

595.383

РАЗМНОЖЕНИЕ EUPHAUSIA SUPERBA DANA
(CRUSTACEA: EUPHAUSIACEA)**Р. Р. Макаров**

В течение шести лет (1965, 1967, 1968—1971) проводились исследования в экспедициях э/с «Академик Книпович». Материал собирали разноглубинным тралом с раскрытием 20×20 , вооруженным мелкоячеистой рубашкой, что дает известные преимущества в изучении взрослых рачков. До экспедиций Атлантики ВНИРО и ВНИРО, исследователи располагали только материалами сетных ловов, нерепрезентативными из-за избегания сетей взрослыми рачками (Magg, 1962). Работы в каждом рейсе приходились на конец лета и осень (февраль—апрель). Лишь в 1971 г. были получены данные за зимний и весенний сезоны (август—ноябрь).

За несколько лет получены данные о сроках завершения нерестового сезона (Макаров, 1972). В холодный 1967 г. нерест завершался во второй половине марта. В теплый 1969 г. в конце февраля рачки уже отнерестились. В промежуточный 1965 г. нерест был близок к завершению в середине февраля. Таким образом, в холодные годы нерест заканчивается позднее, чем в теплые. Это четко прослеживается по физиологическому состоянию половозрелых рачков, а также по возрастному составу личинок в планктоне. Соответственно в разное время должно происходить и посленерестовое рассредоточение концентраций половозрелых особей.

Данные по срокам начала спаривания имеются только для 1971 г. Первые самки со сперматофорами были встречены в начале октября (5%). К середине декабря их количество достигало 35,5%. По-видимому, этот срок соответствует началу массового спаривания. На декабрь приходится резкое увеличение количества самок со сперматофорами также по данным Руда (Ruud, 1932) и Баргманн (Bargmann, 1945). Максимальное количество самок со сперматофорами отмечено Баргманн в феврале.

Таким образом, массовый нерест *E. superba* длится 2—2,5 мес, примерно с середины декабря до середины февраля, а продолжительность существования концентраций рачков на нерестилищах еще больше. Указанные сроки характерны, по-видимому, для среднего по условиям года и в соответствии с теплосодержанием вод в каждом конкретном году могут сдвигаться. Возможно, что меняется и общая продолжительность нерестового сезона.

Рачки, обитающие в восточных районах нерестовой зоны, отстают по фазам репродуктивного цикла от особей, обитающих западнее. Это наблюдалось в 1967 и 1969 гг. По-видимому, сказываются различия в

сроках отхода льдов на юг, стимулирующего весеннее цветение фитопланктона, главной пищи *E. superba*. Соответственно в разное время вступают в этап ускоренного роста, способствующего окончательному созреванию, и рачки, обитающие в этих районах. Влияние льдов на сезонность развития популяций животных антарктических вод и особенно планктеров, общеизвестно (Mackintosh, 1972). Начало весеннего развития жизни и соответственно сезонных изменений в популяции *E. superba* должно определяться прежде всего сроками освобождения акватории ото льда, что не всегда прямо связано с общим потеплением поверхностных вод.

Возрастной состав половозрелых особей. *E. superba* начинает размножаться на второй год жизни (в конце второго года), и после нереста большая часть рачков отмирает (Bargmann, 1937, 1945; Marr, 1962; Шевцов и Макаров, 1969; Mackintosh, 1972). Считалось, что повторное размножение в течение жизни возможно только у небольшого числа особей. В таком случае нерестящиеся особи должны быть всегда представлены одной размерновозрастной группой. Этот вывод сделан на основании изучения планктонных сборов (Marr, 1962) и траловых уловов рачков за осенний сезон (Шевцов и Макаров, 1969).

Однако, по данным конца зимы 1970 и весны 1971 г., следует, что в созревании принимают участие две размерные группы: сравнительно мелкие рачки (модальный класс 30—36 мм) и более крупные особи (модальный класс 42—48 мм). Общий процесс созревания самок за эти сезоны и их размерный состав показаны на рис. 1. Выделено пять градаций зрелости самок: 1) овоциты одинаковых размеров, мелкие; теликум полностью не развит; 2) овоциты одинаковых размеров, мелкие; теликум развит полностью и окрашен в красный цвет; 3) овоциты, располагающиеся в середине каждой лопасти яичника, вдвое крупнее периферических; теликум без сперматофоров; 4) внутренние овоциты значительно крупнее внешних; теликум несет сперматофоры; 5) крупные внутренние овоциты не прозрачны, их ядра просвечивают в виде светлых кружочков, внешние овоциты значительно меньше; теликум несет сперматофоры.

Мелкие особи (первая группа) отстают в созревании от более крупных (вторая группа). Некоторые расхождения в размерном составе рачков, выловленных в разные промежутки времени, могут быть вызваны ростом рачков. Действительно, на гистограммах максимумы по первой группе перемещаются вправо (см. рис. 1).

В районах, куда выносятся особи из разных районов Южного океана, их рост может проходить с разной скоростью. Поскольку траления были выполнены в разных местах (учитывая к тому же постоянный дрейф рачков), трудно ожидать совпадения максимумов.

Если сопоставить по размерному составу рачков, выловленных в зимне-весенний сезон, с особями, встреченными в феврале—марте 1967 г., то оказывается, что мелкие рачки первой группы совпадают с размерами молодежи, а более крупные (вторая группа) с половозрелыми особями (рис. 2). Сравнимых особей разделяет зима, когда рост рачков, как известно, протекает с наименьшей интенсивностью (Ruud, 1932; Bergmann, 1945; Marr, 1962; Mackintosh, 1972). Но расстояние между максимумами, судя по кривым роста (указанные работы), достаточно для отнесения соответствующих групп к разным поколениям. Можно заключить, что первая и вторая возрастные группы самостоятельны, а разница в возрасте особей, входящих в эти группы, равна году. Особи первой группы соответствуют осенней молодежи, которая в

марте еще находилась в незрелом состоянии. К августу эти рачки начали развиваться; их внешние гениталии оказались полностью сформированными только к концу ноября. Поскольку очевидно, что особи этой размерной группы начинают размножаться в текущем сезоне, особи второй группы представляют собой рачков предыдущего поколения, которые уже должны были один раз участвовать в нересте. Естественно, им требуется меньше времени для созревания и к одним и тем же срокам они оказываются более зрелыми.

Таким образом, можно полагать, что особи *E. superba* нерестятся два раза в жизни и после первого нереста не отмирают. Возможно, что в первой половине нерестового сезона нерестятся преимущественно старшие рачки, которые после нереста постепенно отмирают. Младшие, нерестящиеся позднее, перезимовывают и нерестятся на следующий год повторно. Этим объясняется, почему осенью половозрелые рачки представлены одной размерной группой.

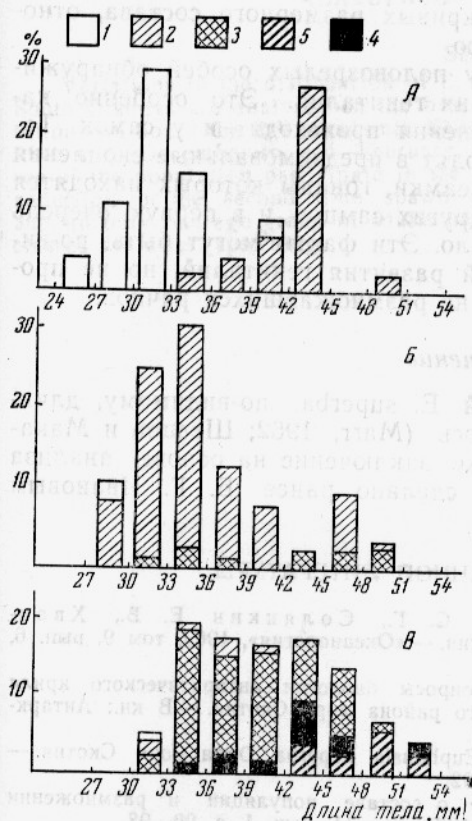


Рис. 1. Созревание самок *E. superba*, выловленных в водах о-ва Южная Георгия в 1971 г. 1—5 стадии зрелости: А — 12 августа; Б — 23 сентября; В — 12 ноября.

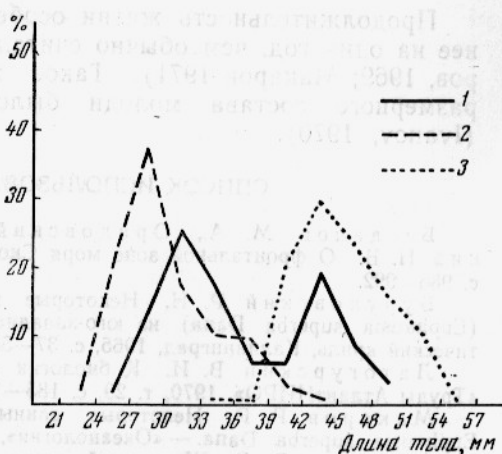


Рис. 2. Размерный состав *E. superba* за разные сезоны:

1 — созревающие рачки двух размерно-возрастных групп (12 августа 1971 г., о-ва Южная Георгия); 2 — молодь (3 марта 1967 г., о-ва Южная Георгия); 3 — половозрелые особи (15 февраля 1967 г., Южные Оркнейские острова).

Известно, однако, что размеры *E. superba* достигают 60 мм, причем довольно часто встречаются рачки размером 54—57 мм. Они могут соответствовать какой-то части особей второй группы, которые дожили до осени, а может быть перезимуют и будут участвовать в размножении еще раз. Кроме того, в зависимости от условий данного года, особи одной и той же возрастной группы могут быть мельче или крупнее. В одни и те же календарные сроки 1965 и 1967 гг. (теплый и холодный годы) рачки имели максимумы численности в пределах размерных групп 52—54 и 42—45 мм соответственно (Макаров, 1971).

Максимумы кривых размерного состава особей двух размерных групп района о-вов Баллени приходились на весьма близкие размеры—46 и 48 мм (Наумов, 1963).

Два близко располагающихся максимума (42 и 46 мм), 12 февраля 1967 г., получены на э/с «Академик Книпович» по шкале через 1 мм. Обычно это объясняется неравномерностью протекания нерестового сезона, а также различиями в условиях откорма личинок, появляющихся весной (при обилии фитопланктона) и осенью (Fraser, 1936; Magg, 1962; Макаров, 1971). Однако в любом случае особи, соответствующие этим пикам вариационных кривых размерного состава, относятся, безусловно, к одному поколению.

Изучение остающихся на зимовку половозрелых особей обнаруживает признаки реверсии в развитии их гениталий. Это особенно касается самцов, хотя некоторые изменения происходят и у самок. Такие слегка «недоразвитые» самцы входят в предзимовальные скопления рачков. Вместе с ними встречаются самки, гонады которых находятся явно в посленерестовом состоянии. Других самцов, и в первую очередь полностью зрелых, нет или очень мало. Эти факты могут быть, по-видимому, объяснены только реверсией развития гениталий, но не процессом созревания ювенильных, еще не размножавшихся рачков.

Заключение

Продолжительность жизни особей *E. superba*, по-видимому, длиннее на один год, чем обычно считалось (Magg, 1962; Шевцов и Макаров, 1969; Макаров 1971). Такое же заключение на основе анализа размерного состава молодежи было сделано ранее Б. Г. Ивановым (Ivanov, 1970).

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Богданов М. А., Орадовский С. Г., Солянкин Е. В., Хвацкий Н. В. О фронтальной зоне моря Скотия. — «Океанология», 1969, том 9, вып. 6, с. 986—992.

Буруковский Р. Н. Некоторые вопросы биологии антарктического криля (*Euphausia superba* Dana) из юго-западного района моря Скотия. — В кн.: Антарктический криль, Калининград, 1965, с. 37—53.

Латогурский В. И. К биологии *Euphausia superba* Dana моря Скотия. — «Труды АтлантНИРО», 1970, т. 29, с. 185—192.

Макаров Р. Р. Некоторые данные о составе популяции и размножении *Euphausia superba* Dana. — «Океанология», 1971, том 11, вып. I, с. 90—98.

Макаров Р. Р. Жизненный цикл и особенности распределения *Euphausia superba* Dana. — «Труды ВНИРО», 1972, т. 72, с. 85—92.

Масленников В. В. О влиянии динамики вод на распределение *Euphausia superba* Dana в районе о-ва Южная Георгия. — «Труды ВНИРО», 1972, т. 75, с. 107—117.

Наумов А. Г. О биологическом состоянии скоплений *Euphausia superba* Dana, обнаруженных близ островов Баллени. Инф. бюл. Сов. Антаркт. эксп., «Морской транспорт», М., 1963, т. 39, с. 36—39.

Солянкин Е. В. Об изменчивости положения фронтальной зоны в море Скотия. «Мировое рыболовство», ЦНИИТЭИРХ, 1969, II, с. 42—48.

Солянкин Е. В. О динамике некоторых фронтальных зон Южной Атлантики. — «Труды ВНИРО», 1972, т. 75, с. 96—106.

Хвацкий Н. В. О динамике вод и концентрации антарктического криля *Euphausia superba* Dana в южной части моря Скотия. — «Труды ВНИРО», 1972, т. 75, с. 118—124.

Шевцов В. В., Макаров Р. Р. К биологии антарктического криля. — «Труды ВНИРО», 1969, т. 66, с. 177—206.

Bargmann, H. E. The development and life—history of adolescent and adult krill, *Euphausia superba*. Discovery Rep., 1945, v. XXIII, p. 103—178.

Fraser, F. C. On the development and distribution of the young stages of krill (*Euphausia superba*). Discovery Rep., 1936, v. XIV, p. 1—192.

Ivanov, B. G. On the biology of antarctic krill (*Euphausia superba* Dana). Marine Biol., 1970, 7, p. 340—351.

Mackintosh, N. A. Life cycle of antarctic krill in relation to ice and water conditions. Discovery Rep. 1972, v. XXXVI, p. 1—94.

Marr, J. W. S. The natural history and geography of the antarctic krill (*Euphausia superba* Dana). Discovery Rep., 1962, v. XXXII, p. 33—464.

Ruud, J. T. On the biology of Southern Euphausiidae, Hval. Skrif. 1932, v. 2, p. 1—105.

TO THE BIOLOGY OF REPRODUCTION OF *EUPHAUSIA SUPERBA* DANA
(CRUSTACEA: EUPHAUSIACEA)

R. R. Makarov

SUMMARY

Variations in the distribution of *E. superba* on the spawning grounds off the South Orkneys are analysed on the basis of trawl catches obtained during six expeditions on board the R/V Akademik KNIPOVICH. *E. superba* spawn, on the main, from mid—December to mid—February. Every year specimens from two year—classes of the population participate in the spawning. The adults taking part in the reproduction for the second time spawn earlier than the first—time spawners. By autumn only one age group of adults has remained in the stock because older year—classes die after spawning.