, 1942) личинок семейства характеризует следующими признаками: рострум и задний шип на карапаксе ненормальной длины, края карапакса не зазубрены, антеннальная чешуйка редуцирована до шипа, первые две пары максиллопед перистые и жесткие (иногда на всех сегментах присутствуют щетинки неперистого происхождения), абдоминальные сегменты гладкие, пятый сегмент иногда без плеопод, уроподы отсутствуют. В большинстве случаев в процессе метаморфоза наблюдаются две личиночные стадии (Roux, 1961) и глаукотоз, однако известны и три (Wear, 1965).

Представители семейства обитают преимущественно в тропических морях, в приливно-отливной зоне и на небольшой глубине, где прячутся под камнями, в трубках полихет, в губках, среди кораллов и других объектов. Личинки находятся в толще воды, в некоторых случаях они обитают на плавающих обрывках водорослей (Câmô, Muraoko, 1977). В состав семейства входит не менее 15 родов. В Черном море 1 род.

РОД PISIDIA LEACH, 1820 - ПИСИДИЯ

Сyn.: *Porcellana* Lammark, 1801; *Porcellanides* Чернявский, 1884; *Pisidia* Haig, 1960.

Тело округлое, всегда образует овал, вытянутый в длину или ширину. Карапакс удлинённый, лобный край треугольный и зазубренный; боковой край со слабовыраженными зубчиками. Орбиты глубокие, ограниченные сверху краем карапакса, изнутри — члениками антеннул и антенн. Базальный членик антеннулы с несколькими шипами на дистальном крае. Глаза маленькие. Второй членик антенны самый длинный. Третья пара максиллопед большая, плотно смыкается и достигает лобного края карапакса. Первая пара переопод значительно больше остальных и слегка асимметрична; членики немного уплощенные, клешни удлинённые; дактилусы на одной из переопод или на обеих слегка скручены. Третья и четвертая пары переопод умеренной величины, пятая тонкая, помещающаяся под основанием четвертой пары и несущая маленькую клешню.

Абдомен уплощен, широкий и состоит из семи члеников, подогнутых под карапакс. Плеоподы самца на втором сегменте короткие и тонкие, на третьем—пятом они в виде бугорков (рудименты). У самок имеются парные плеоподы на четвертом и пятом сегментах. Тельсон широкий, пересеченный несколькими бороздами. Уроподы овальные, пластинчатые части обычно подогнуты под тельсон.

Л и ч и н к и имеют признаки, характерные для семейства.

Род наиболее широко распространен в тропической части Атлантики. Для Черного моря некоторые авторы указывают 2 вида этого рода (Макаров, 1939; Vacesco, 1967). Это — *P. longirostris* и *P. longimana*. Просмотр довольно большого количества экземпляров этого крабоида из различных участков Черного моря показывает большую изменчивость в форме карапакса и клешней. Так, карадагская популяция имеет более вытянутый в длину карапакс и почти гладкие клешни. В Одесском заливе встречались особи более округлые, на наружном ребре клешни имелись зубчики. Замечено также, что округленный карапакс имеется у молодых особей, взятых в любом районе моря. Целенаправленное изучение большого количества личинок показало их полную идентичность на обеих стадиях развития в любой из исследованных акваторий Черного моря. На этом основании представляется возможным сделать вывод о существовании в водах Черного моря 1 вида — *P. longimana*, весьма полиморфного.

Pisidia longimana Risso, 1815 — писидия длиннорукая
(рис. 155-157)

Сyn.: *Porcellanides rissoi* Чернявский, 1884; *Porcellana longicornis* Булгурков, 1938; Макаров, 1938; Ляхов, 1940; Vacesco, 1949, 1967; *Pisidia longimana* Holthuis, 1961; Кобякова, Долгопольская, 1969. Личинки: *Porcellana longicornis* Roux, 1966; *Pisidia longimana* Долгопольская, 1969.

Тело крабовидной формы. Карапакс округлый, часто слегка удлинённый и уплощенный, дорсальная поверхность почти гладкая, с небольшими морщинками и слабовыраженными гранулами в задней части. Лобный край разделен на три доли: средняя вооружена шипами и разделена на две части бороздкой; две боковые также вооружены шипами на переднем крае. Латеральные края карапакса снабжены двумя—четырьмя шипами (у некоторых экземпляров шипы слабо выражены). Иногда на гепатической части карапакса имеется пара дополнительных острых шипов. Верхний орбитальный край карапакса гладкий. Первый членик антенны выступает за край карапакса и несет направленный вперед шип, такие же

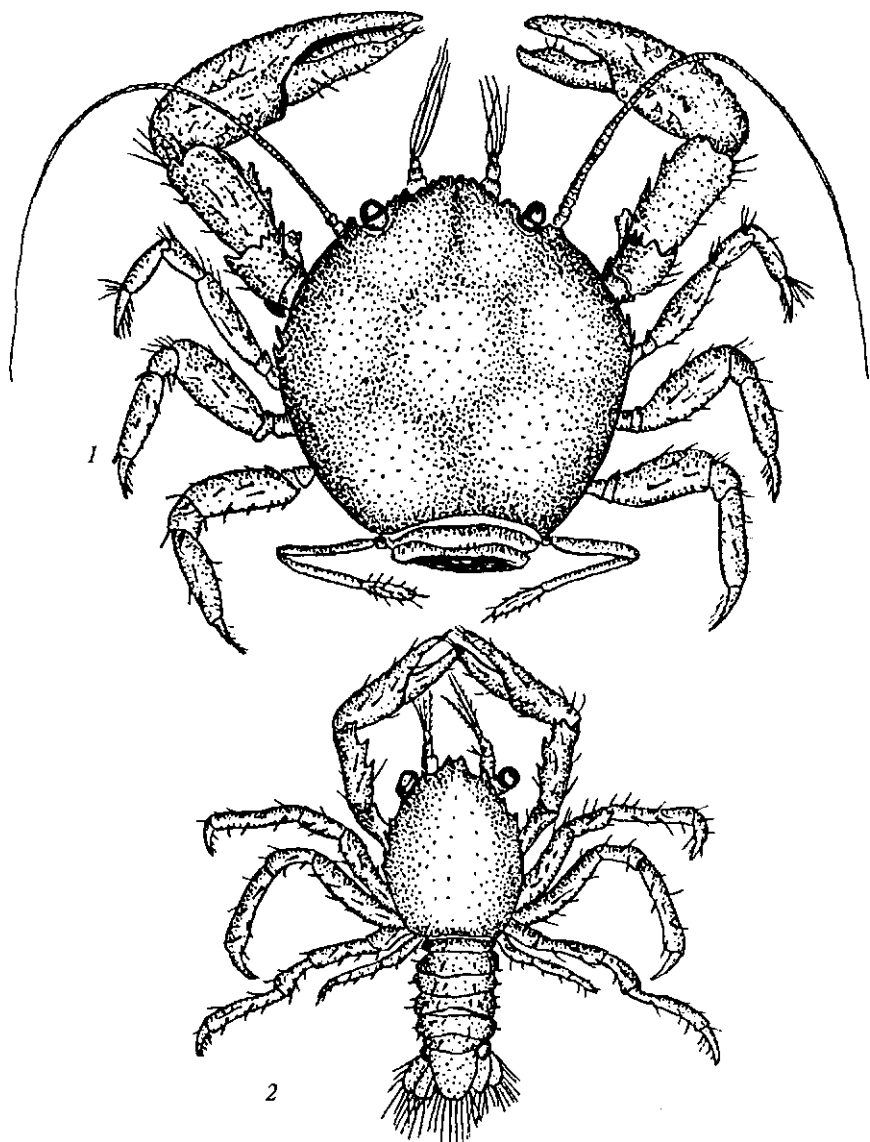


Рис. 155. *Pisidia longimana*:
 / — взрослая особь, 2 — глаукотоз

шипы имеются на втором, а иногда и на третьем сегментах. Базальные членики антеннул снабжены отростками, в дистально-проксимальных частях которых имеются щетинки; эндоподиты антеннул состоят из четырех члеников, первый из которых совсем короткий, второй более длинный, третий расширен на дистальном конце, и от него отходят два жгутика и группа щетинок. Базальные членики третьей пары максиллопед довольно широкие и сужаются к дистальной части. Первая пара pereopod сильно развита, асимметрична, левая меньше правой; исхиум вооружен шипом в дистальной части внутреннего края, мерус с плоским отростком, заканчивающимся острым шипом, направленным вперед, верхний дистальный край усажен мелкими шипами; на нижнем крае меруса имеется шип посередине. Карпус продолговатый, с двумя-тремя шипами на внутреннем крае и с пятью на наружном; нижняя поверхность

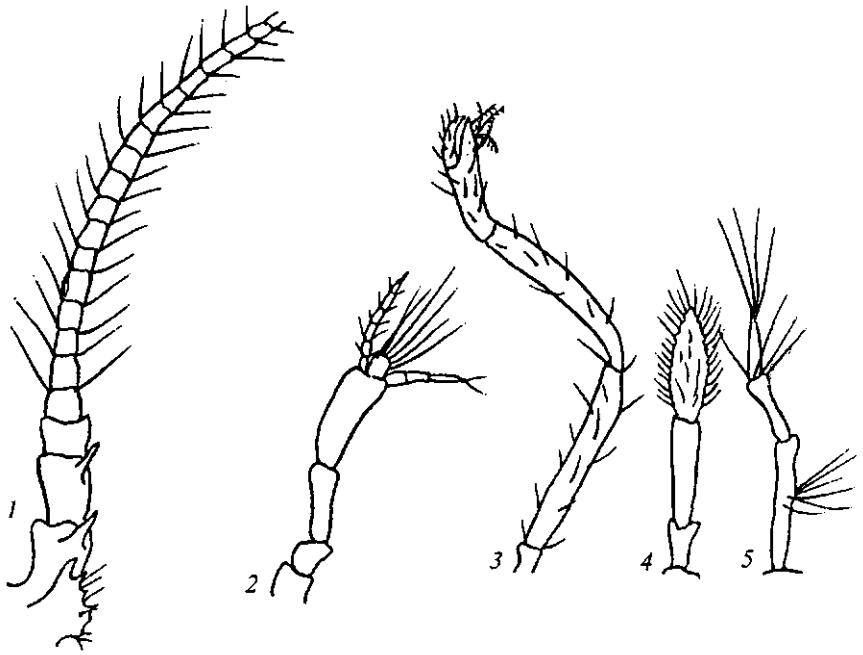


Рис. 156. Придатки тела *Rivisia longirana*:
 / — первая антенна, 2 — вторая антенна, 3 — пятый переопод, 4 — вторая плеопода самца, 5 — вторая переопода самки

выемчатая, гладкая. Проподус правой клешни продолговатый, узкий, длиннее карпуса; верхняя поверхность гладкая, наружный край шиповатый и со щетинками преимущественно на дистальном конце; пальцы относительно тонкие, наружный край подвижного дактилуса менее шиповатый, чем таковой неподвижного. На меньшей переоподе дактилуса более сплюснены, хватательные края с мелкими зубринами и плотно смыкаются. Вторая—четвертая пары переопод умеренной величины, мерусы очень широкие по сравнению с другими члениками и вооружены щетинками, дактилусы короткие, почти прямые с длинными изогнутыми коготками. Пятая пара переопод также слегка асимметрична, тонкая, все членики покрыты щетинками; проподусы с клешней, густо покрытой щетинками; на неподвижном дактилусе имеется шесть длинных перистых щетинок.

Абдомен подогнут под головогрудь, семичленистый. Плеоподы самца расположены на втором сегменте и заканчиваются утолщенным щетинистым члеником; у самки вторая пара плеопод состоит из трех тонких удлинённых члеников, вооруженных пучками длинных щетинок.

Л и ч и н к и имеют очень характерную форму и легко отличаются от других черноморских видов десятиногих раков. Всего две личиночные стадии. Тело прозрачное и сильноудлиненное за счет переднего выроста карапакса, который в 2 раза превышает длину тела. Рострум усажен мелкими шипами. Карапакс удлиненный, гладкий, задний край также сильно вытянут в виде колпачка (куда укладывается абдомен), раздвоенный на дистальном конце, где на нижней стороне имеется ряд шипов, из которых первая пара больше остальных. Глаза относительно большие, направлены в стороны. Первая пара антенн заканчивается двумя перистыми щетинками и двумя чувствительными щетинками в начале развития, на второй стадии базальный членик с тупым шипом в средней части,

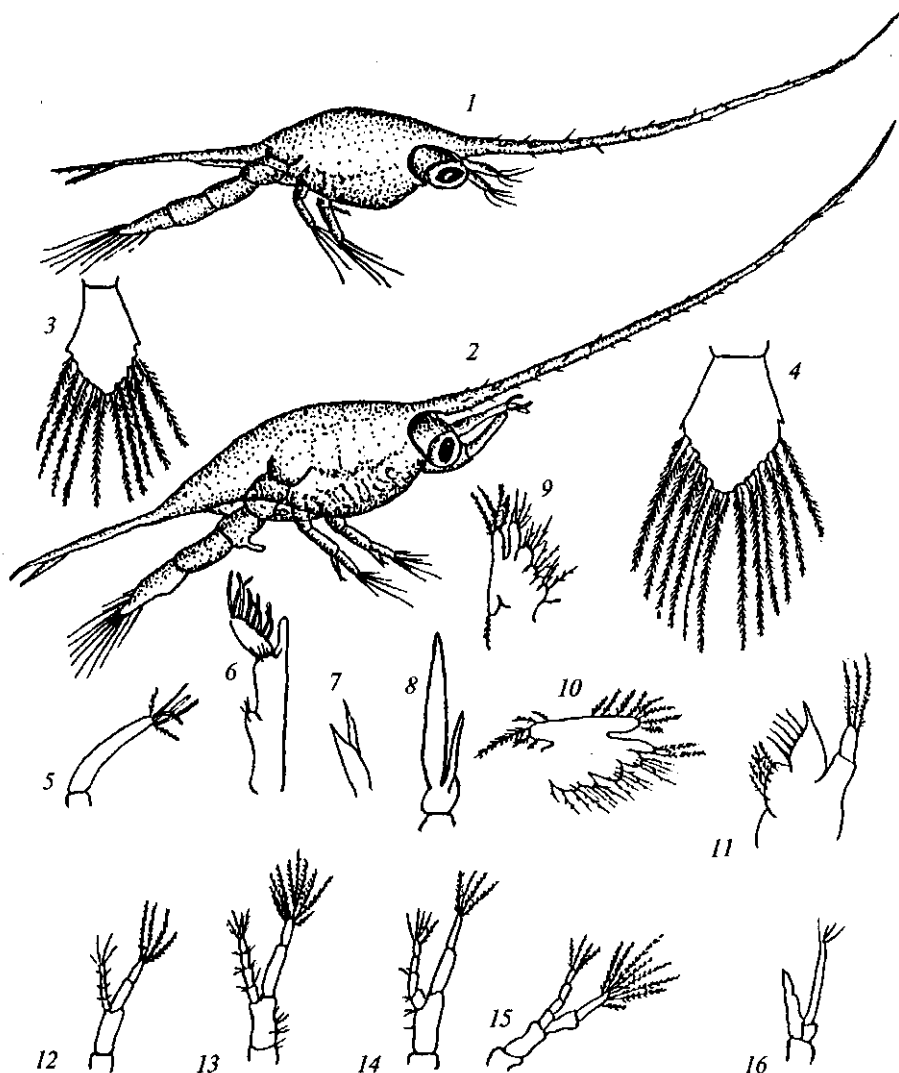


Рис. 157. Придатки тела личинок *Pisidia longimana*:

У — зоа-1; 2 — зоа-2; 3 — тельсон зоа-1; 4 — тельсон зоа-2; 5 — первая антенна зоа-1; 6 — первая антенна зоа-2; 7 — вторая антенна зоа-1; 8 — вторая антенна зоа-2; 9 — вторая максилла зоа-1; 10 — вторая максилла зоа-2; 11 — первая максилла; 12 — первая максиллопеда зоа-1; 13 — первая максиллопеда зоа-2; 14 — вторая максиллопеда зоа-1; 15 — вторая максиллопеда зоа-2; 16 — третья максиллопеда зоа-2

имеется также большой шип на переднем крае, где появляется еще один членик с восемью чувствительными щетинками. Антеннулы недоразвиты на первой стадии и состоят из короткого жгутика и голой антеннальной пластинки. Мандибулы лишены шупиков. Максиллы и максиллулы густо усажены щетинками, как перистыми, так и простыми. Первые две пары максиллопед на первой стадии двуветвистые, с четырехчленистым экзоподитом и двучленистым эндоподитом, вооруженным четырьмя — восемью плавательными щетинками; на второй стадии плавательных щетинок девять.

Третья пара максиллопед редуцирована, у личинок второй стадии она двуветвистая, с толстым неоперенным эндоподитом и маленьким двучленистым экзоподитом, вооруженным четырьмя короткими щетинками. Пере-

оподы появляются только на второй стадии: первая пара в виде отростка, расчлененного на конце, вторая—пятая пары заострены на дистальных концах.

Абдомен состоит из пяти почти равных сегментов, из которых первые три гладкие, два последних с латеральными шипами и рядом мелких зубцов на заднем крае, имеется также анальный шип. У личинок второй стадии на втором—четвертом сегментах недоразвитые плеоподы. Тельсон хорошо развит, имеет вид треугольной лопасти, вооружен парой латеральных шипиков и длинными перистыми щетинками (10 у особей на первой и 12 у личинок второй стадий). Абдомен вместе с тельсоном вкладывается в полость заднего отростка карапакса.

Глаукотое с овальным, зазубренным с боков карапаксом, на переднем крае которого имеется срединная выемка, ограниченная небольшими шипами. Первая пара переопод со сплюснутыми длинными клешнями, вторая—четвертая пары длиннее первой и заканчиваются коготками; пятая пара переопод тонкая и короче остальных. Тельсон и уроподы широкие, густооперенные на проксимальном конце.

О к р а с к а тела взрослых экземпляров преимущественно красноватая, с металлическим оттенком на брюшной стороне, переоподы часто коричневые; встречаются беловатые и желто-коричневые экземпляры. М. Беческу (Васево, 1967) упоминает, что икроносные самки могут быть красно-желтого цвета. Личинки прозрачные, имеются красные и желтые хроматофоры на роstrуме, глазных стебельках и на абдоминальных сегментах. Глаукотое имеют желто-красный пигмент на роstrуме, на максиллопедах и на абдоминальных сегментах.

Максимальная длина 6 мм.

Р а с п р о с т р а н е н и е и э к о л о г и я . Вид распространен у западного побережья Атлантического океана от берегов Норвегии, Швеции, Англии, Франции и Испании на юг до севера Африканского побережья. Многочислен в Средиземном, Адриатическом, Мраморном и Черном морях. Максимальные глубины обитания 70 м (Макаров, 1939). В Черном море встречается преимущественно под камнями, на мидиевых биоценозах вдоль всего побережья до глубины Юм. В наших сборах вид отмечен на участке моря, прилегающем к Григорьевскому лиману, где его находили как на песчаном грунте с водорослями, так и среди мелких камней. Наблюдались большие скопления крабоида в Одесском заливе. В районе Крыма *P. ionşitapa* отмечена единично в августовских сборах у Алушты. Имеются сведения (Закутский, 1965), что в северо-западной части Черного моря вид составлял большую долю в питании бычка-ротана *СобШ* гахшп. На широкое распространение *P. ionşitapa* у берегов Румынии указывал М. Беческу (Васево, 1967), где вид встречается на глубине до 12 м, однако наибольшие концентрации наблюдались на мелководье (0,5 м) при солености воды 18 ‰. Из литературных источников известно, что личинки находили в планктоне Новороссийской бухты с мая по сентябрь включительно при температуре воды 10—25 °С (Зернов, 1913; Косякина, 1936). При такой же температуре отмечено развитие личинок в Средиземном море (Иоих, 1966).

ЛИЧИНКИ *P. ionşitapa* в наших сборах у поверхности воды Черного моря встречались относительно часто летом и осенью, особенно в августе и сентябре. Так, на второй стадии развития они были найдены над глубиной 73 м в районе моря, прилегающем к Болгарскому побережью. На опресненном участке моря, прилегающем к Тилигульскому лиману, был обнаружен экземпляр личинки на расстоянии порядка 20 м от берега при солености воды 8 ‰.

Распределение *Pisidia longimana* в условиях разного состояния моря

Состояние моря	Горизонт лова, см	Количество, экз./м ³	Улов в слое 0-45 см, %
Штиль	0 — 5	26,7	98,5
	5 — 25	4,2	1,5
	25 — 45	0	0
Волнение 3 балла	0 — 5	42,1	36,3
	5 — 25	56,9	48,3
	25 — 45	18,0	15,4

Единично личинки наблюдали у Новороссийска и в других прибрежных акваториях моря. Относительно большое количество личинок было найдено в августовских сборах на участке моря, прилегающем к Керченскому проливу, и в районе Туапсе. В этих районах приповерхностные пробы были взяты в разных метеорологических условиях: в акватории, прилегающей к Керченскому проливу, — при полном штиле, на участке моря в районе Туапсе — при волнении моря около 3 баллов (табл. 23). Приведенные данные наглядно свидетельствуют о приуроченности личинок к приповерхностному 50-сантиметровому слою пелагиали при штилевой погоде. При волнении моря личинки перемешиваются с водными массами, однако не покидают полностью верхний слой воды и наибольшие концентрации образуют в слое 5—25 см, составляя почти половину всего улова.

И Н Ф Р О Т Р Я Д В Р А С Н Y U R A - Н А С Т О Я Щ И Е К Р А Б Ы

У настоящих крабов форма тела либо округленная угловатая, либо овальная угловатая. Карапакс всегда симметричный и может быть слегка вытянутым в длину или в ширину; его верхний край всегда покатый. Передний край бронхиостегнитов срастается с надротовой пластинкой. Верхняя сторона карапакса отделена от боковой резким краем. Рострум у большинства видов отсутствует. Глаза всегда небольшие. Антеннулы сильно укорочены и могут укладываться продольно или поперечно в особые углубления на нижней поверхности головогруды. Первые три членика антенн срослись с надротовой пластинкой и лобным краем, образовав таким образом часть стенки глазной орбиты; антеннальные чешуйки неподвижные. Третья максиллопеда обычно широкая. Первая пара переоподов заканчивается клешнями.

Абдомен редуцирован, подогнут под карапакс и никогда не используется для плавания; обычно у самок он значительно больше, чем у самцов, и приспособлен для инкубации яиц. Уроподы всегда отсутствуют.

Л и ч и н к и имеют характерную форму карапакса, обычно короткого, куполообразно нависающего над телом и снабженного очень длинными заостренными шипами. Абдоминальные сегменты удлиненные и служат для толчкообразных передвижений животного в толще воды.

Крабы распространены во всех широтах Мирового океана, преимущественно в соленых водах. В тропической зоне некоторые виды приспособились к жизни на суше, однако их личинки обязательно размножаются в воде.

Brachyura принято делить на 4 подсекции: *Gymnopleura*, *Oxystomata*, *Dromiacea*, *Brachygnatha* (Williams, 1965). В южных морях бывшего СССР встречаются представители только подсекции *Brachygnatha*, включающие 6 семейств: *Majidae*, *Grapsidae*, *Xanthidae*, *Portunidae*, *Cancriidae* и *Potamonidae*.

Таблица для определения семейств *Brachyura*

- 1(2). Животные, обитающие исключительно в пресных водах **Potamonidae**
- 2(1). Животные, обитающие в море и солоноватоводных водоемах.
- 3(4). Тело заужено к передней части так, что образует треугольную форму. Рострум длинный **Majidae**
- 4(5). Тело иной формы, его передняя часть широкая. Рострум либо короткий, либо отсутствует вовсе.
- 5(6). Дистальный членик пятой переоподы расширен и опушен по краям, приспособлен для плавания **Portunidae**
- 6(5). Дистальный членик пятой переоподы не расширен.
- 7(8). Лобный край карапакса с нечетным количеством острых шипов, передняя часть тела полукруглая **Cancridae**
- 8(7). Лобный край карапакса лишь с мелкой зазубренностью, ровный или с двумя лопастями.
- 9(10). Лобный край карапакса с двумя лопастями, разделенными лишь небольшим разрезом. Форма тела поперечно-овальная **Xanthidae**
- 10(9). Лобный край карапакса ровный. Форма тела преимущественно четырехугольная **Grapsidae**
- Л и ч и н к и (стадии зоза):
- 1(2). Ростральный шип карапакса редуцирован или отсутствует . . . **Majidae**
- 2(1). Ростральный шип карапакса хорошо выражен.
- 3(4). Экзоподит антенны снабжен не более чем восьмью — девятью шипами, расположенными преимущественно в средней части или у основания **Canceridae**
- 4(5). Экзоподит антенны снабжен более чем десятью тонкими шипами, расположенными преимущественно в проксимальной части **Portunidae**
- 5(6). Экзоподит антенны либо гладкий, либо заканчивается щетинкой или мелкими зазубринами в дистальной части **Xanthidae**
- 6(5). Экзоподит антенны густо усажен шипами по всей площади, широкими у основания **Grapsidae**
- Л и ч и н к и (стадии мегалопы):
- 1(2). Рострум хорошо выражен, наклонен вниз, состоит из лопастей. Имеются шипы позади глаз на карапаксе. Крючкообразные шипы на ишиуме первых трех пар переопод **Majidae**
- 2(1). Рострум, карапакс и конечности иного строения.
- 3(4). Рострум рудиментарный, зубчатый. Крючкообразные шипы только на ишиуме первой пары переопод **Xanthidae**
- 4(5). Рострум хорошо развит, выдается вперед горизонтально.
- 5(6). Шипы на коксах второй — пятой пар переопод рудиментарны **Cancridae**
- 6(7). Шипы на коксах переопод хорошо развиты.
- 7(8). Лобный край карапакса вытянут, утолщен **Portunidae**
- 8(7). Лобный край карапакса широкий, сплюснен в виде пластинки с выемкой посередине **Grapsidae**

СЕМЕЙСТВО MAJIDAE SAMMOUELLE,
1819 - МОРСКИЕ ПАУКИ

Syn.: *Stenarhynchuis* Latreille, 1825.

К этому семейству относится обширная группа ракообразных, принадлежащих к 4 подсемействам: *Inachninae*, *Majinae*, *Pisinae* и *Epialtinae*. В Чер-

ном море обитают представители лишь первого из перечисленных подсемейств. Характерной особенностью *Inachninae* является наличие очень длинных переопод, и поэтому их часто называют длинноногами, или морскими пауками.

Карапакс обычно треугольной формы, заужен в передней части. Рострум выдается вперед. Как на карапаксе, так и на роструме много шипиков и щетинок различного типа, к которым могут прикрепляться организмы-обрататели — гидроиды, губки, водоросли, которые хорошо маскируют животных. У большинства представителей глазные стебельки длинные, подвижные; орбиты вынесены вперед и как бы прикрыты передней частью карапакса. Жгуты антенн лишь немного длиннее рострума.

В Черном море обитает 1 род *Macropodia*, который представлен 2 видами.

РОД *MACROPODIA* LEACH, 1814 - ДЛИННОНОГ

Карапакс треугольной формы, передняя часть сильно вытянута и заканчивается раздвоенным рострумом. Глазные орбиты закругленные и расположены снаружи у основания рострума, глаза не втягиваются. Первая пара антенн расположена в продольных углублениях, вторая — выступает вперед за рострум. Эпистом длинный, заужен в передней части. Экзоподиты максиллопед снабжены щетинками по внутреннему краю. Ишиум удлиннен у внутреннего переднего края. Мерус значительно уже ишиума, овальной формы и с тупым передним краем. Переоподы очень длинные и тонкие, наиболее толстые и короткие из них — первая пара, снабженная клешнями, наиболее длинная — вторая, затем остальные переоподы уменьшаются спереди назад. Абдомен состоит из шести члеников, при этом шестой и седьмой срослись.

Л и ч и н к и в своем развитии проходят две стадии зоза и мегалопу. Зоза характеризуются отсутствием рострального и латеральных шипов. Все абдоминальные сегменты имеют дорсолатеральные выросты, направленные назад. Тельсон снабжен хорошо заметными внешними шипами. Мегалопа вооружена парой шипов позади лобного края карапакса и длинным дорсальным шипом, нависающим над абдоминальными сегментами. Рострум тупой, с выемкой посередине.

Представители рода *Macropodia* обитают преимущественно в теплых морях тропической части Индопацифики, в Средиземном, Черном и Северном морях. Всего известно 13 видов.

Румынский исследователь М. Беческу (Bacescu, 1967) для Черного моря приводит 3 вида рода *Macropodia*: *M. rostrata*, *M. longirostris* и *M. aegyptia*, З.И. Кобякова и М.А. Долгопольская (1969) — 2 вида, исключив *M. aegyptia*, считая его синонимом *M. longirostris*. Учитывая многолетние наблюдения в Черном море, включая изучение личиночных стадий развития, имеются основания ставить вопрос о существовании только 2 видов.

Таблица для определения видов рода *Macropodia*

- | | | |
|------------------------------|---|-------------------------------|
| 1(2). | Эпистом и стебельки антенн с нижней стороны вооружены шипами | <i>M. longirostris</i> |
| 2(1). | Эпистом и стебельки антенн гладкие | <i>M. rostrata</i> |
| Л и ч и н к и (стадии зоза): | | |
| 1(2). | Жгуты антенн вооружены четырьмя щетинками, расположенными в средней части | <i>M. longirostris</i> |
| 2(1). | Отростки антенн без шипов | <i>M. rostrata</i> |

Личинки на стадии *мегалопы* можно идентифицировать по тем же отличительным признакам, что и зоза.

Macropodia longirostris Fabricius, 1898 — длинноног длинноклювый
(рис. 158-160)

Сyn.: *Cancer longirostris* Fabricius, 1775; *Stenornynchus longirostris* Heller, 1863; Чернявский, 1884; Совинский, 1904; Булгурков, 1938; *Stenorhynchus aegiptia* Чернявский, 1884; Ляхов, 1940; Bacesco, 1949; *Macropodia aegiptia* Bacesco, 1967; *M. longirostris* Bacesco, 1937, 1949; Кобякова, Долгопольская, 1969. Личинки: *Macropodia longirostris* Lebour, 1928; Bourdillon-Casanova, 1958.

Задний край карапакса вогнут, боковые края суживаются к передней части, затем продолжают почти параллельно, лобный край закруглен. На карапаксе имеются крупные бугры, отделенные друг от друга бороздками.

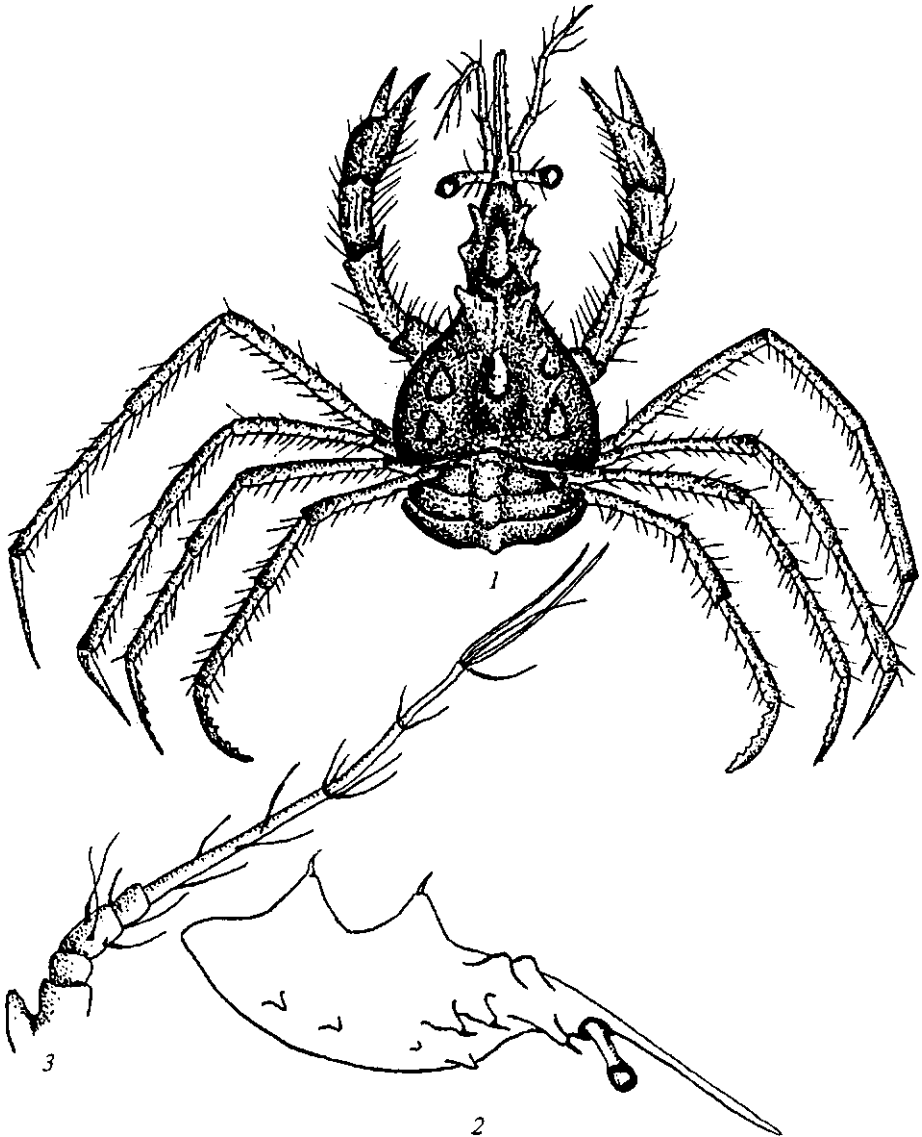


Рис. 158. *Macropodia longirostris*:
1 — общий вид, 2 — вид сбоку, 3 — антенна

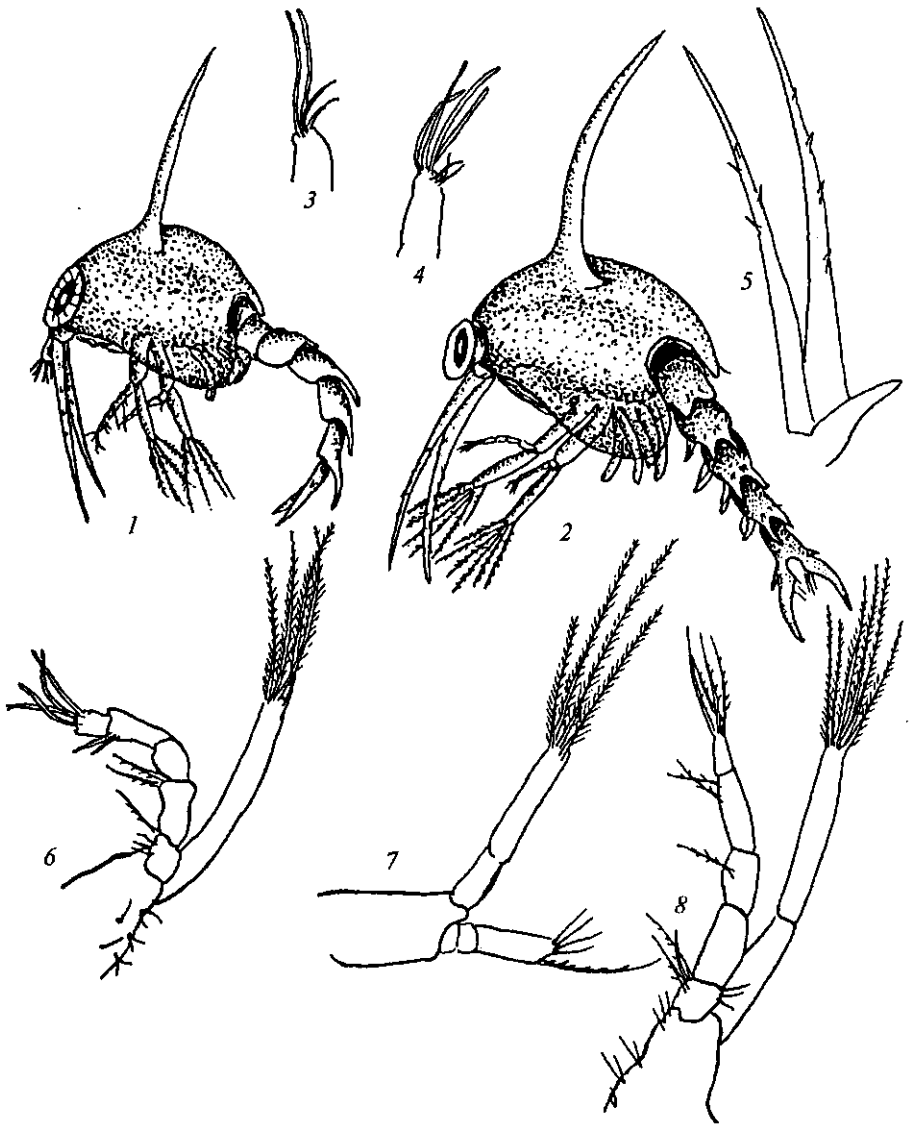


Рис. 159. Личинки *Macgorexia longirrita* ГБ:

1 — зоза-1; 2 — зоза-2; 3 — первая антенна зоза-1; 4 — первая антенна зоза-2; 5 — вторая антенна зоза-1; 6 — первая максиллопеда зоза-1; 7 — вторая максиллопеда зоза-1; 8 — вторая максиллопеда зоза-1

Бугры, находящиеся на медиальной линии, самые крупные и с наиболее заостренными вершинами. Рострум раздвоен и состоит из двух прижатых друг к другу параллельных усаженных щетинками пластинок, достигающих вершины последнего членика антенны. Первый членик антеннулы и примыкающий к нему эпистом вооружены шипами. Третья пара максиллопед с шипами в области наружного угла карпуса. Шипы имеются также на ишиуме и мерусе. Первая пара переопод с клешнями одинаковой величины, у самцов толще, чем у самок; ишиум короткий, мерус и карпус длинные, вооружены шипами, пропус больше в длину, чем в ширину, дактилусы имеют острые края с зубринами и изогнуты внутрь. Вторая пара переопод с длинными, тонкими, покрытыми щетинками члениками.

Абдомен у обоих полов с узким продольным центральным вздутием, у самцов имеется три шиповатых бугорка, у самок эти бугры более сглаже-

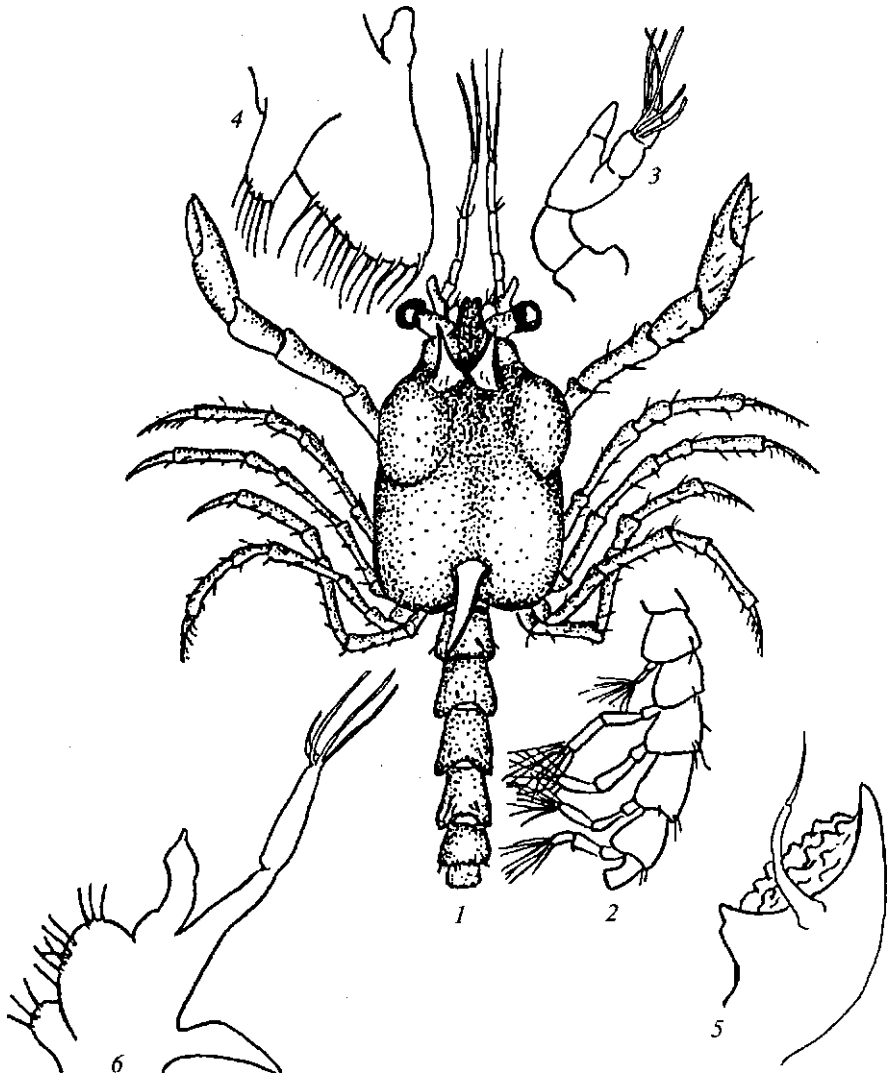


Рис. 160. Мегалопа *Megalops macrocephalus*:

1 — дорсальный вид, 2 — абдомен и плеоподы, 3 — первая антенна, 4 — первая максилла, 5 — мандибула, 6 — первая максиллопеда

ны. У самцов единственная плеопода преобразована в гонопод, у самок имеется четыре пары двуветвистых плеопод, приспособленных для вынашивания яиц.

Животные, как правило, небольших размеров, максимальная длина, включая длинный рострум, не превышает 31 мм.

О к р а с к а чаще всего коричневая с зеленым оттенком или зеленая. В Каркинитском заливе встречались экземпляры каштаново-желтые. Внешний вид животного во многом зависит от организмов-обрастателей.

Л и ч и н к и характеризуются укороченным метаморфозом: две стадии зоэа и мегалопа. Карапакс зоэа немного больше в длину, чем в ширину, гладкий, задний край с глубоким вырезом. Глаза сидячие на первой стадии и с длинными глазными стебельками на второй. Вентральные и ростральный шипы карапакса отсутствуют. Дорсальный шип длинный, прямой у особей первой стадии развития и изогнут назад на второй. Антенна одночленистая, с двумя длинными и двумя короткими щетинками у особей пер-

вой стадии, у особей второй имеются четыре длинных и три коротких щетинки. Антеннулы длинные, равняются длине дорсального шипа и сами вооружены четырьмя шипами. Мандибула без щупика.

Первая пара максилл снабжена тремя щетинками на эндоподите, четырьмя на коксе и семью на базисе (у особей на первой стадии). Вторая пара максилл имеет широкий экзоподит, окруженный 9—12 перистыми щетинками, имеются комбинированные щетинки на эндоподите, базисе и коксе. Первая пара максиллопед состоит из утолщенного основания с простыми щетинками, пятичленистого эндоподита с более длинными щетинками у основания каждого членика (на дистальном членике чувствительные щетинки) и экзоподита, снабженного четырьмя на первой стадии и шестью на второй длинными перистыми щетинками. Переоподы рудиментарны на обеих стадиях развития.

На втором и третьем абдоминальных сегментах имеются небольшие латеральные бугорки, более выраженные у особей второй стадии развития. Все абдоминальные сегменты, кроме первого, снабжены латеральными выпячиваниями, направленными назад. Тельсон у обеих стадий снабжен парой внешних шипов, на внутреннем крае по три щетинки с каждой стороны.

Длина зоэа 2,5—3,1 мм.

Мегалопа характеризуется массивным карапаксом. Карапакс с почти параллельными краями, затем передняя часть суживается. На карапаксе имеются вздутия, более выраженные в передней части. В этой же части позади глаз имеются вздутия, там же обнаруживается четко выраженная пара шипов. Дорсальный шип расположен в задней части карапакса и направлен назад. Рострум наклонен вниз, короткий и состоит из двух долек. Глазные стебельки длинные. Мандибула снабжена двучленистым щупиком. Максиллы, максиллопеды и переоподы по строению напоминают постличиночных особей.

Абдомен шестичленистый. Плеоподы очень длинные, с хорошо развитыми плавательными щетинками.

Общая длина мегалопы до 2,4 мм.

Распространение и экология. Вид встречается преимущественно на литорали Атлантического океана от Фарерских островов на юг до Сенегала, в Средиземном, Мраморном и Черном морях. В Черном море *M. longipalpus* обитает в южной части Каркинитского залива на глубине 12 м среди зарослей zostеры. Известны находки у берегов Болгарии на глубине 1—5 м; вместе с тем вид встречается и на значительных глубинах, например в Атлантике — до 1635 м (Васезсо, 1967).

Животные обычно хорошо маскируются, и по этой причине их трудно обнаружить.

Личинки в планктоне встречаются значительно чаще по всей акватории Каркинитского залива преимущественно в летние месяцы. Как и у других представителей отряда *Oecarocla*, особи на личиночных стадиях развития совершают вертикальные миграции.

Известно (ВоигсИПоп-Савапоуа, 1960), что в Марсельском заливе Средиземного моря зоэа и мегалопы находятся в планктоне почти на протяжении всего года, но всегда в небольшом количестве, мегалопы обильны в начале весны. В проливе Ла-Манш планктонные личинки встречаются в течение года с двумя пиками — весной и осенью (Беоиг, 1928).

Экологические аспекты личинок *M. bshchobgpz* в Черном море требуют дальнейшего изучения.

Macropodia rostrata Linnaeus, 1761 — длинноног клювовидный
(рис. 161-163)

Syn.: *Stenorhynchus phalangium* Milne-Edwards, 1834; Чернявский, 1884; Ostroumov, 1896; *Macropodia rostrata* Babesco, 1967; Кобякова, Долгопольская, 1969.

Личинки: *Macropodia rostrata* Lebour, 1928; Bourdillon-Casanova, 1960.

Карапакс треугольной формы, но менее вытянут вперед по сравнению с описанным выше видом. Передняя часть карапакса заканчивается конусовидно и более гладкая, чем у *M. longirostris*; лобный край закруглен; выделяется восемь крупных шипов на дорсальной поверхности. Ротрум раз-

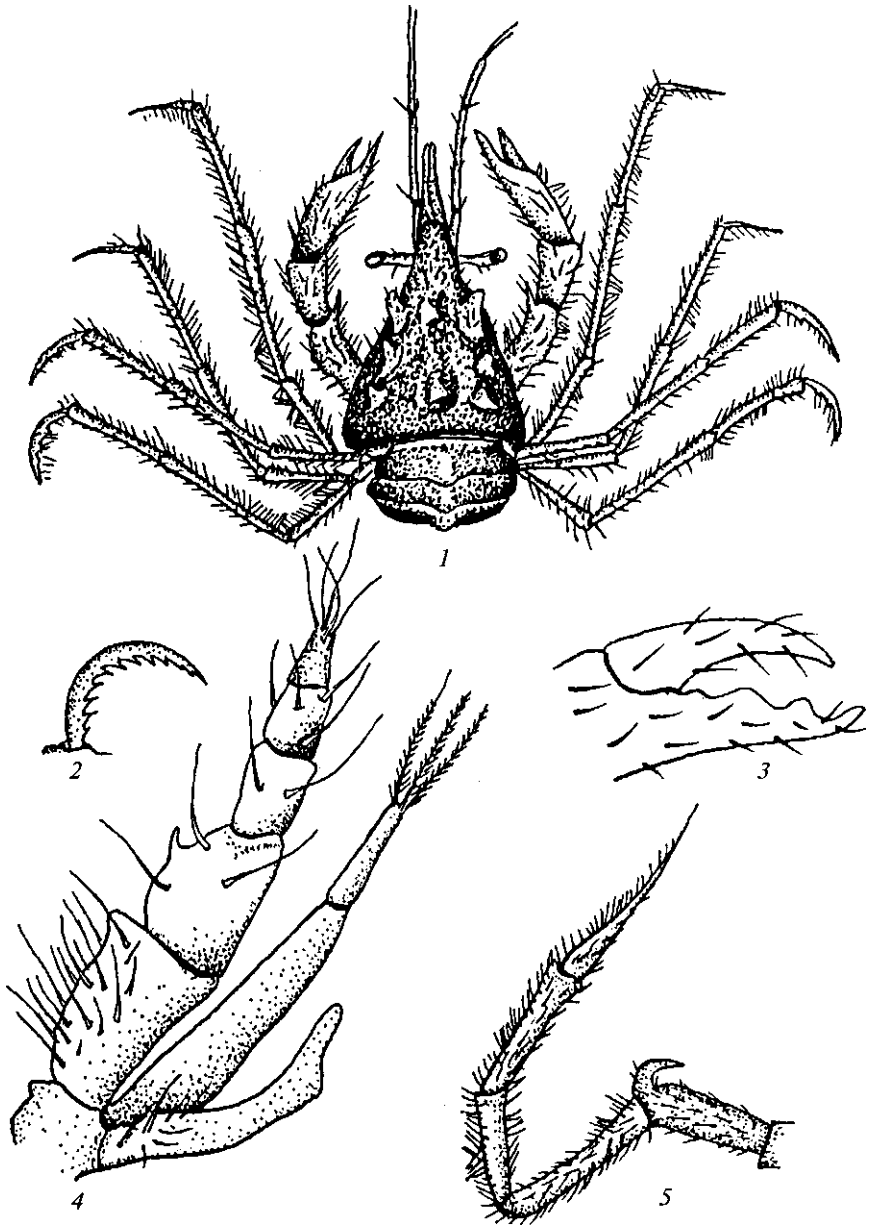


Рис. 161. *Macropodia rostrata*:

1 — общий вид, 2 — серп на ротруме, 3 — первая переопода (клешня), 4 — третья максиллопеда, 5 — третья переопода

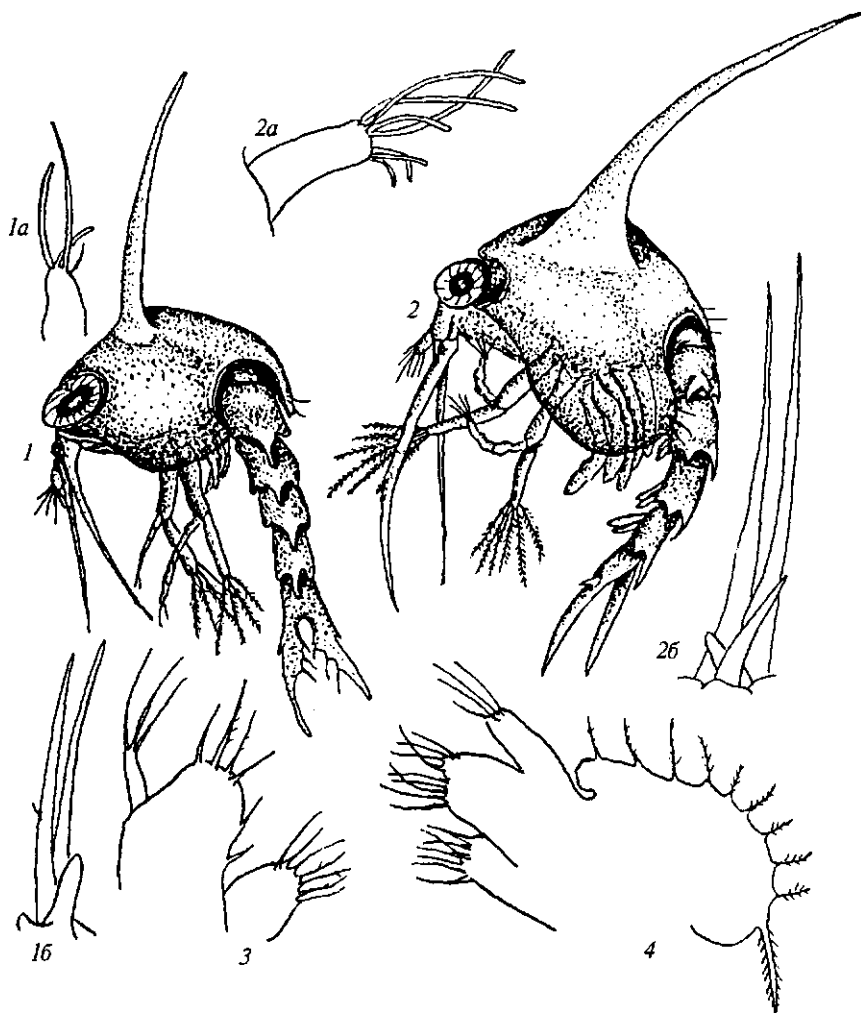


Рис. 162. Личинки *Macropodia rostrata*:

/ — зоа-1; 2 — зоа-2; 3 — первая максилла зоа-1; 4 — вторая максилла зоа-1; 1a—2a — первая антенна зоа-1 и зоа-2; 16—26 — вторая антенна зоа-1 и зоа-2

двоен, состоит из двух стержней, которые короче стеблей антенн. На роструме имеются крючкообразные шипы с зубринами в виде серпа. Нижняя сторона первого членика стебля второй антенны гладкая. Эпистом с одним бугорком. Третья пара максиллопед сильно опушена в области наружной поверхности базального членика, имеется крупный шип на втором членике. Первая пара переопод с клешнями, лишь немного выдается за рострум; ишиум с четырьмя-пятью шипами, мерус снабжен крупным шипом на внутреннем дистальном крае, имеется более мелкий шип на карпусе; все членики несут множество щетинок. Вторая и пятая пары переопод длинные, густоопушенные, имеется характерный крючкообразный шип, направленный назад на ишиуме третьей переоподы.

Абдомен гладкий, широкий, с небольшим килем, продолжающимся на всех сегментах.

Окраска желто-коричневая, некоторые особи с зеленоватым оттенком. Животные достигают длины 2,2 см.

Л и ч и н к и (стадии зоа). Две стадии зоа. Карапакс снабжен единственным дорсальным шипом. Имеются щетинки у заднего края. Глаза си-

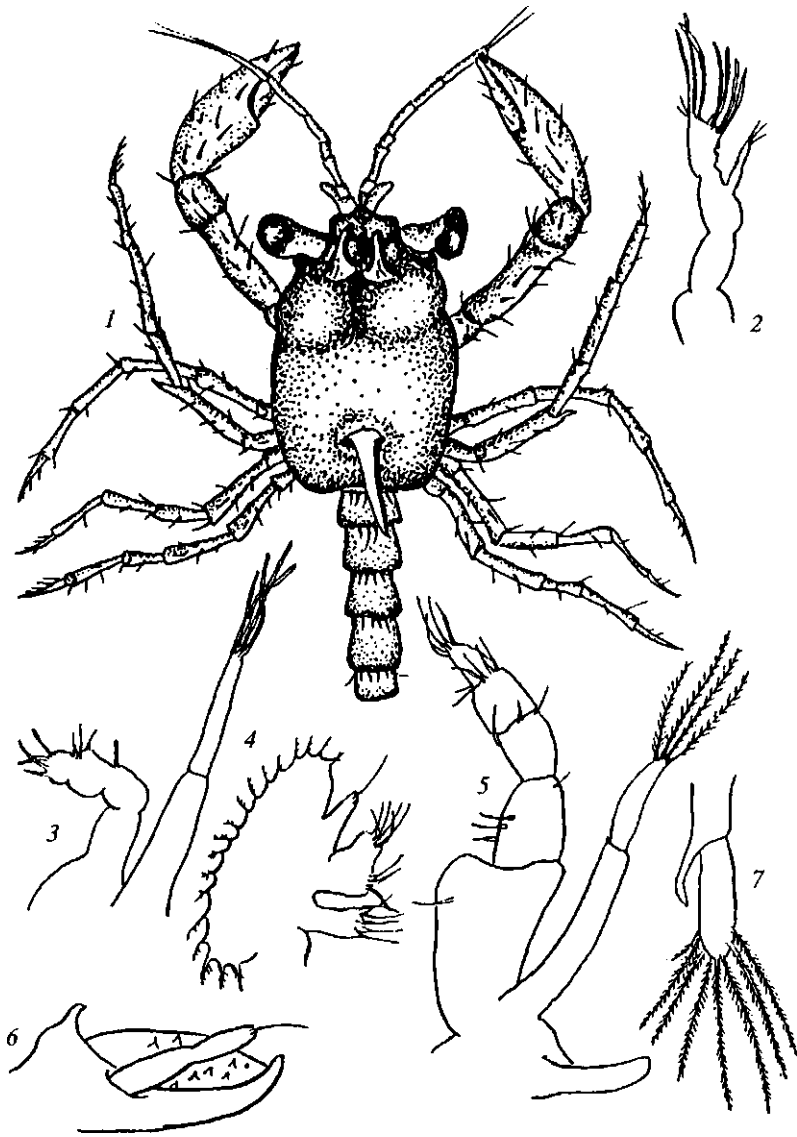


Рис. 163. Мегалопа *Macropodia rostrata*:

1 — общий вид, 2 — вторая антенна, 3 — вторая максиллопеда, 4 — вторая максилла, 5 — третья максиллопеда, 6 — мандибула, 7 — первая плеопода

дядиче на первой стадии и выдаются из орбит на второй. Первая пара антенн одночленистая, вооружена тремя длинными чувствительными щетинками на первой стадии и семью на второй. Первая пара антенн одночленистая, вооружена тремя длинными чувствительными щетинками у особей на первой стадии и семью такими же щетинками у особей второй стадии. Вторая пара антенн состоит из длинных, абсолютно гладких отростков, почти равных длине карапакса, экзоподиты их едва достигают 1/4 длины отростков. Первая пара максилл состоит из узкого эндоподита, заканчивающегося тремя длинными щетинками, и более широкого экзоподита, также вооруженного щетинками. На экзоподите второй пары максилл имеется десять перистых щетинок, расположенных по краям; базис и кокса также с простыми щетинками. Эндоподит первой пары переопод пятичленистый, экзоподит одночленистый, почти такой же длины, как и эндоподит.

Абдомен пятичленистый. Второй абдоминальный сегмент снабжен латеральными шипами. Три последних абдоминальных сегмента имеют дорсолатеральные крупные шипы, направленные назад. Тельсон двуветвистый, снабжен парой небольших внешних шипов и тремя внутренними щетинками. Плеоподы двуветвистые.

Длина зоэа 1,5—1,9 мм.

Мегалоп характеризуется удлинненным карапаксом, суживающимся к передней части. Лобный край раздвоен, роstrum направлен вниз. Глазные стебельки длинные, между ними на карапаксе имеются серповидные щетинки. Позади глазных орбит выдаются крупные шипы; задняя часть карапакса вооружена дорсальным шипом, направленным назад. Первая пара антенн трехчленистая, имеет шесть длинных чувствительных щетинок на дистальном конце. Вторая пара антенн длинная и состоит из шести члеников, первый из которых длинный и бугристый. Мандибула с длинным двучленистым щупиком и маленькой простой щетинкой на конце. Максилла мало чем отличается от стадий зоэа. Строение переопод такое же, как и у взрослых особей.

Абдомен шестичленистый, гладкий; каждый членик усажен лишь единичными щетинками. Плеоподы самок двучленистые, длинные, снабженные восемью плавательными щетинками; первый членик имеет тупой длинный шип, направленный назад.

Длина мегалопы 2,5—2,9 мм.

Распространение и экология. Вид встречается от Баренцева моря на севере до Анголы и Азорских островов на юге, в Средиземном, Мраморном и Черном морях. В Черном море избегает опресненных участков и живет в литоральной и сублиторальной зонах. Вдоль побережья бывшего СССР встречается от мыса Тарханкут до Кавказа, чаще среди зарослей водорослей. Планктонные личинки попадают в тех же районах.

В сборах планктонно-нейстонной сетью личинки начинают появляться в первой половине июня. Так, в это время было обнаружено 8 экз./м³ в одной из нейстонных проб, взятой у мыса Тарханкут. В июне, августе и сентябре зоэа встречались вдоль всего Крымско-Кавказского побережья вплоть до Батуми. Если в июне преобладали особи на первой стадии развития, то во второй половине лета и в начале осени явно преобладали более поздние стадии развития.

Как правило, личинки попадались в ловах планктонно-нейстонными сетями на протяжении всего лета не более 12 экз./м³. Наибольшее количество личинок *M. rostrata* наблюдалось в начале августа у Карадага, где на одной из станций их численность достигала 55 экз./м³ воды в микрогоризонте 0—5 см, 41 — в 5—25 и 50,8 экз./м³ — в микрогоризонте 25—45 см (табл. 24).

Таблица 24

Распределение личинок *Macropodia rostrata* по горизонтам лова и стадиям развития у Карадага

Горизонт лова, см	Первая стадия		Вторая стадия	
	Численность, экз./м ³	Улов в слое 0-45 см, %	Численность, экз./м ³	Улов в слое 0-45 см, %
0—5	18,4	34,6	36,6	38,9
5—25	10,2	21,1	30,8	31,5
25—45	23,4	44,3	27,4	29,6

Мегалопа была найдена на девяти станциях на участке прибрежных вод от Южного берега Крыма до Новороссийска. Во всех случаях у поверхности воды особи на этой стадии появлялись в ночные часы единственными экземплярами.

Для Севастопольской бухты М.А. Долгопольская (1948) отмечала личинок в планктоне с начала июня до конца октября, причем первая стадия встречалась на протяжении всего этого периода.

В Средиземном море личинок на стадии зоэа находили в течение года, на стадии мегалопы особи особенно многочисленны с начала лета и до конца осени с двумя пиками, соответствующими двум пикам периода размножения (Bourdillon-Casanova, 1960), в этот же период встречаются личинки и в проливе Ла-Манш (Lebour, 1928).

M. gostrata относится к очень изменчивым видам, что выражается прежде всего в изменении количества шипов на конечностях. Так, в Северном море под названием *M. gostrata* смешивали 2 вида и в настоящее время выделен неотип. К сожалению, при выделении неотипа не учтено личиночное развитие, что дополнило бы правомочность такого выделения. Полный метаморфоз личинок и первых послеличиночных стадий, выращенных в лаборатории, приводится в работе Р. Ингли (Ingle, 1982). Это описание почти полностью совпадает с морфологическими признаками личинок, выловленных в Черном море.

СЕМЕЙСТВО CANCRIDAE ORT MAN, 1893 - КАНКРИДОВЫЕ

Карапакс шестиугольной или овальной формы, передняя половина его закругленная так, что углы сглажены. Лобный край всегда с шипами. Переднебоковой край с шиповатыми либо округленными зубцами, резко отделен от гладкого заднебокового края. Жгуты антенн короткие, усажены щетинками и расположены во внутренних орбитальных щелях. Антеннулы складываются продольно. Третья пара максиллопед длинная, заходит за эпистом.

Всего известно 4 рода этого семейства, представители которых обитают в теплых водах Тихого и Атлантического океанов. З.И. Кобякова и М.А. Долгопольская (1969) указывают на наличие в Черном море 2 родов — *Cancer* и *Pirimela*, каждый из которых представлен 1 видом. Существование в Черном море *Cancer pagurus* нуждается в уточнении — фактически никто из черноморских исследователей его не находил ни на стадиях зоэа, ни во взрослом состоянии. К.А. Виноградов (1949) обнаружил *C. pagurus* в коллекции Института зоологии АН Украины с этикеткой: «Черное море, Анапа, 1918 г., Лучник», и на этом основании вид был включен в «Определитель фауны Черного и Азовского морей» (1969).

В 1982 г. появилось сообщение (Kocatas, 1982) о нахождении у Анатolianского побережья *Sirpus zarigueieyi*. Таким образом, семейство Cancridae в Черном море представлено 2 родами: *Sirpus* и *Pirimela*.

Таблица для определения родов семейства Cancridae

- 1(2). Карапакс снабжен шипами на дорсальной поверхности, особенно в задней части. Переднебоковые зубцы карапакса очень большие, загнуты вперед, с зазубринами, лобный край сильно выдается вперед *Sirpus*
- 2(1). Поверхность карапакса без шипов. Переднебоковые зубцы умеренной величины. Лобный край не так сильно выдается вперед *Pirimela*

Л и ч и н к и :

- 1(2). Лобный край карапакса без выступа и щетинок, латеральные шипы отсутствуют. *Sirpus*
2(1). Лобный край карапакса с небольшим выступом и щетинками. Латеральные шипы карапакса умеренной длины. *Pirimela*

Р О Д P I R I M E L A L E A C H , 1 8 1 5 - П И Р И М Е Л А

Карапакс лишь немного шире длины, передняя часть расширена, задняя резко сужена. Дорсальная поверхность карапакса бугристая, с четко выраженными областями, особенно в передней части. Лобный край узкий, с тремя острыми шипами, средний из которых несколько выше и уже соседних. Переднебоковой край с пятью острыми зубцами (включая орбитальный). Задний и заднебоковой края карапакса гладкие. Края глазных орбит с мелкими шипами. Первая пара переопод короткая; карпус вооружен острым шипом на внутреннем переднем крае, на наружной поверхности имеются три продольных гребня. Пальцы переоподов конусовидные, сильно заостренные на конце.

Л и ч и н к и (зоа). Четыре стадии зоа. Карапакс с дорсальным, ростральным и вентральным шипами. Латеральные шипы короткие, ростральный и дорсальный равняются длине карапакса. Задний и лобный края карапакса снабжены щетинками. Позади глазных орбит имеется бугорок. Глаза на первой стадии сидячие, на последней они расположены на относительно коротких глазных стебельках. Первая пара антенн вооружена в начале развития четырьмя чувствительными щетинками, на последней количество щетинок увеличивается до пяти; рудиментарный эндоподит появляется в конце развития. Вторая пара антенн с шипами, жгуты длинные, но не достигают конца рострума; эндоподит с одной длинной и тремя короткими щетинками, гладкий; экзоподит появляется на второй стадии и увеличивается с каждой последующей линькой, в конце метаморфоза почти достигает длины эндоподита. Первая и вторая пары максиллопед снабжены четырьмя перистыми щетинками у особей первой стадии и десятью — у четвертой стадии. Зачатки переопод видны уже в начале метаморфоза, на третьей стадии просматривается их сегментация и формируются клешни.

Абдомен пятичленистый у первых двух стадий и шестичленистый у последующих. Края абдоминальных сегментов с небольшими выступами; на внутреннем сегменте имеется пара бугорков, на третьем и четвертом сегментах — зачаточные латеральные шипы, которые хорошо выражены в конце метаморфоза. Каждая ветвь тельсона снабжена тремя латеральными шипами у особей первой стадии, двумя — на второй и одним шипом у последующих стадий. Внутренние щетинки тельсона короткие. Зачаточные плеоподы появляются на третьей стадии и становятся более выраженными на четвертой.

Длина зоа 1,8—2,7 мм.

М е г а л о п а . Карапакс без дорсальных шипов, продолговатой формы, слегка заужен к переднему краю; видны бугорки позади глазных орбит.

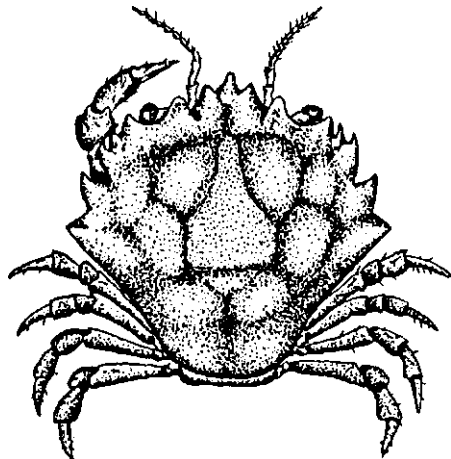


рис. 164. *Pirimela denticulata*. Дорсальный вид

Рострум остроконечный. Глаза расположены на относительно толстых глазных стебельках, выдаются из орбит и направлены вперед. Антенны длинные. Первая пара переопод снабжена утонченными пинцетовидными клешнями, утолщенными проподусами и очень маленьким карпусом. На ишиуме и коксе имеются небольшие крючкообразные шипы.

Абдомен состоит из шести сегментов и тельсона, каждый из которых снабжен щетинками на дорсальной поверхности. Плеоподы двучленистые, длинные и уменьшаются спереди назад. На последней плеоподе имеется восемь (иногда девять) перистых щетинок.

Длина мегалопы 2,5—2,9 мм.

Pirimela denticulata Montagu, 1808 — примела зубчатая
(рис. 164-166)

Syn.: *Pirimela denticulata* var. *ernovi* Калишевский, 1905. Личинки: *Pirimela denticulata* Bourdillon-Casanova, 1960.

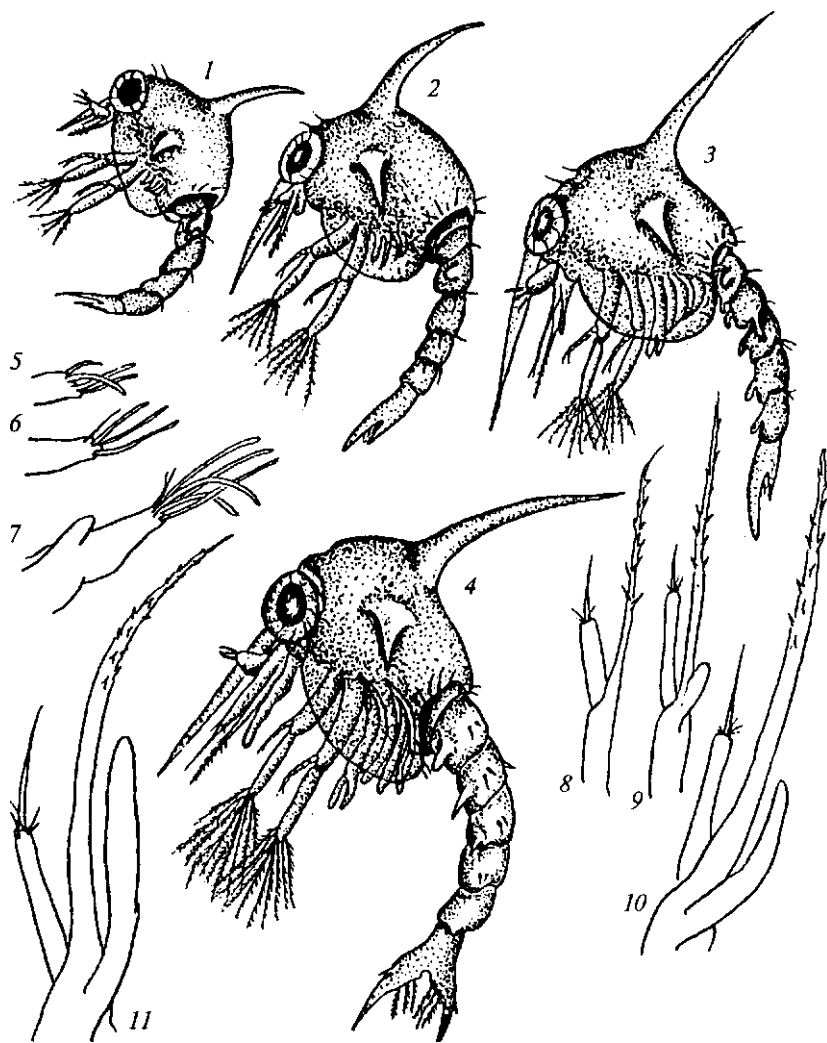


Рис. 165. Личинки *Pirimela denticulata*:

1 — зоэа-1; 2 — зоэа-2; 3 — зоэа-3; 4 — зоэа-4; 5 — первая антенна зоэа-1; 6 — первая антенна зоэа-2; 7 — первая антенна зоэа-4; 8 — вторая антенна зоэа-1; 9 — вторая антенна зоэа-2; 10 — вторая антенна зоэа-3; 11 — вторая антенна зоэа-4

Признаки вида совпадают с признаками рода.

Окраска. Молодые экземпляры светло-желтого цвета с оранжевыми пятнами на возвышенностях около глаз.

Распространение и экология. Вид распространен в Восточной Атлантике от Норвегии до Западной Африки. Живет в литоральной зоне на глубине до 20 м.

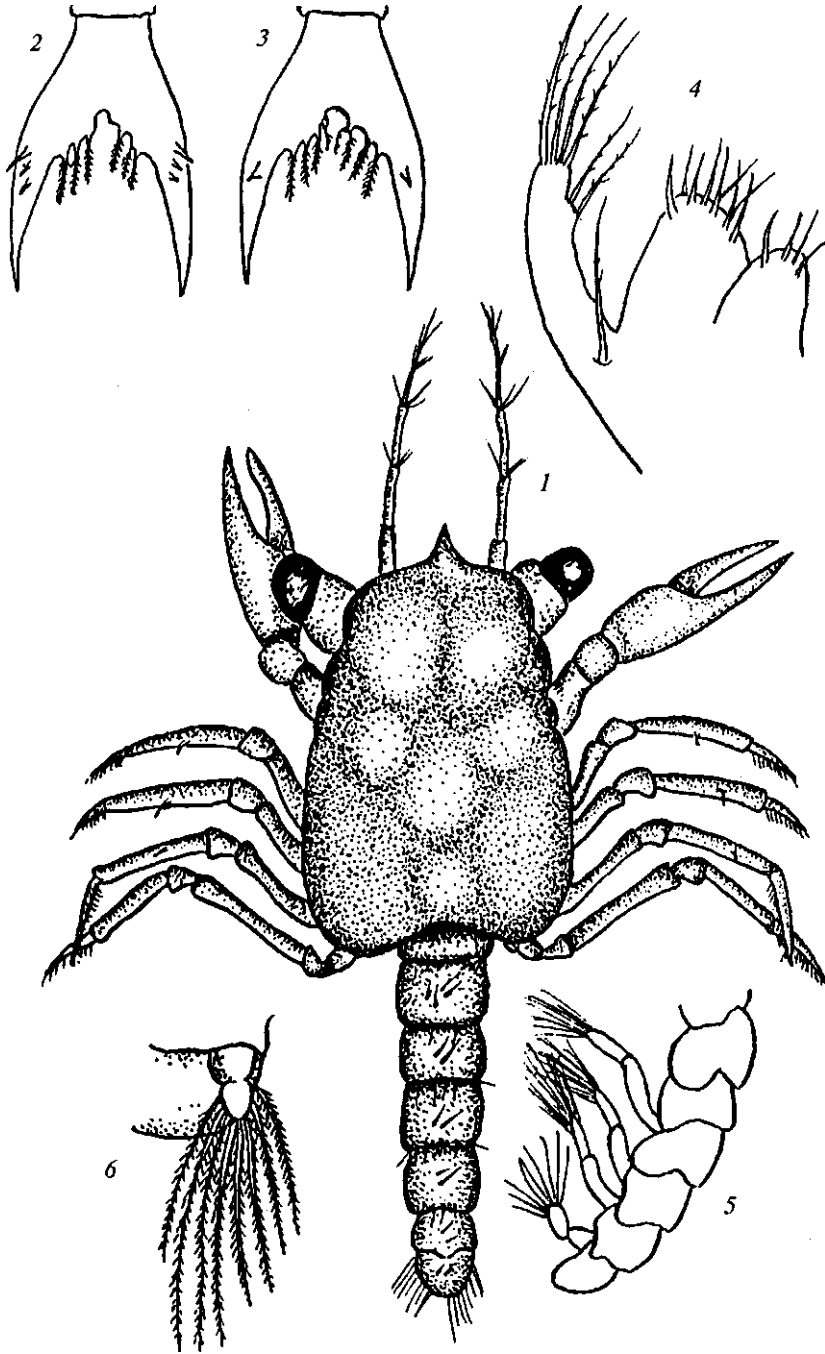


Рис. 166. Мегалопа *Pteteia senilis* Lal.

1 — мегалопа, дорсальный вид; 2 — тельсон зоа-1; 3 — тельсон зоа-2; 4 — первая максилла зоа-1; 5 — abdomen мегалопы с плеоподами, латеральный вид; 6 — последняя плеопода

В Черном море *P. denticulata* встречается очень редко. Единичный экземпляр с шириной карапакса 7 мм был найден в районе Геленджика на глубине 1,5 м среди камней, обросших водорослями. Из других источников известен (Кобякова, Долгопольская, 1969) молодой экземпляр длиной 6 мм на глубине 5 м среди крупного ракушечника с песком и свалами цистозир.

Л и ч и н к и у поверхности воды встречались на стадиях зоза в сентябрьских ловах на траверсе порта Мичурин (Болгария) над глубиной 120 м. Причем в осенних пробах были особи всех стадий развития, но не в большом количестве. Значительно чаще в ловах с помощью нейстонного трала попадались мегалопы. Они были обнаружены на небольшом участке также у Кавказского побережья от Батуми до Сухуми в августе 1969 г. всего на трех станциях, удаленных от берега на 1—2 мили.

Следовательно, подтверждается гипотеза о том, что *P. denticulata* проникает из Средиземного моря в Черное лишь на личиночных стадиях развития. При этом метаморфоз проходит успешно в толще воды, но процесс оседания личинок и дальнейшее развитие этого небольшого крабика по каким-то причинам затруднительны. Очевидно, вид в Черном море не размножается.

Р О Д *SIRPUS GORDON*, 1953 - СИРПУС

Ширина карапакса почти равняется длине или немного больше. Заднебоковые края гладкие, переднебоковые вооружены пятью очень большими шипами (часто с зазубринами на передних краях). Лобный край образован тремя шипами. Глазные стебельки длинные.

Это небольшие крабы, ширина карапакса которых не превышает 7 мм. Представители рода встречаются в литоральной зоне восточного побережья Атлантики в тропической и субтропической зонах. Известно всего 3 вида, из которых в Черном море найден лишь *Sirpus zariquieyi*.

Sirpus zariquieyi Gordon, 1953 — сирпус Зариквея
(рис. 167-169)

Л и ч и н к и : *Sirpus zariquieyi* Bourdillon-Casanova, 1960.

Карапакс немного больше в ширину, чем в длину. Переднебоковые края сильно выдаются за счет больших, загнутых вперед шипов, из которых самым маленьким является посторбитальный. Лобный край образован тремя также большими шипами, средний из которых немного меньше боковых соседних. Поверхность карапакса с выраженной скульптурой в виде возвышенностей, определяющих две протогастрические, мезогастрическую, две бронхиальные, две субмедиальные и кардиальную области. Задняя часть карапакса складчатая, с короткой поперечной бороздкой. Абдомен самца узкий и конусовидно сужается к проксимальной части. Абдоминальные сегменты с третьего по пятый у самцов срослись и, таким образом, кажутся более длинными, чем шестой. У самок все абдоминальные сегменты свободные. Первые плеоподы расширены у основания и конусовидно сужаются к дистальному концу, вооружены короткими щетинками. Как отмечает А. Кокатас (Kocatás, 1982), черноморские экземпляры отличаются следующими признаками: верхняя часть карапакса чрезвычайно вогнута и покрыта отчетливыми гранулами; лопасти лобного края высокие, с шипами на концах; ростральный и переднелатеральные шипы очень длинные, концы загнуты вверх, внешняя и наружная стороны зубчатые; шипики (спинулы) у последнего переднебокового шипа очень крупные.

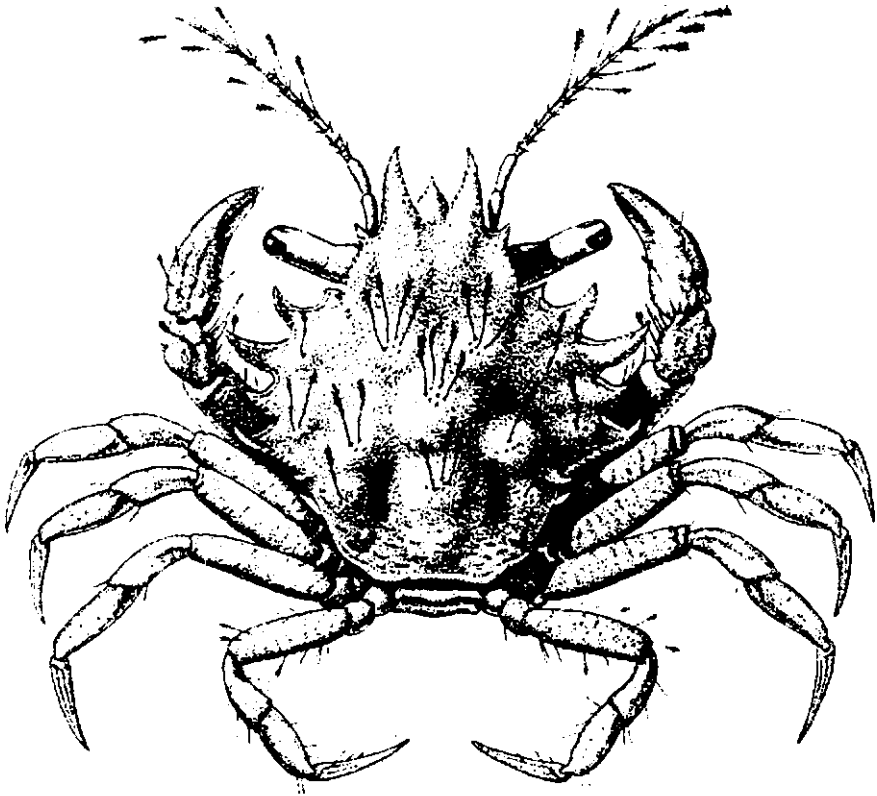


Рис. 167. *Sirpus zariquieyi* Gordon (из А. Kocatas, 1982)

О к р а с к а коричневая с различными цветными пятнами, встречаются красные, экземпляры с белесым оттенком (Vadon, 1984).

Л и ч и н к и описаны из планктона Марсельского залива (Bourdillon-Casanova, 1960). Ниже приводится описание личинок по стадиям развития.

Первая стадия. Рострум прямой, дорсальный шип согнут, латеральные шипы отсутствуют. Края карапакса гладкие. Пять абдоминальных сегментов, шестой дополнительно отделен от тельсона. Второй абдоминальный сегмент имеет латеральные бугорки. Нижнебоковые края сегментов гладкие. Отростки тельсона слегка загнуты, видна одна щетинка. Антенна короче рострума, без эндоподита. Экзоподит с тремя щетинками на конце, заканчивающемся шипом. Максиллопеды с четырьмя щетинками. Длина от глаза до тельсона 1 мм.

Вторая стадия. Края карапакса с бахромой щетинок. Шестой абдоминальный сегмент только начинает отделяться. Вентральные края абдоминальных сегментов с намечающимися зубчиками. Тельсон с парой коротких дополнительных щетинок на латеральном крае, шипы на внешнем крае исчезают, и, таким образом, остается единственный шип, сформировавшийся на предыдущей стадии. Первые две пары максиллопед имеют шесть щетинок. Третьи максиллопеды и переоподы в зачаточном состоянии. Появляются эндоподиты на антеннуле, но все еще очень короткие. Длина, как и у предыдущей стадии.

Третья стадия. Шестой абдоминальный сегмент отделен. На вентральных краях второго, четвертого и пятого сегментов абдомена имеются шипики. На тельсоне добавляется пара дополнительных щетинок. Эндоподит

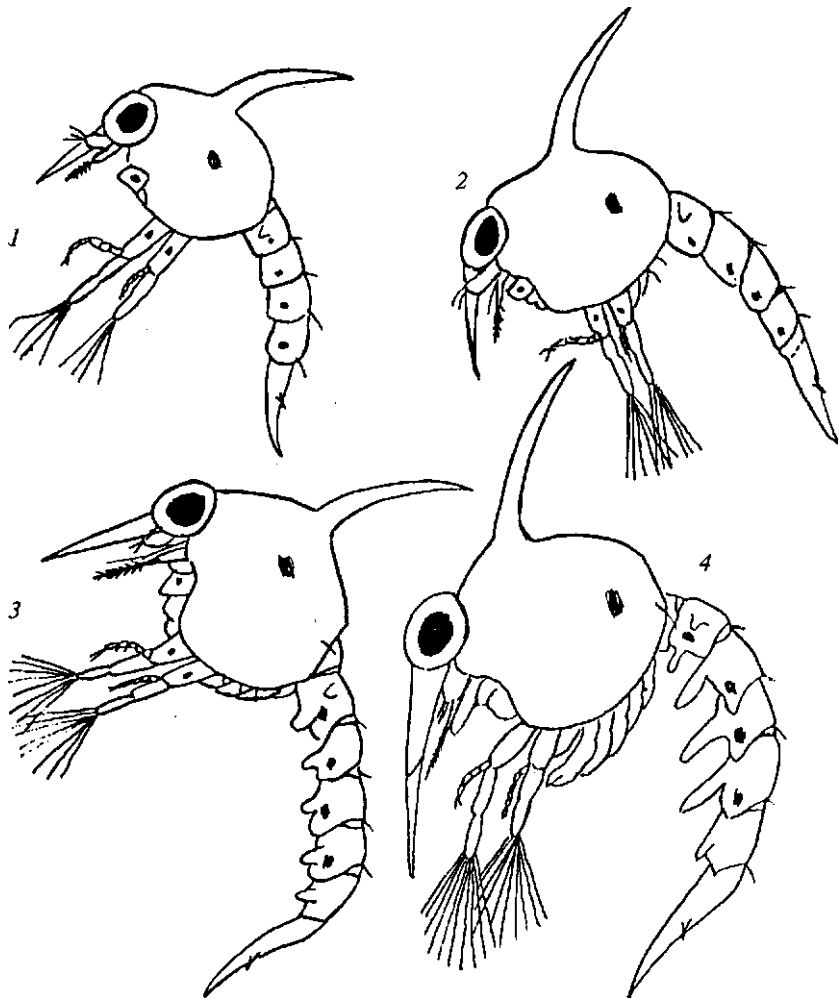


Рис. 168. Личинки *Sirpus zariquieyi*:
 / — зоза-1; 2 — зоза-2; 3 — зоза-3; 4 — зоза-4 (из L. Bourdillon-Casanova, 1960)

антенны короче экзоподита. Первые две пары максиллопед с восьмью щетинками. Третья пара максиллопед и переоподы развиты. Плеоподы рудиментарны. Длина от глаза до тельсона 1,85 мм.

Четвертая стадия. Два зубовидных шипа расположены на верхнебоковых краях со второго по пятый абдоминальных сегментов. Тельсон не изменяется, но добавляется еще одна длинная щетинка. Первые две пары максиллопед с десятью щетинками. Переоподы разделяются на членики. Плеоподы длинные. Длина от глаза до тельсона 2,3 мм.

Мегагалапа. Рострум остроконечный, расположен продольно по отношению к средней части оси карапакса, которая представлена тремя дорсальными бугорками: двумя передними и более заметным задним. Имеются шесть абдоминальных сегментов и тельсон. Крючки на члениках переопод отсутствуют, последние членики второй и третьей пар с длинными щетинками в виде нити на наружной поверхности, на внутренней в ряд расположены четыре короткие щетинки, которые находятся также на четвертой переоподе. Последняя пара плеопод вооружена шестью щетинками.

Окраска. Хроматофоры имеются на дорсальной поверхности карапакса и вентральной поверхности абдоминальных сегментов, у основания

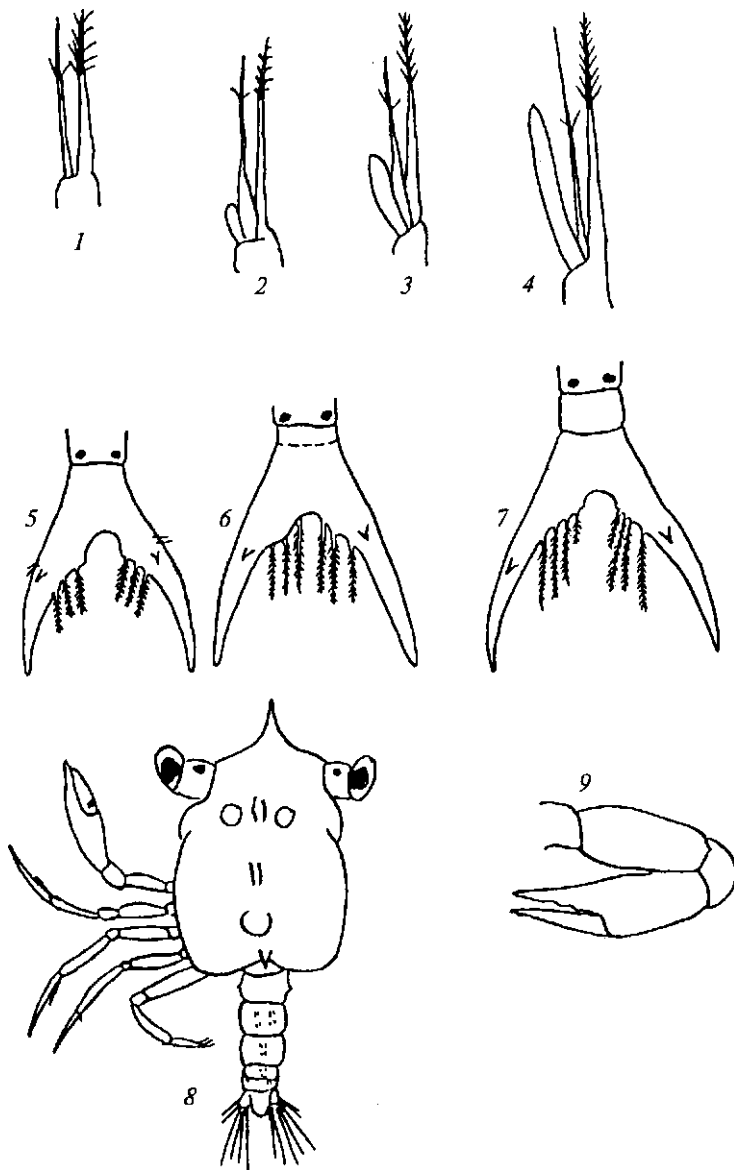


Рис. 169. Придатки тела личинок *Zigris galathea*:

1 — вторая антенна зоа-1; 2 — вторая антенна зоа-2; 3 — вторая антенна зоа-3; 4 — вторая антенна зоа-4; 5—7 — тельсон зоа-1—3; 8 — мегалоп; 9 — первая переопода мегалопы (клешня) (из ВонгШоп-Сазапоуа, 1960)

антеннул, в середине буккальной полости, у основания первой переоподы и на дактилусе клешни.

Распространение и экология. Вид встречается преимущественно в морях Средиземноморского бассейна. Так, его находили у берегов Испании на глубине 0—2 м, у побережья Израиля на глубине 0—2 м, у Балеарских островов среди зарослей цистозир и кладофоры на глубине 1—2 м. У турецких берегов Эгейского моря он встречается на глубине до 35 м. В Черном море имеется единичная находка у Анатолийского побережья на юго-запад от Батуми (Косаиав, 1982).

В Средиземном море размножавшиеся самки выметывали до 200 икринок в весенне-летний период, выклюнувшиеся зоа и мегалопы к осени

опускались на глубину. Молодые особи жили в зарослях *Posidonia oceanica* и питались фрагментами ее отмерших таломов. Вертикальные миграции личинок связаны с неблагоприятными гидрологическими, температурными и трофическими условиями на литорали в осенний и зимний периоды (Vadon, 1984).

В Черном море личинки не известны.

**СЕМЕЙСТВО XANTIDAE ALCOCK,
1986 - КСАНТОВЫЕ**

Форма тела очень вариабельна: шестиугольная, прямоугольная, овальная, иногда круглая, но обычно ширина карапакса превышает его длину. Лобный край широкий, двухлопастной, иногда с зазубринами, рострум всегда отсутствует. Вторая пара антенн укладывается в поперечно расположенные желобки. Последняя пара переопод нормально развита. Это обширное семейство включает 14 родов, живущих преимущественно в тропических и субтропических зонах, в том числе среди коралловых рифов. В Черном море встречается 4 рода: *Pilumnus*, *Eriphia*, *Xantho* и *Rhithropanopeus*.

Л и ч и н к и . Обычно личинки в процессе метаморфоза проходят четыре стадии зоэа. Виды, обитающие в кораллах, характеризуются сокращенным развитием, у некоторых морских видов имеется пять стадий зоэа (Martin, 1984). Все черноморские представители семейства *Xanthidae* имеют четыре стадии зоэа и мегалопу.

Карапакс характерной для зоэа крабов формы и снабжен ростральным, дорсальным и вентральными шипами. Вентральные шипы короткие. Первая пара антенн с рудиментарным экзоподитом, или же экзоподит может достигать длины жгута антенны.

Абдоминальные сегменты, начиная с третьего, снабжены латеральными шипами; на втором и третьем сегментах дополнительные загнутые шипы у всех стадий развития. Имеются три латеральных шипа на тельсоне, которые могут присутствовать на всем протяжении личиночного развития, либо количество этих шипов может уменьшаться к концу метаморфоза. На тельсоне также присутствуют дополнительные внутренние щетинки, особенно на поздних стадиях (у некоторых видов они отсутствуют).

Таблица для определения родов семейства Xanthidae

- 1(2). Переднебоковой край карапакса вооружен пятью шипами . . . **Eriphia**
- 2(1). Переднебоковой край карапакса несет менее пяти шипов.
- 3(4). Карапакс поперечно-овальной формы. Латеральные шипы широкие и закруглены в виде пластинок **Xantho**
- 4(5). Карапакс округлой формы — его ширина лишь немного превышает длину. Латеральные шипы заострены на концах.
- 5(6). Дорсальная поверхность карапакса относительно выпуклая, с упрощенной скульптурой и многочисленными щетинками **Pilumnus**
- 6(5). Дорсальная поверхность карапакса уплощена, скульптура выражена, щетинки отсутствуют или немногочисленные **Rhithropanopeus**

Л и ч и н к и (зоэа):

- 1(2). Длина карапакса превышает ширину. Рострум очень короткий **Pilumnus**
- 2(1). Длина карапакса не превышает ширину. Рострум длинный.
- 3(4). Длина рострума значительно превышает длину жгугов второй пары антенн **Eriphia**

- 4(5). Длина рострума почти такая же, как и жгутов второй пары антенн.
 - 5(6). Жгуты антенн снабжены шипиками на концах ХапЙю
 - 6(5). Жгуты антенн гладкие. КМпгорапорев
- Мегалопа:

- 1(2). Рострум ДЛИННЫЙ, лишь немного наклонен вниз, внешние углы заканчиваются шипиками ХапШо
- 2(1). Рострум короткий, сильно наклонен вниз, внешние углы гладкие.
- 3(4). Карапакс со слабовыраженными буграми в лобной части. Шийигорапорей*
- 4(3). Карапакс с сильно выраженными буграми в лобной части.
- 5(6). Заднебоковые края карапакса имеют значительные выпячивания Египиа
- 6(5). Заднебоковые края карапакса гладкие. Pilu.mn.us

РОД XANTHO LEACH, 1815 - КСАНТА

Карапакс очень широкий и уплощенный. Лобный край широкий, разделен на две части срединной выемкой. Верхний край орбиты имеет два углубления, нижний — одно. Переднебоковые края короче заднебоковых, дугообразно изогнуты, снабжены четырьмя уплощенными шипами. Глаза расположены на коротких стебельках, стебли антенн — во внутренней щели глазных орбит. Базальные членики второй пары антенн очень короткие. Эпистом с одной складкой, расположенной посередине. Мерус третьей пары максиллопед квадратной формы. Первая пара переопод асимметрична (правая больше левой), пальцы заострены на концах и характеризуются темно-коричневой окраской. Всего известно более 120 видов этого рода. В Черном море известен 1 вид.

Xantho poressa Olivi, 1792 — ксанта поресса
(рис. 170-172)

Syn.: *Xantho hydrophilus* Herbest, 1790; Pesta, 1918; Ляхов, 1940; Бургурков, 1938; Арнольди, 1949; Аболмосова, 1974; *Xantho rivulosus* Risso, 1826; Rathke, 1837; Чернявский, 1884; *Xantho poressa* Holtliuis, 1954; Vacesco, 1967; Кобякова, Долгопольская, 1969. Личинки: *Xantho hydrophilus* Долгопольская, 1940; *Xantho poressa* Lebour, 1928; Макаров, 1976; Terada, 1980; Martin, 1984.

В литературе этот краб упоминается как краб-водолюб, или береговой краб. Карапакс поперечно-овальной формы, уплощен сзади и немного выпуклый спереди. Лобный край широкий, с выступом в средней части. Переднебоковые края вооружены четырьмя шипами, из которых самые тонкие последние, передние могут быть редуцированными. Заднебоковые края слегка опущенные. Третья пара максиллопед имеет сильно расширенный ишиум, образующий передненааружный угол; на ишиуме находится продольный желобок. Первая пара переопод очень сильная; на внутреннем крае карпуса имеется два бугорка, расположенные один над другим, внешний край слегка морщинистый. Проподусы сильно расширены, вздутые на внешнем крае, с морщинистым верхним краем и мелкой бороздкой. Дактилусы короче проподусов и с тупыми концами; подвижный палец немного искривлен и вооружен мелкими зазубринами. Остальные переоподы немного сплющены по бокам, снабжены щетинками, которые особенно многочисленны на дактилусах.

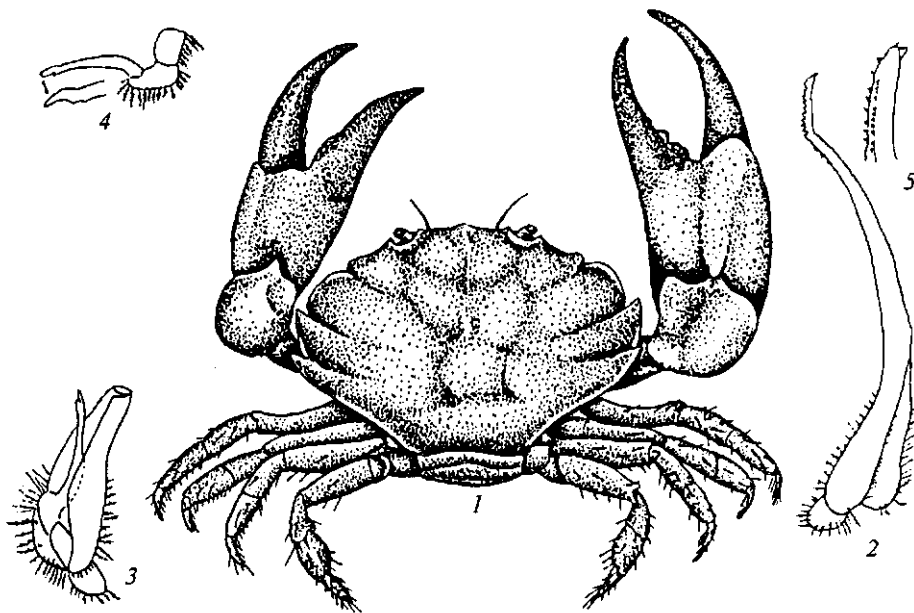


Рис. 170. Хапызо рогежа:

1 — общий вид; 2 — сексуальная плеопода самца; 3 — базальный членок первой плеоподы; 4 — вторая плеопода; 5 — дистальный конец первой плеоподы самца (2, 5 — по М. ВабеБсо, 1967)

Абдомен конусовидно заужен. Первые плеоподы с широкими базальными членками. Гонопод длинный, с зазубринами на дистальном конце. Вторые плеоподы самца изогнуты на конце.

Окраска варьирует. Характерной является окраска дактилусов клешней — они темно-коричневые или черные. Карапакс каштановый с красноватыми точками; некоторые экземпляры имеют зеленовато-желтый карапакс с фиолетовыми зонами.

Ширина карапакса до 47 мм.

Личинки (зоэа). Карапакс почти гладкий, лишь задний край снабжен небольшими щетинками. Дорсальный шип длинный и наклонен назад; ростральный шип несколько короче дорсального; латеральные шипы совсем маленькие. Антенна обычная, с двумя чувствительными щетинками у особи первой стадии, в конце развития их количество увеличивается до восьми; кроме того, в конце метаморфоза на антенне появляется боковой отросток. Жгуты второй пары антенн почти достигают длины роостра и снабжены небольшим шипом, расположенным ближе к основанию; имеются также три зазубрины на дистальном конце. Экзоподит на второй паре антенн появляется у особи третьей стадии, он достигает зазубрин жгута. Мандибула с одпочленистым щупиком. Первая пара максилл с двучленистым эндоподитом, заканчивающимся четырьмя длинными щетинками у особи первой стадии и семью щетинками — четвертой, базис и кокса обычной формы. Вторая пара максилл с пятью перистыми щетинками на экзоподите у особи первой стадии, у особи последней их более 30. Экзоподиты максиллопед с восьмью щетинками у особи четвертой стадии развития. Переоподы появляются на третьей стадии.

Абдомен вооружен латеральными шипами на втором и третьем сегментах; сегменты с третьего по пятый на внутреннем крае снабжены отростками, направленными назад. Плеоподы появляются у личинок третьей стадии. Каждая ветвь тельсона снабжена одним латеральным шипом и внутренними щетинками.

Длина личинок 1,2—1,8 мм.

Мегалопа. Карапакс удлинненной формы, разделен углублением посредине. Бугорки позади глаз не очень выражены. Заднебоковой край карапакса с выростами, направленными назад. Рострум длинный, немного наклонен вниз, на углах имеются небольшие шипики. Проподус первой пары переопод вздутый, карпус четырехугольной формы; на мерусе имеется крючковатый шип. Все переоподы покрыты щетинками.

Абдоминальные сегменты гладкие, второй сегмент на нижнем крае имеет выступ. Плеоподы длинные, последняя плеопода самая короткая и снабжена 12 щетинками.

Длина мегалопы до 3,1 мм.

Распространение и экология. Вид обитает у восточного побережья Атлантики от Норвегии и Шотландии до Канарских островов.

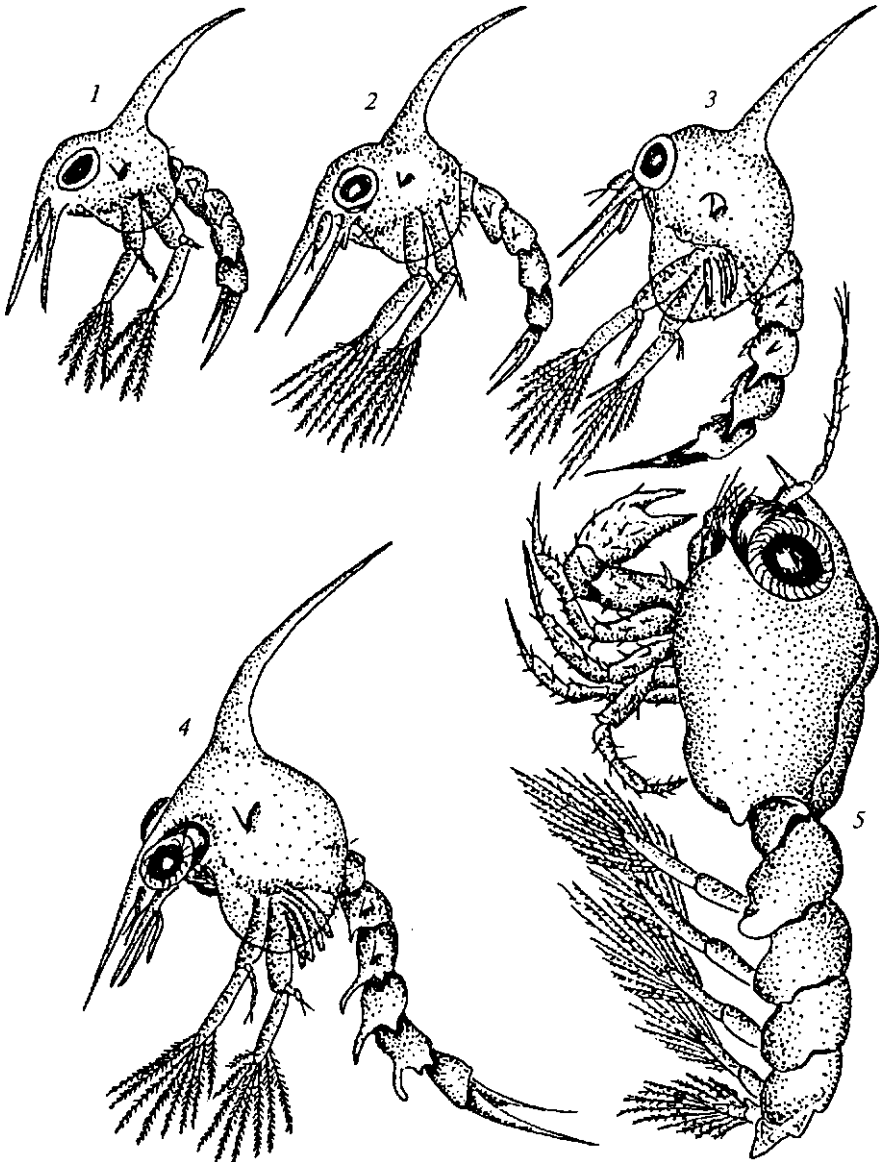


Рис. 171. Личинки *Xantho poorensis*:
1—4 — зоза-1—4; 5 — мегалопа

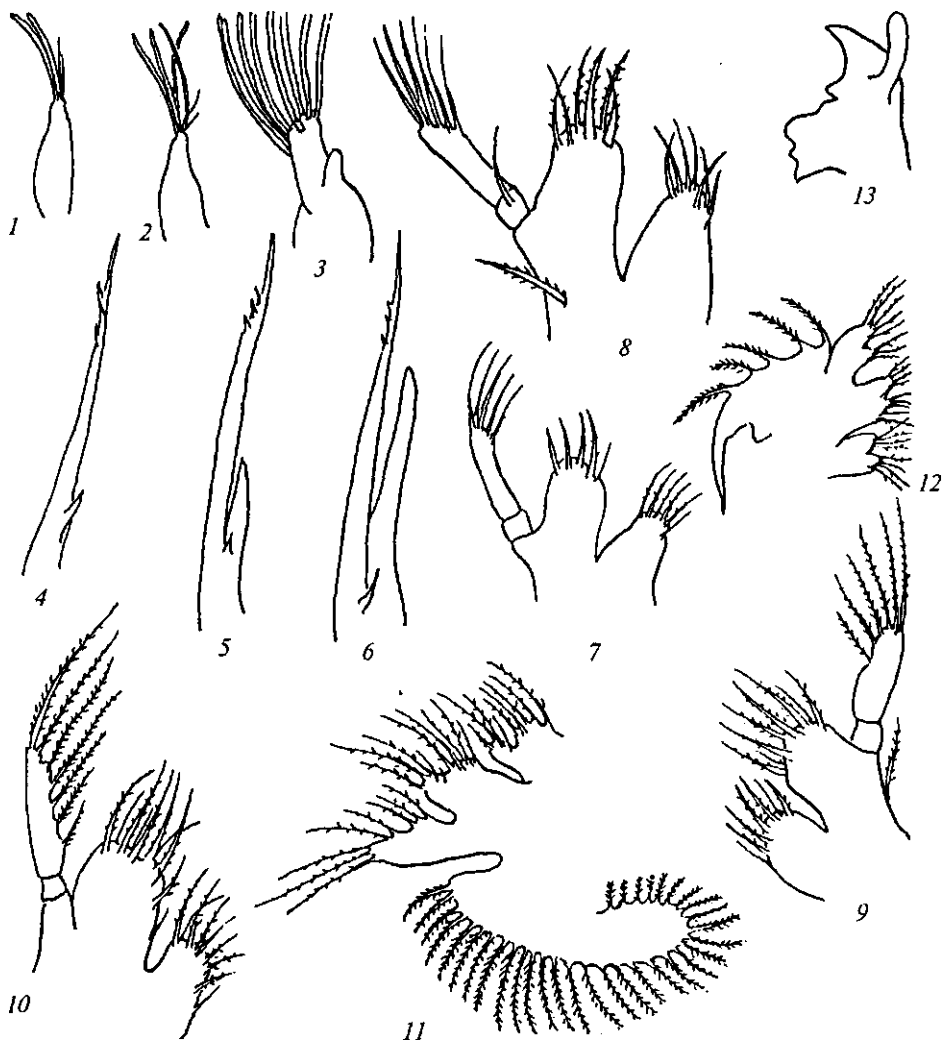


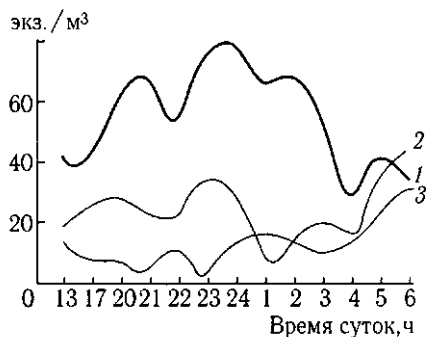
Рис. 172. Придатки тела личинок *Xantho rogeBva*:

/ — первая антенна зоа-1; 2 — первая антенна зоа-3; 3 — первая антенна зоа-4; 4 — вторая антенна зоа-1; 5 — вторая антенна зоа-3; 6 — вторая антенна зоа-4; 7 — первая максилла зоа-1; 8 — первая максилла зоа-2; 9 — первая максилла зоа-3; 10 — первая максилла зоа-4; // — вторая максилла зоа-4; 12 — вторая максилла зоа-1; 13 — мандибула

Известен в Средиземном и Черном морях. Крабик живет преимущественно в прибрежной зоне на глубине 1—15 м, но может встречаться до глубины 100 м.

X. rogeBva часто вылавливается в прибрежной зоне Черного моря. Мы его находили у Крымского побережья, а также у берегов Кавказа, где в августе большая часть самок уже отнерестились, но все же в это время единично встречались самки с икрой. Г.И. Аболмасова (1974) указывает, что у Севастополя на глубине 0,2 м максимум потока энергии приходится на июль и совпадает с пиками численности и биомассы животных. Во второй половине лета наблюдается массовый выклев личинок в разных районах Черного моря. У личинок хорошо выражена приуроченность к верхнему 5-сантиметровому слою пелагиали, что наблюдается даже в дневное время суток. Так, многочасовая станция, выполненная в начале августа у р. Ингури, показала, что максимальный улов приходится на горизонт 0—5 см (рис. 173). Численность личинок в этом слое варьировала от 27 до

Рис. 173. Суточная динамика численности (экз./м³) личинок *X. roge* у реки Ингури: / - 0-5, 2 - 5-25, 3 - 25-45



83 экз./м³. В нижележащих слоях воды, в частности в микрогоризонте 5—25 см, численность личинок несколько ниже и составила 8—36 экз./м³, в микрогоризонте 25—45 см личинки встречались не постоянно.

В приповерхностном биотопе пелагиали личинки *X. roge* появляются относительно поздно — только в конце июля. Обычно в это время они присутствуют на всех стадиях развития; такая же картина наблюдается и в августе. Но уже в сентябрьских сборах особи ранних стадий развития не встречаются в приповерхностных слоях воды.

Л.В. Арнольди (1949) в северо-западной части Черного моря находил *X. roge* в нижней илисто-песчаной сублиторали на илистом песке с моллюсками. Известно также, что в районе Карадага личинки встречаются единичными экземплярами в июне и августе (Долгопольская, 1940), в Севастопольской бухте они весьма многочисленны в июле—августе (Долгопольская, 1948).

РОД ЭШРНИА БАТЫЕИХЕ, 1817 - ЭРИФИЯ

Карапакс утолщенный, ширина немного больше длины. Переднебоковые края изогнуты, более короткие по сравнению с заднебоковыми и с округлыми шипами. Лобный край широкий, прямой и разделен на две части, каждая из которых снабжена зубцами. Глазные орбиты круглые, с вырезом в средней части. Глазные стебельки тонкие. Вторая пара антенн прячется в поперечно расположенных желобках; их базальные членики короткие и широкие, жгуты длинные. Первая пара антенн также располагается поперечно. Мерусы третьих переопод имеют косые передние края, лишенные выемки. Первые переоподы массивные, асимметричны, с утолщенными и заостренными на конце дактилусами.

Абдомен состоит из семи сегментов. Гоноподы самцов превышают длину плеопод.

Род включает 8 видов, обитающих преимущественно в теплых морях. В Черном море отмечен 1 вид.

Eriphia verrucosa Lorskai, 1755 — эрифия бугристая
(рис. 174-176)

Syn.: *Eriphia spinifrons* Herbst, 1790; Rathke, 1837; Чернявский, 1884; Зернов, 1913; Ляхов, 1940; *Eriphia verrucosa* Holthuis, Gotlieb, 1958; Vacesco, 1967; Кобылова, Долгопольская, 1969. Личинки: *Eriphia verrucosa* Bourdillon-Casanova, 1960; Lumare, Cozzo, 1974; Макаров, 1976.

Название ФАО: Warty crab (англ.), Crabe verruqueux (фр.), Canigreio moguno (исп.).

В Черном море известен под названием «каменный краб». Карапакс выпуклый, с относительно гладкой поверхностью, области слабо различимы; передняя часть круто опускается вниз, задняя более плоская. Имеется несколько поперечных ребристых валиков, образованных тупыми зубчиками позади лобной части и в гепатических районах. Лобный край

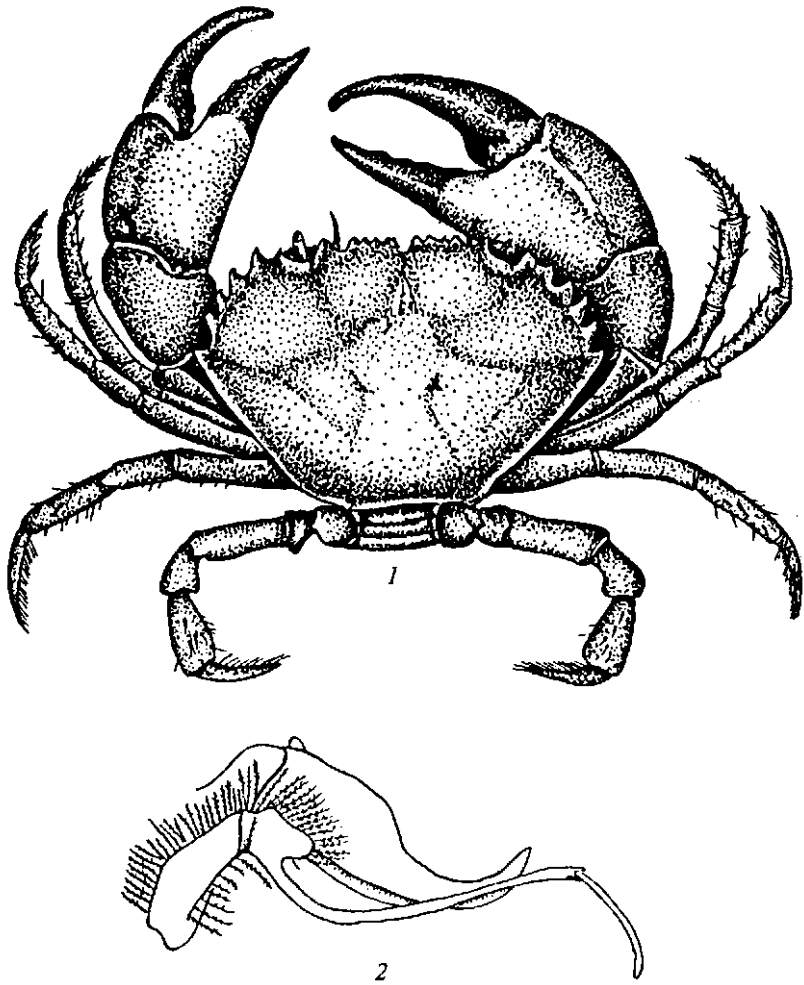


Рис. 174. *Eriphia verrucosa*:

1 — дорсальный вид, 2 — гонопод с первой и второй плеоподами (по М. Bacesco, 1967)

сформирован восьмью (иногда девятью) тупыми зубцами, позади которых располагается ряд бугорков. Мелкие зубцы окаймляют и край глазной орбиты. Переднебоковой край карапакса вооружен пятью зубцами, каждый из которых снабжен дополнительными зубчиками. В лобном и гепатическом районах находится несколько пучков щетинок. Глаза маленькие, расположены на тонких глазных стебельках. Первая пара переопод сильно развита, особенно утолщены проподусы, дактилусы изогнуты; мерусы короткие, внутренняя сторона немного выемчатая; нижний и верхний края мерусов с небольшими зазубринами и единичными щетинками, на дистальном конце имеется поперечная бороздка, отделяющая два довольно крупных шипа. Остальные четыре пары переопод без шипов и снабжены пучками щетинок.

Абдомен самца узкий, третий сегмент его наиболее широкий. Шестой абдоминальный сегмент четырехугольной формы, седьмой — треугольной. Абдомен самки овальный, более широкий у основания.

О к р а с к а . Карапакс обычно яркий, в красно-коричневых тонах. Встречаются экземпляры коричнево-рыжие, местами с просветлениями. Нижняя часть карапакса ярко-желтая.

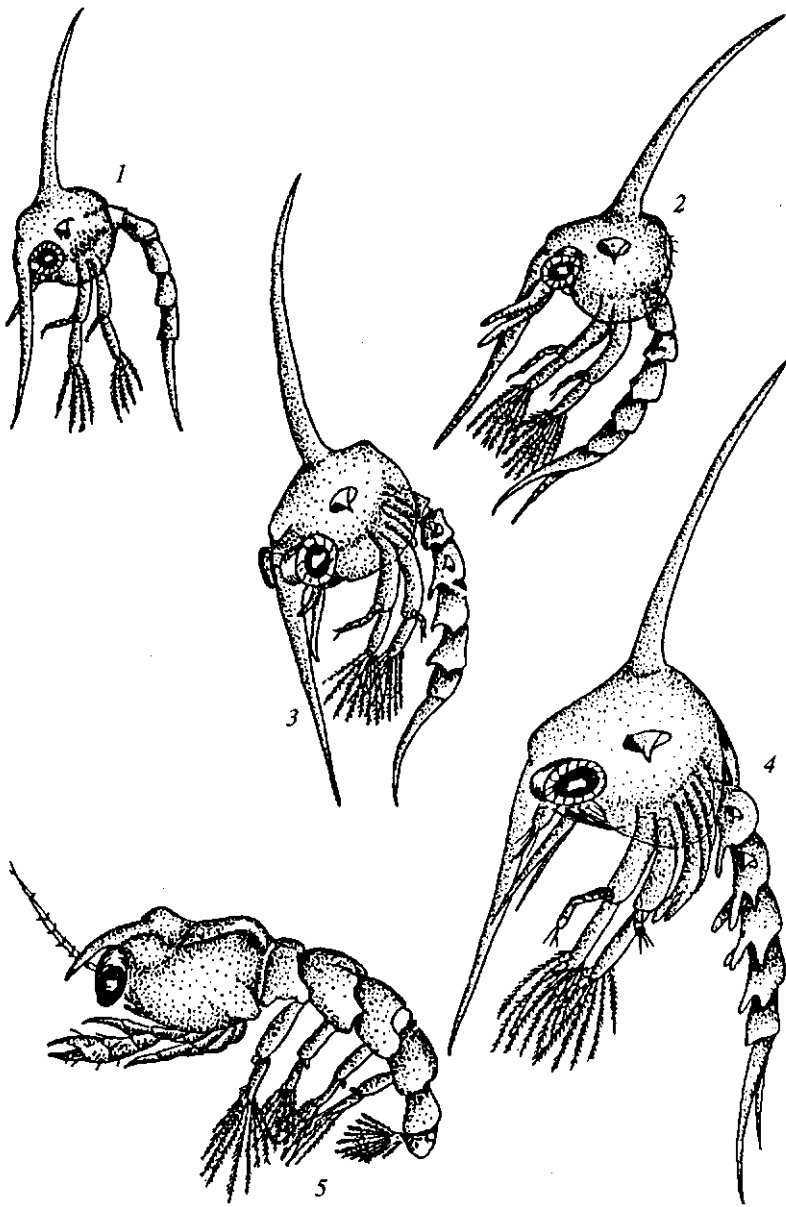


Рис. 175. Личинки *Епрыа уегшсова*:
1—4 — зоза-1—4; 5 — мегалопа

У наиболее крупных экземпляров ширина карапакса достигает 100 мм при длине 80 мм.

Л и ч и н к и (зоза). Экспериментальные данные о метаморфозе личинок противоречивы. Так, при разведении личинок в лаборатории от самок из Марсельского залива Средиземного моря было получено пять линек и соответственно столько же стадий зоза (ВоигсЛИоп-Савапоуа, 1960). В других случаях личинки проходили только четыре стадии (Бшпаге, Сохго, 1973), что, вероятно, характерно для всех представителей семейства ХатЫ-слае. Черноморские экземпляры проходят четыре стадии зоза с признаками, описанными ниже.

Карапакс с очень длинными ростральным и дорсальным шипами, латеральные шипы маленькие. На лобном крае имеется небольшой бу-

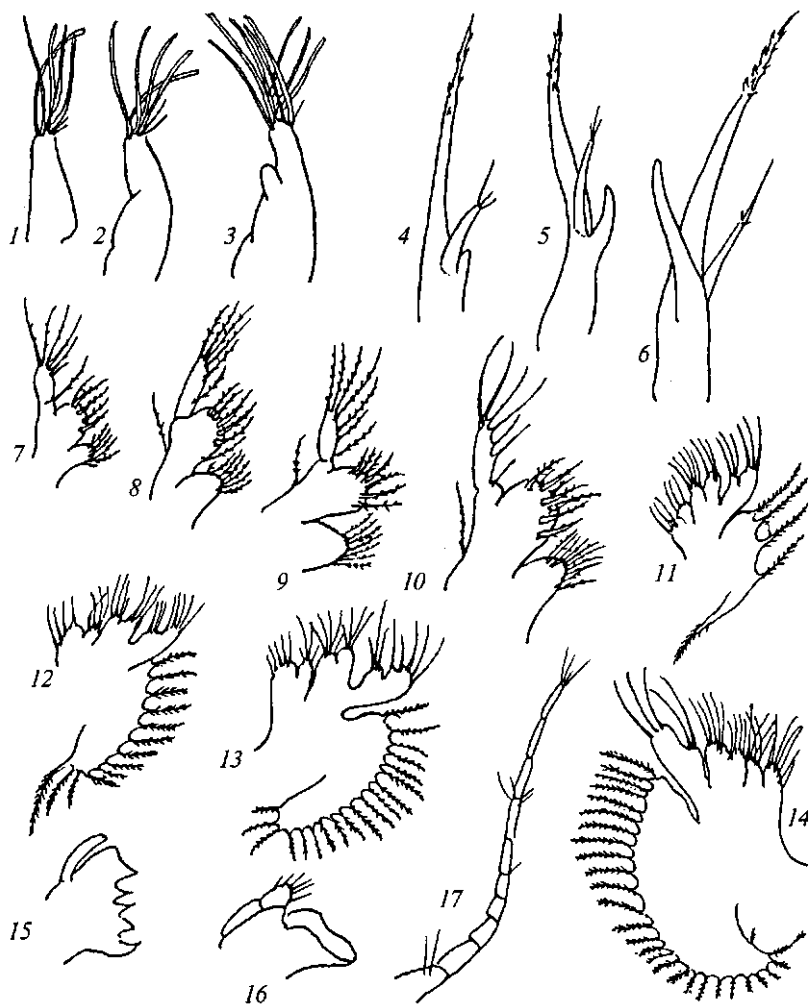


Рис. 176. Придатки тела личинок *Eriphia verrucosa*:

/ — первая антенна зоэа-1; 2 — первая антенна зоэа-3; 3 — первая антенна зоэа-4; 4 — вторая антенна зоэа-1; 5 — вторая антенна зоэа-2; 6 — вторая антенна зоэа-4; 7 — первая максилла зоэа-1; 8 — первая максилла зоэа-2; 9 — первая максилла зоэа-3; 10 — первая максилла зоэа-4; // — вторая максилла зоэа-1; 12 — вторая максилла зоэа-2; 13 — вторая максилла зоэа-3; 14 — вторая максилла зоэа-4; 15 — мандибула зоэа-1; 16 — мандибула мегалопы; 17 — антенна мегалопы

горок, задний край с бахромой щетинок. Первая пара антенн с пятью в начале развития и с восьмью на последней стадии чувствительными щетинками. В конце метаморфоза первые антенны широкие у основания и на них появляется гладкий отросток. Вторая пара антенн едва достигает середины роострума, жгуты заостренные на концах и вооружены небольшими шипиками. Экзоподиты антенн в зачаточном состоянии у особей первой стадии развития, на последней они достигают половины жгутов; эндоподиты длинные, заканчивающиеся щетинками. Мандибула с одночленистым щупиком, первые максиллы с двучленистыми эндоподитами, снабженными пятью или шестью щетинками. Вторая пара максилл имеет экзоподит с пятью щетинками у особей первой стадии и 23—25 — последней. Максиллопеды с четырьмя перистыми щетинками в начале развития и с восьмью щетинками в конце метаморфоза. Переоподы появляются на третьей стадии, на четвертой они расчленяются.

Абдомен с одним латеральным шипом на втором сегменте на первых двух стадиях, и добавляются латеральные шипы на третьем сегменте на последующих стадиях. Зачаточные плеоподы появляются у личинок на третьей стадии. Латеральные шипы на тельсоне отсутствуют, имеются лишь зубчики и щетинки на внутренних краях ответвлений тельсона.

Длина зоэа 1,0—3,1 мм.

Мегалопа довольно крупных размеров, удлинённой формы. На карапаксе позади глаз находятся два широких бугорка с тремя щетинками у основания. Имеется также медиальный бугорок. Рострум короткий, широкий, слегка наклонен вниз и расположен так, что лобный край с дорсальной стороны кажется трехзубым. Первая пара антенн заканчивается длинными многочисленными щетинками. Мандибула с двучленистым шупиком. Первая пара переопод с сильными клешнями, на проподусах, дактилусах и мерусе имеются щетинки. Вторая—четвертая пары переопод снабжены выраженными шипами на внутренней стороне. Последняя пара переопод более короткая, согнута дорсально.

Абдомен состоит из шести сегментов и тельсона, задний край которого гладкий. Плеоподы длинные, каждая из них несет по 16 щетинок на экзоподите, последние из них снабжены 9—11 парами щетинок.

Длина мегалопы около 3 мм.

Распространение и экология. Вид широко распространен от Великобритании до Азорских островов и до Западной Африки, в Средиземном, Адриатическом, Мраморном и Черном морях. Встречается в Суэцком канале.

В Черном море обитает в прибрежной зоне. Известен у берегов Кавказа, Крыма, Румынии и Болгарии, а также у турецких берегов.

Несмотря на то что *E. veργucosa* в Черном море широко распространена (Кобякова, Долгопольская, 1969), наши находки были ограничены единичными экземплярами и только у берегов Крыма и Кавказа. Личинки в уловах планктонно-нейстонными сетями встречались с августа по сентябрь. В связи с небольшим количеством личинок в приповерхностных ловах не представилось возможности дать характеристику распределения их по микрогоризонтам и стадиям развития.

Наиболее часто личинки встречаются в восточной части моря (район Батуми и Сухуми). У кавказских берегов они также были отмечены в районе Геленджика. У Крымского побережья личинки находили только в районе Алушты. Совершенно отсутствовали они в северо-западной части моря, далее, на запад, встречались только в прибрежных водах Болгарии.

С.А. Зернов (1913) отметил, что откладка яиц у *E. veργucosa* в районе Севастополя начинается с 15.V и продолжается в июле. Личинки в планктоне Севастопольской бухты наблюдались с конца июня до начала сентября только на первой стадии зоэа (Долгопольская, 1948). В Средиземном море личинки на стадии зоэа отмечались только в планктоне, собранном летом на акватории порта, единичные мегалопы встречались даже в ноябре (Bourdillon-Casanova, 1960).

РОД *PILUMNUS* LEACH, 1815 - ПИЛЮМНУС

Карапакс выпуклый в передней части, в задней — более плоский; области не очень хорошо обозначены, поверхность покрыта щетинками, наиболее густо в передней части; лобный край довольно широкий, разделен медиальной вырезкой и каждая часть с мелкими зубцами; переднебоковой край дугообразно изогнут, снабжен шипами и многочисленными

ми щетинками, заднебоковые края прямые и гладкие. Эпистом с выступающим продольным валиком с каждой стороны. Первая пара антенн располагается в поперечных желобках. Мерусы второй пары антенн не достигают лобного края карапакса, свободноподвижные, жгуты выходят за орбиту. Мерусы третьей пары максиллопед утолщены. Первая пара переопод с сильными клешнями, первые переоподы умеренной длины, третья и четвертая пары длиннее второй. Все переоподы густо усажены щетинками.

Абдомен у обоих полов семичленистый.

Представители рода обитают преимущественно в теплых и умеренных морях. Всего известно более 100 видов, из которых в Черном море обитает лишь *Pilumnus hirtellus*.

Pilumnus hirtellus Linnaeus, 1755 — пилумнус волосатый
(рис. 177-179)

Syn.: *Cancer hirtellus* Linnaeus, 1766; *Pilumnus villosus* Чернявский, 1884; *P. spinifer* Чернявский, 1884; *P. hirtellus* Чернявский, 1884; *Vaöesco*, 1967; *Кобякова, Долгопольская*, 1969. **Личинки:** *Pilumnus hirtellus* Lebour, 1928; *Bourdillon-Casanova*, 1960; *Макаров*, 1976; *Salman*, 1928; *Ingle*, 1983; *Hertholl*, 1987.

Карапакс шестиугольной формы, но углы сглажены. Скульптура карапакса не выражена, передняя часть сильно искривлена книзу. Лобный край разделен на две части выемкой; каждая часть с короткими тупыми зубцами, иногда слабовыраженными (у молодых особей). Переднебоковой край карапакса значительно короче заднебокового и несет четыре шипа (не считая внешнеорбитального), первый из которых может быть еле заметным или совсем отсутствует; внутренние орбитальные и внешние орбитальные углы шиповатые.

Под внешним орбитальным шипом имеется несколько мелких зубчиков. Антеннула с широким базальным члеником, на конце экзоподита расположены длинные чувствительные щетинки. Мандибула трехчленистая, дистальный членик снабжен щетинками. Мерусы первой пары переопод трехгранные, короткие; на дистальных концах имеется пара острых шипов, отделенных друг от друга поперечной бороздой; на внутренних краях мерусов расположено по несколько зубчиков. Карпус первой переоподы с довольно выпуклой внешней стороной, которая характеризуется наличием мелких шипиков и щетинок, на внутренней имеется мощный шип, у основания которого располагаются более мелкие шипики; проксимальная и верхняя части проподуса мелкошиповатые, нижняя часть гладкая; внутренние края дактилусов бугристые. Мерусы второй пары переопод, как и всех остальных, сплюснутые; дактилусы цилиндрической формы, с острыми роговидными концами.

Абдомен у обеих полов семичленистый, третий сегмент самца самый широкий. Гонопод изогнут на конце, с зазубринами, шипиками и двумя более крупными острыми шипами.

О к р а с к а . Карапакс и верхняя часть переоподов рыжего цвета, клешни темно-коричневые. Нижние части переопод и первой ногочелюсти цвета слоновой кости. Некоторые экземпляры темно-коричневые или с красновато-коричневым карапаксом и соломенно-желтыми щетинками.

Наибольшая ширина карапакса 32 мм.

Л и ч и н к и (зоэа). Личинки в процессе метаморфоза проходят четыре стадии зоэа и стадию мегалопа (*Salman*, 1982; *Ingle*, 1983).

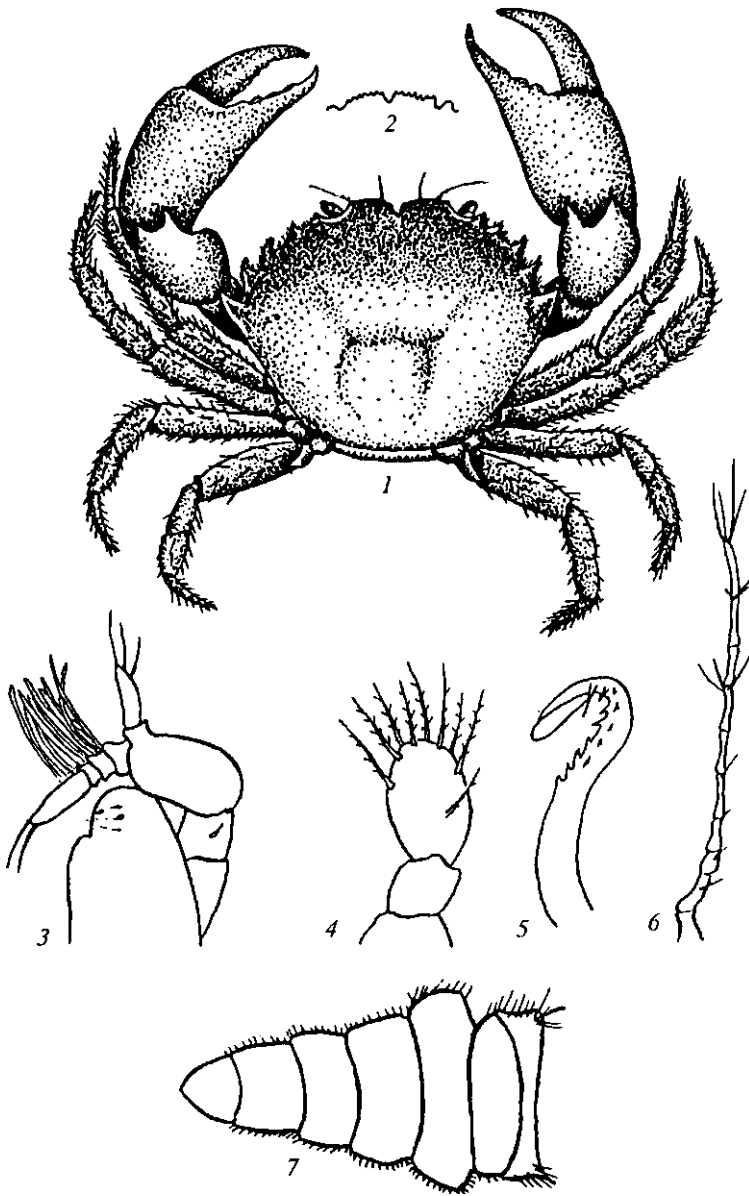


Рис. 177. РИитгшБ ЫгЛеИиБ:

/ — общий вид, 2 — лобный край карапакса, 3 — антеннула, 4 — мандибула, 5 — гонопод, 6 — антенна, 7 — abdomen самца

Карапакс удлиненной формы, вооружен очень короткими латеральными шипами; дорсальный шип умеренной длины и загнут назад. Задние края карапакса со щетинками. Первая пара антенн заканчивается двумя чувствительными щетинками у особей первой стадии, у четвертой намечается эндоподит. Вторая пара антенн имеет широкий базальный членик и состоит из двух жгутов одинаковой длины у личинок первой стадии, в конце метаморфоза наблюдается три жгута. Как эндоподит, так и экзоподит вооружены шипами и зубчиками на концах. Первая пара максилл состоит из двучленистого эндоподита, вооруженного пятью или шестью щетинками, и базиса с коксой, которые заканчиваются таким же количеством перисто-зубчатых щетинок. Экзоподит первой пары максилл одночленистый с пя-

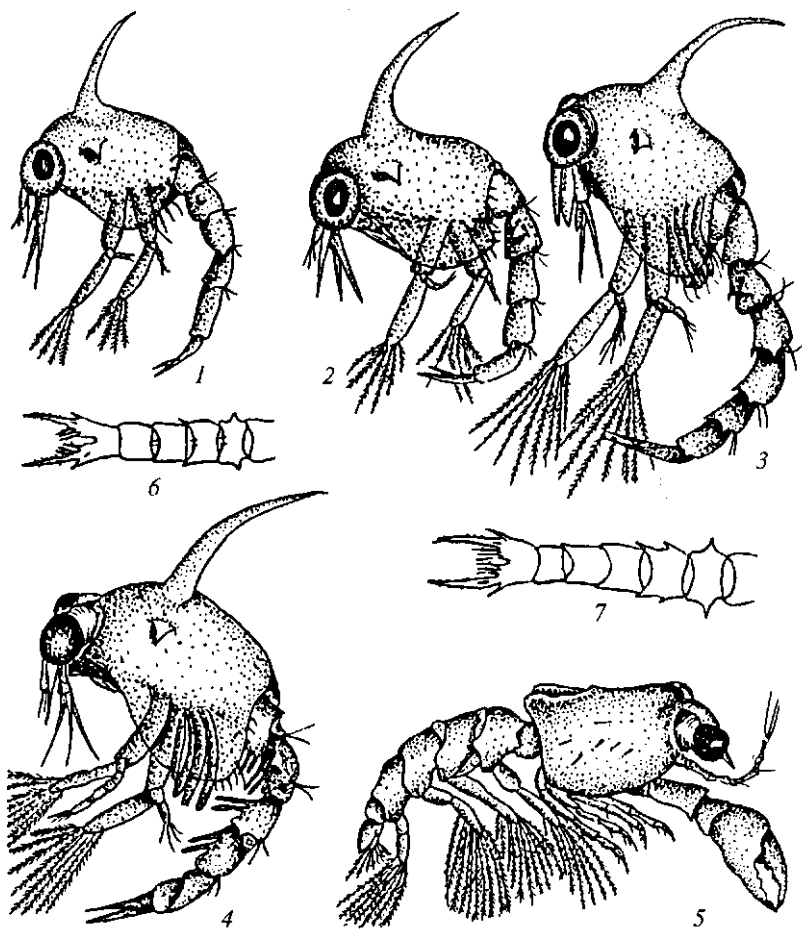


Рис. 178. Личинки *Pilumnus hirtellus*:
 1—4 — зоэа-1—4, 5 — мегалопа; 6, 7 — abdomen с тельсоном зоэа-1—4
 (дорсальный вид)

тью крупными перистыми щетинками у особей первой стадии, в конце метаморфоза количество щетинок увеличивается до 20; эндоподит с углублением посередине и вооружен восьмью перисто-зубчатыми щетинками; такие же щетинки на базисе и коксе. Мандибула без щупика. Первые две пары максиллопед заканчиваются четырьмя перистыми щетинками в начале развития и восьмью щетинками в конце метаморфоза. Зачаточные переоподы появляются у личинок третьей стадии.

Абдоминальных сегментов пять у первых двух стадий, после третьей стадии их шесть. Второй абдоминальный сегмент снабжен латеральными шипами, направленными в сторону, третий абдоминальный сегмент с шипами, направленными назад. На каждом абдоминальном сегменте имеются довольно длинные щетинки. Обе ветви тельсона опушены короткими щетинками, имеется также по одному крупному внешнему шипу с каждой стороны.

Длина зоэа 1,3—2,7 мм.

Мегалопа. Карапакс с небольшой медиальной выемкой, снабжен щетинками, особенно на латеральных краях. Над глазными орбитами хорошо выражены бугорки; они имеются также в средней части и на верхней задней поверхности. Рострум заострен. Глаза на длинных утолщенных глазных стебельках. Первая пара переопод сильно развита, с

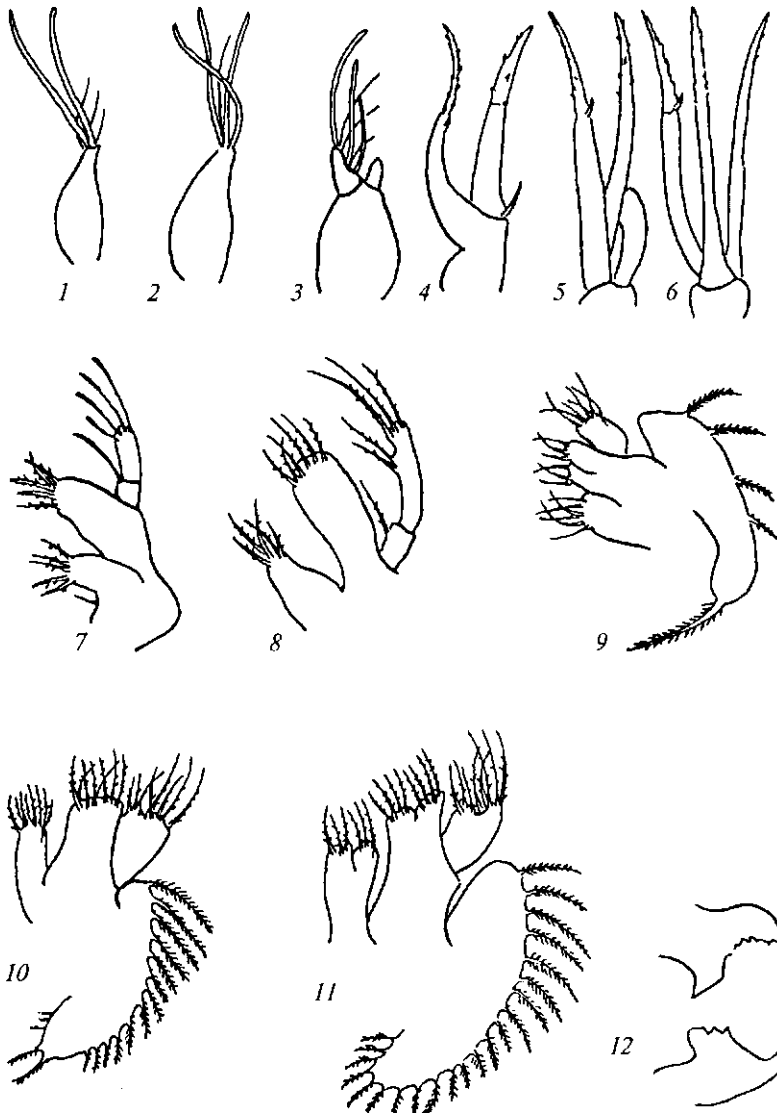


Рис. 179. Придатки тела личинок *Pinnaculus nigellus*:

1 — первая антенна зоэа-1; 2 — первая антенна зоэа-2; 3 — первая антенна зоэа-4; 4 — вторая антенна зоэа-1; 5 — вторая антенна зоэа-2; 6 — вторая антенна зоэа-4; 7 — первая максилла зоэа-1; 8 — первая максилла зоэа-4; 9 — вторая максилла зоэа-1; 10 — вторая максилла зоэа-3; 11 — вторая максилла зоэа-4; 12 — мандибула

мощными проподусами. На второй паре переопод находятся крючковидные шипы.

Первые четыре абдоминальных сегмента большие, все последующие заметно уменьшаются кзади. Первые три пары плеопод превышают длину карапакса, последняя пара короткая и вооружена семью перистыми щетинками.

Длина мегалопы до 3,1 мм.

Распространение и экология. Вид обитает в Восточной Атлантике от Северного моря до Средиземного, Адриатического, Мраморного и Черного морей.

В Черном море встречается преимущественно на глубине 0,2—10 м, но известны случаи поимки крабов на глубине до 35 м (Кобякова, Долгополь-

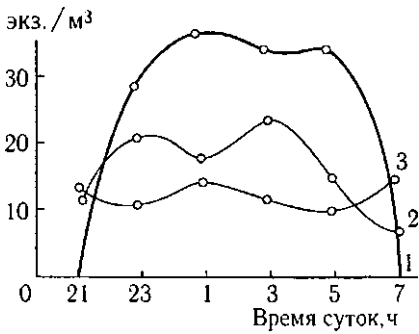


Рис. 180. Распределение (экз./м³) личинок *P. hirtellus* по микрогоризонтам в ночное время суток у берегов Кавказа (август 1969 г.): / - 0-5, 2 - 5-25, 3 - 25-45 см

крабы встречаются в зимнее время. Имеются сведения, что *P. hirtellus* является обычной формой в прибрежных водах Румынии, где в декабрьских пробах преобладали самки (Vacesco, 1967).

В Тендровском заливе яйценосные самки вылавливались в мае, по данным С.А. Зернова (1913), они обычны с мая по август включительно. Известно также, что у берегов Франции (залив Киберон) гаметогенез начинается непосредственно после предыдущего размножения, причем для созревания гонад требуется 5 мес; размножение начинается в марте — апреле. При этом икрOMETание порционное и крабы не линяют в промежутках между икрOMETаниями (Bourdon, 1962).

Из литературных источников известно (Bourdillon-Casanova, 1960), что в планктоне Северного моря личинки встречаются очень непродолжительный период времени — с августа по октябрь. У берегов Франции они отмечены в планктонных пробах с весны по осень.

В Севастопольской бухте зоэа встречаются в планктоне с июня по октябрь включительно, у Карадага — в августе и сентябре. На присутствие зоэа в Новороссийской бухте указывает Е.Г. Косякина (1936).

В нашем материале личинки *P. hirtellus* были обычными в летне-осенний период. Так, непрерывные наблюдения в Тендровском заливе показали, что первые зоэа появляются единичными экземплярами в конце июня. В пробах, собранных в этот период у берегов Кавказа, в нейстоне встречались личинки на всех стадиях развития, исключая мегалопу. У Кавказа в первой половине июля единичными экземплярами появлялись мегалопы. В этом районе хорошо выражены суточные миграции как зоэа, так и мегалоп; наибольшие концентрации в слое гипонейстона образуются в ночные часы (рис. 180). Так, если в светлое время суток (21.00) в верхнем микрогоризонте насчитывалось всего 3,6 экз./м³, то с наступлением темноты (23.00) в слое 0—5 см численность личинок резко увеличивалась и достигала максимума в полночь. На протяжении всей ночи количество личинок было почти стабильным, с восходом солнца зоэа опускались в нижележащие слои воды.

В нижележащем горизонте 5—25 см личинки встречались как днем, так и ночью, но с явным преобладанием в темный период времени. В горизонте 25—45 см также не наблюдалось значительного колебания численности.

Во всех исследуемых районах Черного моря личинки поздних стадий (третьей и четвертой) в нейстоне присутствовали только с конца июля по сентябрь включительно, особи на стадии мегалопы вылавливались преимущественно в августе и сентябре. Личинки первых двух стадий редко встречаются в конце лета и осенью.

**Р О Д RHITHROPAHOPEUS RATH BUN,
1898 - РИТРОПАНОПЕУС**

Карапакс почти квадратный, длина составляет примерно 3/4 ширины; задняя половина более плоская по сравнению с передней. Протогастрический район с поперечными линиями или гранулами; подобная линия проходит также через мезогастральный район от последнего латерального шипа к противоположному. Передний край карапакса прямой, но имеется выемка в средней части; присутствует также краевой поперечный желобок. Посторбитальный угол и первый антериолатеральный шип срослись. Антериолатеральные шипы уменьшаются спереди назад. Большая клешня первой пары переопод с коротким неподвижным пальцем и с сильно выемчатым дактилусом, меньшая — с более длинным пальцем и длинным прямым дактилусом. Карпусы обеих переопод с умеренно развитым внутренним шипом, клешни неотчетливо ребристые с верхней стороны. Остальные переоподы длинные, тонкие и покрыты многочисленными щетинками. Третий сегмент абдомена самца не доходит до коксального членика последней переоподы.

Род включает немного видов, из которых в Черном море обитает лишь *Rhithropanopeus harrisi tridentata*. От североамериканского краба *Rh. harrisi* подвид *tridentata*, получивший распространение у восточного побережья Атлантики, отличается некоторыми признаками, главными из которых являются строение лобного края, различие в размерах и др.

Rhithropanopeus harrisi tridentata Maitland,
1874 — ритропанопеус хариса трехзубый (рис. 181 — 183)

Syn.: *Pilumnus tridentatus* Maitland, 1874; Balss, 1933; *Heteropanope tridentatus* De Man, 1892; Макаров, 1939; Зенкевич, 1947; Мордухай-Болтовской, 1952; *Rhithropanopeus harrisi tridentata* Buytendijk, Holthuis, 1949; Ваёско, 1952; Вълканов, 1957; Мурина, Резниченко, 1960; Bacesco, 1967; Кобякова, Долгопольская, 1969. Личинки: *Rhithropanopeus harrisi* Roy, 1962; Costlow Bookhout, 1966; Masayuki, 1980; *Rh. harrisi tridentata* Lavinsky, Pautsch, 1969; Фан Хью Дык, 1972; Макаров, 1976.

В Черном море вид известен под названием «голландский краб». Д.В. Гаджиев (1963) упоминает, что прежде чем попасть в моря Средиземноморского бассейна, краб из Северной Америки расселился у берегов Голландии и заселил Атлантическое побережье Европы, где и получил название «голландский».

Признаки вида во многом совпадают с таковыми рода. Карапакс выпуклый в средней части, передний край слегка наклонен вниз. Гастральный район имеет две поперечные линии, расположенные по краям, и одну короткую линию в средней части; бронхиальный район также с двумя линиями. Переднебоковой край карапакса с четырьмя шипами. Глазная орбита с мелкими тупыми зубчиками.

Абдомен самки широкий, с узкими сегментами, сужающимися к проксимальной части, где сегменты более длинные. Абдомен самца с конусовидным четвертым сегментом, который отличается как формой, так и размерами от других. Гонопод прямой, с шипами на проксимальном конце.

О к р а с к а. Карапакс и переоподы окрашены от темно-коричневого до светло-коричневого цвета. Местами карапакс черный или вишневый. Некоторые экземпляры имеют желтую окраску по бокам с переходом в черный цвет к задней части. Встречаются особи каштанового цвета или пепельно-песочные. С нижней стороны крабики, как правило, светлее.

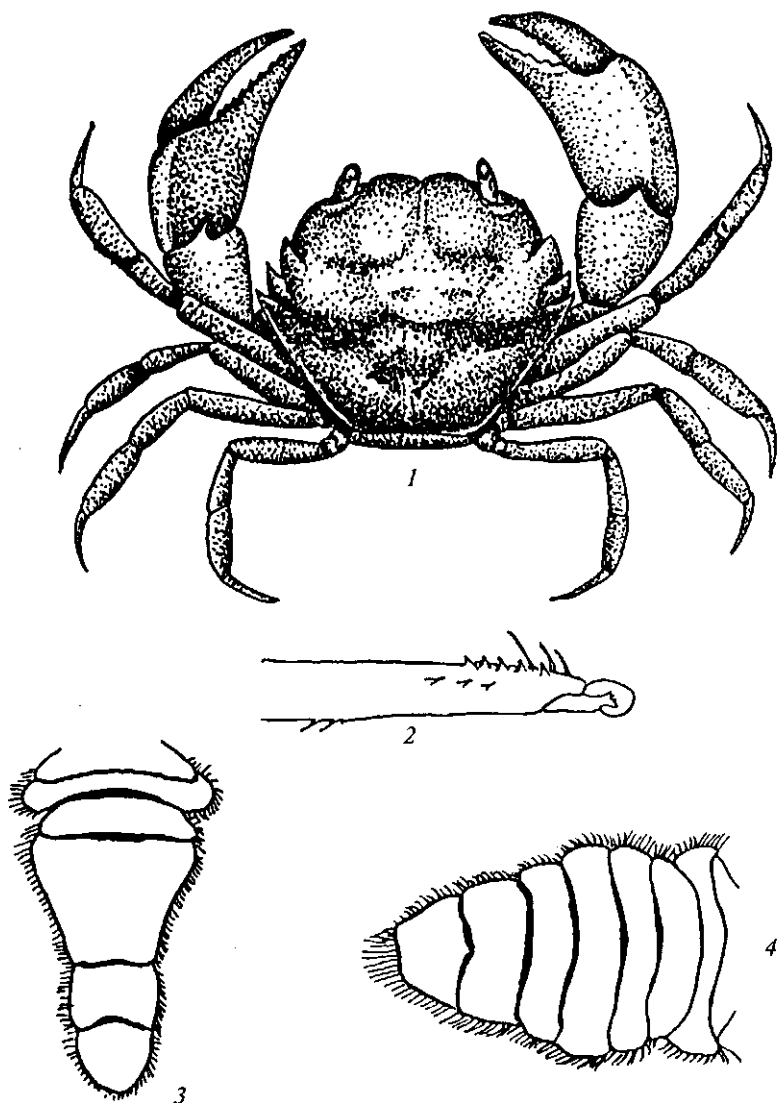


Рис. 181. *Геккаринис латералис*:
 1 — дорсальный вид, 2 — гонопод, 3 — abdomen самца, 4 — abdomen самки
 (2 — по М. Васевцу, 1967)

Наибольшая длина карапакса достигает 17 мм при ширине 20 мм.

Л и ч и н к и в процессе метаморфоза проходят четыре стадии зоеа и стадию мегалопа (Фан Хью Дык, 1972). Сравнительное изучение по литературным источникам метаморфоза североамериканского вида Ял. папта (Совпой', Вокпоиг, 1966; Сопа^па, 1982) и нашим материалам по европейскому подвиду Ял. Багп51 гНаепгага не выявило существенных различий в раннем развитии крабов.

Карапакс обычной для зоеа крабов формы, гладкий. Дорсальный и ростральный шипы превышают длину карапакса, вентральные шипы маленькие. Первая пара антенн с двумя длинными чувствительными щетинками на первой стадии, у особей последней стадии количество щетинок увеличивается до шести; кроме того, в конце метаморфоза появляются зачатки экзоподитов. Вторая пара антенн представляет собой длинные отростки с маленькими экзоподитами, которые удлиняются в

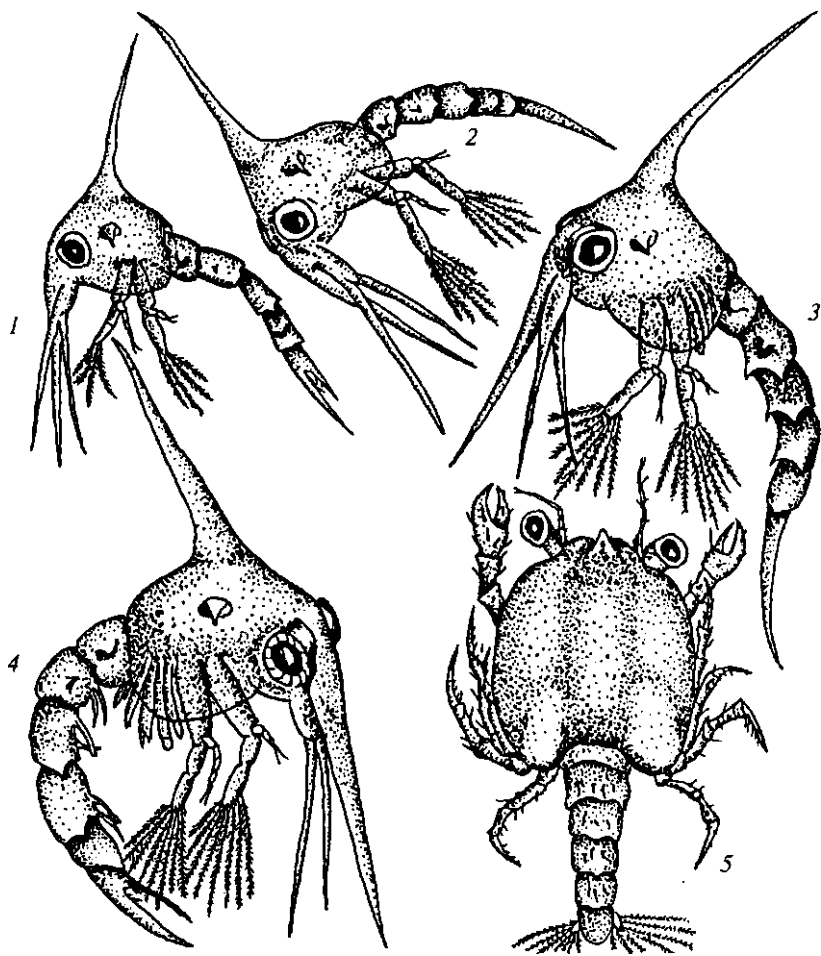


Рис. 182. Личинки Шішгоранореиз гіпта *Iricieniia*:
1—4 — зоза-1—4; 5 — мегалопа

процессе метаморфоза. У основания экзоподита расположены шипики с крохотными щетинками. Первая пара максилл с двучленистым эндоподитом, заканчивающимся семью остроконечными щетинками, кокса и базис вооружены перистозубчатыми щетинками, количество которых увеличивается в процессе метаморфоза. Вторая пара максилл состоит из пластинчатого экзоподита с пятью перистыми щетинками (у первой стадии) и раздвоенного (после второй) эндоподита, вооруженного также перистыми щетинками; в конце метаморфоза количество перистых щетинок на экзоподите увеличивается до 24. Первые максиллопеды состоят из базального членика, вооруженного парой щетинок, двучленистого экзоподита и пятичленистого эндоподита, каждый членик которого снабжен тонкими щетинками. Зачаточные переоподы появляются у особей третьей стадии.

Первый абдоминальный сегмент снабжен отчетливыми латеральными бугорками, на втором сегменте имеются крупные латеральные шипы, на третьем шипы выражены слабо. Все абдоминальные сегменты, кроме последнего, имеют длинные латерально-вентральные отростки, которые особенно выражены на поздних стадиях развития. Тельсон вооружен дорсальным шипом с каждой стороны вилки, но отсутствуют латеральные шипы.



Рис. 183. Придатки тела личинок гИiMигоранореш Iаnпm ixicieniaia:

/ — первая антенна зоа-1; 2 — первая антенна зоа-2; 3 — первая антенна зоа-4; 4 — вторая антенна зоа-1; 5 — вторая антенна зоа-3; 6 — вторая антенна зоа-4; 7 — первая максилла зоа-1; 8 — первая максилла зоа-2; 9 — первая максилла зоа-3; 10 — первая максилла зоа-4; // — вторая максилла зоа-1; 12 — вторая максилла зоа-2; 13 — вторая максилла зоа-3; 14 — вторая максилла зоа-4; 15 — первая максиллопеда; 16 — тельсон

Внутренние щетинки тельсона длинные, срединная выемка глубокая и закругленная.

Длина зоа 1,2—2,4 мм.

Мегалопа характеризуется широким карапаксом с выраженными областями, особенно отчетливы бугорки в задней части бронхиальных областей. В передней части тела бугорки на карапаксе выражены слабо. Рострум короткий, наклонен вниз под прямым углом, остроконечный. Антен-

ны более чем в 2 раза превышают длину глазных стебельков. Первая пара переопод имеет клешни умеренных размеров, на проподусах и дактилусах видны шетинки. Щетинки присутствуют также на всех остальных переподах.

Абдомен состоит из шести сегментов, суживающихся к задней части. Плеоподы хорошо развиты, последняя из них снабжена семью шетинками. Длина мегалопы до 3,2 мм.

Изучение личинок в лабораторных условиях (Lawinsky, Pautsch, 1969) показало, что метаморфоз зоа длится 13—15 сут. При этом для каждой стадии характерен определенный хроматофорный рисунок, зависящий от интенсивности света. Днем хроматофорный пигмент рассеивается, а ночью концентрируется. В культуре зоа активно питались науплиями баянусов.

Распространение и экология. Вид широко распространен от берегов Северной Америки и восточного побережья Атлантики до Средиземного, Черного, Азовского, Каспийского и Аральского морей.

У берегов восточного побережья Атлантики *Rh. harrisi* широко распространен в Чесапикском заливе (Johnson, 1985), а также у Северной Каролины (США) (Goу et al., 1985). В европейских водах вид появился в начале 30-х годов и широко распространился в прибрежных участках шельфов Германии, Дании, Польши (Тугобоўski, 1973) и Франции (Marchand, 1973). Прерывистый характер распределения вдоль европейских берегов без признаков расширения отдельных участков его обитания свидетельствует об экологическом ограничении расселения вида.

В водах Черного моря *Rh. harrisi tridentata* впервые был отмечен Макаровым (1939) в Днепровско-Бугском лимане и позже получил широкое распространение в других опресненных районах (Григорьев, 1965; Цветков, Мартынов, 1986). В Азовское море крабик проник в 1948 г. (Мурина, Резниченко, 1960; Гаджиев, 1963). Далее, в 1958 г., через Дон попал в Каспийское море (Небольсина, 1959), где успешно адаптировался в новом для него водоеме, освоив все свободные экологические ниши на глубине до 50 см (Касымов, Пятакова, 1973).

В наших сборах краб часто встречался вдоль всего побережья северо-западной части Черного моря, а также в лиманах Сасык, Алибей, Шаганы, Днестровском, Сухом, Хаджибейском, Тилигульском и Днепровско-Бугском. В Хаджибейском лимане в связи с постепенным его опреснением краб появился в 1976 г. и в начале 80-х годов стал весьма многочисленной формой, играющей значительную роль в питании пресноводного окуня. При этом окунь питается как молодью *Rh. harrisi tridentata*, так и взрослыми формами. Обычно в лиманах откладка яиц начинается в мае, в прибрежных районах моря икраные самки появляются на месяц позже, что, вероятно, связано с разной температурой воды моря и лиманов, особенно закрытых.

Специальные опыты по размножению *Rh. harrisi* показали (Morgan, Goу et al., 1983), что после единственного спаривания самки способны давать до четырех пометов без повторного спаривания. Однако количество крабов, откладывающих яйца, последовательно уменьшается с каждым пометом. Длительность интервала между повторными кладками, а также жизнеспособность вылупленных личинок не зависели от количества пометов, которые были у самки раньше. Самке требовалось 15—19 сут для того, чтобы отложить яйца на плеоподы и инкубировать их. Следующая откладка яиц наступала через 3 сут. Обычно выклев личинок происходит в ночные часы через 2 ч после заката солнца (Forward, Lohmann, 1983).

В Черном и Азовском морях личинки *Rh. harrisi tridentata* являются обычной формой приповерхностных вод. В наших сборах они присутство-

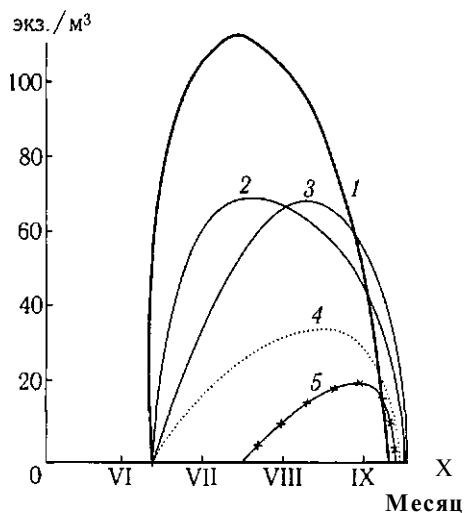


Рис. 184. Динамика численности (экз./м³) различных стадий личинок Япкигорাপорез папта *Incienlala* по месяцам в районе северо-западной части Черного моря. Стадии развития:

/ - I, 2 - II, 3 - III, 4 - IV, 5 - мегалопа

вали во всех летних сборах и во всех исследуемых микрогоризонтах.

В северо-западной части Черного моря зоа на первой стадии развития появлялись во второй половине июня. При этом минимальная температура была 16,7 °С. Мегалопа отмечена только в августе и сентябре. В октябре личинки в приповерхностных микрогоризонтах воды отсутствовали.

Распределение личинок Шг. папз! псеleЩ;a(a в слое воды 0—45 см в период с мая по октябрь приводится на рис. 184. Максимум встречаемости зоа и мегалоп приходится на июль, причем личинки более поздних стадий имеют сравнительно меньшую численность.

Как и у других видов десятиногих раков, обитающих в Понто-Азове, наибольшая численность личинок наблюдается в слое воды 0—5 см, хотя в дневное время суток личинки могут покидать слой гипонейстона или находиться там в небольших количествах (рис. 185).

В микрогоризонтах 5—25 и 25—45 см личинки испытывают значительно меньшее колебание численности по сравнению со слоем гипонейстона.

В водах Азовского моря личинки КТ1. папта *Incienlala* присутствовали на всей его акватории — как в прибрежных участках, так и в центральных областях.

Личинки могут переносить значительное опреснение воды. Так, они были найдены в сборах планктонной сетью в Днестровском лимане. Реакция личинок краба на соленость и температуру воды у поверхности Черного и Азовского морей представлена на рис. 186.

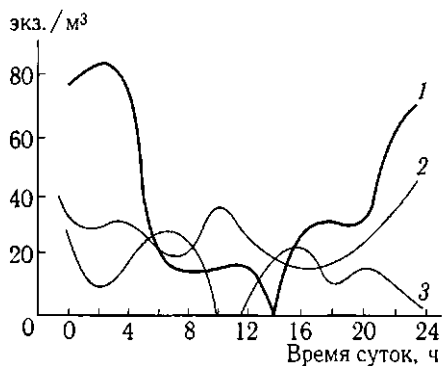


Рис. 185. Суточная динамика численности (экз./м³) *Rhithropanopeus harrisi tridentata* в Тендровском заливе (июнь 1969 г.):

/ - 0-5, 2 - 5-25, 3 - 25-45 см

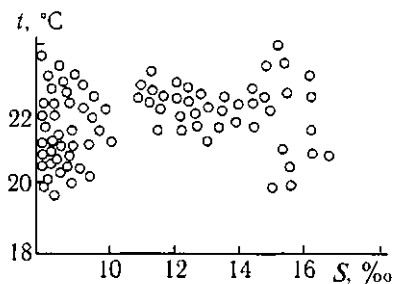


Рис. 186. г, 5-диаграммы встречаемости личинок *Rhithropanopeus harrisi tridentata* в приповерхностных горизонтах вод Черного и Азовского морей

Как показали результаты специальных исследований (Cronin, Forvard, 1983), в эстуариях личинки краба, несмотря на сильное течение, способны оставаться вблизи родительских популяций. Это достигается благодаря вертикальным миграциям зоэа между слоями воды, движущимися в разные стороны. Личинки, выведенные от самок из популяции приливной зоны, даже в лабораторных условиях выявляют тенденцию миграций с периодом, близким к ритмике приливов, у поздних стадий развития вертикальные миграции беспорядочны: это свидетельствует в пользу гипотезы о том, что именно эмбрионы настраиваются на приливо-отливный ритм, воспринимая в ходе развития колебания давления и солёности. Перемешивание воды в лабораторных условиях не влияло на выживание ни одной из стадий зоэа, но значительно увеличивало скорость развития первой стадии и, напротив, снижало таковую особой третьей стадии. Эти разнонаправленные различия компенсируются, и суммарная скорость развития является сходной (Sulkin, Pickett, 1973).

**СЕМЕЙСТВО GRAPSIDAE MacLEAY,
1838 - ГРАПСИДНЫЕ**

Контур карапакса обычно четырехугольный, поверхность уплощена. Лобный край широкий, иногда с выемкой в средней части. Латеральные края прямые или сводчатые, часто с шипами. Орбиты расположены вблизи переднебоковых углов, крупные, раздвоены на впадины. Буккальная полость большая, прямоугольная, с ромбовидным пространством, расположена между третьей парой максиллопед, которая, как правило, причленяется у середины дистального края или наружного угла меруса. Междуантеннулярная перегородка широкая. Первая пара переопод наиболее развита. Абдомен у обоих полов семичленистый.

Семейство принято делить на четыре подсемейства: Grapsinae, Varuniinae, Sesarminae и Plagusinae. Представители упомянутых подсемейств обитают преимущественно у морских побережий, некоторые виды живут на плавающих водорослях и, таким образом, являются полупеллагическими.

В Черном море имеются представители только подсемейства Grapsinae, включающие 2 рода. Род *Planes*, и в частности его представитель *P. minutus*, в «Определитель Черного и Азовского морей» (1969) включен, по нашему мнению, ошибочно. Изучая халистатический биоценоз Черного моря, Б.С. Ильин (1933) упоминает о существовании краба *P. minutus* в Одесском заливе. Следует отметить, что этот вид для Черного моря был упомянут только Н. Маркузенем в 1867 г. и на этом основании В. Чернявским (1884) включен в список черноморских видов. В достоверности определения *P. minutus* сомневался и сам Б.С. Ильин. До настоящего времени не имеется достоверных источников о нахождении ни личинок, ни послеличиночных стадий этого вида.

Таблица для определения родов семейства Grapsidae

- 1(2). Третья пара максиллопед сближена внутренними краями так, что ромбовидного пространства между ними нет. *Brachynotus*
- 2(1). Между третьей парой максиллопед имеется ромбовидное пространство.
- 3(4). Ширина карапакса больше его длины. В гепатической области имеются поперечные полосы. *Pachygrapsus*
- 4(3). Ширина карапакса почти равняется его длине. Верхняя поверхность имеет слабовыраженную скульптуру. *Eriocheir*

Л и ч и н к и

- 1(2). Дорсальный шип меньше длины карапакса. Латеральные шипы карапакса отсутствуют *Pachygrapsus*
2(1). Дорсальный и латеральный шипы карапакса длинные . . . *Brachynotus*

Р О Д П А Ч У Г Р А П С У С R A N D A L L , 1 8 3 9 - П А Х И Г Р А П С У С

Сын.: *Heterograpsus* Lucas, 1849; *Hemigrapsus* Lucas, 1852; *Gonlograpsus* Dana, 1851; *Grapsus* Schramm, 1867.

Карапакс четырехугольный в форме трапеции, ширина больше длины. Лобный край составляет половину наибольшей ширины карапакса, слегка наклонен вниз. Переднебоковые края гладкие или с небольшим количеством шипов. Первая пара антенн располагается поперечно в специальных желобках. Вторые антенны короткие и заполняют внутреннюю щель глазной полости. Максиллопеды с широкой ромбовидной щелью между ними; мерусы дистально срезаны, их ширина превышает длину. Первая пара переопод симметрична или ноги немного неравные. Остальные переоподы уплощенные, третья пара самая длинная. Известны 3 вида рода *Pachygrapsus*, из которых в Черном море обитает *P. marmoratus*.

Pachygrapsus marmoratus Fabricius, 1793 — пахиграпсус мраморный (рис. 187-189)

Сын.: *Cancer marmoratus* Fabricius, 1784; *Grapsus varians* Rathke, 1837; Latreille, 1867; *Grapsus marmoratus* Grube, 1869; *Pachygrapsus marmoratus* Чернявский, 1884; Зернов, 1913; Булгурков, 1938; Vacesco, 1967; Кобякова, Долгопольская, 1969. Личинки: *Pachygrapsus marmoratus* Bourdillon-Casanova, 1960; Макаров, 1976.

В Черном море вид широко известен под названием «мраморный краб» (Украина), у берегов Румынии его называют каменным крабом. Ширина карапакса на 1/4 больше длины. Поверхность плоская, с хорошо заметны-

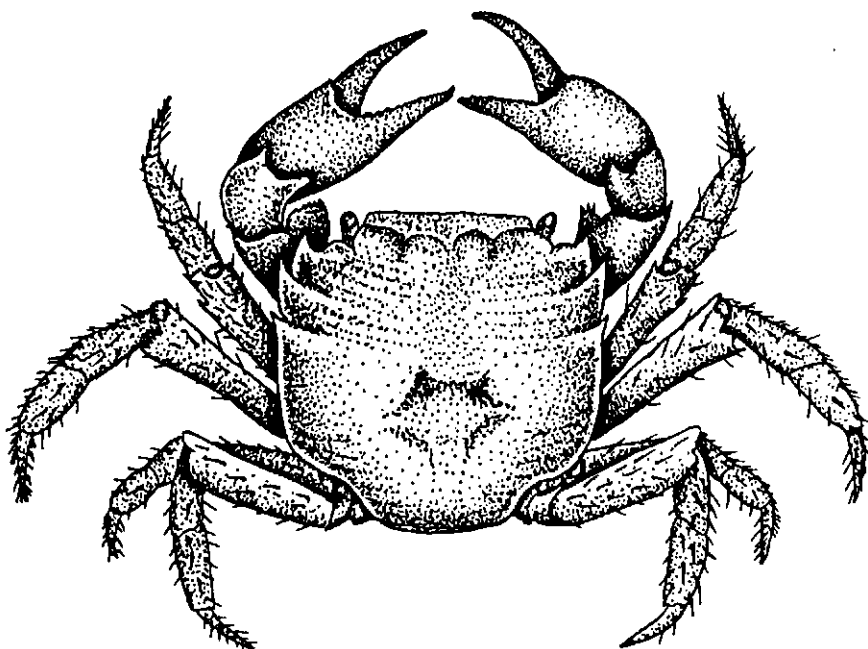


Рис. 187. *Pachygrapsus marmoratus* (дорсальный вид)

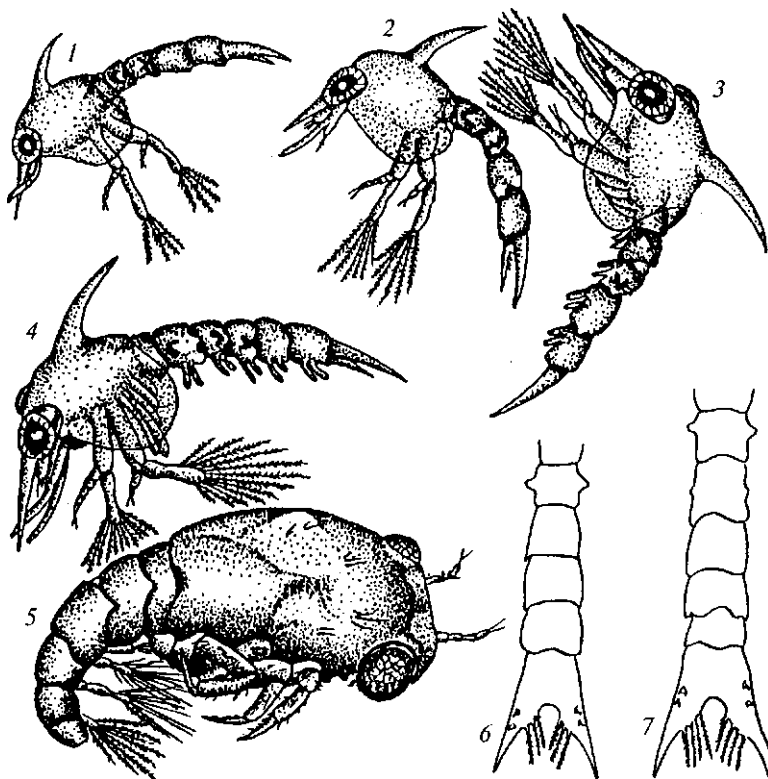


Рис. 188. Личинки *Распу^гарзш тагтога* ШБ:
 1—4 — зоза-1—4; 5 — мегалопа; 6 — тельсон зоза-1; 7 — тельсон зоза-4

ми короткими поперечными штриховыми линиями, особенно в передней части. Лобный край немного вогнут, со слабой зазубренностью и закругленными внешними углами. Позади лобного края выступают эпигастральные доли, а также просматривается медиальный поперечный желобок. Орбиты наклоненные, широкие, с нижней стороны имеются зубчики; внешний орбитальный угол шипообразный, трехугольный и с направленной внутрь вершиной. Позади орбитального шипа расположены два больших шипа. Первые переоподы одинаковые у обоих полов; мерусы с крыловидными зубчатыми расширениями на дистальных внутренних краях, внешние — с бородками; карпус с крупным шипом на внутреннем дистальном крае и мелкими зубчиками на внешней верхней стороне; проподусы умеренно вздутые, гладкие, с закругленными нижними и мелкобугристыми верхними краями; дактилусы немного изогнуты внутрь, мелкозубчатые и с желобками на концах, ороговевшие. Остальные переоподы длиннее, чем первая пара, каждый членик сплюснен по бокам; мерусы с крыловидными расширениями на нижних краях дистальных концов; карпусы с продольными валиками, покрытыми щетинками; проподусы вооружены многочисленными шипиками по нижней стороне, на верхней имеются щетинки; дактилусы сплюсненные, вооружены острыми роговыми шипиками с верхней и нижней сторон, заканчиваются роговыми коготками.

Абдомен самца треугольной формы, более широкий, чем у самки. У самок ширина абдоминальных сегментов может изменяться в зависимости от физиологического состояния животных (Веггер-Согпибегг., 1960). Так, после ЛИНЬКИ, предшествующей наступлению половой зрелости, абдомен резко расширяется и сильно развиваются щетинки по бокам, а также на плеопо-

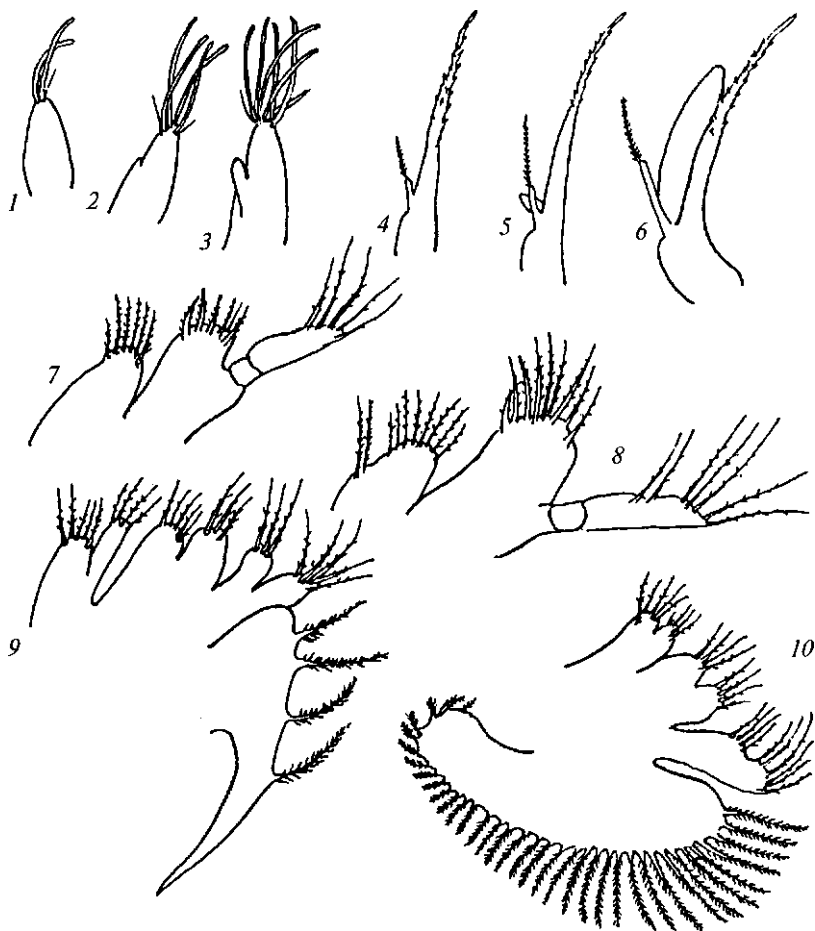


Рис. 189. Придатки тела личинок *Pachygrapsus marmoratus*:
 1 — первая антенна зоа-1; 2 — первая антенна зоа-3; 3 — первая антенна зоа-4; 4 — вторая антенна зоа-1; 5 — вторая антенна зоа-3; 6 — вторая антенна зоа-4; 7 — первая максилла зоа-1; 8 — первая максилла зоа-4; 9 — вторая максилла зоа-1; 10 — вторая максилла зоа-2

дах: после линьки, следующей за выходом личинок из яиц, ширина abdomena уменьшается. Эти периодические изменения вторичных половых признаков совпадают с изменениями состояния гонад.

О к р а с к а варьирует. Чаще всего встречаются экземпляры землистого цвета, тускло-серые, с коричневыми беспорядочно расположенными крапинками; иногда крапинки желтоватые или темно-оливковые, обычно более темные к переднему краю, в виде поперечных линий. Некоторые особи окрашены в рыжий цвет. Стерниты цвета слоновой кости. Клешни часто красно-коричневые, с более светлыми концами. У молодых особей карапакс и поверхность переопод темно-коричневые с фиолетовым оттенком.

Ширина карапакса до 43 мм при длине 38 мм. Масса при ширине карапакса 31,1 мм достигает 25 г (Аболмасова, 1970).

Л и ч и н к и (зоа). Карапакс снабжен зубчиками по краям. Латеральные шипы карапакса отсутствуют, дорсальный шип короткий, слегка отогнут назад, роstralный шип примерно такой же длины, как и остальные. Первая пара антенн с зачаточными экзоподитами (после третьей стадии) и вооружена от двух (первая стадия) до шести (четвертая) чувствительными щетинками. Вторая пара максиллопед равна длине роstralного шипа и снабжена небольшим экзоподитом, заканчивающимся щетинкой, в конце

метаморфоза экзоподит достигает почти половины длины жгута, усеянного шипами; эндоподит появляется у особей третьей стадии, в конце метаморфоза он расширен и длинный. Первые максиллы с двучленистым эндоподитом, заканчивающимся пятью—семью длинными остроконечными щетинками, кокса и базис также снабжены щетинками. Вторая пара максилл пластинчатая, экзоподиты с четырьмя перистыми щетинками у особей первой стадии, в конце метаморфоза количество щетинок превышает 30. Первые три пары максиллопед с четырьмя перистыми щетинками в начале метаморфоза и 12 такими же щетинками в конце. Зачаточные переоподы появляются у личинок третьей стадии развития.

Пять абдоминальных сегментов и тельсон. Латеральные бугорки на втором абдоминальном сегменте направлены вперед, на третьем сегменте такие же бугорки направлены назад. На абдоминальных сегментах со второго по пятый латерально-вентральный край образует искривление с двумя—четырьмя округленными зубцами. Тельсон выемчатый, с относительно короткими отростками, каждый из которых снабжен двумя тонкими латеральными шипами и тремя внутренними перистыми щетинками.

О к р а с к а . Средиземноморские экземпляры зоа темного цвета, с темно-коричневыми глазами, покрытыми зеленовато-желтым пигментом. Многочисленные коричневые и яркие желтые хроматофоры рассеяны по краям карапакса, на максиллопедах и на абдоминальных сегментах; тельсон бесцветный (Bourdillon-Casanova, 1960).

Длина зоа 0,8—2,4 мм.

М е г а л о п а удлиненной формы, но карапакс в общих чертах широкий. Скульптура карапакса слабо выражена, на поверхности местами отмечаются пучки щетинок. Лобный край прямой, пластинчатый. Глаза на коротких стебельках. Переоподы уплощены, снабжены щетинками по краям. Абдоминальные сегменты гладкие. Последняя пара плеопод вооружена восемью щетинками.

Длина мегалопы 2,4—2,9 мм.

Р а с п р о с т р а н е н и е и э к о л о г и я . Вид известен как в Восточной, так и в Западной Атлантике, у Северной Каролины (США) (Williams, 1965), у побережья Франции на юг до Марокко, в Средиземном, Адриатическом, Мраморном и Черном морях.

Взрослые особи *P. taenogatus* встречались нам у берегов Крыма и Кавказа, в июне 1964 г. мы его находили в Одесском заливе в районе Аркадии. Многолетние наблюдения показывают, что в северо-западной части Черного моря краб не является постоянной формой. Так, в Одесском заливе его наблюдали в конце 40-х годов: на волнорезе и сваях порта, в Аркадии и Лузановке при солености 13,9—19,8 ‰ в осенние и зимние месяцы (Гринбарт, 1949). Непостоянство встречаемости *P. taenogatus* у одесских берегов дает основание полагать, что этот крабик не размножается в условиях северо-западной части Черного моря, нестойкие популяции образуются за счет заноса течениями и оседания личинок, родившихся у берегов Крыма или на других прибрежных участках моря.

У Крымского п-ова *P. taenogatus* встречается на глубине 0,2 м с июня по ноябрь в бухтах Омега и Казачья, откуда на зиму уходит на большие глубины (Аболмасова, 1974). В бухтах происходят размножение, линька и рост крабов. Обычно сеголетки линяют часто и межлиночный цикл у них равен 14 сут, у годовиков этот цикл удлиняется до 25 сут, у двухлеток — до 52 сут (Аболмасова, 1974). Краб вынашивает на плеоподах до 5,5 тыс. яиц, но энергия, затраченная на размножение, составляет всего лишь 0,05 затрат энергии на дыхание самок за период развития яиц (Аболмасова, 1973).

Краб способен дышать атмосферным воздухом и может выходить на сушу, где долгое время находится без воды (Кобякова, Долгопольская, 1969).

Личинки появляются в июле и в планктоне встречаются по август включительно. Однако в верхних слоях воды они попадают не так часто. В наших ловах в слое гипонейстона личинки были обнаружены на расстоянии 20 м от берега у Крымского и Кавказского побережий (июль — август) и у мыса Тарханкут в конце августа, где в это время метаморфоз уже заканчивался. В приповерхностных горизонтах воды, как правило, зоэа и мегалопы встречались единичными экземплярами, хотя, как свидетельствуют литературные источники (Bourdillon-Casanova, 1960), только что выключившиеся личинки проявляют положительный фототаксис.

РОД BRACHYNOTUS DE HAAN, 1850 - БРАХИНОТУС

Syn.: Heterograpsus Lucas, 1849; Hemigrapsus Lucas, 1852.

Форма карапакса четырехугольная, ширина больше длины. Лобный край широкий, немного наклонен вниз. Переднебоковой край с шипами. Антеннулы расположены в специальном желобке под лобным краем. Максиллы без ромбовидной щели между ними, с косыми ишиумами. Первая пара переопод симметрична, с клешнями умеренной величины. Остальные переоподы немного уплощенные.

Род включает немногочисленное количество видов, обитающих преимущественно в теплых водах. В южных морях имеется 1 вид.

Brachynotus sexdentatus Risso, 1827 — брахинотус шестизубый
(рис. 190-192)

Syn.: Heterograpsus sexdentatus Lucas, 1849; Heterograpsus lucasi Edwards, 1853; Чернявский, 1884; Зернов, 1913; Vacesco, 1949; Булгурков, 1938; Brachynotus sexdentatus Sams, 1885; Vacesco, 1967; Кобякова, Долгопольская, 1969. Личинки: Brachynotus sexdentatus Bourdillon-Casanova, 1960; Макаров, 1976.

Карапакс лишь немного больше в ширину, чем в длину, имеет форму трапеции. Лобный край состоит из двух закругленных долей. Позади лобного края просматриваются два приподнятых эпигастральных валика, в средней части короткая поперечная линия; гастральная область сзади и с боков очерчена мелкими линиями; имеются также короткие округлые гребни, берущие начало у переднего латерального края. У молодых экземпляров скульптура карапакса выражена слабее. Орбиты очень широкие, с вырезами в средней части и с парой небольших бугорков с нижней стороны (преимущественно у самцов). Наружный орбитальный угол образован большим острым шипом, позади которого с каждой стороны находятся еще по паре шипов, последний из которых наименее развит. Первая пара переопод длинная, но не сильно развита; мерусы самцов трехгранные — верхняя сторона несколько выпуклая, нижняя плоская, внутренняя вогнутая; карпус короткий; проподусы самцов гладкие, с закругленными краями, у самок с двойным валиком вдоль верхнего края и двумя продольными валиками на наружной поверхности; дактилусы однородно зазубрены на внутренней стороне. Остальные переоподы имеют гладкие мерусы и карпусы, проподусы и дактилусы со щетинками по нижнему краю, за исключением пятой пары, где они щетинистые как сверху, так и снизу.

Абдомен самца узкий. Абдоминальные сегменты, начиная со второго, неподвижны. Первые плеоподы самца преобразованы в гоноподы, концы которых двуветвистые и снабжены как перистыми, так и простыми щетинками.

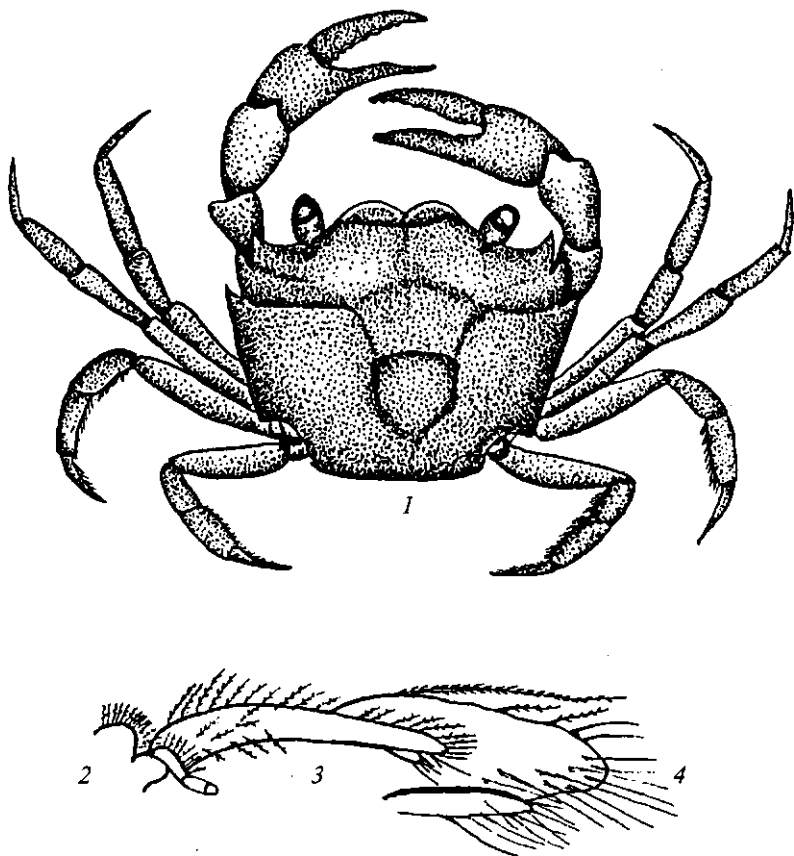


Рис. 190. ВгаспунгЛиз вехёенОДш:
 1 — дорсальный вид, 2 — второй плеопод, 3 — первый плеопод (гонопод),
 4 — конец гонопода

О к р а с к а в большинстве случаев светло-желтая, встречаются особи светло-кофейного цвета, кофейные или темно-кофейные.

Ширина карапакса до 19,9 мм при длине 16,6 мм.

Л и ч и н к и в процессе метаморфоза проходят пять стадий зоеа. Карапакс гладкий. Дорсальный шип лишь немного превышает длину рострального, латеральные шипы направлены в стороны и выделяются своими размерами, чем личинка легко отличается от других видов зоеа черноморских крабов. Первая пара антенн несколько утолщенная, гладкая в начале развития, в конце метаморфоза появляется экзоподит в виде короткого выпячивания. Вторая пара антенн двуветвистая, состоит из двух жгутов, внутренний из которых заканчивается крупной перистой щетинкой, наружный — многочисленными шипиками, берущими начало в средней части; зачаток экзоподита появляется уже на второй стадии, в конце метаморфоза он лишь немного короче жгута. Мандибула изогнута, четко разделяется на режущую и жующие части. Первая пара максилл с двучленным эндоподитом, заканчивающимся пятью щетинками, иногда имеется крупная щетинка у основания. Вторая пара максилл состоит из пластинчатого экзоподита с тремя щетинками в начале развития и более 20 щетинками у зоеа первой стадии. Максиллопеды хорошо развиты и вооружены четырьмя перистыми щетинками у первой стадии и 12 щетинками у пятой. Зачаточные переоподы просматриваются у зоеа третьей стадии и выступают из-под карапакса в конце метаморфоза.

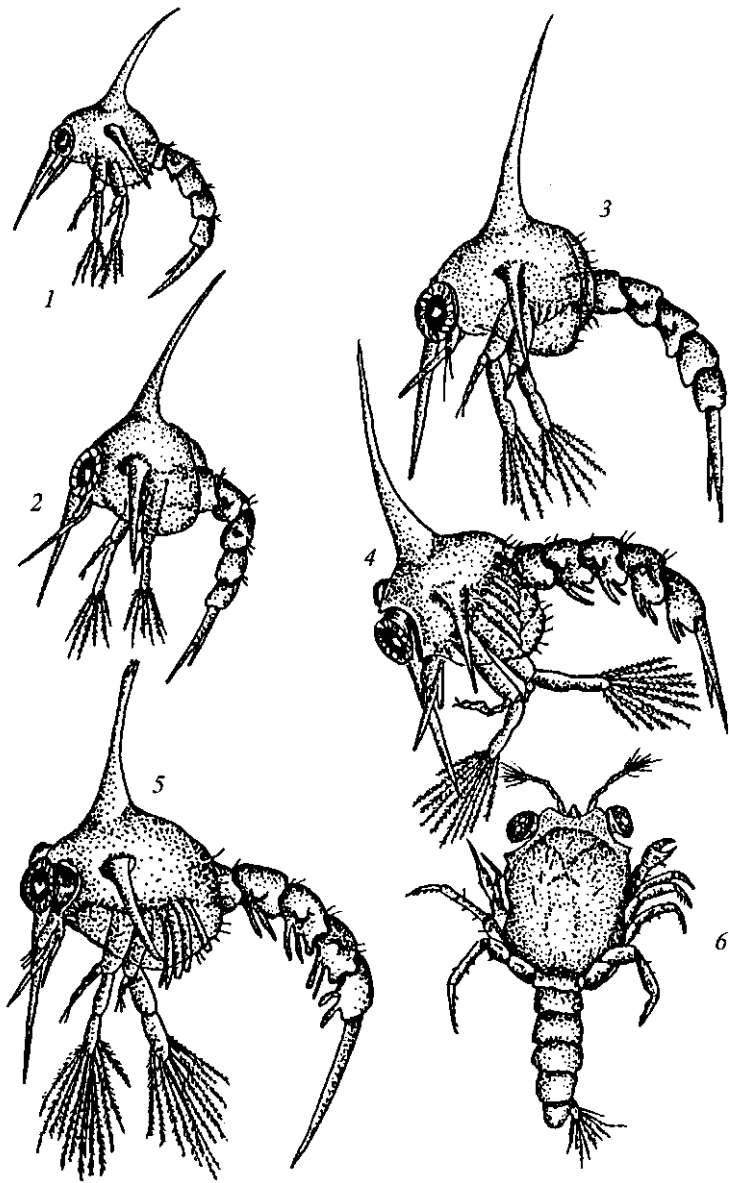


Рис. 191. Личинки *Вгаспуогш зехо'енГагш*:
1—5 — зоза-1—5; 6 — мегалопа

Абдомен состоит из пяти сегментов. На первом абдоминальном сегменте имеется пара четких направленных вперед бугорков, третий сегмент снабжен очень маленьким бугорком, направленным вниз. Тельсон с глубокой закругленной вырезкой, латеральные шипы на вилках отсутствуют, внутренние края вилки тельсона вооружены тремя перистыми щетинками и многочисленными мелкими щетинками.

О к р а с к а . Свежевыловленные личинки с желтоватыми глазами, имеют черные и желтые хроматофоры на основании роострума, на дорсальном шипе, мандибуле, первых максиллопедах и на абдоминальных сегментах. У поздних личинок имеются хроматофоры в центре каждого переопода (ВоигсННоп-Сазапоуа, 1960).

Длина зоза 1,1—3,2 мм.

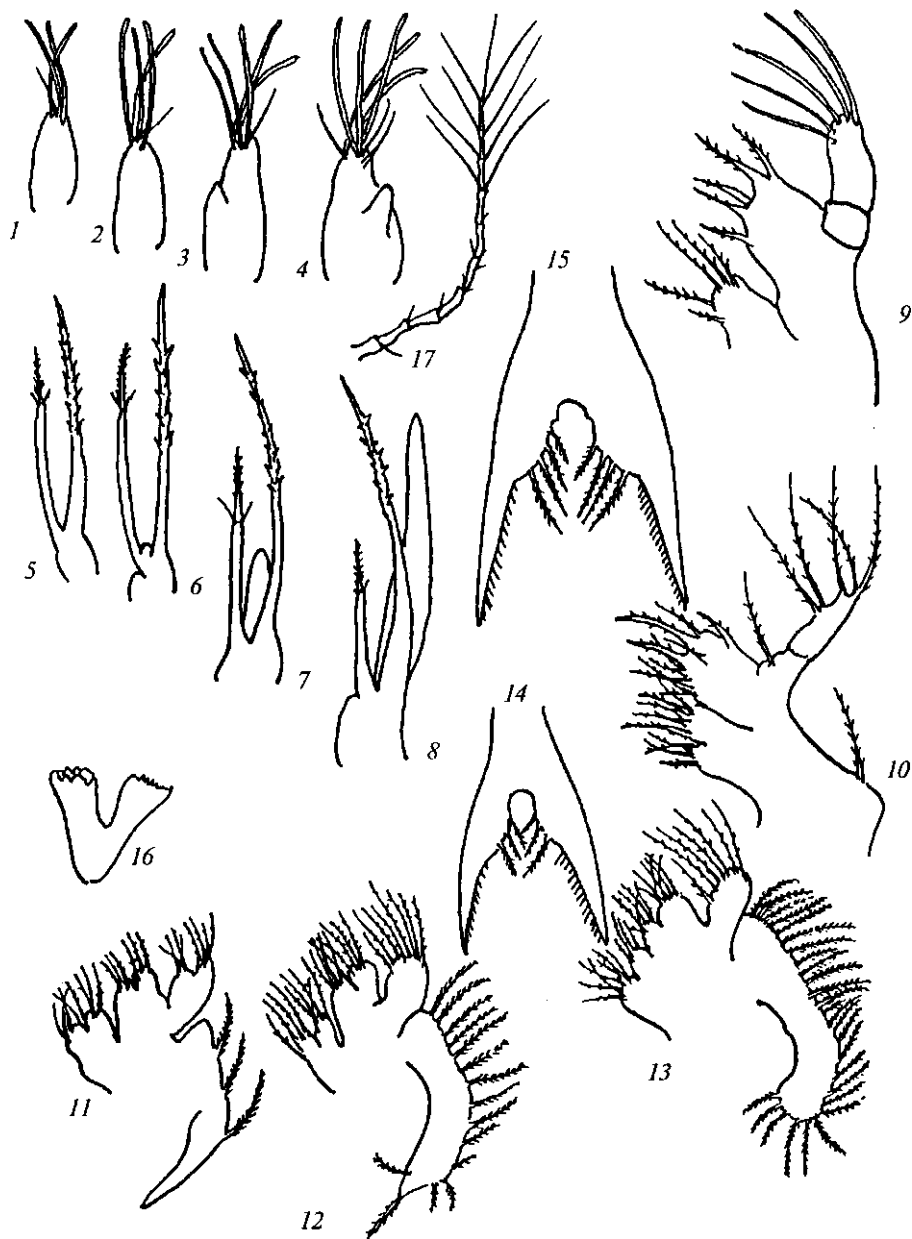


Рис. 192. Придатки тела личинок *Vgaspupoish vехскгагдк*:

/ — первая антенна зоа-1; 2 — первая антенна зоа-2; 3 — первая антенна зоа-4; 4 — первая антенна зоа-5; 5 — вторая антенна зоа-1; 6 — вторая антенна зоа-2; 7 — вторая антенна зоа-4; 8 — вторая антенна зоа-5; 9 — первая максилла зоа-1; 10 — первая максилла зоа-5; // — вторая максилла зоа-1; 12 — вторая максилла зоа-4; 13 — вторая максилла зоа-5; 14 — тельсон зоа-1-3; 15 — тельсон зоа-5; 16 — мандибула зоа-1; 17 — вторая антенна мегалопы

Мегалопа. Карапакс удлиненной формы с парой бугорков сзади от глазных орбит, за которыми следует срединный бугорок. В передней дорсальной части тела имеются щетинки. Лобный край выдается вперед, утонченный, с выемкой в средней части.

Роstrum направлен вперед так, что лоб с дорсальной стороны кажется трехзубым. Антенны заканчиваются реснитчатыми щетинками, находящимися на дистальных частях третьего и четвертого члеников. Первая пара пе-

реопод с клешнями. Переоподы со второй по четвертую снабжены тремя сильными зубцами на внутренней стороне и в задней части, на коксах имеются бугорки. Последняя пара переопод более короткая, согнута дорсально и с длинными щетинками.

Абдомен состоит из шести сегментов и тельсона, задний край которого гладкий. Пять пар плеопод, последняя пара имеет 10 щетинок. На остальных плеоподах 15—17 щетинок.

Мегалопы, отобранные из планктона Марсельского залива (Bourdillon-Casanova, 1960), характеризовались наличием черных и желтых хроматофор на продольной оси карапакса, латеральной стороне карапакса и вентральной стороне абдоминальных сегментов.

Длина мегалопы до 3,2 мм.

Распространение и экология. Вид встречается в Средиземноморском бассейне у берегов Франции, Италии, Греции, Алжира, у северо-восточного побережья Испании и Израиля. Обнаружен в Суэцком канале, в Адриатическом, Черном и Азовском морях.

В Черноморско-Азовском бассейне *V. sexdentatus* предпочитает опресненные участки, которые реже подвергаются штормовым явлениям и не испытывают резкого колебания солености. Наибольшее распространение получил в Азовском море, где образует скопления в летние месяцы на глубине до 1 м. В северо-западной части Черного моря отмечен у Тендровской косы и в Джарылгачском заливе. В районе Крыма и Кавказа встречается реже. Икроносные самки в наших сборах попадались в июне — июле, но имеются сведения (Зернов, 1913), что икрометание может происходить в начале мая. В Севастопольской бухте личинки на всех стадиях развития отмечены с июня по октябрь (Долгопольская, 1948), в это же время они встречались и в Азовском море (Долгопольская, 1937).

В ловах с помощью планктонно-нейстонных сетей личинки *V. sexdentatus* были обычной формы как в Азовском море, так и в северо-западной части Черного моря, реже они отмечались в восточном и западном районах Черного моря. Зоэа этого вида очень часто встречались вместе с зоэа *Rhithropanopeus harrisi tridentata*, вертикальное распределение зоэа также сходно. Встречаемость зоэа и мегалоп приурочена к теплым месяцам года — с июня по сентябрь — при температуре воды 18,6—23,9 °С и солености 11,2—16,1 ‰.

Имеются сведения (Кобякова, Долгопольская, 1969), что в районе Севастополя крабик встречен среди обрастателей в трубопроводах охлаждающих систем, в лагунах Венеции живет в илу на глубине 0,5—2,0 м, где пользуется ходами *Upogebia pusilla*.

РОД *ERIOSCHEIR* LINNE, 1766 - ЭРИОХЕИР

Карапакс четырехугольной формы, ширина его почти равна длине. Фронтальная и орбитальная области карапакса вооружены шестью мощными шипами, имеются также латеральные шипы в передней части. Первая пара переопод короче остальных, сильно утолщенная: особенно отличаются опушенные проподусы, напоминающие муфту для согревания рук. Мерусы имеют значительно выраженные шипы на внутреннем крае. Вторая — пятая пары переопод длинные, проподусы и карпусы снабжены волосками, карпусы с выраженными шипами на дистальном конце у сочленения. Абдомен семичленистый.

Представители рода живут преимущественно в солоноватых водах, но могут встречаться и в пресных водах. В Черном море род *Eriocheir* представлен одним видом.

Eriocheir sinensis Risso,
1827 — китайский мохнаторукий краб (рис. 193)

Основные признаки те же, что и у рода.

По сообщению Лидера Клауса (Ander Klaus, 1990) *E. sinensis* в 1912 г. был завезен из Китая на планктонных стадиях развития с балластными водами и впервые был обнаружен в районе слияния рек Везер и Адлер (Германия) на значительном расстоянии от Северного моря, куда впадает р. Везер. Поэтому краб приобрел известность под названием «китайский». В Китае является объектом промысла и имеются попытки использования его путем разведения в аквакультуре.

В Европе популяция *E. sinensis* быстро нарастала и уже в 20-х годах прошлого столетия крабы жили по всей северной Германии, проникли вверх по р. Эльбе на 700 км. До настоящего времени считалось, что ареал ограничивался территорией от Финского и Ботнического заливов до района к Югу от р. Жиронда (Франция). Таким образом вид расселился и встречается почти во всех приморских странах западной Европы, исключая Испанию и Португалию.

Имеются сведения о единичных находках китайского краба в 2001—2002 гг. в северо-западной части Черного моря, в том числе и половозре-

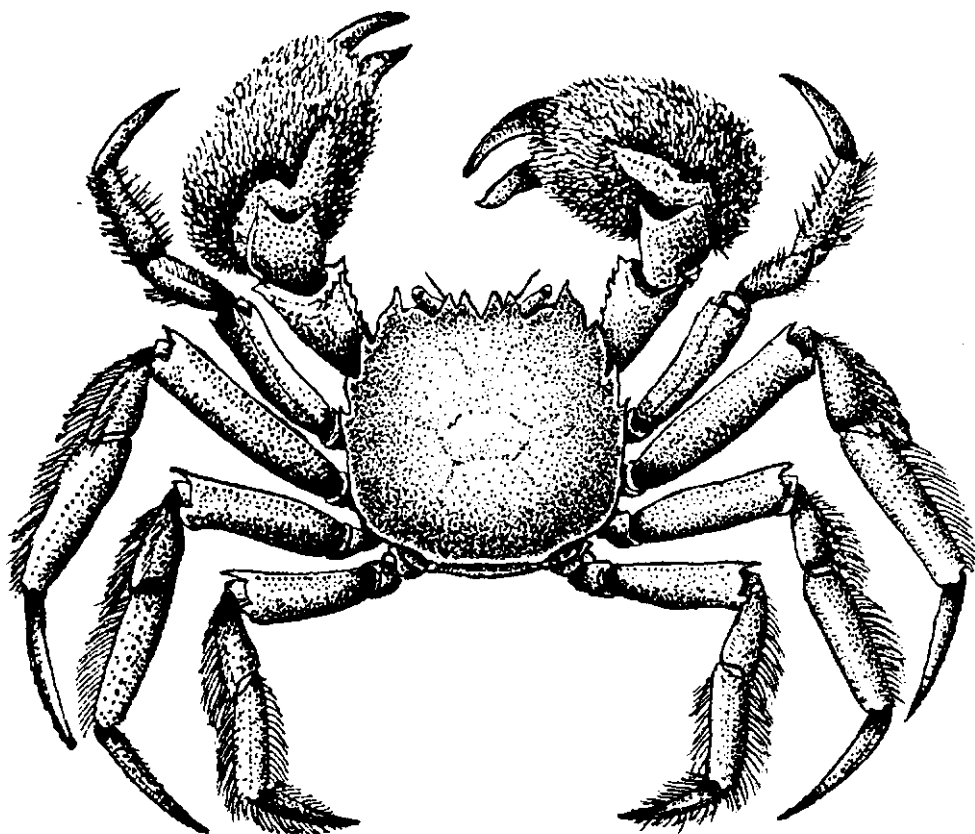


Рис. 193. *Eriocheir sinensis*

лых особей массой около 0,2 кг. Процесс формирования устойчивой популяции крабов в Черном море требует дальнейшего изучения.

В водах Германии (Ander Klaus, 1990; 1991) оседание личинок происходит в середине лета в устьях рек. К октябрю крабы достигают размеров 4—10 мм и зимуют на большой глубине или зарываются в ил. Летом они уходят вверх по реке со скоростью 1—1,5 км/сут. На 5-м году жизни крабы достигают половой зрелости. Осенью они со скоростью до 12 км/сут устремляются к морю, обходя непреодолимые участки реки по суше. В низовьях рек происходит спаривание и откладка яиц. Эмбриональное развитие длится 4—5 мес. Часть крабов, участвовавших в размножении, возвращается в реку, но неизвестно, могут ли они там размножаться. Различные стадии развития предпочитают разную соленость.

Л и ч и н к и в процессе метаморфоза включают 5 стадий зоэа и мегалопу. При солености выше 15 ‰ изредка наблюдается появление аномальных стадий: VI зоэа и II мегалопы (переходной к молодой стадии). Полное завершение развития отмечается только при температуре не ниже 12 °С. С повышением температуры повышается общее выживание и диапазон соленостной толерантности, а продолжительность развития снижается экспоненциально. При крайних значениях солености (10 и 32 ‰) выживаемость понижается, а продолжительность развития увеличивается. Зоэа I весьма эвригалинна, оптимум при 25 ‰, а последующие стадии все более стеногалинны и оптимум смещается в сторону нормальной морской солености. Однако мегалопа эвригалинна с оптимумом при 15—25 ‰. Если личинок на стадии зоэа выращивать при нормальной солености и после линьки в мегалопу особь перенести в низкую соленость, завершение развития возможно при солености ниже 5 ‰, а в отдельных случаях и в пресной воде. Таким образом, метаморфоз краба из мегалопы в стадию молодежи возможен при любой солености, однако оптимальными остаются условия солоноватой воды 15—25 ‰.

Упомянутое выше можно считать адаптацией к следующему жизненному циклу: вылупление во внешней части эстуария в солоноватой воде, разнос зоэа в поверхностном слое воды в сторону моря при возрастании солености по мере взросления, возвратный транспорт мегалоп вверх по течению в придонном слое воды; оседание молодежи при солености 15—25 ‰.

СЕМЕЙСТВО PORTUNIDAE RAFINESQUS, 1815 - ПОРТУНИДЫ

Это обширное семейство, представители которого встречаются практически во всех географических зонах. Преимущественно морские формы, но некоторые виды обитают в эстуарных водоемах. Всего более 200 видов. Крабов этого семейства называют плавающими крабами, или крабами-плавунцами.

В целом для семейства характерно строение последней пары переопод, выражающееся в том, что дактилусы их превращены в уплощенную пластинку, приспособленную для плавания в толще воды.

В некоторых работах по систематике Decapoda семейство Portunidae делят на 3 подсемейства: Carcininae, Polybiinae и Portuninae (Manning, Holthuis, 1981). В Черном море семейство представлено 4 родами: Callinectes, Carcinus, Portumnus и Liocarcinus.

Таблица для определения родов семейства Portunidae

- 1(2). Ширина карапакса приблизительно равна его длине . . . Portumnus
- 2(3). Ширина карапакса значительно превышает его длину.

- 3(4). Дактилусы пятой пары переопод удлиненные, ланцетовидные, заостренные на конце **Сагсншв**
- 4(5). Дактилусы пятой пары переопод короткие, в виде широкой пластинки, закругленные на конце.
- 5(6). Переднебоковые края карапакса с четырьмя крупными шипами (не считая посторбитального), последний из которых лишь немного превышает длину предыдущих **Бюсагапив**
- 6(5). На переднебоковых краях карапакса более четырех шипов, последний из которых значительно превышает длину остальных **СаШпесг^в**

Л и ч и н к и (зоэа):

- 1(4). Латеральные шипы карапакса отсутствуют.
- 2(3). Ростральный шип короче или равняется длине карапакса. Дорсальный шип лишь немного превышает длину карапакса **Сагсншв**
- 3(2). Ростральный и дорсальный шипы тонкие, длинные, более чем в 2 раза превышают длину карапакса **Рогцтпш**
- 4(1). Латеральные шипы карапакса присутствуют.
- 5(6). Абдоминальные сегменты, кроме первого, имеют длинные латеральные отростки **СаШпе^еэ**
- 6(5). Латеральные отростки четко выражены только на сегментах втором и третьем **Бюсагатге**

Л и ч и н к и (мегалопы):

- 1(2). Дорсальная поверхность карапакса снабжена шипиком, расположенным в средней части **Рогйшишз**
- 2(1). Дорсальная поверхность карапакса без шипа.
- 3(4). Лобный край карапакса достигает 1/3 длины карапакса. Рострум очень сильно выдается вперед, почти достигает длины жгута второй антенны **СаШпесгея**
- 4(5). Лобный край менее 1/3 длины карапакса. Рострум менее выдается вперед.
- 5(6). Скульптура карапакса выражена слабо **Сагсшив**
- 6(5). Скульптура карапакса подчеркнута бугорками, расположенными позади глаз **Бюсагсшив**

**РОД CALLINECTES STIMSON,
1860 - КАЛЛИНЕКТЕС**

Ширина карапакса значительно превышает его длину. Переднебоковой край снабжен зубчиками. В отличие от других родов карпусы третьей пары максиллопед не имеют шипов. А. Виллиамс (Williams, 1974) к роду Callinectes относит крабов со следующими признаками абдомена: у самца абдомен широкий, заужен в дистальной части; первый сегмент широкий, иногда скрыт, второй сегмент также широкий и заходит с каждой стороны за коксы пятых переопод, сегменты с третьего по пятый заходят один за другой и суживаются от самого широкого третьего до самого узкого пятого, шестой сегмент продолговатый и узкий; тельсон овальный, с заостренной вершиной. Абдомен самки проявляется в следующих формах: неполовозрелые самки с треугольным абдоменом, и этот треугольник образуется от четвертого сегмента до вершины тельсона; половозрелые самки с широким овальным абдоменом (исключая тельсон), сегменты свободно сочленены; первый сегмент самый большой, второй и третий сегменты с наибольшей сагиттальной длиной, шестой сегмент зауживается дистально и соединяет-

ся с треугольным тельсоном. Абдомен вместе с тельсоном достигает четвертого, а иногда и пятого стернита.

Известно 14 видов этого рода. В Черном море 1 вид.

Callinectes sapidus Rathbun, 1896 — калинектес сапидус
(рис. 194-196)

Н а з в а н и я Ф А О: Blue crab (англ.), Crabe bleu (фр.), Cangrejo azul (исп.).

Этот краб широко известен под названием «голубой краб».

Карапакс, включая латеральные шипы, более чем в 2 раза превышает длину. Он умеренно выпуклый, области обозначены слабо, но имеются бугорки в бранхиальной и кардиальной областях, а также определяется поперечная гранулированная линия между латеральными шипами и более короткая линия в передней части. Лобный край вооружен четырьмя заостренными шипами (включая внутренние орбитальные) треугольной формы. Переднебоковые края заканчиваются девятью шипами (включая наружный орбитальный), последний из которых очень развит, удлиненный и в месте соединения с карапаксом переходит в далеко заходящую выпуклость. По-

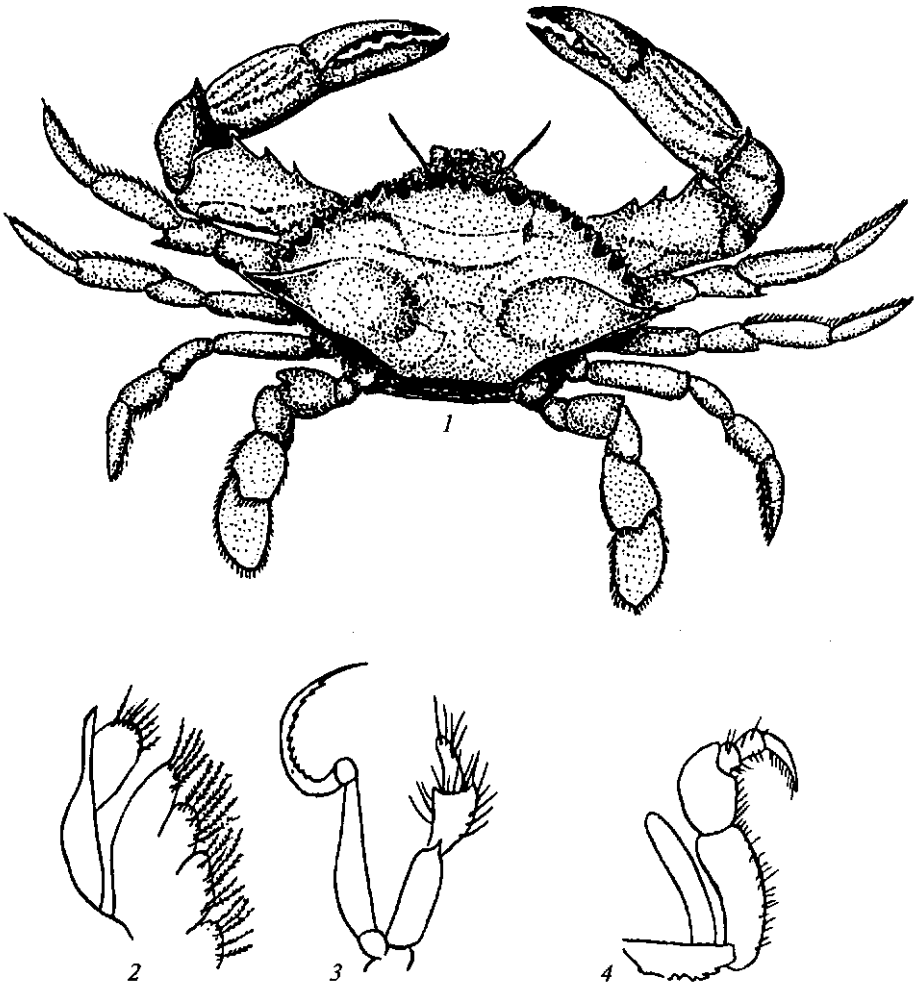


Рис. 194. *Callinectes sapidus*:

1 — дорсальный вид, 2 — вторая максилла, 3 — вторая максиллопеда, 4 — третья максиллопеда

следний членик экзоподита второй максиллопеды имеет серповидную форму с зазубринами на внутреннем крае. Базальный членик третьей максиллопеды с зазубринами по нижнему краю. Первая пара переопод сильная у самца и немного меньше у самок; мерусы вооружены тремя мощными шипами в передней части; карпус с одним шипом и шиловидным бугорком на наружной поверхности. Проподусы удлиненные, мощные, с продольными ребрами и проксимальным шипом, дактилусы с сильными зубцами. Карпусы вторых переопод вооружены одним дистальным шипом, проподусы и дактилусы опушены щетинками. Последняя пара переопод заканчивается широким пластинчатым члеником.

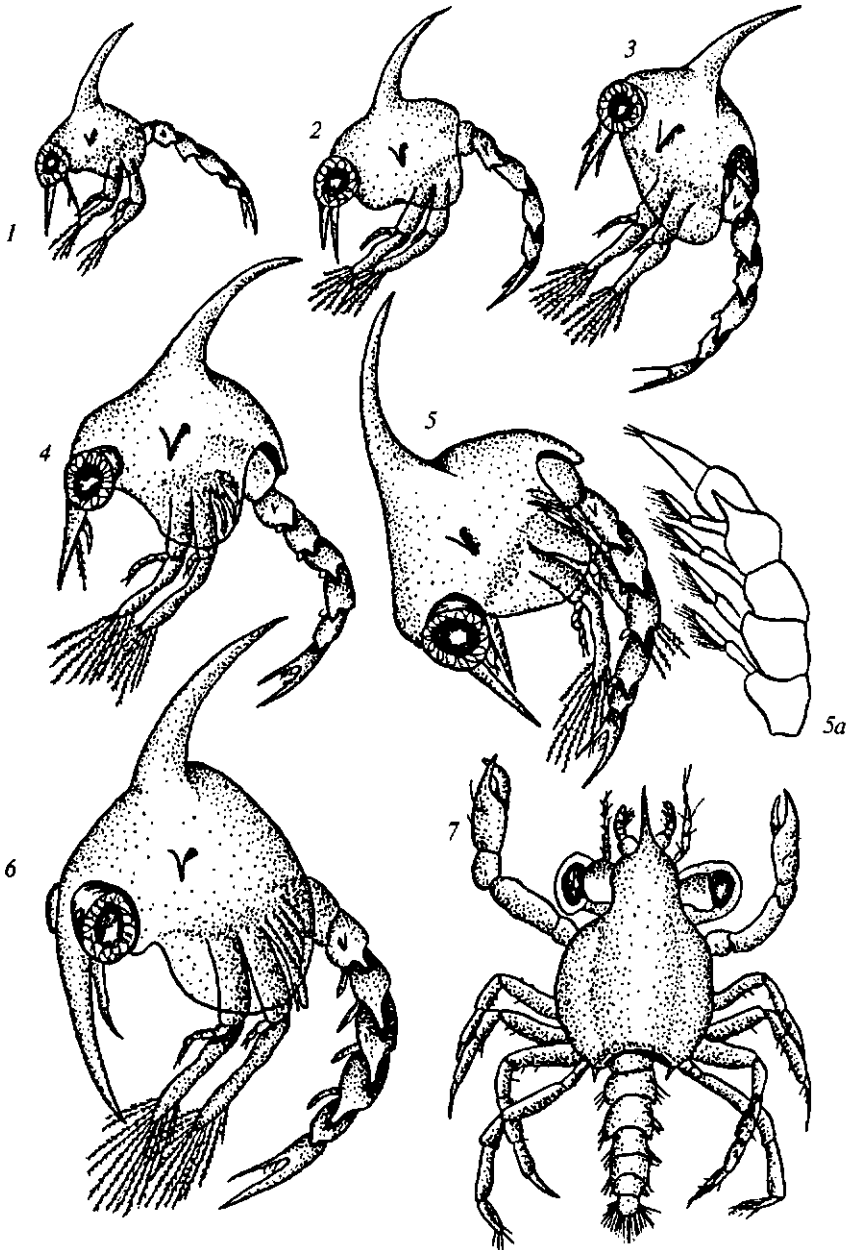


Рис. 195. Личинки *Sappesetia varisus*:
1—6 — общий вид зоэа-1—6; 5a — abdomen зоэа-5; 7 — мегалопа

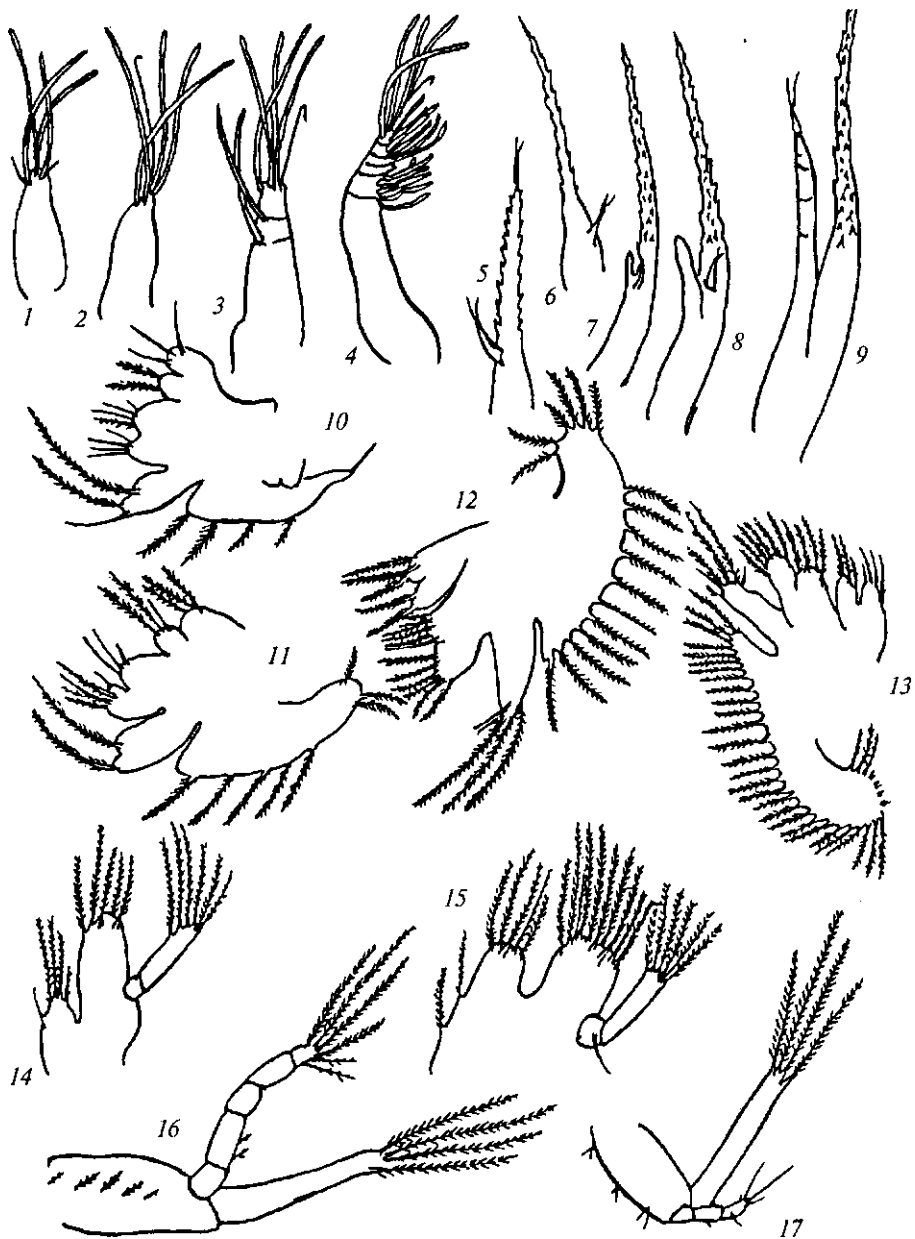


Рис. 196. Придатки тела личинок CaShnesIev BariaЧ:

/ — первая антенна зоа-1; 2 — первая антенна зоа-3; 3 — первая антенна зоа-5; 4 — первая антенна зоа-6; 5 — вторая антенна зоа-1; 6 — вторая антенна зоа-2; 7 — вторая антенна зоа-3; 8 — вторая антенна зоа-5; 9 — вторая антенна зоа-6; 10 — вторая максилла зоа-1; // — вторая максилла зоа-2; 12 — вторая максилла зоа-4; 13 — вторая максилла зоа-6; 14 — первая максилла зоа-1; 15 — первая максилла зоа-6; 16 — первая максиллопеда зоа-1; 17 — вторая максиллопеда зоа-1

Признаки строения abdomena совпадают с таковыми, приведенными выше при описании рода.

О к р а с к а. Крабы преимущественно серого цвета, голубые, с зеленоватым оттенком, варьирующим от темного до светлого. Выступающие детали более или менее красные, самцы с голубыми дактилусами, взрослые самки с красными. Нижняя часть белесая с желтыми пятнами.

Ширина карапакса самцов достигает 230 мм, самок — 198. Наименьшая ширина карапакса половозрелых самок 86 мм. Масса может превышать 0,5 кг, но в промысле чаще всего преобладают особи до 0,3 кг (Aldridge, Cameron, 1982).

Л и ч и н к и (зоэа). Личиночных стадий шесть. Некоторые авторы для Восточной Атлантики приводят семь (Mallikin, Williams, 1984) или восемь (Costlow, Bookhout, 1959) стадий зоэа.

Поверхность карапакса гладкая, задний край без щетинок в начале развития и с единичными щетинками в конце метаморфоза. Дорсальный шип наклонен назад, почти равен длине карапакса, роstralный шип немного длиннее. Латеральные шипы маленькие, направлены в стороны. Глаза сидячие на первой стадии и на длинных глазных стебельках на шестой. Первая пара антенн несегментированная в начале развития, в конце метаморфоза разделяется на сегменты; у ранних зоэа четыре чувствительные щетинки на проксимальном конце, в процессе метаморфоза их количество увеличивается до 16, при этом последние располагаются пучками, берущими начало у оснований проксимальных члеников. Вторая пара антенн снабжена жгутами, достигающими конца роstrума, с маленьким экзоподитом, заканчивающимся парой щетинок, и с зачатком эндоподита, который в конце метаморфоза подразделяется на членики и почти достигает вершины жгута, снабженного многочисленными шипиками на дистальном конце. Первая пара максилл с двучленистым эндоподитом, вооруженным шестью щетинками; базис и кокса с многочисленными комбинированными щетинками в конце метаморфоза. Вторая пара максилл снабжена экзоподитом, вооруженным четырьмя щетинками по краям у особей первой стадии, в конце метаморфоза количество щетинок увеличивается до 36. Первая пара максиллопед состоит из экзоподита и пятичленистого эндоподита: экзоподит в начале развития вооружен четырьмя перистыми щетинками, количество которых в конце метаморфоза увеличивается до 12, членики эндоподита имеют чувствительные щетинки. Вторая пара максиллопед отличается трехчленистым эндоподитом. Зачатки переопод наблюдаются у особей четвертой стадии, в конце метаморфоза переоподы разделяются на членики и определяются клешни.

Абдомен состоит из пяти сегментов и тельсона. Второй членик имеет латеральные бугорки, на третьем сегменте определяются латеральные шипы, направленные назад. Все абдоминальные сегменты, кроме первого, снабжены латеральными отростками. Тельсон снабжен латеральными шипами (по одному с каждой стороны) и тремя внутренними щетинками (в конце метаморфоза могут быть дополнительные щетинки), без срединной выемки. Зачаточные плеоподы появляются у особей третьей стадии.

Длина зоэа 1,1—2,6 мм.

М е г а л о п а. Карапакс гладкий, лишь по сторонам имеется небольшой рельеф. Лобный край карапакса большой, удлинённый, переходящий в длинный прямой роstrум; задний край с выемкой посередине. Глазные стебельки расположены по сторонам лобного края и лишь немного превышают ширину карапакса. Первая пара антенн с очень утолщенным, почти шаровидным базальным члеником, дистальный членик удлинён, и за ним следуют четыре коротких членика, от которых отходят густые пучки чувствительных щетинок. Вторая пара антенн немного выступает за конец роstrума и состоит из восьми—десяти члеников со щетинками. Мандибула снабжена трехчленистым щупиком. Вторая пара максилл с пластинчатым и щетинистым экзоподитом, проксимальный конец которого урезан. Первая

пара переопод толще остальных, с согнутыми дактилусами; шипы на меру-сах отсутствуют. Последняя пара переопод с удлинненным, но уплощенным дактилусом.

Абдоминальные сегменты гладкие. Тельсон почти квадратный. Плеоподы длинные, превышают длину сегментов, последняя пара снабжена десятью щетинками.

Длина мегалопы 2,6—3,0 мм, ширина карапакса до 1 мм, длина, включая рostrum, до 1,3 мм.

S. rapidus в ходе своего развития и роста от первой стадии зоэа до половозрелой особи линяют 26—29 раз. При этом самки, начав размножаться, в дальнейшем не линяют, хотя в исключительных случаях такой процесс возможен (Abbe, 1974). Искусственно вызванное зимнее икротение самок приводило к уменьшению личиночных стадий (Sulkin, Branscomb, 1976).

Краб имеет большое промысловое значение у берегов США. Так, только в проливе Кор (Северная Каролина) ежегодный вылов составлял 680 т (Dudley, Judy, 1973), в проливе Миссисипи среднегодовой вылов составлял 770,4 т. При этом наиболее высокие средние уловы наблюдались при солености 5,0—15,0 ‰ и температуре воды 20—25 °С. Представляет интерес тот факт, что в местах промысла наибольшей популярностью пользуются в качестве пищевого объекта только что перелинявшие крабы с мягкими покровами тела (Cameron, 1985). Вылов крабов ведется различными орудиями лова. Например, в штате Виргиния (США) летом крабов добывают с помощью ловушек, зимой — драгами (Schmidt, 1985).

Распространение и экология. У берегов Америки вид широко распространен от Нова Скотия до Северной части Аргентины. Был интродуцирован в некоторые районы Европы, в частности в водоемы Дании, Нидерландов и на юго-запад Франции. В 1949 г. обнаружен в Венецианской лагуне (Ghissotti, 1966) и затем широко распространился в восточной половине Средиземного моря. В 50-х годах *S. rapidus* находили у Израиля, у юго-западного побережья Турции и у Фракийского побережья Эгейского моря. Имеются сведения о нахождении краба у побережья Португалии и в Мексиканском проливе (Cavalière, Berdar, 1975). Краб хорошо прижился в дельте Нила, где массово мигрирует и по суше из одного озера в другое или рукава дельты, находящиеся на достаточном расстоянии (Булгурков, 1968).

В Черном море впервые обнаружен в 1967 г. у берегов Болгарии на песчаном грунте и на глубине 5—6 м (Булгурков, 1968). В бывшем СССР впервые найден в 1975 г. у Поти, где краб обитал в районе гидрофронта р. Риони (Шавардашвили, Нинуа, 1975). Имеются сведения о нахождении *S. rapidus* в Керченском проливе (Зайцев, 1978) и у мыса Утриш на глубине 20 м при солености морской воды 10 и 20 ‰ (Монин, 1984).

Краб может переносить очень низкую соленость воды. Известно, например, что на р. Делавэр (США) крабы поднимаются вверх по течению на расстояние 167 км, где соленость воды не превышает 0,5 ‰ (Ettinger, Blue, 1981).

У себя на родине *S. rapidus* предпочитает илистые грунты (Dudley, Judy, 1973) и образует минимальные плотности на песчаных грунтах, наиболее высока выживаемость в зарослях водорослей (Wilson et al., 1987).

S. rapidus хорошо плавает в толще воды. При этом двигательную активность проявляют только последние переоподы (Spirito, 1972). В теплое время года он плавает над грунтом, с наступлением холодов зарывается в него (Miller, Sulkin et al., 1975).

Нахождение личинок в Черном море, равно как и их родителей, не носило массового характера. Личинок мы вылавливали только в приобфорском районе с помощью нейстонного трала у поверхности воды, где были обнаружены описанные выше стадии зоэа и мегалопа. Редкая встречаемость личинок не позволила нам изучить закономерности их распределения.

Известно, что в лабораторных условиях первая стадия зоэа проявляет отрицательный геотаксис, на который не влияет изменение солёности в пределах 5 ‰. У этих личинок при увеличении давления более чем на 133 Па наблюдается барокинез, и они движутся вверх. С увеличением солёности скорость движения возрастает, при падении температуры скорость движения повышается. У более поздних личинок (четвертая стадия) проявляется как положительный, так и отрицательный геотаксис: при снижении солёности преобладает положительный геотаксис, при ее увеличении — отрицательный (Sulkin et al., 1980). Специальными исследованиями показано (Костлоу, Букаут, 1981), что при снижении температуры до 15 °С наблюдается тотальная смертность личинок, при уменьшении солёности до 20 ‰ и циклической температуре 15–20 °С выживаемость личинок падает; при этой температуре продолжительность стадии мегалопы уменьшается по мере изменения солёности с 20 до 35 ‰.

В естественных условиях (Чесапикский залив) репродуктивная активность крабов наблюдается на протяжении всего лета, но максимум приходится на конец июля, самки могут вынашивать свыше 2 млн яиц. Время размножения (выклев личинок) совпадает с сезонными изменениями в направлении течений, что увеличивает возможность личинкам удерживаться в открытых районах моря близ залива (Conaugha et al., 1983). Пики обилия личинок в стадии мегалопы наблюдаются через 5 недель после соответствующих пиков численности только что выклюнувшихся зоэа, которые были наиболее обычными в толще воды при отливе, тогда как мегалопы — во время приливных течений (Epifanio et al., 1984). Зоэа выклевываются очень синхронно после ночного высокого прилива и в 90–99 % случаев концентрируются в нейстонном горизонте (Conaugha et al., 1983).

РОД PORTUMNUS LEACH, 1813 - ПОРТУМНУС

Карапакс почти гладкий, с мелкими гранулами, длина почти равна ширине. Лобный край вооружен тремя шипами, средний из которых заметно длиннее остальных. Приорбитальный шип маленький, посторбитальный очень крупный. Передний край меруса третьей максиллопеды наклонен и образует угол между базальными краями. Первая пара переопод симметрична, проподусы второй—четвертой пар переопод имеют по одному продольному гребню и заканчиваются ланцетовидными дактилусами.

В водах Средиземноморского бассейна род представлен 2 видами, в Черном море обитает 1 вид.

Portumnus latipes Pennant, 1777 — портумнус латипес
(рис. 197-199)

Syn.: *Cancer latipes* Pennant, 1777; *Platyonichus latipes* Heller, 1863; *Portunus latipes* Булгурков, 1938; Holthuis, 1961; *Portumnus latipes* Vacesco, 1967; Кобякова, Долгопольская, 1969; Holthuis, 1987. Личинки: *Portumnus latipes* Lebour, 1928; Bourdillon-Casanova, 1960; Макаров, 1976.

На з в а н и я ФА О: Slender swimcrab (англ.), Etrille elegante (фр.), Crangrejo paella (исп.).

Карапакс выпуклый, мелкозернистый, области выражены слабо. Передняя часть карапакса значительно шире задней, лобный край немного выдается за орбиты, вооружен тремя шипами, из которых самый длинный средний; переднебоковой край короче заднебокового, вооружен пятью шипами, из которых самый крупный посторбитальный. Орбиты закруглены, с небольшим вырезом и маленьким внутренним шипом. Первый членик второй пары антенн лежит свободно, подвижный. Вторая пара максилл заходит за передний ротовой край и простирается до желоба первой пары антенн, вторые членики которых немного вогнутые в передней части; третий членик удлинненный, последний приобретает четырехугольную форму и закруглен на переднем углу. Первая пара переопод умеренной величины, ладонь выпуклая с наружной стороны, внутренняя поверхность плоская, по верхнему и нижнему краям проходят острые продольные кили; верхний край карпуса заострен, его поверхность вооружена острым шипом и покрыта щетинками; дактилусы с небольшими зазубринами, концы искривлены внутрь. Остальные переоподы уплощенные, их мерусы больше проподусов, дактилусы ланцетовидные, на последней паре они немного шире, чем на остальных переоподах, на всех члениках имеются щетинки.

О к р а с к а . Карапакс грязно-желтого цвета с зеленоватым или синеватым оттенком, нижняя часть цвета слоновой кости.

Максимальная длина карапакса самцов достигает 25,4 мм, самок — до 19,2 мм (Васеэсо, 1967).

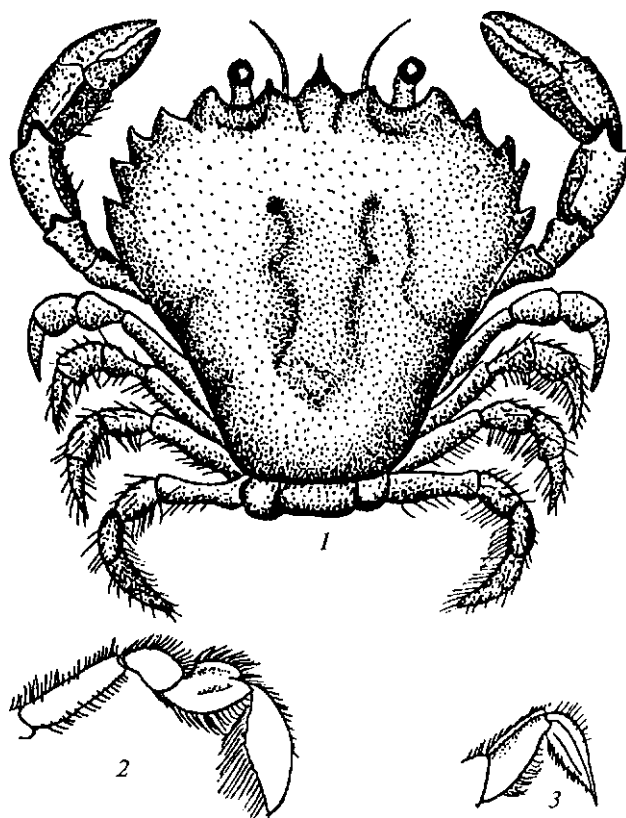


Рис. 197. РОГАДШПШБ кЫрев:
 / — дорсальный вид, 2 — пятая переопода, 3 — четвертая переопода (проподус и дактилус)

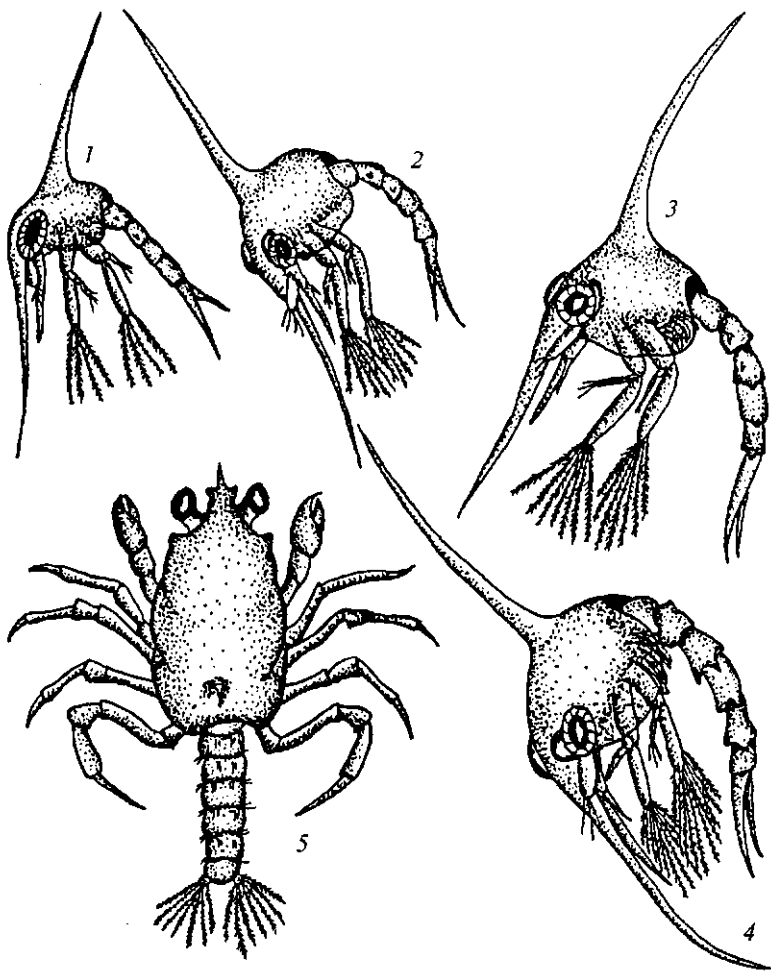


Рис. 198. Личинки *Portumnus latipes*:
1—4 — общий вид зоеа-1—4; 5 — мегалопа

Л и ч и н к и (зоеа). Метаморфоз проходит в четыре стадии. Карапакс гладкий, латеральные шипы на нем отсутствуют, дорсальный и роstralный заметно превышают длину карапакса и абдомена, вместе взятых. Первая пара антенн короткая на всех стадиях развития, вторая пара достигает $1/2$ длины роstralного шипа и вооружена небольшим эндоподитом, который появляется у особей на второй стадии. Первая пара максилл имеет базис и коксу, заканчивающиеся смешанными щетинками, а также дву-членистый эндоподит с такими же щетинками. Вторая пара максилл с относительно узким пластинчатым экзоподитом, вооруженным тремя щетинками у особей первой стадии, в конце метаморфоза их число увеличивается до 30. Базальный членик первой пары максиллопед с простыми щетинками на наружной стороне, экзоподит заканчивается четырьмя перистыми щетинками у особей первой стадии и шестью такими же щетинками — у второй, эндоподит состоит из пяти члеников. Экзоподит второй пары максилл с 10—12 перистыми щетинками на последней стадии, длина которых почти равняется таковой подвижного членика. Зачаток переопод появляется у особей второй стадии, в конце метаморфоза они расчленяются.



Рис. 199. Придатки тела личинок *Po* Питив ГаиреБ:

1 — первая максилла зоеа-1; 2 — вторая максилла зоеа-1; 3 — вторая максилла зоеа-4, 4 — первая максиллопеда зоеа-1; 5 — первая максиллопеда зоеа-2; 6 — вторая максиллопеда зоеа-1; 7 — вторая максиллопеда зоеа-4; 8—11 — тельсон зоеа-1—4

Абдомен утончен, на втором абдоминальном сегменте имеются латеральные бугорки и шипы, которые также присутствуют на третьем сегменте. Тельсон вооружен двумя латеральными шипами у особей первой стадии и одним шипом — у всех последующих стадий. Внутренних шипов тельсона на первых двух стадиях развития по три с каждой стороны, у особей четвертой стадии добавляется еще два коротких шипа у выемки.

Длина зоеа 1,2—3,1 мм.

Мегалопа. Карапакс продолговатый, с бугорками на латеральных краях и с очень коротким вертикально расположенным дорсальным шипом, находящимся в задней части. Лобный край карапакса вытянут вперед, немного расширен в передней части и заканчивается наклоненным вниз тонким рострумом. Глаза располагаются на длинных глазных стебельках.

Первая пара переопод с хорошо развитыми клешнями, на ишиумах имеются шипы. Остальные переоподы заканчиваются остроконечными дактилусами, которые наиболее длинные на последней паре.

Абдомен широкий, из шести члеников, на каждом из которых с дорсальной стороны имеются щетинки. Плеоподы хорошо развиты, на последней паре имеется семь щетинок. Длина мегалопы 3,4 мм (включая abdomen).

Распространение и экология. Вид встречается у восточного побережья Атлантического океана от Северного моря до Азорских островов. В Черном море встречается относительно редко: единичные находки икряных самок отмечены у берегов Болгарии в июне и июле на глубине до 3 м (Булгурков, 1963), известен также у берегов Турции и Кавказа (Пинчук, 1967).

Половозрелые особи *РоШппш кИрев* нами отмечены у Геленджика (Голубая бухта) и у Новороссийска (Цемесская бухта) в августе. Из четырех найденных экземпляров только одна самка имела выметанные под абдоменом яйца на последней стадии развития. В это же время лов планктонной сетью показал, что у поверхности воды присутствуют личинки на первой стадии развития. Даже в дневных ловах ярко выражена их приуроченность к приповерхностному биотопу пелагиали. Так, в Голубой бухте в слое воды 0—5 см (табл. 25) они могут составлять до 73,7 % всех трех исследуемых горизонтов.

В других районах Черного моря личинки встречались в ловах нейстонным тралом преимущественно в единичных экземплярах над шельфом, примыкающим к Болгарии, в конце августа — начале сентября. Мегалопа была обнаружена только на двух стадиях: 2 экз. у Болгарского побережья в слое воды 5—25 см над глубиной 96 м и 1 экз. в районе Очамчире (Кавказское побережье) у поверхности воды. В обоих случаях поимка была приурочена к ночному времени суток.

РОД *CARCINUS* LEACH, 1814 - КАРЦИНУС

Syn.: Carcinides Rathbun, 1897.

Карапакс массивный, ширина лишь немного превышает длину, поверхность с гранулами, области хорошо определяются рельефом дорсальной поверхности. Фронтальная часть карапакса состоит из трех лопастей, переднебоковые края вооружены пятью шипами (включая внешнеорбитальный). Вторая пара антенн располагается в косых желобках. Третья пара максиллопед длинная, их мерусы выходят за край четырехугольной ротовой пластинки. Первая пара переопод асимметрична, клешни большие, на дорсальной поверхности ладони имеются два гребня, на неподвижном пальце хорошо развиты молярообразные шипы; карпус вооружен внутренним шипом. Последняя пара переопод немного короче всех остальных и отличается более расширенным проподусом.

Род включает 2 вида: *C. aestuarii* и *C. maenas*. Последний вид, обитающий в прибрежной зоне Восточной Атлантики, характеризуется более гранулированным карапаксом и наличием изогнутого гонопода.

Таблица 25

Распределение личинок *Рогтитив БИ^рев* по горизонтам лова в Голубой бухте

Горизонт лова, см	Численность, экз./м ³	Улов в слое 0—45 см. %
0 — 5	13,9	73,7
5 — 25	2,2	10,5
25 — 45	2,9	15,8

Carcinus aestuarii Nordo, 1847 — эстуарный краб
(рис. 200-202)

Сyn.: *Carcinus maenas* Rathke, 1837; Зернов, 1913; Bañesco, 1940; Ляхов, 1941; Виноградова, 1951; *C. maenas* var. *mediterránea* Чернявский, 1884; *C. mediterraneus* Holthuis, Gottlieb, 1958; Bañesco, 1967; Кобякова, Долгопольская, 1969; *C. aestuarii* Manning, Holthuis, 1981; Holthuis, 1987. Личинки: *Carcinus maenas* Lebour, 1928; Kurian, 1956; Bourdillon-Casanova, 1960; *C. mediterraneus* Макаров, 1976.

Названия ФА О: Mediterranean shore crab (англ.), Crab vert de la Mediterranee (dpp.), Cangre o mediterráneo (исп.).

В бывшем СССР, Румынии и Болгарии известен под названием «травяной краб». Название «эстуарный краб» было предложено (Manning, Holthuis, 1981) на основании широкого распространения этих животных в Венецианской лагуне, где они издавна имели промысловое значение.

Карапакс уплощенный, поверхность с мелкими гранулами, неравномерно распределенными; ширина немного превышает длину. Передний край с тремя тупыми лопастеобразными шипами, средний из которых немного длиннее боковых. Глазные орбиты с выемками на верхнем и нижнем краях. Переднебоковые края карапакса короче заднебоковых и вооружены пятью широкими шипами (включая внешнеорбитальные), направленными

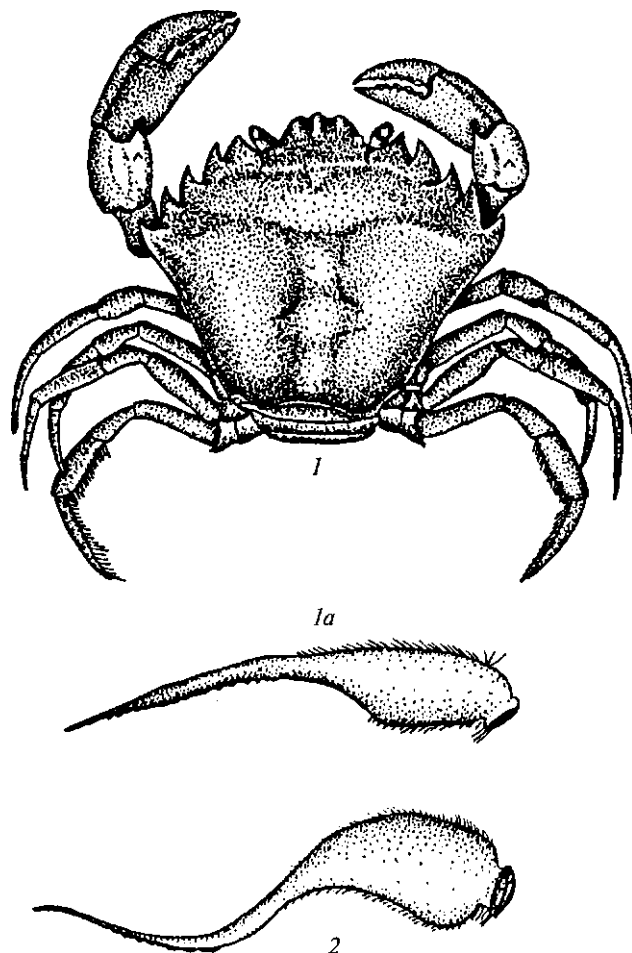


Рис. 200. *Carcinus aestuarii*:
1 — общий вид, 1a — гонопод, 2 — гонопод *Carcinus maenas*

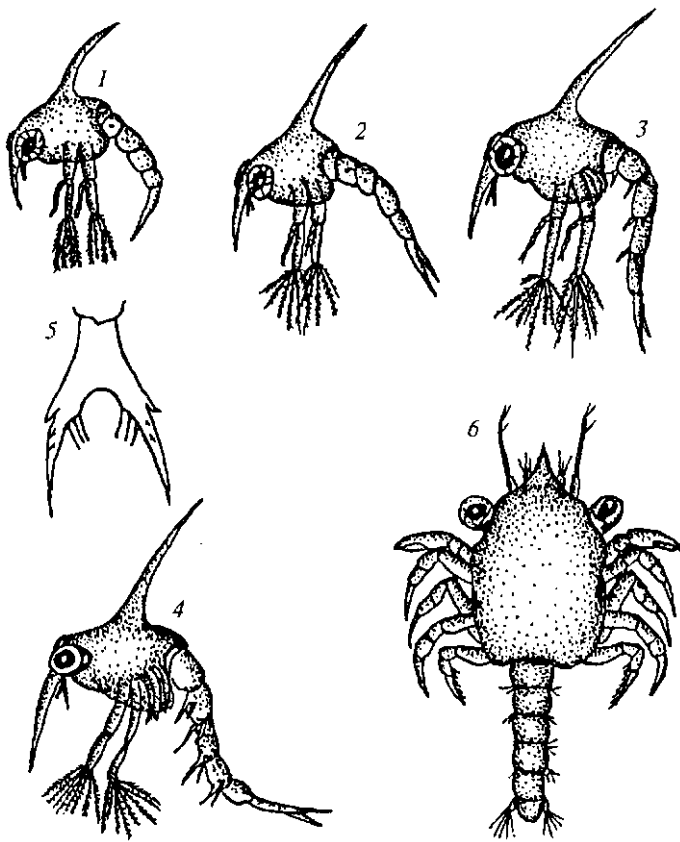


Рис. 201. Личинки *СагстиБ аевШапг*:
1—4 — общий вид зоеа-1—4; 5 — тельсон зоеа-1; 6 — мегалопа

вперед; заднебоковые края гладкие, вдоль заднего края тянется линия, образованная мелкими гранулами. Во внутреннюю щель орбиты проходит стебель первой антенны с длинным концевым жгутом. Мерусы максилл немного больше в длину, чем в ширину. Третья пара максиллопед не выступает за ротовой край. Первая пара переопод массивная, немного асимметрична, с большими молярообразными выступами на неподвижном дактилусе, который короче ладони с выраженными продольными ребрами на верхнем крае; на переднем верхнем крае карпуса с внутренней стороны имеется острый крупный шип; остальные переоподы относительно, тонкие, третья пара наиболее длинная, самая короткая — четвертая. Дактилусы и проподусы последних двух пар переопод уплощены и обрамлены длинными щетинками, дактилусы последней пары ланцетовидные и приобретают форму весла.

Абдомен самца образует равнобедренный треугольник, у самок он заканчивается овалом. Гonoподы самца прямые и располагаются параллельно по отношению друг к другу.

О к р а с к а. Встречаются особи грязно-желтого цвета, но в основном преобладают животные с зеленоватым оттенком, темно-коричневые, иногда бутылочного цвета.

Максимальная ширина карапакса 7,9 см при длине 6,2 см.

Л и ч и н к и (зоеа). Четыре личиночные стадии. Карапакс гладкий, вооружен дорсальным и рoстральными шипами, латеральные шипы отсутствуют. Дорсальный шип превышает длину карапакса, рoстральный

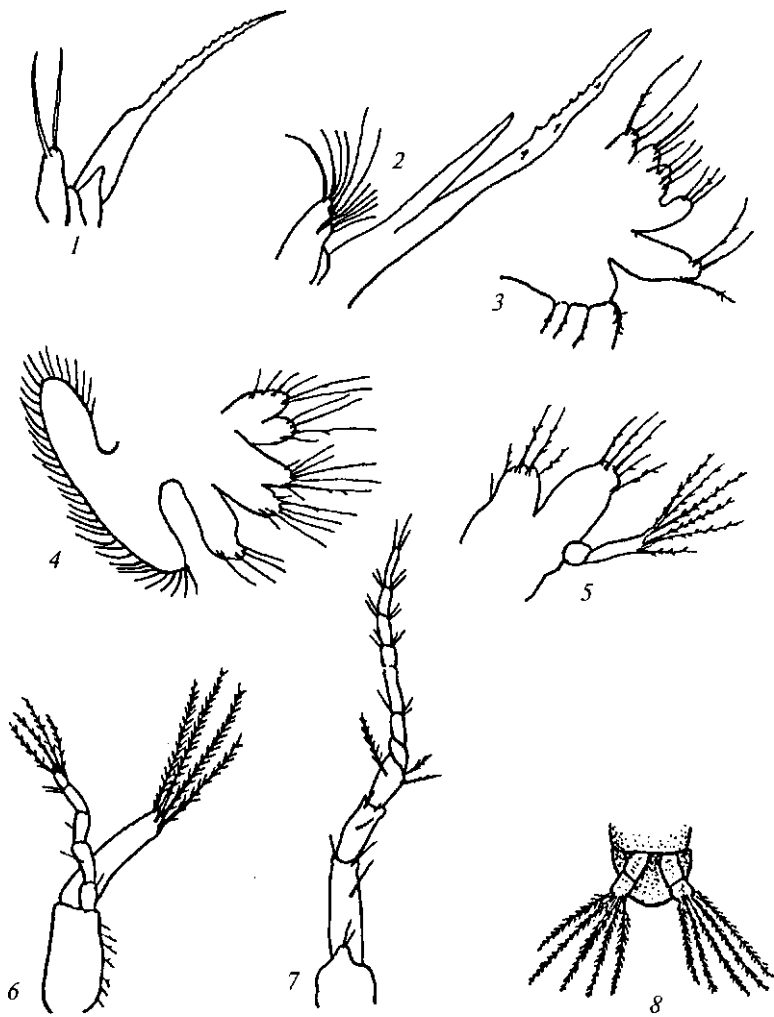


Рис. 202. Придатки тела личинок *Сagittiv aevШагг*:
 1 — первая и вторая антенны зоеа-1; 2 — первая и вторая антенны зоеа-4;
 3 — вторая максилла зоеа-1; 4 — вторая максилла зоеа-4; 5 — первая максилла зоеа-1; 6 — первая максиллопеда зоеа-1; 7 — антенна мегалопы; 8 — тельсон мегалопы

короче на первых двух стадиях, затем почти равняется длине карапакса. Глаза в начале развития не выдаются из орбит, глазной стебелек определяется у личинок третьей стадии. Первая пара антенн первых зоеа короткая, с двумя длинными чувствительными щетинками, количество которых увеличивается до 11 в конце метаморфоза. Вторая пара антенн в виде коротких жгутов, достигающих $1/3$ длины роострума; эндоподит появляется у особей третьей стадии, в конце метаморфоза он достигает $2/3$ длины жгута, снабженного небольшим количеством шипов в проксимальной части. Первая пара максилл с двучленистым эндоподитом, вооруженным шестью перистыми щетинками; на базисе и коксе имеется по четыре (иногда пять) щетинки, в конце метаморфоза их количество увеличивается. Вторая пара максилл снабжена пластинчатым экзоподитом, вооруженным щетинками, количество которых увеличивается после каждой линьки от 6 до 38. Первая пара максиллопед состоит из пятичленистого эндоподита, последний членик которого заканчивается четырьмя

щетинками, и одночленистого экзоподита, вооруженного четырьмя перистыми щетинками на первой стадии, шестью такими же щетинками на второй стадии и восемью на двух последних стадиях. Зачатки переопод появляются у зоэа третьей стадии, в конце метаморфоза они достигают средней части максиллопед.

Абдомен состоит из пяти сегментов и тельсона. Второй и третий сегменты у первых двух стадий имеют латеральные бугорки, которые в конце метаморфоза остаются только на втором сегменте. Тельсон снабжен тремя парами латеральных шипов у особей первой стадии и одной парой шипов у зоэа четвертой стадии. Зачаточные плеоподы появляются у личинок третьей стадии.

Длина зоэа 0,8—2,4 мм.

Мегалопа характеризуется относительно гладким карапаксом, бугорки на котором слабо выражены. Рострум широкий у основания, выдается вперед и заостренный на конце. Жгуты антенн развиты, три их первых членика удлинены. Все переоподы, за исключением первой пары, снабжены рудиментарными шипами. Клешни хорошо развиты.

Абдомен состоит из шести сегментов, последний из которых закруглен на дистальном конце. Все плеоподы хорошо развиты, двуветвистые, последняя пара вооружена пятью длинными перистыми щетинками. Особи на стадии мегалопы плавают передним отделом вперед, во время опасности абдомен резко сокращается и животное толчкообразно движется назад.

Длина мегалопы 2,4—2,8 мм.

Распространение и экология. Вид встречается в прибрежной зоне всех морей Средиземноморского бассейна, в Черном и Азовском морях. Обычно большие концентрации образует в литоральной, сублиторальной зоне и в лагунах. По данным ФАО, в 1983 г. промыслом было добыто около 731 т этих животных. В одном из прудов лагунного типа на побережье Франции биомасса может достигать 189 кг/га (Do Chi, Lasserre, 1974). В Азовское море проник в 1972 г. В Черном море *S. aestuarii* встречается практически у всех побережий, наибольшей численности до 70-х годов достигал в северо-западной части, где частично был объектом кустарного промысла и иногда употреблялся в пищу.

Яйценосных самок мы находили в Одесском заливе уже в мае, где они присутствовали в прибрежной полосе на протяжении всех летних месяцев. В районе Тендровской косы яйценосные самки были найдены в июне — июле, в августе — у побережья Крыма и Кавказа, в начале октября — у мыса Северный (вблизи Одессы). Среди доставленной на Одесский агаровый завод филофоры икроносные самки были найдены в декабре.

Личинки, выловленные с помощью планктонно-нейстонного трала, встречались во всех исследуемых районах Черного моря, в его открытых лиманах и заливах на всех стадиях развития.

В северо-западной части Черного моря у поверхности воды обнаруживали единичные экземпляры личинок уже в середине мая. В это время присутствовали особи как на первой, так и на второй стадии развития. Учитывая, что метаморфоз личинок *S. aestuarii* длится сравнительно небольшой период времени — личинки на первой стадии развития существуют не более 14 сут (Чернявский, 1884), — можно предположить, что выклев личинок из яиц может происходить в конце апреля и продолжаться в мае.

Многолетние наблюдения дают основания полагать, что у *S. aestuarii* имеется два пика размножения: первый — в июне, второй — в августе. Это предположение основано на том, что в эти месяцы наблюдается наибольшее количество личинок на ранних стадиях развития. Кривая, по-

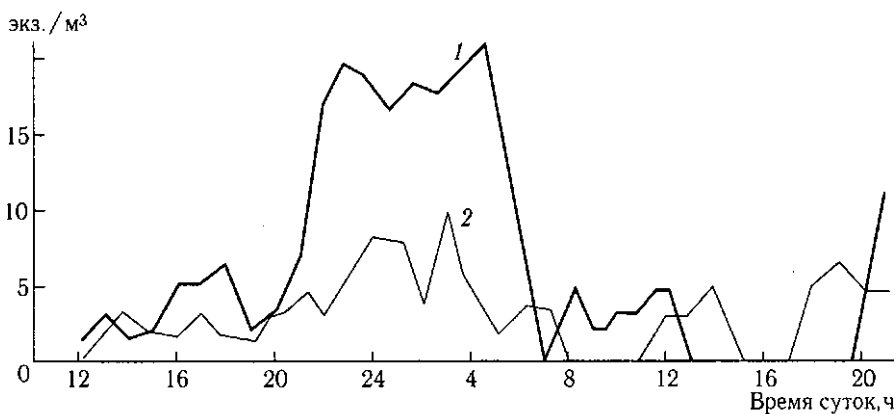


Рис. 203. Суточная динамика численности (экз./м³) личинок Сакстив аевШагп у поверхности воды:
/ - 0-5, 2 - 5-25 см

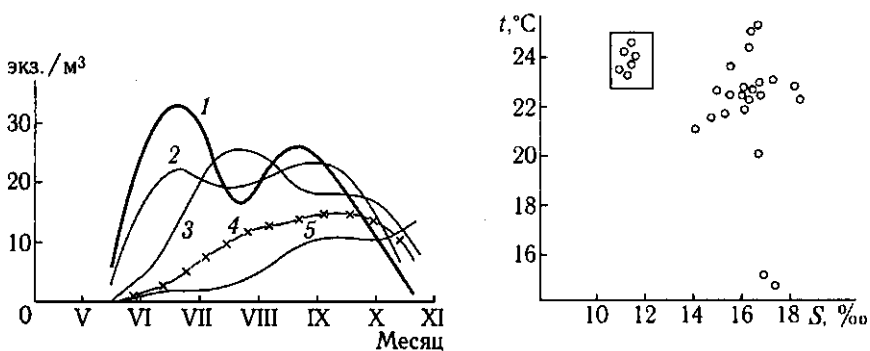


Рис. 204. Динамика численности (экз./м³) различных стадий личинок Саксшда ае&иапг в северо-западной части Черного моря.
Стадии развития: 1 — I, 2 — II, 3 — III, 4 — IV, 5 — мегалопа

Рис. 205. ? , ^-диаграммы встречаемости личинок СакстиБ аеБШаги в Черном и Азовском морях

строенная по материалам, собранным в 1969 г. в северо-западной части Черного моря, имеет две вершины, соответствующие июню и августу (рис. 204). Количество личинок резко сокращается в осенние месяцы, что свидетельствует об уменьшении интенсивности размножения.

Личинки на второй стадии развития также имеют два пика численности — в июне и августе, но их количество значительно меньше, чем на первой стадии.

Особи на третьей стадии начинают появляться только в июне с максимумом численности в июле, после чего их количество в нейстоне постепенно уменьшается до 9 экз./м³ в октябре.

Личинки на четвертой стадии развития появляются в июле, численность у поверхности воды стабильна на протяжении всего лета и осени.

Мегалопа встречается с июня по октябрь включительно. В летние месяцы особи на этой стадии попадают в незначительном количестве, начиная с августа численность несколько возрастает до максимума в октябре. В декабрьских сборах 1969 г. личиночные стадии С. аевгиагн в приповерхностных горизонтах воды отсутствовали даже у берегов Кавказа.

Многочасовая станция, выполненная в период с 20 по 21.VIII 1969 г. в западной половине Черного моря, показала, что у личинок *S. aestuarii* существуют суточные миграции. При облове планктонно-нейстонной сетью ночные пробы оказались значительно богаче дневных. Так, если в дневных сборах в слое 0—5 см (рис. 203) численность личинок варьировала в пределах 2—6 экз./м³ или в некоторых наблюдениях они отсутствовали вовсе (с 14.00 до 16.00, с 18.00 до 19.00), то с наступлением темноты они становились постоянными обитателями верхних слоев пелагиали, где численность могла достигать 23 экз./м³. Максимальная численность личинок в нижележащем горизонте 5—25 см не превышает 10 экз./м³ ночью, днем численность может быть еще меньшей или личинки в уловах отсутствуют, как это наблюдалось с 8.00 до 10.00, с 10.00 до 12.00 и в 16.00.

Таким образом, очевидно, что личинки *S. aestuarii* днем рассеиваются в толще воды, а ночью концентрируются у поверхности.

Как уже отмечалось, из всех исследуемых участков моря в количественном отношении наиболее богатой личинками *S. aestuarii* была северо-западная часть Черного моря. В этом районе в летние месяцы личинки присутствовали на всей акватории, хотя отдавали явное предпочтение прибрежным участкам. Так, в конце июля 1967 г. на одной из станций, выполненной в море у Сухого лимана на расстоянии 2 мили от берега, было обнаружено массовое скопление личинок у поверхности воды, где их численность достигала 638 экз./м³.

Станции, выполненные в Днепровско-Бугском лимане, показали, что личинки *S. aestuarii* опресненных участков избегают. В этом водоеме, а также в приустьевой зоне моря в слое нейстона не обнаружено ни 1 экз. личинок десятиногих раков, в то время как на акваториях с соленой водой личинки присутствовали.

Отношение личинок *S. aestuarii* к солености и температуре воды показано на рис. 205.

РОД *LIOCARCINUS STIMPSON*, 1871 - ЛИОКАРЦИНУС

Syn.: Portunus Fabricius, 1814; Macropipus Prestandrea, 1833.

Ширина карапакса превышает длину, лобная часть выступает за уровень орбит, прямая, делится на дольки или с небольшими зазубринами. Переднебоковой край вооружен пятью шипами. Дорсальные края орбит с двумя вырезками, вентральные края узкие, с V-образными вырезками. Базальный членик второй пары антенн едва соприкасается с передним или неподвижный. Третья пара максиллопед прикрывает эпистом не полностью. Первая пара переопод асимметрична и немного короче остальных переопод; мерусы их без вентральных шипов на конце, карпусы вооружены большими внутренними шипами, проподусы имеют несколько продольных килей на внешних краях, дактилусы обычно с тремя дорсальными гребнями. Дактилусы второй—четвертой пар переопод удлиненные, слегка изогнуты и снабжены продольными бороздками. Дактилусы последних переопод расширены и приспособлены для плавания.

Как установлено (Manning, Holthuis, 1981), представители рода *Liocarcinus* отличаются от представителей рода *Macropipus* некоторыми значительными морфологическими признаками: строением вентрального края орбит, орнаментом переопод и др.

Представители рода Глосагстш обитают преимущественно в морях Средиземноморского бассейна, где имеется 8 видов. В Черном море обитает 2 вида¹.

Таблица для определения видов рода БюсагстиБ

- 1(2). Лобный край карапакса без шипов, слегка выпуклый, с бахромой щетинок **Б. агсиат**[^]
 2(1). Лобный край карапакса вооружен шипами, щетинки на нем отсутствуют **Б. уепнаИв**

Л и ч и н к и (зоэа):

- 1(2). Ростральный шип карапакса превышает его длину. Шиловидные отростки антенн достигают половины рострального шипа . . . **Б. агсиагш**
 2(1). Ростральный шип карапакса равен или немного длиннее карапакса. Шиловидные отростки антенн почти равны длине рострального шипа **Б. уепнаИв**

М е г а л о п а :

- 1(2). Высота карапакса почти равняется ширине, лобный край узкий, рострум лишь немного наклонен вниз. Жгутик антенны состоит из семи сегментов **Б. агсиатдк**
 2(1). Карапакс уплощенный, лобный край широкий, рострум наклонен вниз почти под прямым углом. Жгутик антенны состоит из восьми члеников **Б. уепна**[^]

Liocarcinus arcuatus Leach, 1814 — лиокарцинус радужный
(рис. 206-208)

Syn.: *Liocarcinus arcuatus rondeleti* Risso, 1816; *Portunus emarginatus* Leach, 1815; *Portunus arcuatus* Чернявский, 1884; *Macropipus arcuatus* Leach, 1814; *Baëscio*, 1967; Кобякова, Долгопольская, 1969; *Liocarcinus arcuatus* Holthuis, 1987.

Н а з в а н и я Ф А О: *Arched swimming crab* (англ.), *Etrille arquee* (фр.), *Sancgrejo* (исп.).

Карапакс выпуклый, ширина лишь немного превышает длину, поверхность с мелкими гранулами и короткими щетинками. Лобный край прямой, слегка выпуклый, без шипов, заканчивается слегка волнистой линией и имеет бахрому щетинок. Переднебоковой край с пятью шипами (включая наружноорбитальный), четвертый из которых самый короткий. Нижний край орбит вогнут и закруглен. Вторая пара антенн расположена в желобках, лежащих почти параллельно лобному краю. Третья пара максиллопод характеризуется мерусами с косыми передними краями. Первая пара переопод немного асимметрична, почти такой же длины, как остальные переоподы; карпусы с внутренней стороны вооружены сильными шипами, проподусы — двумя продольными киями, верхний из которых заканчивается коротким шипом. Дактилусы второй—четвертой пар переопод длинные, слегка изогнуты, с продольными бороздками. Последняя пара переопод снабжена листовидно расширенным с гладкой поверхностью дактилусом, по краям которого расположены обильные щетинки. Абдомен самца с почти прямыми краями. Гоноподы с перистыми щетинками на внешнем крае, заканчиваются областью с шиповатой поверхностью.

¹ Существование в Черном море *Macropipus* (*Liocarcinus*) *depurator* (Кобякова, Долгопольская, 1969) нуждается в уточнении.

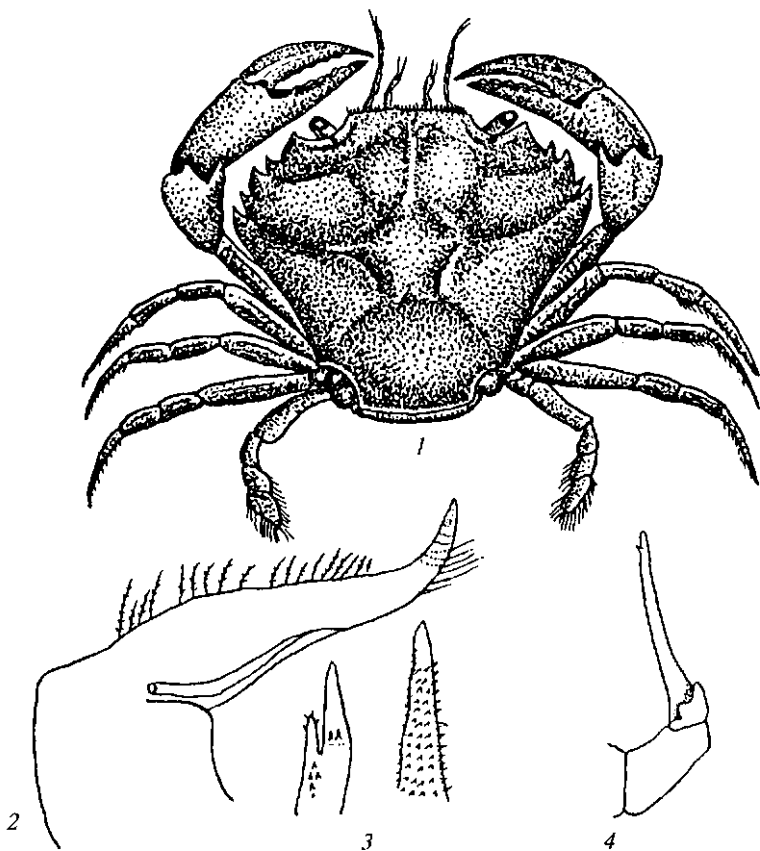


Рис. 206. Бюсагстш агсиагиз:

1 — общий вид, 2 — гонопод, 3 — дистальные концы гонопода, 4 — вторая плеопода

Окраска. Нижняя часть карапакса цвета слоновой кости. С дорсальной стороны карапакс темно-коричневый, встречаются особи кирпичного цвета, в районе филлофорного поля — красно-вишневые.

Максимальная ширина карапакса самцов 3,2 см, самок — 2,9 см.

Личинки (зоэа). В процессе метаморфоза зоэа проходят четыре линьки. Карапакс со слегка складчатой поверхностью, дорсальный шип утолщен у основания, прямой или немного изогнут, превышает длину карапакса; роstralный шип слегка изогнут в дистальной части, длиннее карапакса. Латеральные шипы короткие. Первая пара антенн не сегментирована, заканчивается двумя чувствительными щетинками в начале развития, в конце метаморфоза количество щетинок увеличивается до шести и появляется зачаток наружного жгута. Вторая пара антенн имеет шиловидные отростки, которые короче роstralного шипа у особей первой стадии и достигают середины этого шипа на четвертой; экзоподиты развиты уже в начале метаморфоза, в конце лишь на 1/3 короче шиловидного отростка. Первая пара максилл с двулопастным эндоподитом и двучленистым экзоподитом. Первая максиллопеда в начале развития состоит из базального членика, вооруженного двумя щетинками, экзоподита с четырьмя плавательными щетинками и пятичленистого эндоподита; в конце метаморфоза экзоподит с восьмью щетинками. Вторая пара максилл имеет трехчленистый эндоподит, экзоподит с четырьмя (в начале метаморфоза) или десятью

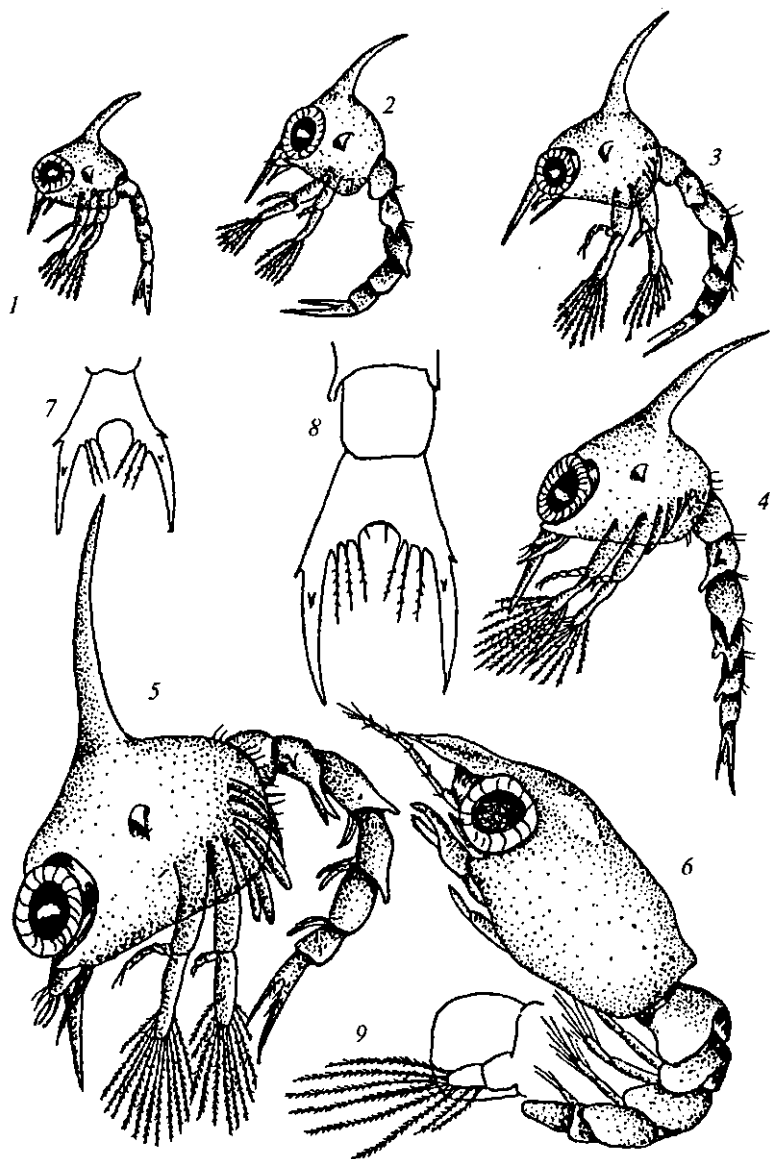


Рис. 207. Личинки Бюсагшш агсиаШв:
 1—5 — общий вид зоа-1—5; 6 — мегалопа; 7 — тельсон зоа-1;
 8 — тельсон зоа-5; 9 — тельсон мегалопы

(у зоа четвертой стадии) щетинками. Переоподы появляются на третьей стадии развития, причем первая пара с зачаточной клешней.

Абдомен на первой стадии состоит из пяти сегментов и тельсона, на второй стадии добавляется еще один сегмент. На втором—пятом сегментах имеются щетинки. Тельсон с двумя латеральными и одним дорсальным шипами, количество латеральных шипов уменьшается до одного на второй и всех последующих стадиях. Задний край тельсона с четырьмя парами щетинок.

Длина зоа 1,3—2,7 мм.

Мегалопа. Карапакс утолщенный, дорсальная поверхность с двумя бугорками, расположенными в средней части, имеется также пара латеральных бугорков; лобный край узкий. Первая пара антенн состоит из трех-

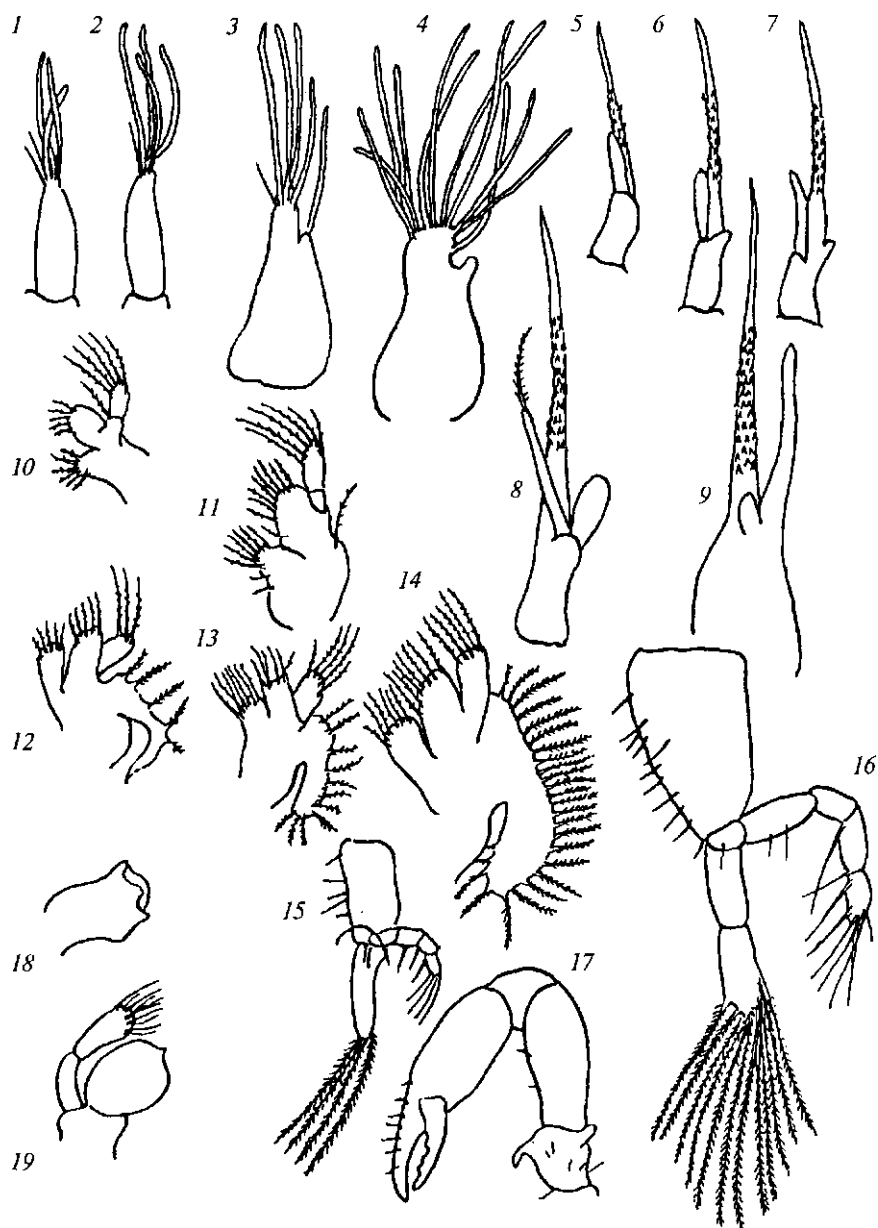


Рис. 208. Придатки тела личинок *Biosagittis agsiag*.ш:
 1—3 — первая антенна зоэа-1—3; 4 — первая антенна зоэа-5; 5—9 — вторая антенна зоэа-5; 10 — первая максилла зоэа-1; 11 — первая максилла зоэа-5; 12 — вторая максилла зоэа-1; 13 — вторая максилла зоэа-3; 14 — вторая максилла зоэа-5; 15 — первая максиллопеда зоэа-5; 16 — вторая максиллопеда зоэа-5; 17 — первая переопода мегалопы; 18 — мандибула зоэа-1; 19 — мандибула мегалопы

членистого эндоподита и семичленистого жгута. Мандибула с двучленистым щупиком. Первая пара максилл состоит из двучленистого эндоподита и экзоподита, снабженного многочисленными краевыми щетинками; экзоподит имеет пять щетинок на проксимальном конце, эндоподит не сегментирован. Вторая пара максилл снабжена двучленистым экзоподитом и четырехчленистым эндоподитом, которые вооружены терминальными щетинками. Эндоподиты третьей пары максиллопед с длинными члениками.

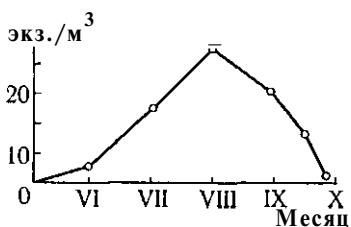


Рис. 209. Динамика численности (экз./м³) личинок *Liosarcinus arguatus* в верхних слоях воды оз. Донузлав

Абдомен состоит из шести сегментов, сегменты со второго по пятый имеют вздутия у заднебоковых краев. Последний сегмент закруглен на конце, его дорсальная поверхность с двумя парами щетинок.

Длина мегалопы 2,6—3,2 мм.

Распространение и экология. Вид встречается у побережья Атлантического океана от берегов Норвегии до Марокко, в Средиземном, Адриатическом и Черном морях. Обычно встречается на глубине 3—70 м.

В Черном море *L. arguatus* известен у побережья Румынии, в северо-западной части на всей ее акватории, у берегов Крыма и Кавказа. У побережья Румынии икроносные самки встречались в июле (Vasesco, 1967), на других участках моря они попадались с апреля по август (Зернов, 1913).

Изучая распределение личинок крабов рода *Liosarcinus* в водах Средиземного моря с помощью десятиярусной планктонно-нейстонной сети, Ж. Шампалбер (Champalbert, 1971) пришла к выводу, что они приурочены к верхнему биотопу пелагиали и относятся к ночному гипонейстону. Появление личинок *L. arguatus* в планктоне Севастопольской бухты (Долгопольская, 1948) наблюдается в июле, они встречаются по сентябрь включительно, причем во все эти месяцы в планктоне попадались личинки первой стадии.

В нашем материале появление личинок на первой стадии развития наблюдалось в начале июля у Тендровской косы (со стороны моря). В этот период года их количество в слое воды 0—45 см не превышало 2 экз./м³ (рис. 209). Начиная с июля личинки встречались на всех стадиях зоза. В северо-западной части моря наибольшее количество личинок *L. arguatus* отмечалось в августе. В этом месяце их численность может достигать 23 экз./м³, в октябре они полностью исчезают из приповерхностного слоя пелагиали.

Наибольшие скопления личинок *L. arguatus* мы наблюдали в конце августа в оз. Донузлав (Крым) (ночная проба), где в слое 0—45 см численность достигала 278 экз./м³. Эта станция была расположена у самого канала, соединяющего озеро с морем (табл. 26).

Мегалопа *L. arguatus* у поверхности воды встречалась преимущественно во время сумерек, очень непостоянно, во всех исследуемых участках моря. Наибольшее количество их наблюдалось в ночных ловах у Севастополя в августовских сборах — до 28 экз./м³.

Таблица 26

Распределение личинок *БюсагшиБ агсиаЦк* по горизонтам лова и стадиям развития у поверхности воды в оз. Донузлав

Стадия развития	0 — 5 см		5 — 25 см		25 — 45 см	
	Численность, экз./м³	Улов в слое 0 — 45 см, %	Численность, экз./м³	Улов в слое 0 — 45 см, %	Численность, экз./м³	Улов в слое 0 — 45 см, %
Первая	23,3	19,1	18,1	19,4	4,2	6,6
Вторая	11,4	9,2	19,3	19,4	16,5	28,1
Третья	45,2	37,5	41,2	41,8	23,1	38,2
Четвертая	34,9	29,2	15,1	15,2	16,4	27,1
Мегалопа	6,3	5,0	14,3	4,2	0	0

Liocarcinus vernalis Risso, 1816 — лиокарцинус верналис
(рис. 210-212)

Сын.: *Portunus lividus* Leach, 1814; *P. holsatus* Rathke, 1837; Чернявский, 1884; Зернов, 1913; Ляхов, 1940; *Macropipus depurator* Bulgurcov, 1937; Vascesco, 1967; Кобякова, Долгопольская, 1969; *Liocarcinus vernalis* Holthuis, 1987. **Личинки:** *Macropipus holsatus*.

Названия ФА О: Smooth swimcrab (англ.), Etrille lisse (фр.), Sangrejo costero (исп.).

Карапакс выпуклый, поверхность гладкая со слабовыраженными бороздками. Лобный край лишь немного выступает впереди глаз и вооружен тремя треугольными достаточно острыми шипами, расположенными почти на одной линии. Орбитальный медиальный угол удален. Переднебоковой край вооружен пятью шипами (включая наружный орбитальный), направленными вперед и мелкозубренными. Ротовая пластинка ромбовидной формы. Максиллы снабжены мерусами со сплюсненными передними краями. Переоподы первой пары имеют ладонь с гладким гребнем и бороздками, гребень имеется также на неподвижном пальце; карпус с двумя шипами на наружном крае. Вторая—четвертая пары переопод одинаковой длины, пятая несколько короче, снабжена овальными дактилусами, закругленными на проксимальном конце; проподусы с гребнями.

Окраска. Карапакс пепельно-зеленоватый с верхней стороны, нижняя поверхность беловатая, глянцевая.

Максимальная ширина карапакса самцов 39 мм.

Личинки (зоэа). Карапакс гладкий, снабжен дорсальным, ростральным и двумя латеральными шипами. Дорсальный шип тонкий, изогнут на-

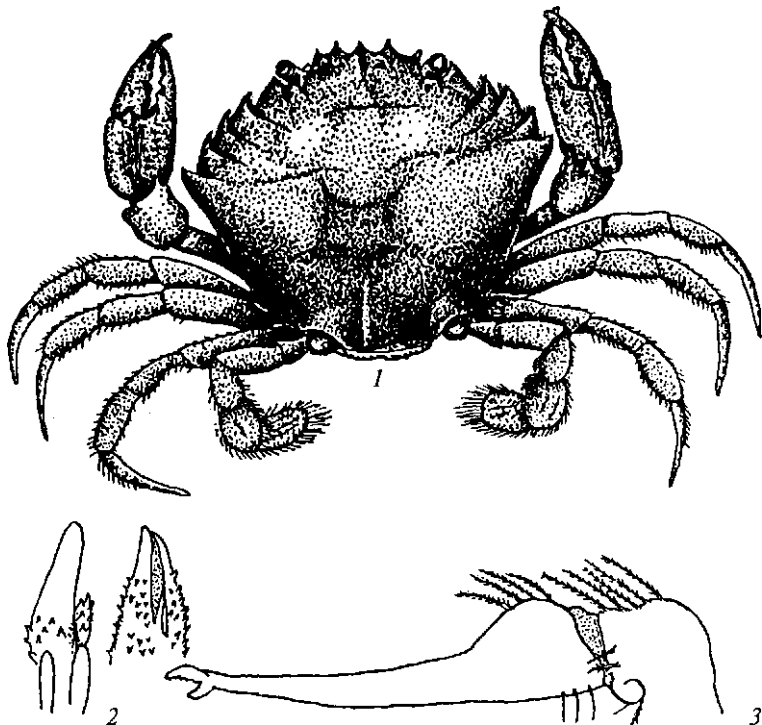


Рис. 210. *Liocarcinus vernalis*:

1 — дорсальный вид, 2 — дистальные концы гонопод, 3 — вторая плеопода

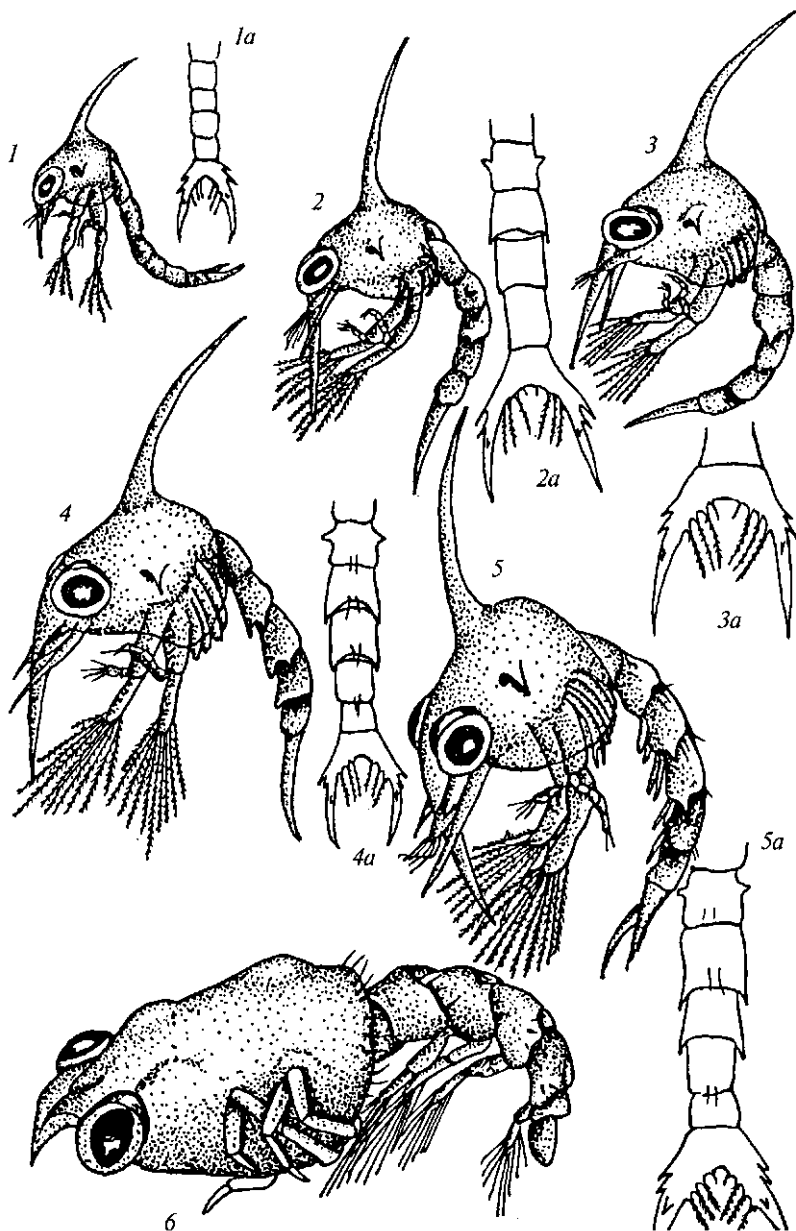


Рис. 211. Личинки *Liocarcinus vernalis*:
 1—5 — общий вид зоеа-1—5; 1a—5a — abdomen зоеа-1—2; 6 — мегалопа

зад и превышает длину карапакса, рostrальный короче карапакса, латеральные совсем короткие. Глаза вначале на коротких глазных стебельках, затем последние удлиняются. Первая пара антенн несегментирована, с двумя-тремя чувствительными щетинками, имеются дополнительные простые щетинки. Шиловидные отростки второй пары антенн примерно такой же длины, как рostrальный шип, или (в конце метаморфоза) почти достигают его длины, эндоподиты 1/2 длины рostrальных отростков, экзоподит у особей четвертой стадии лишь на 1/3 короче отростков. Вторая пара максилл с двулопастным эндоподитом, вооруженным восьмью щетинками, экзоподит с 11 щетинками; в конце метаморфоза количество щетинок на эндоподите возрастает до 15—16, на экзоподите — до 26. Первые максиллопеды с

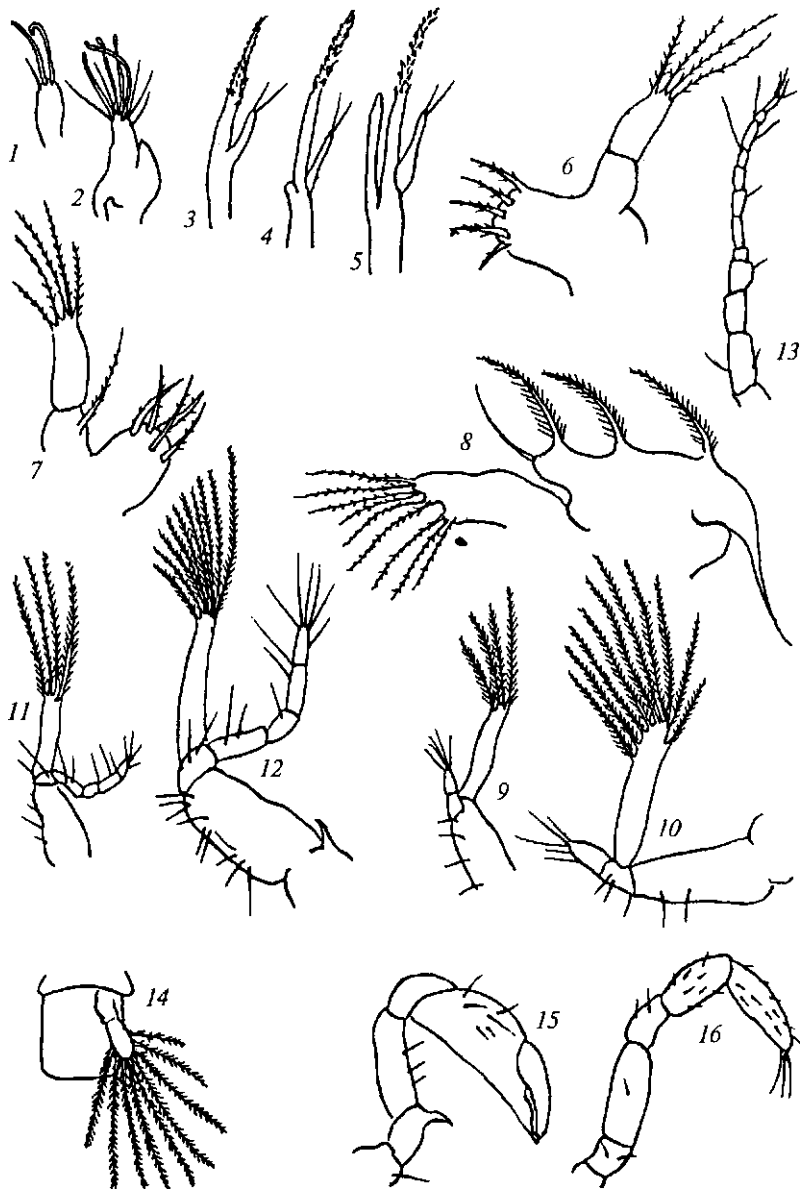


Рис. 212. Придатки тела личинок *Uosagcipiv ueta* Нв:

1 — первая антенна зоэа-1; 2 — вторая антенна зоэа-5; 3 — вторая антенна зоэа-1; 4 — вторая антенна зоэа-2; 5 — вторая антенна зоэа-5; 6 — первая максилла зоэа-1; 7 — первая максилла зоэа-5; 8 — вторая максилла зоэа-5; 9 — первая максиллопеда зоэа-1; 10 — первая максиллопеда зоэа-5; // — вторая максиллопеда зоэа-1; 12 — вторая максиллопеда зоэа-5; 13 — антенна мегалопы; 14 — тельсон с уropодами мегалопы; 15 — первая переопода мегалопы; 16 — пятая переопода мегалопы

пятичленистым эндоподитом и нечленистым экзоподитом, вооруженным четырьмя плавательными щетинками у особей первой стадии, в конце метаморфоза количество плавательных щетинок увеличивается до десяти; базальный членик широкий и также вооружен щетинками (двумя у первой стадии и четырьмя у последней). Вторая пара максиллопед хорошо развита на всех стадиях и в общих чертах напоминает строение первой пары, однако эндоподит состоит из трех члеников. Зачаточные переоподы появляются лишь у личинок второй стадии, более развиты они в конце метаморфоза.

Абдомен состоит из пяти сегментов и тельсона у личинок первой стадии. Заднебоковые отростки абдоминальных сегментов угловатые, имеются шипы на третьем сегменте. На тельсоне имеются все три латеральных шипа, и в процессе метаморфоза не наблюдается их редукция; внутренних отростков на тельсоне три-четыре пары у личинок первой стадии, в конце метаморфоза — десять.

Длина зоза 1,1—2,3 мм.

Мегалопа. Карапакс умеренной ширины, несколько уплощен, имеет два бугорка позади глазных орбит и пару бугорков в задней части; передний край широкий, задний окружен щетинками, его латеральные края круто сходятся. Первая пара антенн в виде трехчленного отростка с многочисленными, расположенными пучками, чувствительными щетинками на дистальных концах. Вторая пара антенн имеет восьмисегментный жгут (эндоподит) и обычный пластинчатый экзоподит. Первая пара максилл состоит из двучленного эндоподита и пластинчатого экзоподита, снабженного многочисленными мелкими шипиками и щетинками. Экзоподит второй пары максилл вооружен более чем 40 краевыми щетинками. Первая пара максиллопед имеет экзоподит с четырьмя щетинками в проксимальной части и редуцированный несегментированный эндоподит. Экзоподит второй максиллопеды двучленистый, вооружен пятью щетинками на дистальном конце; эндоподит состоит из четырех члеников. Все переоподы хорошо развиты: первая пара с нормальными клешнями, на коксах второй—четвертой пар имеются развитые шипы. Дактилусы последней пары переопод расширены, уплощены, однако их длина в 4 раза превышает ширину.

Абдомен состоит из шести сегментов, на втором—пятом имеются заднебоковые расширения. Тельсон почти квадратный, задний край с небольшими закруглениями. На последней плеоподе имеется девять щетинок.

Длина мегалопы 2,1—2,4 мм.

Распространение и экология. Вид встречается в северо-восточной части Атлантического океана от Исландии и Лофотенских островов до Канарских островов, Средиземного, Эгейского и Черного морей. В Черном море обитает преимущественно в прибрежной зоне на глубине до 40 м при солености свыше 10 ‰. В северо-западной части моря *Б. уегпаИв* предпочитает песчаный фунт, но встречается на илистом ракушечнике в верхней литорали (Арнольди, 1949). По наблюдениям С.М. Ляхова (1940), у Карадага икроносные самки встречаются с мая по декабрь. Личинки в планктоне Каркинитского залива преобладали среди других личинок крабов в поверхностных слоях с максимумом в мае, формы на стадии мегалопы встречались в слое воды 15—20 м в мае — июне (Никитин, 1929).

В наших сборах *Б. уегпаИв* в единичных экземплярах наблюдались почти во всех исследуемых районах: у крымского берега Каркинитского залива, у Южного берега Крыма и в районе Карадага, а также у берегов Кавказа. Он занимал упомянутые выше биотопы и встречался также среди мелких камней, обросших водорослями. Личинки в ловах планктонно-нейстонными сетями попадались на всей акватории северо-западной части Черного моря, у берегов Болгарии и Румынии, у Крыма и Кавказа. Распределение их в толще воды сходно с таковым уже упомянутого вида *Б. агсиагш*.

**СЕМЕЙСТВО РОТАМОМБАЕ ОКТМАЯ,
1896 - ПОТАМОНИДЫ**

Представители семейства исключительно вариабельны по форме тела, ширина карапакса всегда превышает длину. Лобный край карапакса широ-

кий, боковые края закруглены. Антеннулы расположены горизонтально под лобным краем. Первая пара переопод асимметрична.

Представители семейства широко распространены в континентальных водоемах. В районах, примыкающих к Черному морю, Ротатоша'е представлено 1 родом.

РОД РОТАШЖ 8АУП>Ю1, 1816 - ПОТАМОН

8уп.: Тпфгшва ЫгеШе, 1819.

Карапакс закруглен, вытянут в ширину в хорошо выраженной гастральной области и закруглен в задней части. Лобный край прямой и вместе с орбитами достигает 2/3 наибольшей ширины карапакса. Глазные стемпельки укладываются в широкие овальные орбиты, лишенные вырезков по краям, жгутики второй пары антенн — во внутренние щели этих орбит. Мерусы третьей пары максиллопед имеют четырехугольную форму. Первые переоподы слегка асимметричны, с выпуклыми поверхностями; дактилусы заострены на дистальных концах и с мелкими остроконечными бугорками на внутренних.

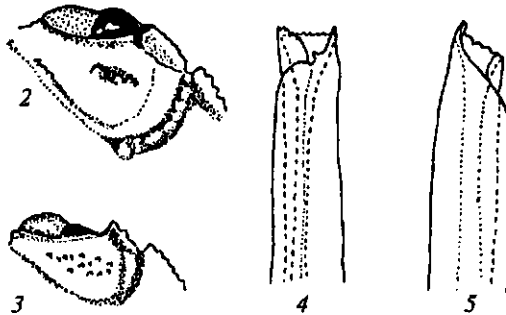
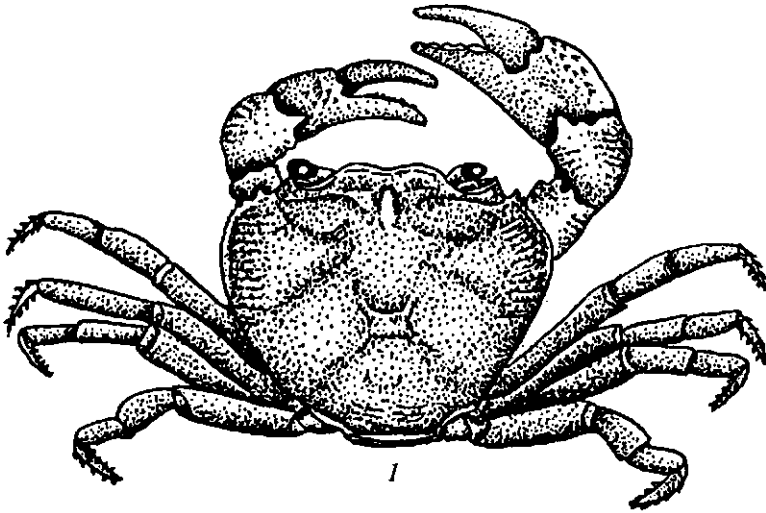


Рис. 213. РсЛатоп гаипсит:

1 — дорсальный вид; 2, 3 — суборбитальное поле (особи разного размера); 4, 5 — апикальные части второй пары плеопод (2-5— по Я.И. Старобогатову, С.В. Василенко, 1970)

Представители рода *Potamon* широко распространены в Северной Африке, в Европе, Передней и Средней Азии. В Средиземноморье и Передней Азии насчитывается 16 современных и 4 вымерших вида (Старобогатов, Василенко, 1979). На территории бывшего СССР крабы, относящиеся к роду *Potamon*, встречаются в Крыму и Закавказье. Доказано (Старобогатов, Василенко, 1979), что род *Potamon*, ранее представленный 1 видом *Potamon potamios*, в настоящее время подразделяется на 7 видов, обитающих в разных регионах: *Potamon turkestanicum* Pretzman, 1962 (Туркменистан), *P. zarudnvi* Starobogatov et Vasilenko, 1979 (Большой Балхан, Туркменистан), *P. transcasicum* Pretzmann, 1962 (Копет-Дар), *P. magnum* Pretzmann, 1962 (в бассейне р. Араке, Азербайджан), *P. ibericum* (в бассейне р. Куры; в реках, текущих на юг и восток с восточной части Большого Кавказа; в реках, впадающих в южную часть Каспийского моря), *P. albanicum* Starobogatov et Vasilenko, 1979 (Грузия), *P. tauricum* Czerniavsky, 1884 (в пределах Украины отмечен в Крыму).

Potamon tauricum Czerniavsky, 1884 — потамон таврический
(рис. 213)

Syn.: *Thelphusa fluviatilis* Rathke, 1837; *Th. intermedia* Czerniavsky, 1884; *Potamon potamios* Oliver, 1804; Ваёско, 1967; Кобякова, Долгопольская, 1969; *P. tauricum* Старобогатов, Василенко, 1979 (ревизия).

В соответствии с описанием Я.И. Старобогатова и С.В. Василенко (1979) вид характеризуется следующими признаками.

Суборбитальное поле в средней части несет несколько крупных гранул. У более мелких особей их до 10—12; у крупных — четыре-пять. Поле обрамлено по задненаружному краю семью-восемью крупными утолщенными бугорками (что особенно хорошо выражено у крупных особей); по задневнутреннему краю — небольшим количеством гранул. Терминальный членик первой пары плеопод самца длинный, шиловидный, внутренняя лопасть со щетинками по внутреннему краю; наружная лопасть со щетинками по наружному краю и с рядом щетинок в привершинной части у продольной щели. Апикальные части второй пары плеопод с лопастями разной величины. Внутренняя лопасть значительно длиннее наружной, заметно выдается над передненаружным краем, удлинённая, с округлым гладким краем. Наружная лопасть узкая, заостренная. Передненаружный край взрослых особей с многочисленными шипиками.

О к р а с к а . Встречаются зеленые особи с разными оттенками или коричневыми.

Максимальная ширина карапакса самок до 5 см (Vacesco, 1967).

Л и ч и н к и . Не известны.

Р а с п р о с т р а н е н и е и э к о л о г и я . Вид распространен в горных реках, примыкающих к побережьям Крыма, Кавказа, Турции, и по обоим берегам Эгейского моря, а также в верховьях бассейна р. Куры (Старобогатов, Василенко, 1979). Отмечен также в районе Коварны (Болгария) (Vacesco, 1967).

На Крымском п-ове в последние годы встречается исключительно редко на р. Черной, протекающей на территории Крымского государственно-го заповедно-охотничьего хозяйства. Нуждается в охране.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аболмасова Г.И.* Размерно-весовая характеристика некоторых крабов Черного моря // Гидробиол. журн. — 1970. — 6, № 1. — С. 85—90.
- Аболмасова Г.И.* Плодовитость и расход энергии на образование яиц у некоторых черноморских крабов // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. — 1973. — 18. — С. 50—62.
- Аболмасова Г.И.* Величина потока энергии у двух видов черноморских крабов // Экология. — 1974. — № 2. — С. 78—81.
- Аверещев С.В.* Зоология беспозвоночных. — М.: Сов. наука, 1952. — 464 с.
- Ангуладзе В.* Влияние гидробиологического режима Черного моря на бентосных личинок планктона // Тр. Тбил. ун-та. — 1965. — 109. — С. 113—116.
- Андреев Н.Н., Андреева С.И.* Краб *Rhitropanopeus harrisi tridentatus* (Decapoda, Xanthidae) в Аральском море // Зоол. журн. — 1988. — 67, № 1. — С. 135—136.
- Арнольды Л.В.* Материалы по количественному изучению зообентоса Черного моря. 2. Каркинитский залив // Тр. Севастоп. биол. станции. — 1949. — 7. — С. 161—168.
- Бекмурзаев Б.* Некоторые эколого-биологические особенности креветки *Palaemon elegans* Rathke юга Арала // Биологические основы рыбного хозяйства водоемов Средней Азии и Казахстана: Материалы 14 науч. конф., Ташкент, 27—29 сент. — М.: ВНИРО, 1983. — С. 56—57.
- Бескубская Т.И.* Питание некоторых массовых беспозвоночных Белого моря // Тр. Кандалаг. гос. заповедника. — 1963. — 4. — С. 62—64.
- Браун Ф.А.* Биолуминесценция // Сравнительная физиология животных. — М.: Мир, 1978а. — Т. 3. — С. 584—611.
- Браун Ф.А.* Хеморецепторы и изменение окраски // Там же. — 1978б. — 3. — С. 519—583.
- Бродський С.Я.* Річкові раки. — К.: Наук. думка, 1981. — 212 с. — (Фауна України. Н.С.; Т. 26. Вып. 3).
- Булгурков К.* Фаунистични находки от Crustacea и Mollusca по западного крайбережие на Черно море // Изв. на центр. Ин-та рибовъдство и риболов. — Варна, 1963. — 3. — С. 21—27.
- Булгурков К.* К *Callinectes sapidus* Rathbum (Crustacea—Decapoda) в Черно море // Изв. на науч.-изслед. ин-та рыб. стоп. — 1968. — 9. — С. 33—36.
- Булгурков К.* Върху размножението и плодовитостте на някои Crustacea—Decapoda пред българския черноморски бряг // Там же. — 1970. — 10. — С. 65—74.
- Булгурков К.* Срещане на *Alpheus dentipes* Guerin (Crustacea—Decapoda) по българского крайбережие на Черно море // Там же. — 1973. — 12. — С. 103—105.
- Буруковский Р.Н.* Значение миграций у розовой креветки (*Penaeus douglasii* Burkenroad) // Поведение водных беспозвоночных. — Ташкент; Борок, 1972а. — С. 22—30.
- Буруковский Р.Н.* О функции роострума у креветок // Рыбохозяйственные исследования в Атлантическом океане (биология и промысел беспозвоночных). — Тр. Атлант. НИИ мор. рыб. хоз-ва и океанографии. — 1972б. — Вып. 42. — С. 176—179.
- Буруковский Р.Н.* Определитель креветок, langустов и омаров. — М.: Пищ. пром-сть, 1974. — 125 с.
- Буруковский Р.Н.* О телогенезе креветок // Тез. докл. IV съезда Всесоюз. гидробиол. о-ва. — Киев: Наук. думка, 1981. — С. 13—15.

- Буруковский Р.Н., Островский И.С. О биологии креветки *Plesionica heterocarpus* (Costa, 1871) (Decapoda, Natantia, Penaeidae) у атлантического побережья Марокко // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. — 1983. — № 1. — С. 44—49.
- Буруковский Р.Н., Сиренко Б.И. Древнейшие омары // Природа. — 1986. — № 12. — С. 93—95.
- Виленкин Б.Я., Виленина М.Н. Дыхание водных беспозвоночных. — М.: ВИНТИ, 1979. — 144 с. (Итоги науки и техники. Сер. Зоология беспозвоночных; Т. 26).
- Виноградов К.А. О возможности акклиматизации в Черном море новых объектов промысла // Зоол. журн. — 1949. — 28, вып. 2. — С. 14—17.
- Виноградов К.А. Краткий обзор видового состава фауны беспозвоночных северо-западной части Черного моря // Биология северо-западной части Черного моря. — Киев: Наук, думка, 1967. — С. 177—201.
- Виноградов Л.Г. Определитель креветок, раков и крабов Дальнего Востока // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. — 1950. — 33, вып. 2. — С. 67—124.
- Виноградов Л.Г., Нейман А.А. Об акклиматизации омара в СССР // Зоол. журн. — 1959. — 38, вып. 2. — С. 182—188.
- Виноградова З.А. Материалы о плодовитости десятиногих раков (Decapoda) Черного моря // Тр. Карадаг, биол. станции. — 1951. — Вып. 11. — С. 69—91.
- Вылканов А., Данов Х., Мартов Х. Черное море. — Л.: Гидрометеиздат. — 1983. — 408 с.
- Гаджиев Д.В. Голландский краб в Каспийском море // Природа. — 1963. — № 10. — С. 18—19.
- Гаевская А.В., Буруковский Р.Н. О паразитировании личинок нематод рода *Ascaropsis* у креветок центрально-восточной Атлантики // Проблемы рационального использования промысловых беспозвоночных. — М.: ВНИРО, 1982. — С. 117—118.
- Голдсмит Т. Фоторецепция и зрение // Сравнительная физиология животных. — М.: Мир, 1977. — С. 474—569.
- Григорьев Б.Ф. О плодовитости голландского краба *Rhithropanopeus harrisi* sub sp. tridentatus (Maitland) // Гидробиол. журн. — 1965. — 1, № 1. — С. 68—69.
- Гринбарт СБ. Зообентос Одесской затоки // Пр. Одес. ун-ту. — 1949. — 4, вып. 57. — С. 5—13.
- Гринбарт СБ. Зообентос лиманов северо-западного Причерноморья и смежных с ним участков моря: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Одесса, 1967. — 52 с.
- Гринбарт СБ. Зообентос Егорлыцкого и Тендровского заливов // Биологические исследования Черного моря и его промысловых ресурсов. — М.: Наука, 1968. — С. 32—37.
- Джеффри Ч. Биологическая номенклатура. — М.: Мир, 1980. — 120 с.
- Диванин И.А. Влияние нефти и фенола на некоторые свойства нуклеиновых кислот черноморских креветок // Биология моря. — Киев. — 1975. — Вып. 3. — С. 62—64.
- Догель В.А. Зоология беспозвоночных: Учеб. для ун-тов / Под ред. Ю.И. Полянского. — 7-е изд., перераб. и доп. — М.: Высш. шк., 1981. — 606 с.
- Долгопольская М.А. Дополнение к фауне ракообразных Черного моря // Тр. Азово-Черномор. НИИ мор. рыб. и океанографии. — 1937. — Вып. 11. — С. 134—152.
- Долгопольская М.А. Зоопланктон Черного моря в районе Карадага // Тр. Карадаг, биол. станции. — 1940. — Вып. 7. — С. 92—104.
- Долгопольская М.А. Материалы по фенологии личиночных стадий Decapoda // Тр. Севастоп. биол. станции. — 1948. — 6. — С. 74—94.
- Долгопольская М.А. Метаморфоз черноморских Decapoda // Там же. — 1949. — 7. — С. 74—93.
- Долгопольская М.А. Еще один случай незавершенной иммиграции из Средиземного моря в Черное // Там же. — 1954. — 8. — С. 32—34.
- Долгопольская М.А. Личинки десятиногих — Мясшга и Апомуга // Определитель фауны Черного и Азовского морей. — Киев: Наук, думка, 1969. — С. 307—362.
- Дуриш З. Анализ зоогеографии десятиногих ракообразных // Океанология. — 1987. — 27, № 3. — С. 475—479.
- Еременко Т.И. Сукцессии фитобентоса северо-западного побережья Черного моря // Биология моря. — Киев. — 1977. — Вып. 43. — С. 45—53.
- Зайцев Ю.П. Морская нейстонология. — Киев: Наук, думка, 1970. — 264 с.
- Зайцев Ю.П. Это удивительное море. — Одесса: Маяк, 1978. — 159 с.
- Закутский В.П. К вопросу о плодовитости креветок *Leander adspersus* ногайских лиманов Азовского моря // 36. пр. Зоол. музею АН УССР. — 1962. — 31. — С. 70—71.

- Закушений В.П.* Крабид *Porcelena longimana* Risso как основной объект питания бычка-ратана *Gobius gatan* Nord в северо-западной части Черного моря // *Вопр. ихтиологии.* — 1965. — 5, вып. 3. — С. 579—583.
- Закутский В.П.* Вертикальное перемещение организмов бентогипонейстона в холодное время года на мелководье // *Биологические проблемы океанографии южных морей.* — Киев: Наук, думка, 1969. — С. 579—583.
- Заренков Н.А.* Ревизия рода *Crangon* Fabricius и *Selerocrangon* G.O. Sars (Decapoda, Crustacea) // *Зоол. журн.* - 1965. - 44, № 12. - С. 1761-1775.
- Зернов С.А.* К вопросу об изучении жизни Черного моря // *Зап. Императ. акад. наук.* - 1913. - 32, № 1. - 162 с.
- Иванов А.В.* Промысловое значение водных беспозвоночных // *М.: Пищ. пром-сть,* 1955. - 155 с.
- Иванов Б.Г.* Современное состояние мирового промысла креветок. — М.: Пищ. пром-сть, 1964. — 134 с.
- Иванова-Казас О.М.* Сравнительная эмбриология беспозвоночных // *Членистоногие.* — М: Наука. 1979. — 224 с.
- Ивлев В.С., Суценья Л.М.* Интенсивность водного и атмосферного дыхания некоторых морских ракообразных // *Зоол. журн.* — 1961. — 40, № 9. — С. 1345—1353.
- Ивлева И.В.* Зависимость обмена от веса тела креветок *Palaemon adspersus* (Rathke) при разной температуре // *Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва.* — 1973. — 18. — С. 28—41.
- Иснатъев С.М.* Гидродинамические особенности черноморской креветки *Palaemon adspersus* Rathke (Decapoda, Palaemonidae) // *Экология моря.* — 1982. — Вып. 11. — С. 83-88.
- Ильин Б.С.* Галистатический биоценоз Черного моря // *Природа.* — 1933. — № 7. — С. 34-37.
- Иофф Н.А.* Курс эмбриологии беспозвоночных. — М.: Высш. шк., 1962. — 266 с.
- Калишевский М.Ф.* Материалы для карциологической фауны Одесского залива // *Зап. Новорос. о-ва естествоиспытателей.* — 1905. — 29, вып. 6. — С. 32—43.
- Караман М.* Фауна на Макадонца // *Природонауч. Музеј на Македонка.* — СКопје, 1976. - 61 с.
- Касымов А.Г., Пятакова Г.М.* Систематическое положение креветки *Palaemon foli-irostris* (Decapoda, Palaemonidae) // *Зоол. журн.* — 1973. — 52, № 9. — С. 1410—1411.
- Катц Б.* Нерв, мышца и синапс. — М.: Мир, 1968. — 220 с.
- Кириенблат Я.Д.* Общая эндокринология. — М.: Высш. шк., 1965. — 382 с.
- Киселева Т.Н.* Влияние субстрата на оседание и метаморфоз личинок бентосных беспозвоночных // *Донные биоценозы и биология бентосных животных Черного моря.* — Киев: Наук, думка, 1967. — С. 72—75.
- Кобякова З.И.* Отряд десятиногие раки — Decapoda // *Атлас беспозвоночных дальневосточных морей СССР.* — М.: — Наука, 1955. — С. 146—157.
- Кобякова З.И.* Десятиногие раки (Decapoda) района южных курильских островов // *Исследования дальневосточных морей СССР.* — М.: Наука, 1958. — Вып. 2. — С. 85—89.
- Кобякова З.И., Долгопольская М.А.* Отряд десятиногие // *Определитель фауны Черного и Азовского морей.* — Киев: Наук, думка, 1969. — С. 269—307.
- Конкина Н.М., Милословская В.Л., Паули В.Л.* Список моллюсков и высших ракообразных северо-западного бассейна Черного моря, собранных В.И. Исаченко во время работ на парусно-моторном судне «Затонский» с 6.V—12.XI 1926 г. // *Тр. Гос. ихтиол. опыт, станции.* — 1928. — 3, вып. 2. — С. 3—21.
- Костлоу Д.Д., Букаут С.Д.* Влияние солености и температуры на развитие мегалоп синего краба *Callinectes similis* // *Генетика и размножение морских животных.* — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. - С. 178-185.
- Косякина Е.Г.* Сезонная смена зоопланктона Новороссийской бухты // *Тр. Новорос. биол. станции.* — 1936. — 1, № 6. — С. 14—19.
- Кривошей К.Э.* Індивідуальна плодючість креветок *Leander squilla* і *Leander adspersus* з деяких лиманів північно-західного Причорномор'я // *Наук. зап. Одес. біол. станції АН УРСР.* - 1960. - Вип. 2. - С. 107-109.
- Куделина Е.Н.* Зоопланктон Среднего и Южного Каспия и его изменение в период падения уровня моря // *Тр. ВНИИ мор. рыб. хоз-ва и океанографии.* — 1959. — 38, вып. 3. — С. 62—67.
- Кулаковский Э.Е., Батулин Ю.А.* Синусная железа креветки *Eualus gaimardi* и ее состояние в зависимости от изменения солености среды // *Цитология.* — 1979. — 21, № 10. - С. 1200-1203.

Купцова М.Я. Функциональная организация нервно-мышечных систем десятиногих ракообразных // Биология моря. — Владивосток. — 1975. — № 1. — С. 7—22.

Кънева-Абаджиева В., Мартов Т. Храна на Някои бентосоядни риби (барабуля, меджид, писия) // Тр. науч.-изслед. ин-та по рибарство и рибна пром. (Варна). — 1960. — 2. — С. 93-96.

Лысый А.Ю. О «материнских популяциях» северной креветки *Pandalus borealis* Кроуег в Норвежском и Баренцевом морях // Проблемы рационального использования промысловых беспозвоночных. — М.: ВНИРО, 1982. — С. 30—31.

Ляхов СМ. Decapoda Карадагской делянки Черного моря // Тр. Карадаг, биол. станции. — 1940. — Вып. 6. — С. 123-134.

Ляхов СМ. Материалы по биологии черноморской креветки *Leander adpersus* // Там же. — 1951. — Вып. 11. — С. 82-86.

Магомедов Г.М., Умарова К.А., Абдулкадыров К.Д. Выращивание каспийских креветок в искусственных условиях (предварительные результаты) // Проблемы рационального использования запасов креветок. — М.: ВНИРО, 1980. — С. 37—38.

Макаров А.К. О некоторых новых элементах в составе фауны черноморских лиманов в связи с судоходством // Докл. АН СССР. — 1939. — 23, № 8. — С. 25—26.

Макаров А.К., Пилявская А.Е. Материалы по биологии черноморской креветки *Leander adpersus* Rathke // Тр. Карадаг, биол. станции. — 1951. — Вып. 11. — С. 38—46.

Макаров В.В. Ракообразные. — М.: Изд-во АН СССР, Фауна СССР. — 1939. — Т. 10, вып. 3. — 411 с.

Макаров Р.Р. Личинки креветок, раков-отшельников и крабов западно-камчатского шельфа и их распределение. — М.: Наука, 1966. — 163 с.

Макаров Р.Р. Об укорочении личиночного развития у десятиногих ракообразных (*Crustacea*, *Decapoda*) // Зоол. журн. — 1968. — 47, вып. 3. — С. 1324—1327.

Маккавеева Е.Б. Некоторые вопросы морфологии и биологии *Hippolyte longirostris* (Czern) Черного моря // Донные биоценозы и биология бентосных организмов Черного моря. — Киев: Наук, думка, 1967. — С. 104—112.

Маккавеева Е.Б. Суточные миграции беспозвоночных животных в зарослевых биоценозах // Материалы науч. конф., посвящ. 50-летию Новорос. биол. станции. — Новороссийск, 1971. — С. 27—31.

Микулт Л.В., Казак А.В. Плодовитость некоторых *Decapoda* залива Петра Великого // Гидробиол. журн. — 1971. — 7, № 1. — С. 97—101.

Милейковский С.А. Типы личиночного развития морских донных беспозвоночных. Распределение, численность и экологическая роль их личинок в планктоне: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — М., 1973. — 32 с.

Миловидова Н.Ю., Смоляр Р.И. Сравнительная характеристика биоценоза цистозеры Новороссийской бухты в 1960—1961 гг. и в 1969 г. // Материалы науч. конф. по вопр. географии Кубани. — Краснодар, 1971. — С. 65—68.

Миронов Г.Н. Питание планктонных хищников. Пищевая потребность и суточные рационы *Aurelia aurita* // Биология и распределение планктона южных морей. — М.: Наука, 1967. — С. 62-67.

Миронов О.Г. Выживаемость личинок некоторых ракообразных в морской воде, загрязненной нефтепродуктами // Зоол. журн. — 1969. — 48, вып. 11. — С. 1734—1736.

Миронов О.Г., Щекатурина Т.Л. Накопление нефтяных углеводов черноморским крабом *Egria veugucosa* // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. — 1981. — № 3. — С. 30—35.

Мишарев Ю.А. Опыт акклиматизации тихоокеанской креветки в Черном море // Рыб. хоз-во. — 1962. — № 8. — С. 20-22.

Монин В.Л. Новая находка голубого краба *Callinectes sapidus* (Decapoda, Brachyura) в Черном море // Зоол. журн. — 1984. — 63, вып. 7. — С. 1100—1101.

Мордухай-Болтовской Ф.Д. Класс ракообразные — *Crustacea* Lamarck 1801 // Определитель фауны Черного и Азовского морей. — Киев: Наук, думка, 1969. — Т. 2. — С. 8-31.

Мурина В.В., Резниченко Р.П. Об автоакклиматизации краба *Rhithropanopeus harrisi* tridentata (Mait) в Веслянском заливе // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. — 1960. — 10, вып. 7. — С. 140-142.

Небольсина Т.К. Краб в Каспийском море // Природа. — 1959. — № 6. — С. 37—38.

Нефедов В.Н., Мазаное Н.Н., Лабода В.Ф., Наумова Г.В. К вопросу о получении жизнестойких личинок длиннопалого рака в экспериментальных условиях // Тр. Волгогр. отд-ние ПИИ озер, и реч. рыб. хоз-ва. — 1975. — 9. — С. 276—289.

Никитин В.Н. Вертикальное распределение планктона в Черном море. 2. Зоопланктон, кроме *Scopimera* и *Cladocera* // Тр. Севастоп. биол. станции. — 1929. — 1. — С. 62-65.

Никитин В.Н. Биоценологические группировки и количественное распределение донной фауны в восточной части южного берега Черного моря // Там же. — 1948. — 6. — С. 152-159.

Никитин В.Н., Турпаева Е.Н. К вопросу об эвригалинности некоторых видов черноморского бентоса и возможности вселения их в Азовское море // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. — 1957. — 20. — С. 76-79.

Новалес Р., Гилберт Л., Браун Ф. Эндокрильные механизмы // Сравнительная физиология животных. — М.: Мир, 1978. — Т. 3. — С. 411-507.

Пауч Ф., Лавинский Л. Некоторые замечания о миграциях и биологии краба *Rhithropanopeus harrisi* (Gould) как нового компонента солоноватоводной фауны // Второй междунар. океаногр. конгр. — М.: Наука, 1966. — С. 303.

Пахомова Н.А. О двухгодичном цикле оогенеза и эмбриогенеза у краба *Hyas agapeus* // Биология развития морских организмов. — М.: ВНИРО, 1975. — С. 16-36.

Петина Т.С. О среднем весе основных форм зоопланктона Черного моря // Тр. Севастоп. биол. станции. — 1957. — 9. — С. 62-68.

Пинчук В.И. Краб *Portunus latipes* (Decapoda, Portunidae) у Кавказского побережья Черного моря // Вестн. зоол. — 1967. — № 3. — С. 85.

Понов В.К. Развитие сперматофоров у черноморских раков-отшельников: *Diogenes varians* и *Clibanarius misantropus* // Изв. Рос. АН. — 1924. — С. 85-104.

Процсер Л.П. Кислород, дыхание и метаболизм // Сравнительная физиология животных. — М.: Мир, 1977а. — Т. 1. — С. 349-429.

Процсер Л.П. Обмен воды: осмотический баланс, гормональная регуляция // Там же, 1977б. — С. 27-161.

Процсер Л.П. Хеморецепция // Там же. — 1977в. — Т. 2. — С. 432-473.

Процсер Л.П. Механорецепция, фонорецепция и чувство равновесия // Там же. — 1977г. — С. 350-431.

Процсер Л.П. Центральная нервная система // Там же. — 1977д. — С. 5-164.

Процсер Л.П. Циркуляция жидкостей в организме // Там же. — 1978. — Т. 3. — С. 346-416.

Романов З.А. Соотношение затрат энергии на размножение и дыхание у черноморских креветок *Stomatopoda* *Stomatopoda* L. // Проблемы рационального использования промысловых беспозвоночных. — М.: ВНИРО, 1980. — С. 37-39.

Сальский В.А. Акклиматизация тихоокеанских травяных шримсов *Pandalus kessleri* в Хаджибейском лимане Одесской области // Акклиматизация животных в СССР. — М.: Пищ. пром-сть, 1963. — С. 30-31.

Сапелкин А.А., Федосеев В.Я. Анатомическое и гистологическое строение половой системы самцов камчатского краба // Биология моря, Владивосток. — 1978. — № 3. — С. 47-53.

Сапелкин А.А., Федосеев В.Я. Сперматогенез у камчатского краба // Там же. — 1980. — № 2. — С. 57-61.

Совинский В.К. К фауне ракообразных Черного моря. 1. О некоторых представителях сем. *Caridae* // Зап. Киев. о-ва естествоиспытателей. — 1882. — 6. — С. 45-48.

Старобогатов Я.И., Василенко С.В. К систематике пресноводных крабов семейства *Portunidae* (Crustacea, Decapoda, Vrachyura) Средиземноморья и Передней Азии // Зоол. журн. — 1979. — 58, вып. 12. — С. 1790-1801.

Староброд О.Л. Строение и топография волосковых образований на поверхности антенн и антеннул рака; электрофизиологическая характеристика рецепторных нейронов антенн // Управление движениями у водных животных. — Л.: Наука, 1981. — С. 20-21.

Стрельникова В.М. Затраты на генеративный рост у самок креветки *Pandalus borealis* в Прибыловском районе Берингова моря // Проблемы рационального использования креветок. — М.: ВНИРО, 1980. — С. 51-52.

Сур'янинова Е.Г. Бактериальная флора креветок // Микробиол. журн. — 1963. — 25, вып. 1. — С. 19-20.

Табунков В.Д., Алехнович А.В. Плодовитость креветок *Hippolytidae* в северо-западной части Охотского моря // Проблемы рационального использования креветок. — М.: ВНИРО, 1980. — С. 53-55.

Тарасов Н.И. Влияние температуры и солености воды на смертность креветок // Природа. — 1939. — № 4. — С. 19-20.

- Фан Хыу Дык.* Материалы по изучению развития краба (стадии зоеа) *Rhithoroporeus harrisi tridentata* (Maitland) // Учен. зап. Азерб. ун-та. — 1972. — 2. — С. 39—42.
- Федотов В. П., Москалев О. С., Сологуб М. И.* Роль сенсорной информации в процессе удержания предметов в клешне речного рака // Управление движениями у водных животных. — Л.: Наука, 1981. — С. 46—57.
- Хмелева Н. Н., Голубев А. П.* Продукция кормовых и промысловых ракообразных. — Минск: Наука и техника, 1984. — 216 с.
- Цветков Л. П., Мартов Т. М.* Фаунистическое пополнение Черного моря и изменение его донных экосистем // Гидробиология. — 1986. — 27. — С. 3—21.
- Цимбалюк Е. М., Шевченко Г. Г.* Паразиты креветки *Pandalus kessleri* залива Петра Великого // Проблемы рационального использования креветок. — 1980. — С. 55—57.
- Чернышева Э. Р., Табунков В. Д., Алехнович А. В.* Роль крабов и креветок в питании рыб на шельфе северного и юго-восточного Сахалина // Проблемы рационального использования промысловых беспозвоночных. — М.: ВНИРО, 1980. — С. 50—51.
- Чернявский В.* Прибрежные десятиногие ракообразные Понта // Тр. Харьк. о-ва естествоиспытателей. — 1884. — 13. — 262 с.
- Чугай В. В., Гальперин М. В., Туршева Е. П.* Поток энергии, проходящий через популяцию краба *Rhithoroporeus harrisi tridentata* в сообществе обрастания // Океанология. — 1981. — 21, № 5. — С. 898-902.
- Шавердашвили Р. С., Никуа Н. Ш.* О нахождении нового для Черного моря вида краба *Callinectes sapidus* Rathbum, 1896 // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. — 1975. — № 9. — С. 19-20.
- Шмидт-Нильсен К.* Физиология животных (приспособление и среда). — М.: Мир, 1982. — 796 с.
- Шуколюков С. А., Тюрин В. А.* Зрительные пигменты и светозащитные «очки» восьмилинейного терпуга // Материалы II Всесоюз. симпоз. «Физиология зрения». — Л.: Наука, 1973. — С. 7-8.
- Шуколюков С. А., Калишевич О. О.* Содержание, состав и локализация каротиноидов в глазах некоторых десятиногих раков // Биология моря, Владивосток. — 1979. — № 5. — С. 83-86.
- Шуколюков С. А., Калишевич О. О.* Строение рецепторной части глаза и локализация экранирующих пигментов у некоторых десятиногих раков Японского моря // Там же. — 1980. — № 3. — С. 67-73.
- Abbe G. R.* Second terminal molt in an adult female blue crab *Callinectes sapidus* Rathbum // Trans. Amer. Fish. Soc. — 1974. — 103, N 3. — P. 643-644.
- Adema J. P., Creutzberg F., Noort G. J.* Notes on the southern of some poorly known Decapoda (Crustacea) in the Southern Nord Sea // Zool. bijdr. — 1982. — N 28. — P. 9—32.
- Albrecht H.* Zur Deutung der Carapaxfurchen der Astacidae (Crustacea, Decapoda) // Zool. ser. — 1987. — 10, N 4. — P. 265-271.
- Aldridge J. B., Cameron J. N.* Gill morphometry in the blue crab *Callinectes sapidus* Rathbum (Decapoda: Brachyura) // Crustaceana. — 1982. — 43, N 3. — P. 279—305.
- Alexandrowcz J. S.* Innervation of crustacean hearts // Quart. J. Micr. Sei. — 1932. — 75. — P. 291-309.
- Al-Kholy A. A., Mahmoud M. F.* Some larval stages of *Callinassa* sp. and hippolyte sp. // Pubis Marine Biol. Stat. Al-Ghardaga (Red Sea). — 1967. — N 14. — P. 55-77.
- Ameyaw-Akumfl C* Courtship in the crayfish *Procambarus clarkii* (Girard) (Decapoda, Astacidea) // Crustaceana. — 1981. — 40, N 1. — P. 57—64.
- Ander Klaus.* Der Lebenszyklus der Chinesischtn Wollhand-krabe (*Eriocheir sinensis*) in Norddeutschland: Gegenwartiger Stand des Wissens und neue Untersuchungen // Seevogel. 1990. — 11, N 2. — С. 32-36.
- Ander Klaus.* Effects of temperature and salinity on the larval development of the Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* (Decapoda: Grapsidae) // Mar. Ecol. Progr. Ser. — 1991. — 72, N 1-2. — С. 103-110.
- Andreas P. M., Copeland D. F., Fingerman M.* Ultrastructural study of the Neurosecretory systems in Decapod Crustacea // Z. Zellforsch. — 1971. — 39. — P. 520—536.
- Antheunisse L. J., Hoven N. P., Jefferies D. J.* The breeding characters of *Palaemonetes varians* (Leach) (Decapoda, Palaemonidae) // Crustaceana. — 1968. — 14, N 3. — P. 259—270.
- Arquier Jean-Michel.* Etude de la composition proteique de l'hémolymphe des femelles eher *Palaemon adpersus* Rathke 1837 (Crustace, Decapoda, Natantia); ses rapports avec les cycles successifs de vitellogenese // C. r. Acad. sei. D. — 1973. — 276, N 15. — P. 2293—2296.

Arechiga H., Fuentes B., Barrera B. Circadian rhythm of responsiveness in the visual system of the crayfish // *Neurol. Invertebr. Mech. Rhythm Regul.* — 1973. — 6, N 2. — P. 403-420.

Asson-Batres M.A. The Aiding behavior of the juvenile dungeness crab, *Cancer magister* Dana, on the bivalve, *Transennella tantilla* (Gould), and determination of its daily consumption rate // *Calif. Fish and Game.* - 1986. - 72, N 3. - P. 144-152.

Atkinson R.J.A., Parsons A.J. Seasonal patterns of migration and locomotor rhythmicity in populations of *Carcinus* // *Neth. J. Sea Res.* — 1973. — 7, N 8. — P. 81—93.

Atwood H.L. Fast and slow contractions in *Carcinus* and *Nephrops* // *Comp. Biochem. and Physiol.* - 1963. - 10. - P. 17-32.

Austin H.M. Notes on the distribution of phyllosoma of the spiny lobster, *Panulirus* ssp., in the Gulf of Mexico // *Proc. Nat. Shellfish. Assoc.* - 1972. — N 62. — P. 26-30.

Babu E.D., Rao U.K., Shyamasundari K. Presence of elastin and collagen in the inner lining of the oesophagus in the crab *Xantho bidentatus* (H.M. Edwards) // *Curr. Sci. (India).* — 1979. - 48, N 5. - P. 224-225.

Baiesco M. Fauna republicii Romania. — Crustacea. — 1967. — 4, N 5. — 292 p.

Balss H. Decapoda. 12. Lieferung. Bronns, Klassen und ordnung des Tierreiches. — Leipzig, Lutz. — 1957. — 632 p.

Banerjee S.C., Basu N.C., ParKraSi B.B. Oxygen requirement of *Penaeus monodon* fry (Bagda) // *J. Inland Fish. Soc. India.* - 1979. - 11, N 2. - P. 123-124.

Barter P.L., Gibson R. Observations on the structure of the mouthparts, histology of the alimentary tract, and digestive physiology of the mud crab *Scylla serrata* (Forsk.) (Decapoda, Portunidae) // *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.* - 1978. - 32, N 2. - P. 177-196.

Barnard K.H. Deskriptive Catalogue of South African Decapod Crustacea (Crabs and Shrimps) // *Ann. S. Afr. Mus.* — 1950. — 38. — 837 p.

Bartness V.G. Scallops guens and prawns // *World Fish.* — 1981. — 26, N 4. — P. 59—62.

Batterton C.V., Cameron J.N. Characteristics of ventilation and response to hypoxia, hypercapnia and emersion in the blue crab *Callinectes sapidus* (Rathbun) // *J. Exp. Zool.* — 1978. - 203, N 4. - P. 403-418.

Bauer R.T. Grooming behavior and morfology in the Decapod Crustacea // *Crustac. Biol.* - 1981. - 1, N 2. - P. 153-173.

Bell G.R., Hoskins G.E. Absense of the lobster pathogen *Aerococcus viridans* in dungeness crabs (*Cancer magister*) taken from Vancouver harbor. British Columbia // *Aquaculture.* — 1985. - 47, N 2/3. - P. 263-265.

Bell J.L. World of the tiniest crab // *Sea Front.* - 1987. - 33, N 3. - P. 210-215.

Bellon-Humbert C., Francois H., Strolenberg G.E., Denuce J.M. Histological and phisiological aspects of the medulla externa X-organ a neuro secretory gell group in the eyestalk of *Palaemon serratus* Pennant (Crustacea, Decapoda, Natantia) // *Biol. Bull.* — 1981. — 160, N 7. — P. 11-30.

Benayoun C., Fowler S.W. Long-term observations on the moulting frequency of the shrimp *Lysmata seticaudata* // *Mar. Biol.* — 1980. — 59, N 4. — P. 219—223.

Bender M., Gnatzy W., Tautz J. // *J. Comp. Physiol. A.* - 1984. - 154, N 1. - P. 45-47.

Bennett D.B. Growth of the edible crab (*Cancer pagurus* L.) off south-west England // *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* - 1974. - 54, N 4. - P. 803-823.

Bennett D.B., Brown C.G. Crab (*Cancer pagurus*) migrations in the English chanel // *Ibid.* - 1983. - 63, N 2. - P. 371-398.

Berg A.B., Sandifer P.A. Mating behavior of the grass shrimp of the grass shrimp *Palaemonetes pugio* Holthuis (Decapoda, Caridea) // *J. Crustac. Biol.* — 1984. — 4, N 3. — P. 417-424.

Berlung A. Population biology of two *Palaemon* prawns species in Western Europe // *Acta Univ. Upsal. Abstrs Uppsala Diss. Fac. Sci.* — 1983. — N 670. — P. 1—24.

Bernard E.A. Ribonucleases // *Ann. Rev. Biochem.* — 1969. — 38, N 2. — P. 611—112.

Bertness M.D. The influence of shell-type on hermit crab growth rate and clutch size (Decapoda, Anomura) // *Crustaceana.* — 1981. — 40, N 2. — P. 197—205.

Bian B.Z., Egusa S. Histopathology of black gill disease caused by *Fusarium solani* (Martius) infwetion in the Kuruma prawn, *Penaeus japonicus* Bate // *J. Fish Diseases.* — 1981. - 4, N 3. - P. 195-201.

Binns R.J. Urine formation by antennal gland of *Carcinus* // *Exp. Biol.* — 1969. — 51, N 9. — P. 29-31.

- Bland C.E., Amerson H.V.* Occurrence and distribution in North Carolina waters of *Lagenidium Callinectes* Couch, a fungal parasite of blue crab ova // *Chesapeake Sci.* — 1974. — 15, N 4. — P. 232-235.
- Blandamer A., Beechey R.B.* Amilase of crab hepatopancreas // *Biochim. Biophys. Acta.* — 1966. — 118. — P. 204-206.
- Bliss D.E.* Water balance in land crab, *Gecarcinus* // *Amer. Zool.* — 1966. — N 6. — P. 197-217.
- Bliss D.E.* Transition from water to land in decapod crustaceans // *Ibid.* — 1968. — 8, N 17. — P. 355-392.
- Boddeke R.* The seasonal migration of the brown shrimp *Crangon crangon* // *Neth. J. Sea Res.* — 1976. — 10, N 1. — P. 103-130.
- Bolt S.R., Naylor E.* Interaction of endogenous and exogenous factors controlling locomotor activity rhythms in *Carcinus* exposed to tidal salinity cycles // *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.* — 1985. — 85, N 1. — P. 47-56.
- Bomirski A., Klek E.* Action of eyestalks on the ovary in *Rhithropanopeus harrisi* and *Crangon crangon* (Crustacea: Decapoda) // *Mar. Biol.* — 1974. — 24, N 4. — P. 329-337.
- Bomirski A., Arendarczyk M., Kawinska E., Kleinholz L.* Partial characterization of crustacean gonad — inhibiting hormone // *Int. J. Invertebr. Reprod.* — 1981. — 3, N 4. — P. 213-219.
- Bomirski A., Klek-Kawinska E.* Stimulation of oogenesis in the sand shrimp, *Crangon crangon*, by a humen gonadotropin // *Gen. and Comp. Endocrinol.* — 1976. — 30, N 3. — P. 239-242.
- Botero L., Atema J.* Behavior and substrate selection during larval settling in the lobster *Homarus americanus* // *J. Crustac. Biol.* — 1982. — 2, N 1. — P. 59-61.
- Bourdillon-Casanova L.* Repartition des larves de crustacés décapodes dans le plancton du golfe de Marseille // *Rapp. et proc.-verb. réun. Commis int. explor. scient. mer. méditer.* — 1958. — N 14. — P. 32-39.
- Bourdillon-Casanova L.* Le meroplancton du golfe de Marseille le larves de crustacees décapodes // *Recueil trav. Stat. mar.* — 1960. — 30, N 1. — 286 p.
- Bourdon R.* Observations préliminaires sur la ponte des Xantidae // *Bull. Soc. lorraine sci.* — 1962. — N 2. — P. 2-27.
- Boyd C.M.* The bentic and pelagic habitats of the red crabs, *Pleuronedes planipes* // *Pacif. Sci.* — 1967. — 21, N 3. — P. 394-403.
- Bressac C.* Presence d'un organe gliosecreteur dans le pédoncule ocularie du crabe *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius) // *C. r. Acad. sci. D.* — 1974. — 278, N 25. — P. 3231-3233.
- Brooks W.K.* Lucifer: a study in morphology // *Phil. Trans. Roy. Soc. London.* — 1882. — N 173. — P. 51-138.
- Brown A.J.* Ecspermental techniques for preserving diatoms used as food for larval *Penaeus aztecus* // *Proc. Nat. Shellfish. Assoc.* — 1972. — N 62. — P. 21-25.
- Brown F.A.* Morphological color change: *Palaemonetes* // *Biol. Bull.* — 1934. — 57. — P. 365-380.
- Brown F.A.* Functional indepence of pigments, Crustaceans // *Exp. Zool.* — 1935. — 71, N 3. — P. 1-15.
- Buitendijk A.M., Holthuis L.B.* Note on the Zuiderzee Crab *Rhithropa panopeus harrisi* (Gould) subspecies *tridentatus* (Maitland) // *Zool. meded.* — 1949. — 30, N 7. — P. 52-59.
- Bunt A.H., Ashly E.A.* Utrastructura of the sinus gland of the erayfish, *Procambarus clarkii* // *Gen. and Comp. Endocrinol.* — 1967. — 9. — P. 334-342.
- Burger J. IV.* The general form ot excretion in the lobster, *Homarus* // *Biol. Bull.* — 1957. — 113, N 8. — P. 207-223.
- Burnett L.E., Johansen K.* The role of branchial ventilation in hemolymph acid-base changes in the shore crab *Carcinus maenas* during hypoxia // *J. Comp. Physiol. B.* — 1981. — 141, N 4. — P. 489-494.
- Bursey C.L.* Microanatomy of the supraesophageal gaglion of *Munida iris* (Decapoda: Galatheidae) // *Trans. Amer. Microsc. Soc.* — 1979. — 98, N 3. — P. 369-385.
- Butler T.H.* Growth and age determination of the Pacific edible crab *Cancer magister* Dana // *J. Fish. Res. Board Can.* — 1961. — 18, N 5. — P. 837-891.
- Butler T.H.* Shrimps of the Pacific Coast of Canada // *Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences.* — 1980. — N 202. — 280 p.
- Cameron J.N.* Molting in the blue crab // *Sci. Amer.* — 1985. — 252, N 5. — P. 77-83.

Camiguti J. New method Indifications of larval stages prawns *Palaemon paucidens* // Zool. Mad. - 1968. - 77, N 10. - P. 326-329.

Câmô S., Muraoko K. Preliminary investigations of crabs (Brachyura) and crablike crustaceans (Porcel-lanidae, Anomura), collected Saruga Gulf // Sci. Repts. Yokohama Nat. Univ. - 1977. - 2, N 24. - 17 p.

Campbell A., Stasko A.B. Movements of tagged American lobster *Homarus americanus* off southwestern Nova Scotia // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. — 1985. — 42, N 2. — P. 229—238.

Capuzzo J.M. Larval development in the American lobster: shanges in metabolyc activity and O:N ratio // Can. J. Zool. - 1979. - 57, N 10. - P. 1845-1848.

Cardinal H., Vernet G. Perturbations physiologiques du crabe *Carcinus mediterraneus* en presence de diflubenzuron // C. r. Soc. biol. - 1982. - 176, N 2. - P. 210-216.

Carlisle D.B., Knowles F.G.W. Endocrine Control in Crustaceans. — Cambridge Univ. press, 1959. — 120 p.

Caroli E. Miersa clavigera chun stadio misidiforme di *Lysmata seticaudata* // Pubbl. Staz. zool. Napoli. - 1918. - 6, N1. - P. 117-189.

Cavalière A., Berdar A. Presenza di *Callinectes sapidus* Rathbum (Decapoda, Brachyura) mellosteroo di Messina // Boll. pesca, piscicolt. e idrobiol. — 1975. — 30, N 2. — P. 315—322.

Ceidigh P.O., Murrey A. Hippolyte longirostris (Cherniavsky, 1869) (Decapoda, Caridea) off the west and South east coast of Ireland // Crustaceana. — 1982. — 43, N 1. — P. 110—112.

Chaigneau J. Fine structure of the sensory pore present in the eyestalk of Crustacea Natantia // Z. Zellforsch. - 1973. - 145, N 2. - P. 213-227.

Chakrabarti A., Das S. Burrow patterns of *Macropthalmus telescopicus* (Owen) and their environmental significance // Senckenberg. mar. — 1983. — 15, N 1/3. — P. 43—53.

Champalbert G. Variations nycthemerales du plancton superficiel. 2. Espèces non caractéristique de l'hyponeustona hyponeuston nocturne // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. — 1971. — N 6. - P. 55-70.

Charlsie T.A., Broad A.S. The larval development of *Crangon septemspinosa* // Ohio J. Sci. - 1964. - 64, N 4. - P. 239-250.

Charmantier G. Le development larvaire et la metamorphose chez les Homards (Crustacea, Decapoda) // Océánica. - 1987. - 13, N 2. - P. 137-165.

Charniaux-Cotton H., Cases M. Crustace Decapode gonochorique *Palaemonetes varians* Leach par greffes de glandes androgenes // C. r. Acad. sci. D. — 1979. — 288, N 23. — P. 1707-1709.

Chassard C. Polymorphisme des population d'*Hippolyte varians* Leach et comportement et fonction de leur adaptation chromatique presente // Bull. Soc. zool. France. — 1956. — 81, N 5/6. - P. 413-418.

Chassard-Bouchaud C., Hubert M. Etude ultrastructurale du tegument des Crustacés Décapodes en fonction du cycle d'intermue. 1. Presence de cellules secretrices a activité cyclique dans l'épiderme de *Palaemon serratus* Pennant // J. Microsc. (France). — 1973. — 16, N 1. — P. 75-86.

Cheung T.S. The development of egg-membranes and egg attachment in the Shore crab, *Carcinus maenas*, and some related decapod // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. — 1966. — 46, N 2. - P. 376-400.

Chiu-Yuan C., Ching-Long L. A fungus disease of larval red shrimp caused by *Lagenidium* // Fish. Pathol. - 1985. - 20, N 2/3. - P. 263-266.

Christiansen M.E., Grève L. First record of the thalassinid *Callianassa subterranea* (Montagu) (Crustacea, Decapoda) from the coast of Norway // Sarsia. — 1982. — 67, N 3. — P. 213-214.

Christy J.H. Timing of larval release by intertidal crabs on an exposed shore // Bull. Mar. Sci. - 1986. - 39, N 2. - P. 176-191.

Chung K.S. A note on salinity preference of *Penaeus brasiliensis* // Bull. Jap. Soc. scient. Fish. - 1980. - P. 1-389.

Clarke A., Lachani K.H. Measures of biomass, moulting behavior and the pattern of early growth in *Chorismus antarcticus* (Preffer) // Brit. Antarct. Surv. Bull. — 1979. — N 47. — P. 61-88.

Claus C. Zur Anatomie an Entwicklung sgschichichte der Copepoden // Arch. Naturgesch. - 1980. - Bd. 1. - 76 S.

Colodey A.C., Stasko A.B., Bleakney J.S. Epizoties on Cancer irroratus Say from the Gulf of St. Lawrence // Proc. N. Scot. Inst. Sci. - 1981. - 30, N 3/4. - P. 89-100.

Conaugh J.R. Regulation of crustacean morphogenesis in larvae of the mud crab *Rhithropanopeus harrisi* // J. Exp. Zool. — 1982. — 223, N 2. — P. 155—163.

Conaugh J.R., Philips KB., Johnson D.F., Clark J. Vertical distribution of first stage larvae crab, *Callinectes sapidus*, at the mouth of Chesapeake // Estuarine, Coast, and Shelf Sci. — 1983. - 16, N 5. - P. 489-499.

Cook D.W., Lofton S.R. Chitinoclastic bacteria associated with shell disease in *Penaeus* shrimp and the blue crab (*Callinectes sapidus*) // J. Wildlife Diseases. — 1973. — 9, N 2. — P. 154-159.

Copeland D.E.Z. Ultrastructure of salt absorbing cells of *Callinectes* // J. Zellforsch. — 1968. - 92. - 22 p.

Costlow J.D., Bookhout C.G. The larval development of *Callinectes sapidus* Rathbun reared in the laboratory // Biol. Bull. - 1959. - 116, N 22. - P. 373-396.

Costlow J.D., Bookhout C.G., Monroe R. Effect of salinity on larvae development of crab *Rhithropanopeus* // Phisiol. Zool. — 1966. — 39, N 13. — P. 81—100.

Couturier B.Y. Etude des phénomènes chromatiques chez *Lysmata seticaudata* Risso (Crustace, Decapode). Etude expérimentale du contrôle endocrinien de la physiologie chromatique. Expériences d'injections d'extraits et d'implantations de glandes du sinus chédes animaux privés de pédoncules oculaires // Vie et milieu A. — 1971. — 22, N 1. — P. 189—212.

Couturier B. Y. Etude des phénomènes chromatiques chez *Lysmata seticaudata* Risso (crustace, decapode): expériences d'injections d'extraits de commissure post-oesophagienne, et chaîne nerveuse ventrale // Ibid. — 1972. — 23, N 2. — P. 343—364.

Crisp D.J. Effect of low temperature on the breeding of marine animals // Nature. — 1957. - 179, N 4570. - P. 1138-1139.

Cronin T. W., Forward R.B. Vertical migration rhythms of newly hatched larvae of the estuarine crab *Rhithropanopeus harrisi* // Biol. Bull. — 1983. — 165, N 1. — P. 139—153.

Cviić V. Contribution a la connaissance du rôle des bactéries dans l'alimentation des larves de langouste (*Palinurus vulgaris* Latr.) // Repp. et proc.-verb. réun. Communites int. explor. acient. Mer. Méditer. - 1960. - 15, N 3. - P. 69-75.

Dali W. Lipid absorption and utilization in the Norwegian lobster, *Nephrops norvegicus* (L.) // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. - 1981. - 50, N 1. - P. 33-45.

Dalla V.G.J. Ecological studies on the freshwater shrimp, *Palaemonetes antennarius* of Laguna di Lésina (Gargano, South Italy) // Arch. Hydrobiol. — 1983. — 97, N 2. — P. 227—239.

Davis C. A study of the hatching process in aquatic invertebrates. 13. Evens of eclosión in the American lobster *Homarus americanus* (Astacura, Homaridae) // Amer. Midland Natur. — 1964. - 72, N 1. - P. 85-87.

Davis R.R. Elemental composition (C, N, H) and energy in the development of *Pagurus bernhardus* (Decapoda: Paguridae) megalopa // Mar. Biol. — 1981. — 64, N 2. — P. 117—123.

Dehnel P.A. Photoperiod, temperature, and salinity effects on oxygen consumption of crabs // Biol. Bull. - 1960. - 118. - P. 215-249.

Dendinger J.E., Alterman A. Mechanical properties in relation to chemical constituents of postmolt cuticle of the blue crab, *Callinectes sapidus* // Comp. Biochem. and Physiol. A. — 1983. - 75, N 3. - P. 421-424.

Denton E.J. Lateral-line-like antennae of certain of the Penaeidae (Crustacea, Decapoda, Natantia) // Proc. Roy. Soc. London. - 1985. - 226, N 1244. - P. 249-261.

Jevarajan K, Nayagam J.S., Selvaraj V., Pillai NN. Larval development *Penaeus semisulcatus* de Haan // CMFRI Bull. - 1978. - N 28. - P. 22-30.

Dimock R.V., Groves K.H. Interaction of temperature and salinity on oxygen consumption of the estuarine crab *Panopeus herbstii* // Mar. Biol. — 1975. — 33, N 4. — P. 301—308.

Do Chi T., Lasserre G. Structure de population, relation taillepoids et estimation du stock de crabes vers *Carcinus mediterraneus* Czerniavski, 1884, dans un étang du littoral languodocien // Bull. ecol. - 1974. - 5, N 2. - P. 91-104.

Doughtie D.G., Rao K.R. Ciliary structures in the branchial unicellular glands of the grass shrimp, *Palaemonetes pugio* // Experientia. — 1981. — 37, N 5. — P. 502—504.

Douglas J.H. Worms eat away at crab populations // New Sci. — 1980. — 88, N 1227. — P. 436.

Drach P., Guinot D. Les Inachoididae Dana, famille de Majoidea caractérisée par des connexions morphologiques d'un type nouveau entre carapace, pleuristernites et pleon // C. r. Acad. sci. - 1983. - Ser. 3. - 297, N 1. — P. 37-39, 41-42.

Drach P., Jacques F. Système setifere des Crustacés Décapodes. Les groupements de soies et leur signification fonctionnelle // C. r. Acad. sci. D. — 1978. — 286, N 1. — P. 61—64.

Drach P., Jacques F. Système setifere des Crustacés Décapodes. Existence de structures en limbe dans les soies plumeuses // Ibid. — 1980. — D 290, N 22. — P. 1435—1438.

Drach P., Jacques F., Jeuniaux C.M.F., Bussers J.C. Les expansions cuticulaires berddantes, fomatton nouvelle des decapodes Natantia. Donnees morphologiques et biochimiques chez *Palaemon serratus* // *Bul. Soc. zool. France.* — 1982. — 107, N 3. — P. 437—447.

Driver P.A. Prediction of fluctuations in the Landings of Brown shrimp (*Crangon crangon*) in the Lancashire and Western Sea Fisheries District // *Estuarine and Coast. Mar. Sei.* — 1976. - 4, N 5. - P. 567-573.

Dudel J., Gryder R., Kaja A. et al. Gamma-aminobutyric acid and other blocking compounds in crustacean // *J. Neurophysiol.* — 1963. — 26. — P. 721—728.

Dudley D.L., Judy M.H. Sesonal abundance and distribution of juvenile blue crabs in Core Sound // *Chesapeake Sei.* - 1973. - 14, N 1. - P. 51-55.

Dworschak P.C. The pumping rates of the burrowing shrimp *Upogebia pusilla* (Petagna) (Decapoda: Thalassinidae) // *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.* — 1981. — 52, N 1. — P. 25—35.

Dyer M.F., Uglow R.F. Cill chamber ventilation and Scaphognatide movements *Crangon crangon* // *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.* - 1978. - 31, N 2. - P. 195-207.

Echalier G. L'organe Y et le determinisme de la croissance et de la mué chez *Carcinus maenas* (L), Cructacea, Decapode // *Ann. sei natur. Zool. et biol. anim.* — 1959. - 1, N 1. - 59 p.

Els U. Vorkommen und Häufigkeit dez Garnelenlarven *Crangon Crangon* (L) von den deutschen Küsten während der Wintermonate der Jahre 1968—1970 in vergleich zur sommerlichen Verbreitung // *Arch. Fischereiwiss.* — 1973. — 24, N 1/3. — S. 77—86.

Ennis G.P. Endogenous rhythmicity associated with larvel natching in the lobster *Homarus gammarus* // *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* - 1973. - 53, N 3. - P. 531-538.

Epifanio C.E., Volenti C.C., Pembroke A.E. Dispersal and recruitment of blue crab larvae in Delaware Bay // *Estuarine, Coast, and Shelf Sei.* — 1984. — 18, N 1. — P. 3—12.

Ettinyer W.S., Blue R. W. Occurrence of the blue crab *Callinectes sapidus* in the tidal fresh-water reaches of the Delarvae and Schuglkill rivers in 1976 // *J. Crustac. Biol.* — 1981. — 51, N 2. - P. 177-182.

Fauvel C. Etude de l'ovarire de la Crevette d'eau douce *Macrobrachyum rosenbergii* (de Man) au cours du cycle de reproduction. Premier description de la folliculogenese secondaire un crustace Decapode // *C. r. Acad. sei.* — 1981. — Ser. 3. — 292, N 8. — P. 547—552.

Fernandez H.R. Spectral sensitivity and visual pigment of the compound eye of the galatheid crab *Pleuroncodes planipes* // *Mar. Biol.* — 1973. — 20, N 2. — P. 148—153.

Fernlung P., Jofsson L. Chromactivating hormones of *Pandalus borealis* // *Bioclim. et biophys. acta.* - 1968. - 158, N 16. - P. 262-273.

Fincham A.A. Larval development of British prawns and shrimps (Crustacea: Decapoda: Natantia). 4. *Palaemon serratus* (Pennant, 1977) and functional morphology of swimming // *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool.* - 1983. - 44, N 2. - P. 126-161.

Fingerman M.J. Response of *Callinectes melanophores* to background, light and temperature // *Exp. Zool.* - 1956. - 133, N 7. - P. 87-106.

Fingerman M.J. Plasing of tidae rhythm of color change in nature // *Biol. Bull.* — 1957. — 112, N 8. - P. 7-20.

Fioroni P. Zum embrionalen und postembrionalen Dotterabbau des Flusskrebse // *Rev. suisse zool.* - 1967. - 76, N 3. - P. 919-946.

Fisher W.S. Eggs of *Palaemon macrodactylus*. 3. Infection by the fungus *Lagenidium Callinectes* // *Biol. Bull.* - 1983. - 164, N 2. - P. 214-226.

Florkin M., Duchateau-Bosson G., Jeuniaux C., Schaffeniels E. Osmotic and ionic regulation in the Eriocher // *Arch. int. physiol. Biochem.* — 1964. — 72, N 11. — P. 892—906.

Forster C.H., Howce H.D. A morphological study on giells of the brown shrimp *Penaeus aztecus* // *Tissue and Cell.* - 1978. - 10, N 1. - P. 77-92.

Forster J.R.M., Wickins J.F. Prawn culture in the United Kingdom, it status and potential // *Lab. leafled (newseries).* — 1972. — N 27. — 32 p.

Forward R.B. Larval release rhythms of decapod crustaceans: an overviev // *Bull. Mar. Sei. Gulf.* - 1987. - 41, N 2. - P. 165-176.

Forward R.B., Cronin T. W. Spectral sensitivity of larvae from intertidal crustaceans // *J. Comp. Physiol. A.* - 1979. - 133, N 4. — P. 311-315.

Forward R.B., Lohmann K.J. Control of egg Hatching in the crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould) // *Biol. Bull.* - 1983. - 165, N 1. - P. 154-166.

Francois Herp Van, Bellon-Humbert CG. Presence and development of a sensory formation in the eyestalk of the crayfish *Astacus leptodactylus* (Nordmann, 1842) during 1 st. embrionic, larval and adult life // *Travial Morphol.* — 1979. — 161, N 1. — P. 39—51.

- Freeman J.A., Costlow J.D.* The molt cycle and its hormonal control in *Rhithropanopeus harrisi* larvae // *Develop. Biol.* — 1980. — 74, N 2. — P. 479—485.
- Freeman J.A., Costlow J.D.* Endocrine control of spine epidermos resorption during metamorphosis in crab larvae // *Wilhelm Roux's Arch. Develop. Biol.* — 1983. — 192, N 6. — P. 362-365.
- Fridel M.B.* Ontogenesis of the neurosecretory system in the crab *Rhithropanopeus harrisi* (Goult) Subspecies *tridentatus* (Maitland) // *Zool. pol.* — 1979. — 27, N 2. — P. 255—277.
- Froggia C., Giannini S.* Pelagic shrimps of the Adriatic Sea (Crustacea, Decapoda) // *Atti. Soc. ital. sci. natur.* - 1984. - 125, N 1/2. - P. 49-60.
- Gaudencio M.J., Tuaty G.M.* Note sur la présence de *Callinectes sapidus* Rathbun 1896 (Crustacea, Decapoda, Brachyura) dans l'estuaire du Taje // *Bol. inst. nac. invest. biol. pesq. Ser. divulg. biol.* - 1979. - N 2. - P. 67-70.
- Genthe H.C.J.* The reproductive biology of *Sergestes similis* (Decapoda, Natantia) // *Mar. Biol.* - 1969. - 2, N 3. - P. 203-217.
- George M.K., Main J.B.* Synopsis of biological data on the *Panulirus argus* // *Crustaceana.* - 1967. - 8, N 3. - P. 285-307.
- Gerrard J.F., Gilies R.* The free aminoacid pool in *Callinectes sapidus* (Rathbun) tissues and its role in the osmotic intracellular regulation // *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.* — 1972. — 10, N 2. - P. 125-136.
- Ghissotti F.* *Callinectes sapidus* Rathbun nel Mediterraneo (Crustacea, Decapoda) // *Nature.* - 1966. - 57, N 3. - P. 177-180.
- Gibson R.* The decapod hepatopancreas // *Oceanogr. and Mar. Biol.* — 1979. — N 17. — P. 285-346.
- Gilgan M.W.* The inhibition of normal molting in the adult male lobster (*Homarus americanus*) by ecdysterone treatment // *Comp. Biochem. and Physiol. A.* — 1980. — 65, N 2. — P. 207-209.
- Gilies R.* Oxygen consumption as related to the aminoacid metabolism during osmoregulation in the blue crab *Callinectes sapidus* // *Neth. J. Sea Res.* — 1973. — 7, N 12. — P. 280—289.
- Glesson R.A.* Pheromone communication in the reproductive behavior of the blue crab, *Callinectes sapidus* // *Mar. Behav. and Physiol.* — 1980. — 7, N 2. — P. 119—134.
- Glesson R.A.* Morphological and behavioral identification of the sensory structures mediating pleromone reception in the blue crab, *Callinectes sapidus* // *Biol. Bull.* — 1982. — 163, N 1. - P. 162-171.
- Gnatzy W., Schmidt M., Rombke J.* Are the funnel-canal organs the «campaniform sensilla» of the shore crab *Carcinus maenas* (Crustacea, Decapoda)? // *Zoomorphology.* — 1984. — 104, N 1. - P. 11-20.
- Goodwin T.W.* *The Physiology of the Crustacea.* — New York: Academ. press, 1960. — N 1. - 101 p.
- Gore R.H.* Some rare species of abyssobenthic shrimp (families Crangonidae, Glyphocrangonidae and Nematocarcinidae) from the Venezuela Basin, Caribbean Sea (Decapoda, Caridea) // *Crustaceana.* - 1985. - 48, N 3. - P. 269-285.
- Goy J. W., Morgan S.G., Costlow J.D.* Studies on the reproductive biology of the mud crab, *Rhithropanopeus harrisi* (Gould): induction of spawning during the non-bridging season // *Ibid.* - 49, N 1. - P. 83-91.
- Green J.* *A biology of Crustacea.* — London: Ray Soc, 1961. — 132 p.
- Gubanov V. V.* Infektionskrankheit Wirbelloser-objekt der marien Aquakultur // *Fischereiforschung Wissenschaftliche Schriftenreihe.* — 1985. — 23, N 1. — S. 93—94.
- Gumey R.* Larval stages of *Processa canaliculata* // *Ibid.* — 1923. — 13. — P. 245—265.
- Gurney R.* Larvae of Decapod Crustacea. — London: Ray Soc, 1942. — N 29. — 306 p.
- Gumey R., Lebour M.V.* Larvae of Decapod Crustacea. Pt. 7. The genus *Sergestes* «Discovery reports». — London: Ray Soc, 1940. — 192 p.
- Gumey A.R.* The larval development of *Crangon crangon* (Fabr., 1795) (Crustacea, Decapoda) // *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool.* - 1982. - 42, N 4. - P. 247-262.
- Halcrow K., Smith I.C.* Wound closure in the crab *Carcinus moenas* (L) // *Can. J. Zool.* — 1986. - 64, N 2. - P. 2770-2778.
- Hamilton K.A.* A topographical and typological comparison of the rodlike setae of ambulatory dactylopodites in decapod crustacea // *J. Morphol.* — 1983. — 176, N 3. — P. 351—364.
- Hanström B.* X-organs and sinus glangs // *Kunl. svensk. Vetensk. Handl.* — 1937. — 16, N 8. - 99 p.
- Hanström B.* Relation of portions of eyes to color changes, crustacea // *Cunl. Fysiol. Sallsk.* - 1938. - N 49. - 10 p.

- Harding G.C.* Vertical discription and daily movements of larval lobsters *Homarus americanus* over Browns Bank, Nova Scotia // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* — 1987. — 41, N 1. - P. 29-41.
- Harthol R.G.* Mating in the Brachyura // *Crustaceana.* — 1969. — 16, N 2. — P. 161—181.
- Harthol R.G., Mochamedeen H.* Laboratory growth of the larvae of six British crabs // *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.* - 1987. - 107, N 2. - P. 155-170.
- Hartsuyker L.* Daily tidal migrations of the shrimp *Crangon crangon* L. // *Neth. J. Sea Res.* - 1966. - 3, N 1. - P. 52-67.
- Heegard P.* Decapod larvae from the Gule of Napoli Hatchaed in Captivity // *Vid. medd. Dan. naturhist. foren.* — 1963. — 125. — P. 193—449.
- Hegdahl F., Silness J., Gustavsen F.* The structure and mineralization of the carapace of the crab (Cancer pagurus L). 1. The endocuticle // *Zool. Sci.* — 1977. — 6, N 2. — P. 89—99.
- Heidi I.H.* La reproduction cher les Crustacea Décapodes de la Famille des Peneides // *Ann. de L'institut oceanogr.* — 1938. — 18, N 2. — P. 31.
- Henke G.A.* Variations of hemolymph proteins of the common shore crab *Carcinus moenas* after a bacterial infection // *Mar. Biol.* — 1985. — 87, N 2. — P. 181—183.
- Herp F. Van, Buggenum H.J.M. Van.* Immunocytochemical localization of hyperglycemic hormone (HGH) in the neurosecretory system of the eustalk of the crayfish *Astacus leptodactylus* // *Experientia.* - 1977. - 35, N 11. - P. 1527-1529.
- Herp F. Van, Bellon-Humbert C.G.A.* Presence and development of a sensory formation in the eyestalk of the crayfish, *Astacus leptodactylus* (Nordmann, 1842), during 1st embrionic, larval end adult life // *Travail. Morphol.* - 1979. - 161, N 1. - P. 39-51.
- Herrick F.H.* The development of compound eye of *Alpheus* // *Zool. Anz.* — 1889. — 2, N 12. - P. 164-169.
- Herring P.G.* Size, density and lipid content of some decapod eggs // *Deep-Sea Res. Oceanogr.* - 1974. - 21, N 1. - P. 91-94.
- Hicks J.W.* Red crabs. On the marh on Christmas Islans // *Nat. Georg. Mag. USA.* — 1987. - 172, N 6. - P. 824-831.
- Hiller-Adams P., Case J.F.* Optical parameters of the eues of some benthic decapods as a function of habitat depth (Crustacea, Decapoda) // *Zoomorphology.* — 1985. — 105, N 2. — P. 108-113.
- Hinsch G.W.* The mandibular organ of the female spider crab, *Libinia emarginata*, in immature, mature and ovigerous crabs // *J. Morphol.* — 1968. — 93, N 2. — P. 181—187.
- Hirata H, Mori Y, Watanabe M.* Rearing of prawn larvae, *Penaeus japonicus*, fed soy-cake particles and diatoms // *Mar. Biol.* — 1975. — 29, N 1. — P. 9—13.
- Hogarth P.J.* «Albinism» in crabs (Decapoda, Brachyura) // *Crustaceana.* — 1982. — 43, N 2. - P. 200-201.
- Holthuis L.B.* A general revision of the Palaemonidae (Crustacea, Decapoda: Natantia) the Americas. 2. the Subfameli Palaemonidae. — Los Angeles: Los Angeles Univ. press, 1952. — 396 p.
- Holthuis L.B.* FAO Species Catalogue. 1. Shrimps and prawns the World. An annotated catalogue of species of interest to fisheries// *FAO Fish. Synop.* — 1980. — 125, N 1. — 271 p.
- Hood M.R.* Studies on the larval development of *Rhithropanopeus harrisi* (Gould) of the family Xanthidae (Brachyura) // *Culf. Res. Repts.* — 1962. — N 3. — P. 122—130.
- Howard A.E., Nunny R.S.* Effect of near-bed current speeds on the distribution and behaviour of the lobster, *Homarus gammarus* (L) // *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.* — 1983. — 71, N 1. - P. 27-42.
- Hughes G.M.* Control of gill ventilation in crab, *Carcinus* // *J. Exp. Biol.* — 1969. — 51, N 5. - P. 203-220.
- Huguet D.* Les stades d'intermue chez *Atyaephyra desmaresti* Millet (Crustacea, Decapoda, Cridea, Atyidae) // *Bull. Mus. nat. hist, natur. Zool.* — 1972. — 68, N 2. — P. 1149—1157.
- Huguet D.* La glande androgene de *Palaemon serratus* (Pennant), *Crangon crangon* (Linné), *Aristeus antennatus* (Risso) (Crustacés, Décapodes, Natantia). Description et etude expérimentale // *Ibid.* - 1971. - N 10. - P. 597-610.
- Ingle R.W.* Larval and post-larval development of the Slender-legged Spider crab *Macropodia rostrata* (Linnaeus) (Oxyrhyncha: Maidaе: Inachinae), reared in the laboratory // *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool.* - 1982. - 42, N 3. - P. 207-225.
- Ingle R. W.* A comparative study of the larval development of *Monodaeus couchi* (Couch), *Xantho incisus* Leach and *Pilumnus hirtellus* (Linnaeus) (Crustacea: Brachyura: Xanthidae) // *J. Natur. Hist.* - 1983. - 17, N 6. - P. 951-978.

- Insom E., Del Centina P., Carp S.* Osservazioni preliminari al S.E.M. sul dattilopodite della chela di alcuni crostacei decapodi // *Atti Soc. tosc. sci. natur.* — 1978. — B85. — P. 101—113.
- Jams P.P.* Immunohistochemical demonstration of the neusecretory X-organ complex in the eustalk of the crab *Carcinus maenas* // *Histochemistry.* — 1979. — 63, N 3. — P. 303—310.
- Jayaraj M.S., Rajula G.S.* Effect of infection with sacculina on the free amino acids of the haemolymph in crab *Neptunus sanguinolentus* // *Nat. Acad. Sci. Lett.* — 1979. — 2, N 4. — P. 157-158.
- Jensen J.P.* Studies in the life history of the prawn *Leander adpersus* (Rathke) and the Danish fishery on this species // *Medd. Dan. fisk-og havundes.* — 1958. — 2, N 18. — 28 p.
- Jeuniaux C., Brieteux-Grégoire S., Florkin M.* Role of amino acids in osmoregulation of invertebrates // *Cachiers de Biol. Mar.* — 1962. — 3. — P. 107—114.
- Johnson D.E.* The distribution of brachyuran crustacean megalope in the waters of the York River, lower Chesapeake Bay and adjacent shelf: implications for recruitment // *Estuarine, Coast, and Shelf Sci.* - 1985. - 20, N 6. - P. 693-705.
- Johnson M.W.* On a North Pacific *Scyllarus phyllosoma* larva with a forked telson (Decapoda, Scyllaridae) // *Bull. Mar. Sci. Gulf. Garibb.* - 1979. - 29, N 4. - P. 592-597.
- Jones M.B., Simons M.J.* Responses of embryonic stages of the estuarine mud crab *Macrophthalmus hirtipes* (Jacquinot) to salinity // *Int. J. Invertebr. Reprod.* — 1982. — 4, N 5. - P. 273-279.
- Kannan K., Ravindranath M.H.* Changes in protein-calcium association during different hours of a day in the haemolymph of the crab *Scylla serrata* (Forsk.) // *Experientia.* — 1980. — 36, N 8. - P. 965-966.
- Kelly P., Sulkin S.D., Heukelem fV.F.* A dispersal model for larvae of the deep sea red crab *Geryon quin* queden based upon behaviore regulation migration in the hatching state // *Mar. Biol.* - 1982. - 72, N 1. - P. 35-43.
- Kidd R.J., Rice A.L.* A mechanism for the transport of swarms of raninid magalopes in the eastern Caribbean // *J. Crustac. Biol.* — 1986. — 6, N 4. — P. 689—685.
- Kind E.N.* Oxygen consumption of intact crabs and excised gills // *Comp. Biochem. and Physiol.* - 1965. - 15, N7. - P. 93-102.
- Kishi Y, Goto T., Hirata Y. et al.* Bioluminescence in Progress edited by F.H.Johson and Y.Haneda. — Tokio: Princeton Univ. press, 1966. — P. 83—113.
- Klein B.W.C.M.* Settlement, growth and production of the shore crab *Carcinus maenas* on tidal flats in the Dutch Wadden Sea // *Neth. J. Sea Res.* - 1976. - 10, N 3. - P. 354-376.
- Klek-Kawinska E.* Stimulation of oogenesis in the sand shrimp, Crangon crangon, by a human gonadotropin // *Gen. and Comp. Endocrinol.* — 1976. — 30, N 3. — P. 239—242.
- Knowlton N, Keller B.D.* Larvae which fell farshort of their potential: highly localized recruitment in an alpheid shrimp with extended larval development // *Bull. Mar. Sci. Gulf. Garibb.* - 1966. - 39, N 2. - P. 213-223.
- Knowlton N, Keller B.D.* Symmetric fights a measure of escalation potential in a symbiotic, territorial snapping shrimp // *Behav. Ecol. and Sociobiol.* — 1982. — 10, N 4. — P. 289-292.
- Kocatas A.* On the occurrence of *Sirpus zariquieyi* Gordon (Decapoda, Brachyura) in the Black Sea and Sea of Marmara // *Crustaceana.* — 1982. — N 2. — P. 177—180.
- Koller G.* Mechanism of chromatophore control Crustacea // *Verh. Dtsch. zool. Ges.* — 1925. - 30, N 1. — P. 128-132.
- Komemeto F.I., Ono J.K.* Hormone control of urine flow in crayfish // *Comp. Biochem. and Physiol.* - 1968. - N 27. - P. 851-857.
- Koyama N, Shimozawa T., Hisada M.* Transducing element of crustacean mechano-sensory hairs // *Experientia.* — 1981. — 37, N 4. — P. 379—380.
- Krainska M.K.* Recherches sur le développement d'*Eupagurus prideauxi* Leach. 1. Segmentation et gastrulation // *Bull. Int. Acad. Pol. Sci. Lett., Cl. Sci. Math, et Natur. Ser. B.* - 1934. - 2. - P. 149-165.
- Kropp R.K.* Additional porcelain crab feeding methods (Decapoda, Porcellanidae) // *Crustaceana.* - 1981. - 40, N 3. - P. 307-310.
- Krygier E.E., Horton H.F.* Distribution, reproduction, and growth of *Crangon nigricauda* and *Crangon franciscorum* in Yaquina Bay, Oregon // *Northwest Sci.* — 1975. — 49, N 4. — P. 216-240.
- Kulkarni O.K., Nagabhusanam R.* Mobilization of organic reserves during ovarian development in a marine penaeid prawn, *Parapenaeopsis hardwickii* (Miers) (Crustacea, Decapoda, Penaeidae) // *Aquaculture.* - 1979. - 18, N 4. - P. 373-377.

- Kunju M.M.* Some aspects of the biology of *Solenocera indicus* Nataraj // FAO World sci. conf. of the biol. and culture of shrimps and Prawns. — Urbana: Univ. Illinois press, 1967. — P. 17-36.
- Kurian C.V.* Larvae of Decapod Crustacea from the Adriatic Sea. — Split: Inst. za oceanograf. i ribarstvo, 1956. — 107 p.
- Kurup N.G.* Crustacean hormones // *J. Anim. Morphol. and Physiol.* — 1963. — 10, N 2. — P. 113-149.
- Kurup N.G.* Staining techniques of the neuroendocrine tissues of decapod Crustacea // *Hydrobiologia.* - 1972. - 40, N 1. — P. 87-100.
- Kit h I H., Mann H.* Das varcommen von Garnelenlarven (*Crangon crangon*) in der Elbmündung // *Arh. Fischereiwiss.* — 1964. — 14, N 1/2. — S. 15-18.
- Kühn A., Lederer E.* Chemical nature pigments Crustaceans // *Ber. Dtsch. chem. Ges.* — 1953. - 66. - S. 488-495.
- Lacheise F., Hoffmann J.A.* Eodysome et dweloppement ovarient chez un Decapode, *Carcinus maenas* // *C. r. Acad. sci. D.* — 1977. — 285, N 6. — P. 701-704.
- Lang F., Sutterlin A., Prosser C.L.* Physiology of leg musele in *Paralithodes* // *Comp. Biochem. and Physiol.* - 1970. - 32, N 17. - P. 615-628.
- Lau Mc.C.L.* Opening of bivalves by a nonchelate crustacean predator // *Pacif. Sci.* — 1983. - 38, N 4. - P. 366-367.
- Lau Mc.C.L.* Dispersal and use of sponges and ascidians as camouflage by *Cryptodromia hilgendorfi* (Brachyura: Dromiacea) // *Mar. Biol.* — 1984. — 76, N 1. — P. 17-32.
- Laurent P.J.* Premies résultâtes des introductions expérimentales en closes de *Pacifastacus leniuseulus* Dana // *Piscicult. franc.* — 1979. — 56. — P. 51-57.
- Lautier J., Vernet G.* Comparasion du métabolisme lipidique de l'hepatopancreas de *Pachygrapsus marmoratus* Fabricius chez des animaux témoins et opères des pédoncules coculaires en fonction du cycle d'intermue // *C. r. Acad. Sci. D.* — 1972. — 275, N 17. — P. 1899-1902.
- Lawinsky L., Weglarska B.* Morphological and histicchemical investtigation on the emryological development of the crab, *Rhithropanopeus harrisi* // *Acta biol. et med. Soc. sci. gedan.* — 1959. - 3, N 12. - 17 p.
- Lawinsky L., Pautsch G.* A successful trail to rear larvae of the crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould) subsp. *tridentatus* (Maitland) under laboratory conditions // *Zool. pol.* — 1969. — 19, N 4. - P. 495-504.
- Lawrence G.A.* Biogeography // *The biology of Crustacea. Systematics, the fossil records and biogeography.* — New York: McDraw-Hill, 1982. — Vol. 1. — 319 p.
- Lebour M.* Notes on the inshore plancton of Plymouth // *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* — 1947. - 26, N 4. - P. 527-547.
- Lee C.L., Fielder D.R.* Reproductive cycle and female breeding dress in the freshwater prawn *Macrobrachium australiense* Holthuis, 1950 (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) // *Proc. Roy. Soc. Queensl.* - 1982. - 93, N 15. - P. 71-77.
- Leggett L.M.W.* A retinal substrate for color discrimination in crabs // *J. Comp. Phisiol. A.* - 1979. - 133, N 2. - P. 159-166.
- Leming T.D., Johnson D.R.* Application of circulation models to larval dispersment and recruitment // *Mar. Technor. Soc. J.* — 1985. — 19, N 2. — P. 34-41.
- Levine D.M., Sulkln S.D.* Pardoning and utilization of energy during the larval development of the xanthid crab, *Rhithropanopeus harrisi* (Gould) // *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.* — 1979. - 40, N 3. - P. 247-257.
- Lightner D. V., Redman P.M.* A pervo-like virus disease of penaeid shrimp // *J. Invertebr. Pathol.* - 1985. - 45, N 1. - P. 47-53.
- Lio-Po G.D., Lavilla C.R., Trillo-Llobrea A.* Toxicity of malachite green to the larvae of *Penaeus mono-don* // *Kalikasan, Philipp. Biol.* — 1978. — 7, N 3. — P. 238-246.
- Lucu C.* Competitive role of calcium transport in the crab *Carcinus mediterraneus* acclimated to low salinités // *Mar. Biol.* — 1973. — 18, N 2. — P. 140-145.
- Lumare F.* Reproduction of *Penaeus kerathurus* using eyestalk ablation // *Aquaculture.* — 1979. - 18, N 3. - P. 203-214.
- Lumare F., Gozzo S.* Sviluppo larvae del crostaceo Xantidae *Eriphia verrucosa* (Forsk., 1775) in condizioni di laboratorio // *Boll. pesca, piscicolt. e idrobiol.* — 1973. — 27, N 1. — P. 185-209.
- Lynch M.P., Webb K.L.* Venations in serum constituents of the blue crab, *Callinectes sapidus*: glucose // *Comp. Biochem. and Phisiol. A.* — 1973. — 45, N 1. — P. 127-139.
- Mackay W.G., Prosser C.L.* King crab, ions in blood // *Ibid.* - 1970. - 34. - P. 273-280.

- Man De.J.G.* Decapoda of the Siboga Expedition // Siboga exped. Mon. — 1920. — 39, pt. 3. - 289 p.
- Mangum CP., Weiland A.Z.* The function of hemocyanin in respiration of the blue crab *Callinectes sapidus* // J. Exp. Zool. - 1975. - 193, N 3. - P. 257-263.
- Manning R.B., Holthuis L.B.* West African Brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda). — Washington: G. Goode, 1981. - 379 p.
- Mantel L.H.* Role of foregut in ion and water balance in crab *Gecarcinus* // Amer. Zool. — 1968. - 8, N 1. - P. 433-442.
- Marchand-Hellegonarch J., Mne.* Structure de la population d'un Crustace decapode brachyure: *Rhithropanopeus harrisi* (Gould) *tridentatus* (Maitland) dans l'estuarie de la Loire // C. r. Acad. Sci. D. - 1973. - 276, N 18. - P. 2581-2584.
- Marchand J.* Observations sur des populations naturelles de *Rhithropanopeus harrisi tridentatus* dans l'estuaire de la Loire: frquence des mues et taux de croissance des femelles adultes // Cah. biol. mar. - 1979. - 20, N 4. - P. 461-469.
- Martin J. W.* Notes and bibliography on the larvae of xanthid crabs, with a key to the known xanthid zoeas of the western Atlantic at Gulf of Mexico // Bull. Mar. Sci. — 1984. — 34, N 2. — P. 220-239.
- Masood-ul-Hassan N.T.K.Q.* The larval development and spawning of *Metapenaeus affinis* (H. Milne Edwards) under laboratory conditions // Pakistan J. zool. — 1981. — 13, N 1/2. — P. 141-155.
- Mauchline J.* Growth of shrimps, crabs and lobsters—an assessment // J. Cons. int. explor. mer. - 1977. - 38, N 2. - P. 162-169.
- Meixner R.* Reproduction of the sund shrimp *Crangon crangon* L // FAO Fish. Repts. — 1968. - 57, N 4. - P. 5-12.
- Meixner R.* Wachstum, Hautung und Fortpflanzung von *Crangon crangon* (L) bei Einzelanzucht // Ber. Dtsch. wiss. Kommis. Meeresforsch. — 1969a. — 20, N 2. — S. 93—111.
- Meixner R.* Wathstum, Hautung und Fortpflanzung van *Crangon crangon* L. bei Einzelanzucht // Ibid. - 1969b. - 20, N 2. - P. 63-65.
- Melville-Smith R.* Movements of deep-sea red crab (*Geryon maritae*) off South West Africa (Namibia) // S. Afr. J. Zool. - 1987. - 22, N 2. - P. 143-152.
- Miller K.J., Pritchard A.W., Rutledge P.S.* Respiratory regulation and the role of the blood in the burrowing shrimp *Callinassa calliforniensis* (Decapoda: Thalassinidea) // Mar. Biol. — 1976. - 36, N 3. - P. 233-242.
- Miller R.E., Sulkin S.D., Lippson R.L.* Composition and seasonal abundance of the blue crab, *Callinectes sapidus* Rathbun, in the Chesapeake and Delaware Canal and adjacent waters // Chesapeake Sci. — 1975. — 16, N 1. — P. 27—31.
- Millikin M.R., Williams A.B.* Synopsis of biological data on the blue crab *Callinectes sapidus* Rathbun // NOAA Techn. Rept. NMFS. - 1984. - N 1. - 39 p.
- Modin J.C., Cox K.* Post-embryonic development of laboratory-reared ocean shrimp, *Pandalus jordani* // Crustaceana. — 1976. — 13, N 2. — P. 197—219.
- Mohamed K.H., Muthu M.S., Pillai N.N., George K. V.* Larval development *Metapenaeus monoceros* Fabricius // CMER1 Bull. - 1978. - N 28. - P. 50-59.
- Moran W.M., Pierce S.K.* The mechanism of crustacean salinity tolerance: cell volume regulation by K⁺ and glycine effluxes // Mar. Biol. — 1984. — 81, N 1. — P. 41—46.
- Morita T.* Morphological observations for development of larvae *Eriocheir japonica* // Dobutsugaku zasshi Zool. Mag. — 1974. — 83, N 1. — P. 24—81.
- Moshiri G.A., Goldman C.P., Coldschak G.L., Mull D.R.* The effect of variations in oxygen tension on certain aspects of respiratory metabolism in *Pacifastacus levisculus* (Dana) (Crustacea: Decapoda) // Physiol. Zool. - 1970. - 43, N 1. - P. 23-29.
- Mota A.M.I., Rodrigues M.M.* Aspectos da reproducao do camarao setebarras, *Xyphopeneus kroyeri* (Heller) (Decapoda, Macrura), na costa do estado do Ceara // Arg. cienc. mar. — 1977. - 17, N 1. - P. 29-35.
- Motoh H.* Larvae of decapod Crustacea of Philippines. 3. Larval development of the giant tiger prawn, *Penaeus monodon* reared in the laboratory // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. — 1978. — 45, N 10. - P. 1201-1216.
- Nagabhushanam R., Chinnayya B.* The moulting behavior of the prawn, *Caridina weberi* // Brottia. Cienc. natur. - 1972. - 41, N 3/4. - P. 163-176.
- Namara Mc J.C.* Ultrastructure of the chromatophores of *Palaemon affinis* Heilprin (Crustacea, Decapoda). Modifications in the shape of hindgut chromatophores associated with pigment movements // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. — 1979. — 40, N 2. — P. 193—199.

- Nartholl R.G.* The zoeal stages of the spider crab *Microphus bicornutus* // Ann. and Mag. Natur. History. - 1964. — 7, N 76. - P. 241-246.
- Nash R.D.M., Chapman C.J., Atkinson R.J.A., Morgan P.J.* Observations on the burrows and burrowing behavior of *Calocaris macandreae* (Crustacea: Decapoda: Thalassionoidea) // J. Zool. - 1984. - 202, N 3. - P. 425-439.
- Nayak V.N.J.* Larval culture of the hermit crab *Clibanarius aequabilis* var. *Merguensis* De Man (Decapoda, Anomura, Diogenidae) reared in the laboratory // J. Bombay Natur. Hist. Soc. - 1984. - 81, N 1. - P. 29-41.
- Needham A.E.* The structure and development of the segmental excretory organs of *Asellus aquaticus* // Quart. J. Microsc. Sci. — 1942. — 83. — P. 205—243.
- Newell R.C., Ahsanullah M., Pye Vj.* Aerial and aquatic respiration in the shore crab *Carcinus maenas* (L) // Comp. Biochem. and Physiol. A. — 1972. — 43, N 2. — P. 239—252.
- Noël P.* Influence de l'ablation des pédoncules oculaires sur le rythme nycthemiral des chromatophores de *Processa edulis* (Risso) (Crustace Decapode) // C. r. Acad. sci. D. — 1973. - 276, N 15. - P. 229-230.
- Noël P.* L'évolution des caractères sexuels chez *Processa edulis* (Risso) (Decapode, Natantia) // Vie et milieu. A. - 1976. - 26, N 1. - P. 65-103.
- Noël P., Couturier-Bhaud Y.* Comparative study of tegumentary carotenoids in *Processa edulis*, and *Lysmata seticaudata* (Crustacea, Caridae) // Comp. Biochem. and Physiol. B. — 1981. - 70, N 3. - P. 571-578.
- Noort G.J., Adema J.P.H.* The genus *Macropodia* Leash, 1814 in the North Sea and adjacent waters, with the description of a new species // Zool. meded. — 1985. — 59, N 28. — P. 369-379.
- Nouvel H., Holthuis L.B.* Les Processidae (Crustacea, Decapoda, Natantia) des eaux européenne // Zool. verh. — 1957. — 32, N 1. — P. 52—59.
- Oishi S.* Studies on the teloblasts in *Pagurus samuellis* // Ibid. — 1960. — N 5. — P. 270-280.
- Ong Kah Sin.* The early developmental stages of *Scilla serrata* Forskal (Crustacea, Portunidae), reared in the laboratory // Indopacif. Fish. Council. Ploc. 11 th sess. — Kuala Lumpur: Tokyo: Koseisha—Koscikaku, 1966. — 2. — P. 135—146.
- Ortman A.E.* A study of the systematic and geographic distribution of the decapod family Crangonidae Bate // Proc. Acad. Natur. Sci. Phila. - 1985. - 47, N 26. - P. 173-197.
- Ovarstreet R.M.* Marine Maladies? Worm Germs, and other Symbionts from the Northern Gulf of Mexico // Mississippi-Alabama sea grant consortium. — London: Edward Arnold, 1978. - 149 p.
- Patiner R.A.* *Lysmata seticaudata* als Putzergarnele im Mittelmeer // Heldgoländ. Wiss. Meeresuntersuch. - 1982. - 35, N 2. - S. 277-230.
- Paul A.J.* Mating frequency and viability of stored sperm in the tanner crab *Chionoecetes bairdi* (Decapoda, Majidae) // J. Crustac. Biol. - 1984. - 4, N 3. - P. 375-381.
- Pautsch L.* The color change of the zoea of the shrimp *Crangon crangon* // Experientia. — 1953. - 9, N 7. - P. 129-136.
- Pearcy W.G., Forss C.A.* Depts distribution of oceanic shrimps (Decapoda, Natantia) of Oregon // J. Fish. Res. Board Canada. - 1966. - 23, N 8. - P. 1135-1143.
- Pequeux A., Vallota A.C., Gilles R.* Blood proteins as related to osmoregulation in Crustacea // Comp. Biochem. and Physiol. A. - 1979. - 64, N 3. - P. 433-435.
- Perkins E.B.J.* Pigment migrations in chromatophore control; Crustaceas. Mechanism of chromatophore control // Exp. Zool. — 1922. — 50, N 9. — P. 71-105.
- Pesta O.* Die Decapoden fauna der Adria. — Leipzig: Franz Deuticke, 1918. — 500 p.
- Peter K.L., Tan Leo W.N.* Right handedness heterochelous Calappoid and Xanheid crabs suggestion for a functional advantage // Crustaceana. — 1985. — 49, N 1. — P. 98—100.
- Phillips B.E., Joli L.M., Ramm D.C.* An electromagnetic tracking system for studying the movements of rock (spini) lobsters // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. — 1984. — 79, N 1. — P. 9-18.
- Pike R.B., Williamson D.I.* Larvae of Decapoda Crustacea of Families Diogenidae and Paguridae from Bay Naples // Publ. Staz. zool. Napoli. — 1960. — 31, N 3. — P. 62—69.
- Pohle G, Telfond M.* Morphology and classification of Decapod Crustacean larvae setae: a scanning electron larvae setae: a scanning electron microscope study of *Dissodactylus crinitichelis* // Bull. Mar. Sci. Gulf. Garibb. - 1981. - 31, N 3. - P. 736-752.
- Poole R.Z.* A description of laboratory-reared zoea of *Cancer magister* and megalope taken under natural conditions // Crustaceana. — 1966. — 11, N 1. — P. 32—39.

Popovici Z. Langenmessungen an *Upogebia littoralis* Risso aus dem Schwarzen Meer // Acad. Roum. Bull. Sec. Sc. - 1940. — N 22. — P. 484-488.

Pora E.A., Rusdea D. Comportarea la variatii de salinitate. Nota 38. Hydremia le Leander squilla de la Agigea in functie de salinitatea mediului // Stud. și cere, stiint. Acad. R.P.R., Fil. Cluj. - 1954. - 2/5, N 3/4. - P. 305-308.

Porumb I.I. Le role des jeunes *Ponatomus saltator* L. dans la chaîne trophique de la mer Noire // Rapp. Comm. int. Mer. Medit. - 1969. - 19, N 2. - P. 303-305.

Potts W.T., Parry C. Osmotic and Ionic Regulations in Animals. — London: Pergamon press, 1964. — 423 p.

Pradeille-Rouquette M. Edute de la fonction de reproduction chez femelles du crabe *Pachygrapsus marmoratus* (F) et de différents facteurs qui lui sont liés // Call. biol. mar. — 1976. - 17, N 4. - P. 387-403.

Pressae C. L'activité mitotique au niveau de l'organe du *Pachygrapsus marmoratus* // C. r. Acad. sci. D. - 1978. - 286, N 3. - P. 289-291.

Price A.R.G. Temporal variations in Abundance of penaeid shrimp larvae and océanographie conditions off Ras Tanura, western, Arabian gulf // Estuarine and Coast. Mar. Sci. — 1979. - 9, N 4. - P. 451-465.

Primavera J.H. Notes on the courtship and mating behavior in *Penaeus monodon* Fabricius (Decapoda, Natantia) // Crustaceana. — 1979. — 37, N 3. — P. 287—292.

Primavera J.H., Posadas R.A. Studies on the egg quality of *Penaeus monodon* Fabricius, based on morphology and hatching rates // Aquaculture. — 1981. — 22, N 3. — P. 269—277.

Provenzano A.J., McConaughy J.R., Phillips K.B. et al. Vertical distribution of first stage larvae of the blue crab, *Callinectes sapidus*, at the mouth of Chesapeake Bay // Estuarine, Coast, and Shelf Sci. - 1983. - 16, N 5. — P. 489-499.

Quiroga N. Notes on flat oyster growth *Ostrea edulis* L. in «ría de ribadeo» (North-west Spain) // Int. Council. Explor. Sea. Rept. meet. Work. — 1973. — 35 p.

Raghupathi M., Reddi D., Chandrasekhara C. V. et al. Daily rhythms in phosphorylase activity of the freshwater field crab, *Oziotelphusa senax senax* (Fabricius) // Curr. Sci. (India). — 1983. - 52, N 10. - P. 477-479.

Rajyalakshmi K. Observations on the embryonic and larval development of some estuarine palaemonid prawns // Proc. Nat. Inst. Sci. India. B. — 1960. — 26, N 6. — P. 395—408.

Rao R.K. Responses of crustacean larval chromatophores to light and endocrines // Experimentia. - 1967. - 23, N 3. - P. 231-232.

Rao G., Sudhakara G. Larval development *Metapenaeus brevicornis* (H.Milne Edwards) // CMERI Bull. - 1978. - N 28. - P. 60-64.

Rao C.N., Shacuntala K., Reddy S.R. Moulting-reproduction relationship in freshwater prawn *Macrobrachium lanchesteri* (de Man) // Proc. Indian Acad. Sci. — 1981. — 90, N 1. - P. 39-52.

Read G.H.L., Caulton M.S. Changes in mass and chemical composition during the moulting cycle and ovarian development in immature and mature *Penaeus indicus* Milne Edwards // Comp. Biochem. and Physiol. A. — 1980. — 66, N 3. — P. 431—437.

Rees C. Continuous plankton records: The decapod larvae in the North Sea // Bull. mar. ecol. - 1952. - 3, N 22. - P. 18-26.

Regnault M. Etude expérimentale de la nutrition d'*Hippolyte inermis* Leach (Decapode, Natantia) au cours de son développement larvaire au laboratoire // Int. Rev. gesamt. Hydrobiol. — 1969. - 54, N 5. - P. 749-764.

Regnault M. Développement de l'estomac chez les larves de *Crangon septemspinosa* Say (Crustacea, Decapoda, Crangonidae); son influence sur le mode de nutrition // Bull. Mus. nat. hist. natur. Zool. - 1972. - 53, N 8. - P. 841-856.

Regnault M. Ammonia excretion of the sand-shrimp *Crangon crangon* (L) during the moulting cycle // J. Comp. Physiol. B. - 1979. - 133, N 3. - P. 199-204.

Reichenbach H. Studien zur Entwicklungsgeschichte des Flusskrebsses // Abh. Senckenberg. Ges. Frankfurt. — 1888. — Bd 14. — 137 S.

Reuben J.P., Brandt P. W., Carcia H., Grundfest H. Excitation-coupling in crayfish // Amer. Zool. - 1967. - 7, N 7. - P. 623-645.

Rice A.L. Growth «rules» and the larvae of decapod crustaceans // J. Natur. Hist. — 1968. - 2, N 4. - P. 525-530.

Rice A.L. Crab zoeae and Brachyuran classification: a re-appraisal // Bull. Brit. Mus. Natur. Hist. Zool. - 1981. - 40, N 5. - P. 287-296.

Rice A.L., Provenzano A.J. The zoeal stages and the glaucothoe of *Paguristes scriceus* // Crustaceana. - 1965. - 8, N 3. - P. 239-254.

- Rice P.P., Armitage K.B.* The effect of photoperiod on oxygen consumption of the crayfish *Orconectes nais* (Faxon) // *Comp. Biochem. and Physiol. A.* — 1974. — 47, N 1. — P. 261-270.
- Rigel J.A., Schmidt-Nielsen B.* Fluid movement in crayfish antennal gland // *Amer. J. Physiol.* - 1966. - 211, N 16. - P. 476-486.
- Rimmer D.W., Phillips B.F.* Diurnal migration and vertical distribution of phyllosoma larvae of the western rock lobster *Panulirus cygnus* // *Mar. Biol.* — 1979. — 54, N 2. — P. 109-124.
- Ritz D.A.* Behavioural response to light of the newly hatched phyllosoma larvae of *Panulirus longipes cignus* George (Crustacea: Decapoda: Palinuridae) // *J. Exp. Mar. Biol, and Ecol.* — 1972. - 10, N 2. - P. 105-114.
- Robertson A.M., Laverock M.S.* Oesophageal sensors and their modulatory influence on oesophageal peristalsis in the lobster *Homarus gammarus* // *Proc. Roy. Soc. London. B.* — 1979. - 206, N 1163. - P. 235-263.
- Robertson J.R.* Osmotic and ionic regulation in aquatic invertebrates // *Recent Advances in Invertebrate Physiology.* — Stanford: Univ. press, 1957. — P. 229—246.
- Robertson J.R., Fudge J.A., Vermeer G.K.* Chemical and live feeding stimulants of the sand fiddler crab, *Uca pugnator* (Bosc) // *J. Exp. Mar. Biol, and Ecol.* — 1981. — 53, N 1. — P. 47-64.
- Roer R.D.* Mechanisms of resorption and disposition of calcium in the carapace of the crab *Carcinus maenas* // *J. Exp. Biol.* - 1980. - 88, N 21. - P. 205-218.
- Ros R.M., Menocal R.R.* Método para determinar fecundidad en crustáceos decápodos con fraza externa // *Ciencias.* — 1978. — 8, N 40. — 19 p.
- Roux A.* Contribution a l'étude du development larvaire de *Porcellana platichela* Pennant (Crustacea, Decapoda) // *C. r. Acad. sci.* - 1961. - 253, N 19. - P. 2146-2148.
- Roux A.* Contribution a l'étude du development larvaire d'*Hippolyte inermis* Leach (Crustacea, Decapode, Macrura) // *Ibid.* - 1963. - 256, N 16. - P. 3499-3501.
- Roux A.* Le development larvaire de *Porcellana longicornis* Pennant (Crustacea, Decapoda, Anomura, Galatheidae) // *Cah. biol. mar.* - 1966. - 7, N 1. - P. 69-78.
- Roux A.* Alteration du calcum intestinal au cours de la mue de metamorphose chez *Pisidia longicornis* (Linné) (Crustacea, Decapoda) // *Bull. Soc. zool. France.* — 1976. — 101, N 5. - P. 1088-1089.
- Roux A.* L'organe Y de *Palaemon serratus* (Pennant) (Decapoda, Natantia): Localisation at aspects histologiques // *Cah. biol. mar.* — 1977. — 18, N 4. — P. 413—425.
- Rubiliani C.* Response by two species to a rhizocephalan extract // *J. Invertebr. Pathol.* — 1985. - 45, N 1. - P. 304-310.
- Rubiliani C., Rubiliani-Durozoi M., Payen G.G.* Effets de la sacculine sur les gonades, les glandes androgenes et le système nerveux central des crabes *Carcinus maenas* (L) et *C. mediterraneus* Czerniavsky // *Bull. Soc. zool. France.* - 1980. - 105, N 1. - P. 95-100.
- Sabourin T.D., Stickle W.B.* Respiratory and osmoregulatory responses of the hermit crab, *Clibanarius vittatus* (Bosc), to salinity changes // *J. Exp. Mar. Biol, and Ecol.* — 1980. — 46, N 2/3. - P. 241-254.
- Sakai K.* Some Upogebiidae (Crustacea, Decapoda) in the collection of the Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden // *Zool. meded.* — 1984. — 58, N 10. — P. 149—162.
- Sakuda H.M.* Observations of moltion female king crabs *Paralithodes camtchatica* (Tilesius) // *Bull. Int. N. Pacif. Fish. Commis.* — 1961. — N 5. — 4 p.
- Salman S.D.* Larval development of the crab *Pilumnus hirtellus* (L) reared in the laboratory (Decapoda, Brachyura, Xanthidae) // *Crustaceana.* — 1982. — 42, N 2. — P. 113—126.
- Sandeman D.C.* Crayfish antennae as tactile organ: their mobility and the responses of their proprioceptors to displacement // *J. Comp. Physiol. A.* — 1985. — 157, N 3. — P. 363-373.
- Sandifer P.A., Lawrence A.L., Harris S.G. et al.* *Penaeus* spp. Electrical stimulation of spermatophore expulsion in marine shrimp, *Penaeus* spp. // *Aquaculture.* — 1984. — 41, N 2. — P. 181-187.
- Sather B.T.* Observations on the molt cycle and growth of the crab, *Podopthalmus vigil* // *Crustaceana.* - 1966. - 11, N 2. - P. 185-197.
- Sawyer T.K., MacLean S.A.* Some protozoan diseases of decapod crustaceans // *Mar. Fish. Rev.* - 1978. - 40, N 10. - P. 32-35.
- Schembry P.* The functional morphology of the brachial chambers and associated structures of *Ebalia tuberosa* (Crustacea: Decapoda) with special reference to ventilation of the egg-mass // *J. Zool.* - 1981. - 195, N 4. - P. 423-436.

Schmidt S. Dredging for blue crabs: Virginia's winter Fishery // *Mar. Resour. Bull.* — 1985. - 17, N 1. - P. 2-3.

Schöne H., Schöne H. Morphology and function of the antennular joint and its strand organ, instrumental to gravity reactions in the spiny lobster *Panulirus argus* (Crustacea, Decapoda) // *Zoomorphology.* — 1980. — 96, N 2. — P. 191—203.

Schuldt M. Interpretación funcional de cambios microanatomical en el ovario de *Palaeomonetes argentinus* Nobili (Crustacea, Palaemonidae) durante desove y post puesta // *Limnobiología.* - 1981. - 2, N 3. - P. 141-151.

Shakuntala K. Inote on the changes in egg wught during the early development of *Macrobrachium rude* // *Hydrobiologia.* — 1977. — 10, N 7. — P. 23—27.

Shakuntala K., Pandian T.J. On the hatching mechanism of a fresh water prawn *Macrobrachium idae* // *Ibid.* - 1972. - 40, N 1. - 17 p.

Shakuntala K., Reddy R., Ponnuchamy R. Preliminary studies on the freshwater prawn *Macrobrachium lammarei* (H. Milne Edwards) // *Indian J. Exp. Biol.* — 1980. — 18, N 7. — p. 741-744.

Shanks A.L. Behavioral basis of internal-wave-induced shoreward transpott of megalope of the crab *Pachygrapsus crassipes* // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* — 1985. — 24, N 3. — P. 289—295.

Shelton R.G.J. Observations on the occurence of an epizooic, blue-green alga on the hemoreceptor setae of the brown scrimp, *Crangon crangon* (L) // *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* — 1974. - 54, N 2. - P. 301-307.

Sherman R.G., Burrage T.G. Cellular development of the American lobster Heart // *Amer. Zool.* - 1979. - 19, N 1. - P. 29-33.

Shiino S.M. Studies on the embryology of *Squilla oratoria* // *Mem. Coll. Sci. Kyoto Univ.* - 1942. - B17. - P. 77-174.

Shiino S.M. Studios on the enibrionic development of *Panulirus japonicus* // *J. Fac. Fish. Prefect. Univ. Mie, otaminachi.* — 1950. — 1. — 168 p.

Shincarenlo L. Development of the larval stages of the blue swimming crab *Portunus pelagicus* (Potunidae: Decapoda: Crustacea) // *Austral. J. Mar. and Freshwater Res.* — 1979. — 30, N 4. - P. 485-503.

Shoup J.B. Shell opening by crabs of the genus *Calappa* // *Science.* — 1968. — N 160. — P. 887-888.

Sick L.V. Larval distribution of commercially inportant Penaeidae in North Carolina // *J.E. Mitchel Sci, Soc.* - 1970. - 86, N 3. - P. 118-127.

Sieberes D., Lucu C, Sperling K.R., Eberlein K. Kinetics of osmoregulation in the crab *Carcinus maenas* // *Mar. Biol.* — 1972. — 17, N 4. — P. 291—303.

Sieberes D., Lucu C. Mechanisms of intracellular isosmotic regulation: extracellular space of the shore crab *Carcinus moenas* in relation to environmental salinity // *Helgoländ. Wiss. Meeresuntersuch.* — 1973. — 25, N 2/3. — S. 199—205.

Silas E.G. Larval development. Introduction // *CMERI Bull.* — 1978. — N 28. — P. 2.

Smith R.J. Water permeability of *Carcinus* // *Biol. Bull.* — 1970. — 139, N 7. — P. 351—362.

Sochasky J.B., Aiken D.E., Watson N.H.E. Y organ, molting gland, and mandibular organ: a problem in decapod crustacea // *Can. J. Zool.* — 1972. — 50, N 7. — P. 993—997.

Spirito CP. Control of leg muscles in *Uca* // *Z. vergl. Physiol.* — 1970. — N 68. — P. 211-228.

Spirito CP. An analysis of swimming behavior in the portunid crab *Callinectes sapidus* // *Mar. Behav. and Physiol.* - 1972. - 1, N 3. - P. 261-276.

Staples D.J., Vance D.J. Emigration of juvenile banana prawns *Penaeus merguensis* from a mangrove estuary and recruitment to offshore areas in the wet-dry tropics of the Gulf of Carpentaria, Australia // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* — 1986. — 27, N 3. — P. 239—252.

Stevens B.A. Callianassidae from the west coast of North America // *Ibid.* — 1928. — 4. — P. 42-48.

Stevenson R.J., Hettick B.P. Metabolism of chitin precursors by crayfish tissues during chitin synthesis // *J. Exp. Zool.* — 1980. — 214, N 1. — P. 37—48.

Steward J.E. Diseases and defense mechanisms of the lobster, *Homarus americanus* // *Mar. Fish. Rev.* - 1978. - 40, N 10. - P. 4-5.

Stickney A.P., Perkins H.C. Observations on the food of the larvae of the Northern Shrimp, *Pandalus borealis* Kroyer (Decapoda, Caridae) // *Crustaceana.* — 1981. — 40, N 1. — P. 36-49.

Sulkin S.D. Deps regulation of crab larvae in the absence of light // *J. Exp. Mar. Biol, and Ecol.* - 1973. - 13, N 1. - P. 73-82.

- Sulkin S.D., Pickett L.D.* Effect of agitation in the culture of the zoal stages of the mud crab, *Rhithropanopeus harrisi* // *Shesapeake Sci.* — 1973. — 14, N 4. — P. 292—294.
- Sulkin S.D., Branscomb E.S., Miller R.E.* Induced winter spawning and culture of larvae of the blue crab, *Callinectes sapidus* Rathbun // *Aquaculture.* — 1976. — 8, N 2. — P. 103—113.
- Sulkin S.D., van Heukelen W., Kelley P., van Heukelen L.* The behavioral basis of larvae recruitment in the crab *Callinectes sapidus* Rathbun: a laboratory investigation of ontogenesis changes in geotaxis and barokinesis // *Biol. Bull.* — 1980. — 159, N 2. — P. 402—417.
- Sulkin S.D., van Heukelen W.* Viliability in the lens of the magalopal stage and its consequence to dispersal and recruitment in the portunid crab *Callinectes sapidus* Rathbun // *Bull. Mar. Sci. Gulf. Garibb.* - 1986. - 39, N 2. - P. 269-278.
- Takahata M., Yoshino M., Hisada M.* The association of uropod steering with postural movement in crayfish // *J. Exp. Biol.* — 1981. — 92, N 8. — P. 26—27.
- Takahata M., Komatsu H., Hisada M.* Positional orientation determined by the behavioral context in *Procambarus clarkii* Girard (Decapoda, Macrura) // *Behaviour.* — 1984. — 88, N 3/4. - P. 240-265.
- Takeuchi A.* Crayfish muscle conductance // *J. Physiol.* — 1971. — 217, N 12. — P. 341—358.
- Tautz J., Masters W.M., Aicher B.M.* A new type of water vibration receptor on the crayfish antenna // *J. Comp. Physiol. A.* - 1981. - 144, N 4. - P. 533-541.
- Taylor E. W., Bulter P.J.* The behaviour and physiological responses of the shore crab *Carcinus maenas* during changes in environmental oxygen tension // *Neth. J. Sea Res.* — 1973. — 26, N 7. - P. 496-505.
- Taylor E.W.* Observations of valve-like structures and evidence for rectification of flow within the gill lamellae of the crab *Carcinus maenas* (Crustacea, Decapoda) // *Zoomorphology.* - 1986. - 106, N 1. - P. 2-11.
- Teal J.M.* Pressure effects on the respiration of vertically migrating decapod crustacea // *Amer. Zool.* - 1971. - 11, N 3. - P. 571-576.
- Temple R.F., Fischer C.C.* Vertical distribution of the planctonic stages of penaeid shrimp // *Pubis Inst. Atarine Sci.* — 1965. — N 10. — P. 59—67.
- Thomas W.J.* Oxygen uptake of Homarus // *Exp. Biol.* — 1954. — 31, N 10. — P. 288-291.
- Thomas W.J.* Setal relationships and their significance in *A. Pallipes* // *Experimentia.* — 1979. - 35, N 10. - P. 1309-1311.
- Thorgson G.* Reproduction and larvae development of Danish Marine bottom Invertebrates // *Medd. Dan. fisk.-og. havunders.* — 1946. — 4. — P. 181—184.
- Thorson G.* Reproductive and larvae ecology of marine bottom invertebrates // *Biol. Rev.* - 1950. - 25, N 5. — P. 124-152.
- Thorson G.* Some factors influencing the recruitment and establishment of marine benthic communities // *Neth. J. Sea Res.* — 1966. — 3, N 2. — P. 67—72.
- Tiewis K.* Raubfische fressen zu viele Krabben weg // *Umschau Wiss. und Techn.* — 1976. - 76, N 18. - S. 590-591.
- Touier A.* Données nouvelles concernât l'endocrinologie sexuelle des Crustacés Décapodes Natantia hermaphrodites et gonochriques. Maintien des gonies et evolution des gametogeneses in vivo et in vitro // *C. r. Acad. sci. D.* - 1977. - 28, N 24. - P. 2515-2518.
- Travis D.F.* Structural features of mineralization from tissue to macromolecular levels of organization in the decapod Crustacea // *Ann. N. Y. Acad. Sci.* — 1963. — 109, N 1. — P. 177-245.
- Tifail M., Hashmi S.S.* A contribution to the pistol shrimp, *Alpheus crassimanus* (Heller) // *Pakistan J. Sci. and Ind. Res.* - 1965. - 8, N 1. - P. 278-281.
- Turoboyski K.* Biology and ecology of the crab *Rhithropanopeus harrisi* ssp. *tridentatus* // *Mar. Biol.* - 1973. - 23, N 4. - P. 303-313.
- Vadon C.* Ecologie et polychromatisme de *Sirpus zariquieyi* Gordon, 1953 // *Ann. Inst. oceanogr.* - 1984. - 60, N 1. - P. 95-99.
- Vatova A.* Compendio della flora et della fauna del marine Adriatico presso Rovigo // *Mer. R., Cor. talassogr. Ital.* - 1928. - 143, N 3. - P. 161-163.
- Vaugelas V.* Capture en plongée de Crustacés fouisseurs (Callianasses). Technique inédite de la ligne plomber // *Bull. Inst. oceanogr.* — 1985. — Num. spec. — P. 177—180.
- Vencatachari S.A., Ambore N.E.* Metabolic response to thermal stress in the freshwater Crab *Barythelphusa guerinii* Milne Edwards its relation to size sex // *Indian J. Exp. Biol.* — 1979. — 17, N 6. - P. 565-570.

Vernet-Cornubert G. Recherches la sexualité du crabe *Pachygrapsus marmoratus* // Arch. zool. exp. et gen. — 1958. — 96, N 3. — P. 101—276.

Vernet-Cornubert G. Connaissances actuelles sur le mue chez les décapodes et etude de quelques phénomènes qui lui sont lies // Ibid. — 1960. — 99, N 2. — P. 57—76.

Vey A. Aspects fondamentaux et pratigues des recherches actuelles sur les maladies des ecrevisses // Piscicult. franc. — 1979. — N 56. — P. 41—45.

Voss-Foucart M.F., Bussers J.C., Goffinet G. et al. Etude preliminaire de la diagenese précoce des carapaces de *Carcinus maenas* dans un sediment marin. Aterlation ultrastructurale et chimique // Ann. Soc. roy. zool. Belg. — 1984. — 114, N 1. — P. 145—146.

Vries de M.C., Epifanio C.E., Dittel A.I. Lunar rhythms in the eggatching of the subtidal crustacean: *Callinectes arcuatus* Ordway (Decapoda: Brachyura) // Estuarine, Coast, and Shelf Sei. - 1983. - 17, N 6. - P. 717-724.

(Varner G.F., Jones A.R. Leverage and muscle type in crab chelae (Crustacea: Brachyura) // J. Zool. - 1976. - 180, N 1. - P. 57-68.

Waterman T.H. The physiology of Crustacea. 1. Metabolism and growth. — London: Edvard Arnold, 1960. — 342 p.

Weal van P.B. «Hepatopancreas»? // Comp. Biochem. and Physiol. A. — 1974. — 47, N 1. - P. 2-9.

Wear R.G. Breeding cycles and prezoea larva of *Petrolisthes elongatus* // Trans. Roy. Soc. N.Z. Zool. - 1965. - 5, N 13. - P. 169-175.

Wear R.G. Prezoea larva of *Petrocheles spinosus* // Ibid. — 1966. — 8, N 10. — P. 119-124.

Webb H.M., Brown F.A. Biological rhythms // Physiol. Revs. — 1959. — 39, N 3. — P. 127-161.

Weygoldt P. Beitrag zur Kennthis der Ontogenie der Decapoden: embrvologische Untersuchungen an *Palaemonetes verians* (Leach) // Zool. ahrb. Anat. B.D. — 1961. — 79, N 2. — S. 223-294.

Whinnie M.A. Gastrolith in crayfish // Comp. Biochem. and Physiol. — 1962. — 7, N 1/4. - P. 60-65.

Wyckham D.E. The relationship between megalopae of the dungeness crab. Cancer magister and the hydroid, *Veella veella* and its influence on abundance estimates of *C. magister* megalopae // Calif. Fish, and Game. - 1979. - 65, N 3. — P. 184-186.

Wielgus E. Znaczenie filogeneticzne budowy plemnikow u Decapoda // Prz. zool. — 1973. - 17, N 4. - P. 420-426.

Wiesapape L., Aldrich D., Strawn K. Effects of temperature and salinity on thermal death in postlarvae brown shrimp *Penaeus aztecus* // Physiol. Zool. — 1972. — 45, N 1. — P. 126-128.

Williams A.B. Marine decapod crustacians of the Carolinas // Fish. Bull. U. S. — 1965. — 65, N 1. - 298 p.

Williams A.B. The swimming crabs of the genus *Callinectes* (Decapoda: Portunidae) // Fish. Bull. U. S. - 1974. - 72, N 7. - P. 685-798.

Williams J.A. An endogenous tidal cycle of blood-sugar concentrations in the shore crab *Carcinus maenas* // Comp. Biochem. and Physiol. A. — 1985. — 81, N 3. — P. 627—631.

Williamson D.I. The plancton in the Irich Sea // Bull. mar. ecol. — 1956. — 4, N 31. — P. 112-122.

Williamson D.I. Crustacea decapoda: Larvae. 7. Caridea, Family Crangonidae // Conseil international pour L'expboraton de la mer. zooplancton, Sheet 90. — 1960. — P. 36—39.

Williamson D.I. Larvae of Crustacea decapoda. 4. Caridea. Familyes: Pandalidae and Alpheidae // Fiches identif. zooplancton. Conseil perman internat, explorât, mer. — 1966. — N 109. - 5 p.

Williamson D.I. Names of larvae in the Decapoda and Euphausiacea // Crustaceana. — 1969. - 16, N 2. - P. 210-213.

Williamson D.I. Decapoda, Larvae // Fish. Ident. zooplancton, 167/168. — 1983. — 8 p.

Williamson H.C. Decapoden. 1. Tiel (larven). Nordishes Plancton. — 1915 // Rep. Norw. Fish. Mar. Invest. - 1915. - 15, N 3. - 18 p.

Wilson K.A., Heck K.L., Able K.W. Juvenile blue crab, *Callinectes sapidus*, survival: an evaluation of eelgrass, *Zostera marina*, as refuge // Fish. Bull. U. S. — 1987. — 85, N 1. — P. 53-58.

Wolcott T.G. Uptake of unterstitial water from soil: mechanisms and ecological significance in the ghost crab *Ocypode quadrata* and two gecarcinid land crabs // Physiol. Zool. — 1984. — 57, N 1. - P. 161-184.

Woodmanse R.A. Daily vertical migration of Lucifer. Egg development, oviposition and hatching // *Int. Rev. gesamt. Hydrobiol.* - 1960. - 51, N 5. — P. 689-698.

Wormhoudt A. van, Ceccaldi H.J., Martin B.J. Adaptation de la teneur en enzymes digestives de *Thepatopancreas de Palaemon serratus* (Crustacea, Decapoda), a la composition d'aliments expérimentaux // *Aquaculture.* — 1980. — 21, N 1. — P. 63—78.

Wormhoudt A. van, Sellos D. Aspects biochimiques de la croissance: acides nucléiques et enzymes digestives chez *Palaemon serratus* (Crustacea, Natantia) // *Oceanol. Acta.* — 1980. — 3, N 1. — P. 97-105.

Yamaguchi T., Ohtsuka T., Katagiri Y., Shimozawa T. Some spatial and temporal properties of movement fibres in the optic tract of the crayfish // *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI.* — 1973. - 19, N 1. - P. 31-49.

Yano I. Calcification of crab exoskeleton // *J. Exp. Biol.* — 1980. — 91, N 5. — P. 187-196.

Yonge C.M. The nature and significance of the membranes surrounding the developing eggs of *Homarus vulgaris* and other Decapoda // *Proc. Zool. Soc. A.* — 1937. — 107, N 37. — P. 499-517.

Yoshida H. Important marine shrimps and lobsters of Tyosen (Korea) // *Bull. Fish. Exp. Stn Tyosen.* — 1941. — 7, N 4. — 36 p.

Young R.E. Responses to respiratory stress in relation to blood pigment affinity in *Goniopsis crueniata* (Latr) and (to a lesser extent) in *Cardiosoma quannahumii* Latr. // *Ibid.* — 1973. - 11, N 1. - P. 91-102.

Zamal H., Khan Y.S., et al. A. Role of sodium metabisulphite and ascorbic acid on the total bacterial load of black spotted shrimp // *Bengladesh J. Zool.* — 1985. — 13, N 2. — P. 45-49.

Zehnder H. Die Embryonalentwicklung des Flusskrebses // *Acta zool.* — 1934. — 6, N 15. - P. 261-488.

Zmudzinski L. Skoropiski dzieciogonic (Decapoda) // *Baltyky Prz. zool.* — 1961. — 5, N 4. - P. 19-26.

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	5
ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КЛАССА РАКООБРАЗНЫХ	7
ОБЩАЯ ЧАСТЬ	12
Наружное строение	12
Покровы тела	12
Придатки тела	19
Внутреннее строение	27
Органы пищеварения	27
Мышечная система	33
Органы дыхания	40
Кровеносная система	48
Органы выделения и осморегуляции	54
Железы внутренней секреции	63
Нервная система	77
Органы размножения	105
Онтогенез	116
Сперматогенез	116
Оогенез	119
Плодовитость	124
Эмбриогенез	126
Органогенез	131
Инкубационный период	134
Вылупление	134
Постэмбриональное развитие	136
Развитие пенеидных креветок	136
Особенности постэмбрионального развития омарообразных	139
Постэмбриональное развитие высших креветок, крабов и раков-отшельников	142
Сокращенное развитие личиночных стадий	146
Постличиночное развитие	147
Зоогеография	154
Экология	156
Миграции эдультных форм	161
Миграции личинок	166
Эндогенные ритмы и приливно-отливные течения	169
Оседание личинок	175
Влияние солёности на формирование популяций	177
Особенности формирования популяций в лиманах Северо-Западного Причерноморья	179
Трофические связи	184
Паразиты и болезни	191
Влияние антропогенных факторов на популяции	198
Значение и использование десятиногих раков	204

СПЕЦИАЛЬНАЯ ЧАСТЬ	208
Систематическое описание десятиногих раков	208
Отряд Decapoda — десятиногие раки	208
Подотряд Natantia — плавающие	209
Триба Caridea — каридные	209
Семейство Hippolytidae — лошаdkовые	210
Род Hippolyte — лошадка	211
Род Lysmata — лисмата	221
Семейство Alpheidae — алфейные	226
Род Alpheus — алфей	227
Род Athanas — атанас	231
Семейство Palaemonidae — палемонидные	237
Подсемейство Palaemoninae — палемонийные	238
Род Palaemon — палемон	238
Семейство Crangonidae — кранговые	257
Род Crangon — крангон	258
Подрод Neocrangon — неокрангон	259
Подрод Crangon — крангон	259
Род Pontophilus — понтолюб	267
Семейство Processiidae — процессидные	275
Род Processa — процесса	276
Подотряд Reptantia — ползающие	282
Инфраотряд Astacura — раки	283
Семейство Homaridae — омаровые	283
Род Homarus — омар	284
Инфраотряд Anomura — бесхвостые	287
Семейство Callinassidae — калианассовые	287
Род Callinassa — калианасса	288
Род Upogebia — упогегбия	298
Семейство Paguridae — раки-отшельники	306
Род Diogenes — диоген	307
Род Clibanarius — броносец	314
Семейство Porcellanidae — порцеллановые	319
Род Pisidia — писидия	320
Инфраотряд Brachyura — настоящие крабы	325
Семейство Majidae — морские пауки	326
Род Macropodia — длинноног	327
Семейство Cancridae — канкридовые	336
Род Pirimela — пиримела	337
Род Sirpus — сирпус	340
Семейство Xantidae — ксантовые	344
Род Xantho — ксанта	345
Род Eriphia — эрифия	349
Род Pilumnus — пилумнус	353
Род Rhithropanopeus — ритропанопеус	359
Семейство Grapsidae — грапсидные	365
Род Pachygrapsus — пахиграпдус	366
Род Brachynotus — брахинотус	370
Род Eriocheir — эриохеир	374
Семейство Portunidae — портуниды	376
Род Callinectes — калинектес	377
Род Portumnus — портумнус	383
Род Carcinus — карцинус	387
Род Liocarcinus — лиокарцинус	393
Семейство Potamonidae — потамониды	402
Род Potamon — потамон	403
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	405

Наукове видання

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ БІОЛОГІЇ ПІВДЕННИХ МОРИВ
ім. О.О. КОВАЛЕВСЬКОГО. ОДЕСЬКА ФІЛІЯ

ФАУНА УКРАЇНИ

Том 26

ВИЩІ РАКОПОДІБНІ

Випуск 1–2

МАКАРОВ Юрій Миколайович

ДЕСЯТИНОГІ РАКОПОДІБНІ

Російською мовою

Київ, видавництво «Наукова думка», 2004

Художній редактор *І.П. Савицька*

Технічний редактор *Т.С. Березяк*

Коректор *Е.В. Малиновська*

Комп'ютерна верстка *О.Г. Ткача*

Підп. до друку 09.09.2004. Формат 70 x 108/16.
Папір офс. № 1. Гарн. Тайме. Друк офс. Ум. друк. арк. 37,8.
Ум. фарбо-відб. 37,8. Обл.-вид. арк. 38,58.
Тираж 500 прим. Зам. 4–452.

Видавництво «Наукова думка».
Р.с. № 05417561 від 16.03.95
01601 Київ 1, вул. Терещенківська, 3.

Концерн ВД «Ін Юре»
04017, Київ 107, вул. Багговутівська, 17–21.