

УДК 551.468.3(262.5)

А. Ю. Варигин

**СЕЗОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СООТНОШЕНИЯ
ПОЛОВ И РЕПРОДУКТИВНЫЙ ЦИКЛ У *IDOTEA
BALTHICA BASTERI* (CRUSTACEA, ISOPODA) В
СООБЩЕСТВЕ ОБРАСТАНИЯ ОДЕССКОГО ЗАЛИВА
ЧЕРНОГО МОРЯ**

Изучена сезонная изменчивость полового состава популяции *Idotea balthica basteri* (Pallas, 1772) в сообществе обрастания Одесского залива Черного моря. Показана годовая динамика соотношения полов у этих ракообразных. Отмечено, что *I. balthica basteri* размножается непрерывно в течение всего года, но наиболее интенсивно этот процесс происходит весной. Приведены данные по плодовитости этого вида в условиях сообщества обрастания Одесского залива. Показана связь этого параметра с длиной тела и массой ракообразных. Приведены уравнения зависимости сырой и сухой массы самцов, яйценосных и неяйценосных самок от их длины. Определено общее число кладок у *I. balthica basteri* в течение всего жизненного цикла.

Ключевые слова: *Idotea balthica basteri*, соотношение полов, цикл размножения, плодовитость, сообщество обрастания, Одесский залив.

Равноногие ракообразные р. *Idotea* довольно широко распространены. Они обитают в прибрежных водах многих морей и океанов, за исключением антарктических, субантарктических и арктических зон [1]. Ракообразные этого рода, ввиду их массовости и всеядности, вносят значительный вклад в процессы трансформации вещества и энергии в прибрежных сообществах [12]. В Черном море обитает *Idotea balthica basteri*, которая является эврибионтным организмом, устойчивым к дефициту кислорода, а также способным переносить значительные колебания температуры и солености морской воды [2].

Известно, что у взрослых особей *I. balthica basteri* наблюдается выраженный половой диморфизм [13]. У самцов, которые обычно крупнее самок, хорошо развиты переоподы, служащие для удержания самки во время спаривания. Кроме того, у самцов плеопод II снабжен стилетообразным мужским отростком (*processus masculinus*), играющим важную роль при оплодотворении [11]. Оплодотворение происходит во время линьки самки, причем самцы обычно выбирают для спаривания наиболее крупных самок [6, 7]. После оплодотворения у самок *Idotea* развивается наружная выводковая сумка

(marsupium), сложенная из пластин, представляющих собой выросты коксальных члеников грудных ног [1].

Как известно, сезонная изменчивость соотношения самцов, самок и неполовозрелых особей у *I. balthica basteri*, как и у многих других животных, связана с особенностями их цикла размножения [3, 4]. Детальное изучение годовой динамики соотношения полов и цикла размножения *I. balthica basteri* в Черном море ранее проводилось, в основном, у побережья Крыма и Кавказа [2, 3]. В северо-западной части моря, где существуют специфические условия, обусловленные ее мелководностью и пониженней соленостью воды из-за влияния стока крупных рек, такие исследования не проводились. Целью данной работы было выяснение особенностей годовой динамики соотношения полов и репродуктивного цикла у *I. balthica basteri* в прибрежном сообществе обрастания, где этот вид является массовым.

Материал и методика исследований. Материалом для работы послужили пробы, отобранные на подводной поверхности берегозащитных сооружений, расположенных в прибрежной зоне Одесского залива. Пробы отбирали ежемесячно с января по декабрь 2013 г. с помощью металлической рамки, обтянутой мельничным газом. Содержимое каждой рамки промывали через систему почвенных сит с минимальным размером ячей 0,5 мм. Собранных ракообразных идентифицировали, определяли их половую принадлежность, измеряли длину (расстояние от переднего края головы до конца тельсона) с точностью до 0,1 мм и сырью массу (предварительно обсушив животных на фильтровальной бумаге) с точностью до 0,001 г. Сухую массу животных определяли с точностью до 0,001 г после высушивания отобранных особей в сушильном шкафу в течение 48 ч при температуре 60°C.

Абсолютную плодовитость ракообразных, рассматриваемую как общее количество яиц, produцируемых самкой за один помет, определяли путем прямого подсчета в выводковой сумке каждой яйценосной самки [2]. Общее количество кладок ракообразных в течение жизненного цикла определяли по формуле [3]:

$$N = 1,35 \cdot \left(\frac{L_{\max}}{L_{\min}} \right)^{2,5}, \quad (1)$$

где N — количество пометов *I. balthica basteri* в течение жизненного цикла; L_{\max} и L_{\min} — максимальная и минимальная длина яйценосных самок, мм.

Для установления связи между длиной тела и массой ракообразных, между абсолютной плодовитостью и длиной тела, а также массой самок *I. balthica basteri* использовали корреляционно-регрессионный анализ. Полученные данные представляли в виде степенных уравнений вида:

$$Y = a \cdot X^b, \quad (2)$$

где X и Y — параметры длины, массы или плодовитости, a и b — коэффициенты.

Коэффициенты a и b находили из линейной формы уравнения (2):

$$\ln Y = \ln a + b \cdot \ln X \quad (3)$$

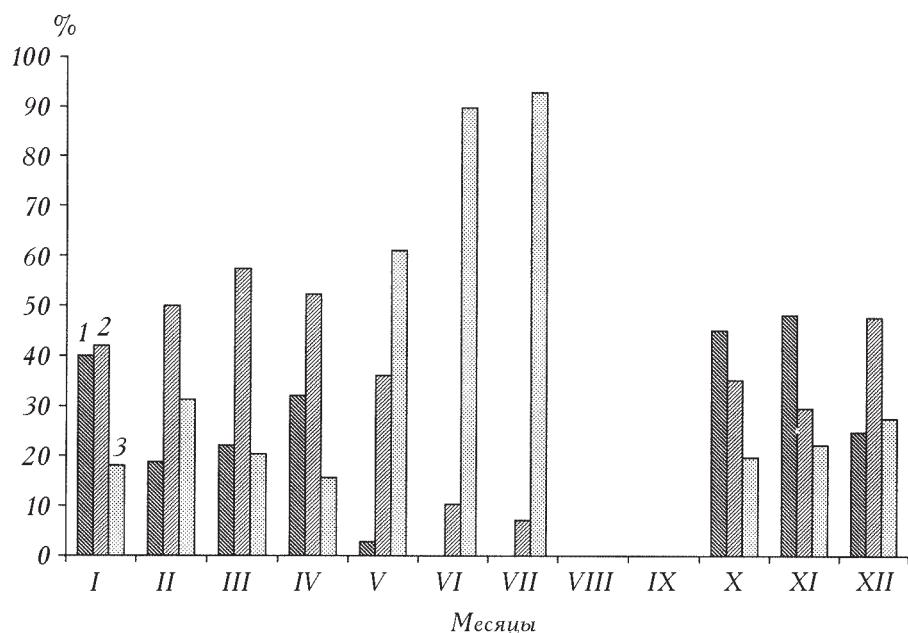
При проведении корреляционно-регрессионного анализа использовали выборки из всего размерного ряда ракообразных в количестве от 45 до 52 особей. За весь период исследований было проанализировано 1216 экз. *I. balthica basteri*.

Результаты исследований и их обсуждение

Как показали проведенные исследования, соотношение самцов, самок и неполовозрелых особей *I. balthica basteri* в сообществе обраствания Одесского залива заметно изменяется в разные сезоны года (рис. 1). Так, зимой, в январе, когда температура воды не превышала 4°C, соотношение самцов и самок в популяции было примерно равным и составляло 1 : 1,1. При этом доля неполовозрелых особей составляла около 18%. Весной, в марте — апреле, при прогреве воды до 7—10°C, относительное количество самок заметно увеличилось. Соотношение полов в это время уже составляло 1 : 2,6. Подобная картина в весенне время наблюдается и в других районах Черного моря, в частности у побережья Крыма [2]. Известно, что *I. balthica basteri* в Черном море размножается непрерывно в течение всего года [3]. Однако массовый характер этот процесс приобретает весной, причем его пик в условиях Одесского залива приходится на апрель. Так, если в марте яйценосные самки составляли до 13%, от общего количества самок, то уже в апреле этот показатель превысил 63%.

В мае, когда температура воды повысилась до 21°C, соотношение полов *I. balthica basteri* резко сместились в сторону значительного преобладания самок. В это время на одного самца приходилось до 13 самок. Дело в том, что самцы, представляющие генерацию предыдущего года, выполнив свою reproductive функцию, массово погибают. У ракообразных р. *Idotea* такое явление наблюдается и в других морях, в частности в Балтийском [12].

Известно, что продолжительность эмбрионального развития у *I. balthica basteri* в Черном море мало зависит от размеров самок и связана, в основном, с температурой воды [3]. Так, при температуре 10°C молодь появляется в среднем через 35 сут после оплодотворения яиц. При повышении температуры до 20°C эмбриогенез заканчивается через 16 сут [2]. Таким образом, в мае начался массовый выход вполне сформировавшейся молоди из марсупиумов самок. В этом месяце доля неполовозрелой молоди уже составляла свыше 61%. В июне — июле, при температуре воды 23—24°C наблюдалось резкое сокращение количества взрослых самок (до 7%), на фоне полного отсутствия самцов и увеличения доли молоди (до 93%). Это связано с гибеллю самок, относящихся к генерации предыдущего года, после завершения про-



1. Годовая динамика соотношения самцов (1), самок (2) и неполовозрелых особей (3) *I. balthica basteri* в сообществе обрастания Одесского залива.

цесса размножения. Подобное явление отмечено у ракообразных р. *Idotea*, обитающих в Средиземном море у побережья Италии [5].

В пробах, собранных в течение августа и сентября, особи *I. balthica basteri* вообще обнаружены не были. Это связано с тем, что температура воды около 29°C является критической для данного вида. В таких условиях животные становятся вялыми и вскоре погибают [2]. В этот период ракообразные, спасаясь от перегрева, мигрируют из прибрежной зоны в глубинные, менее прогретые слои воды. Существование схожей миграционной активности отмечено для ракообразных р. *Idotea*, обитающих в Средиземном море у побережья Франции [8]. Следует отметить, что *I. balthica basteri* хорошо приспособлены к подобным миграциям. Они обладают развитым локомоторным аппаратом, который позволяет им при необходимости преодолевать значительные расстояния [2].

В октябре — ноябре, когда температура воды понизилась до 10—12°C, было отмечено массовое возвращение *I. balthica basteri* в прибрежную зону, где условия для их обитания вновь стали комфортными. При этом соотношение полов у них сдвинулось в сторону небольшого преобладания самцов. В итоге поздней осенью на каждого самца приходилось менее одной самки. Следует отметить, что это единственный период в году, когда самцов в популяции больше, чем самок. В остальное время года самки преобладают в большей или меньшей степени. Так, уже в декабре, при температуре воды около 6°C соотношение самцов и самок составляет 1 : 1,9. При этом доля неполовозрелых особей была около 27% (см. рис. 1).

1. Параметры уравнения (3) зависимости сырой массы самцов, неяйценосных и яйценосных самок *I. balthica basteri* от длины их тела

<i>I. balthica basteri</i>	ln a	S.e. ln a	b	S.e. b	r	St. er.
Самцы	-9,8021	0,1452	2,5615	0,0543	0,9933	0,0653
Неяйценосные самки	-10,6671	0,2108	2,9637	0,0961	0,9856	0,0709
Яйценосные самки	-10,4247	0,3662	2,8988	0,1581	0,9635	0,0891

Причина. Здесь и в табл. 2, 3: ln a и b — коэффициенты уравнения (3); S.e. ln a и S.e. b — стандартные ошибки коэффициентов ln a и b; r — коэффициент корреляции; St. er. — стандартная ошибка уравнения (3).

При описании количественных аспектов процесса размножения изучаемых ракообразных необходимо знать особенности их масс-размерных соотношений в конкретных условиях обитания. Для этого был определен характер связи между длиной и сырой, а также сухой массой самцов, яйценосных и неяйценосных самок, обитающих в сообществе обрастания Одесского залива (табл. 1, 2).

Установлено, что между параметрами длины и сырой, а также сухой массы ракообразных существует высокая степень корреляционной связи. Коэффициенты корреляции уравнения (3) во всех случаях составляют от 0,908 до 0,993. Связь между длиной и сырой массой неяйценосных самок носит изометрический характер (коэффициент b в уравнении (3) близок к 3). У яйценосных самок эта связь характеризуется слабой отрицательной аллометрией ($b = 2,89$). У самцов в этом случае установлена сильная степень отрицательной аллометрии ($b = 2,56$). Параметры уравнений связи между длиной тела и сырой массой *I. balthica basteri* оказались близкими к показателям, рассчитанным для этого вида, обитающего у побережья Крыма [2].

Связь между длиной тела и сухой массой яйценосных самок носит несколько иной характер (см. табл. 2). Здесь проявляется значительная степень отрицательной аллометрии ($b = 2,43$). У самцов и неяйценосных самок в этом случае наблюдается слабая отрицательная аллометрия (b составляет соответственно 2,74 и 2,88).

Как известно, плодовитость является основным репродуктивным показателем, который определяет воспроизводительную способность животных [2, 3, 9, 10]. Установлено, что между показателями абсолютной плодовитости и длиной тела, а также массой ракообразных существует устойчивая корреляционная связь. Коэффициент корреляции в уравнении (3) в обоих случаях составляет 0,93 (табл. 3).

Полученные значения коэффициента b в уравнении (3) оказались ниже соответствующих параметров, рассчитанных для *I. balthica basteri*, обитающих у побережья Крыма. Для этих ракообразных значения коэффициента b составляют 2,32 (длина) и 0,79 (масса) [2]. Это объясняется различиями в размерном составе Крымской и Одесской популяций *I. balthica basteri*. Так, максимальная длина и сырая масса яйценосных самок, обитающих у побе-

2. Параметры уравнения (3) зависимости сухой массы самцов, неяйценосных и яйценосных самок *I. balthica basteri* от длины их тела

<i>I. balthica basteri</i>	ln a	S.e. ln a	b	S.e. b	r	St. er.
Самцы	-11,7798	0,2298	2,7392	0,0861	0,9855	0,1034
Неяйценосные самки	-11,8793	0,5503	2,8777	0,2506	0,9082	0,1851
Яйценосные самки	-10,6249	0,3424	2,4254	0,1487	0,9512	0,0953

3. Параметры уравнения (3) зависимости абсолютной плодовитости *I. balthica basteri* от длины и сырой массы их тела

<i>I. balthica basteri</i>	ln a	S.e. ln a	b	S.e. b	r	St. er.
Длина, мм	0,1999	0,3067	1,7159	0,1334	0,9297	0,0849
Масса, г	6,2739	0,1628	0,5651	0,0429	0,9324	0,0834

режья Крымского полуострова, составляют 15—16 мм и 0,096—0,098 г [2]. В Одесском заливе яйценосные самки достигают максимальной длины 12—12,6 мм и массы 0,046—0,048 г. В условиях северо-западной части Черного моря *I. balthica basteri* не достигают тех предельных размеров, которые характерны для этого вида в других районах Черного моря.

Различия в размерном составе сравниваемых популяций отразились и на показателях абсолютной плодовитости ракообразных. У побережья Крыма максимальное количество яиц, продуцируемых самкой предельного размера за один помет, составляет 170 [2]. В Одесском заливе этот показатель в два раза ниже и не превышает 86. Следует отметить, что, несмотря на разницу в размерах самок и их максимальной плодовитости, длина молоди, в момент выхода из марсупиума, в обоих случаях составляет от 1,3 до 1,5 мм. По-видимому, этот показатель является устойчивым признаком вида и не зависит от условий его обитания.

Проведенные расчеты показали, что в условиях сообщества обрастания Одесского залива самка *I. balthica basteri* в течение жизненного цикла производит до 5 кладок. Данный показатель, в соответствии с формулой (1), зависит от отношения максимальной длины самки в популяции к ее минимальной длине. Это отношение является результатом ответной реакции особей, входящих в состав популяции, на весь комплекс факторов среды, действующих на них в течение длительного времени в конкретном местообитании [3]. В данном случае оно составляет 1,7. У самок *I. balthica basteri*, обитающих в районе побережья Крыма, общее число кладок в течение жизненного цикла равно 11, что более чем в два раза превышает соответствующий показатель для этого вида в условиях сообщества обрастания Одесского залива. При этом отношение L_{\max} к L_{\min} составляет 2,3 [3]. Таким образом, особенности цикла размножения *I. balthica basteri* зависят, прежде всего, от специфики условий обитания в том или ином районе Черного моря.

Заключение

Годовая динамика соотношения самцов, самок и неполовозрелых особей *I. balthica basteri* обусловлена особенностями цикла размножения этого вида в условиях сообщества обрастания Одесского залива Черного моря. Количественное преобладание самок над самцами наблюдается в течение всего года, за исключением поздней осени, когда особи этого вида возвращаются в прибрежную зону после летней миграции в более глубокие слои воды. Массовое размножение *I. balthica basteri* происходит в апреле, когда температура воды достигает 10°C. Абсолютная плодовитость и число кладок за весь жизненный цикл у этого вида в Одесском заливе вдвое меньше, чем в районе побережья Крыма.

**

Вивчено сезонну мінливість статевого складу популяції *Idotea balthica basteri* (Pallas, 1772) в угрупуванні обростання Одеської затоки Чорного моря. Показано річну динаміку співвідношення статей у цих ракоподібних. Відзначено, що *I. balthica basteri* розмножується безперервно протягом усього року, але найбільш інтенсивно цей процес відбувається навесні. Наведено дані щодо плодючості цього виду в умовах угруповання обростання Одеської затоки. Показано зв'язок цього параметра з довжиною тіла і масою ракоподібних. Наведено рівняння залежності сирої та сухої маси самців, яйценосних і неяйценосних самок від їхньої довжини. Визначено загальну кількість кладок у *I. balthica basteri* протягом усього життєвого циклу.

**

The seasonal changeability of the sex composition of the *Idotea balthica basteri* (Pallas, 1772) population in the fouling community of Odessa Bay, the Black Sea, was studied. The annual changes of the relationship between sexes in the crustaceans was shown. *I. balthica basteri* breed continuously throughout the year, but most intensively in spring. The data on fertility of this species under conditions of fouling community of the Odessa Bay were determined. The relationship of this parameter with length and weight of the crustaceans was shown. The equations of the dependence of wet and dry weights of males, oviparous and nonoviparous females on their length was presented. The total number of crustaceans egg-laying throughout the whole life cycle was determined.

**

1. Кусакин О.Г. Морские и солоноватоводные равноногие ракообразные (Isopoda) холодных и умеренных вод северного полушария. Подотр. Flabellifera. — Л.: Наука, 1979. — 472 с.
2. Хмелева Н.Н. Биология и энергетический баланс морских равноногих ракообразных (*Idotea baltica basteri*). — Киев: Наук. думка, 1973. — 183 с.
3. Хмелева Н.Н. Закономерности размножения ракообразных. — Минск: Наука и техника, 1988. — 208 с.
4. Яблоков А.В. Популяционная биология. — М.: Высш. шк., 1987. — 303 с.
5. Fava G., Zangaglia A., Cervelli M. Ecology of *Idotea baltica* (Pallas) population in the lagoon of Venice // Oceanologia Acta. — 1992. — Vol. 15, N 6. — P. 651—660.
6. Jormalainen V., Tuomi J. Reproductive ecology of the isopod *Idotea baltica* (Pallas) in the Northern Baltic // Ophelia. — 1989. — Vol. 30, N 3. — P. 213—223.

7. Jormalainen V., Tuomi J., Merilaita S. Mate choice for male and female size in aquatic isopod *Idotea balthica* // Ann. Zool. Fennici. — 1992. — Vol. 29. — P. 161—167.
8. Kouwenberg J., Pinkster S. Population dynamics of three brackish water isopod species (Crustacea) in the lagoon system of Bages-Sigean (France). II: Life cycles, sexual activity and fecundity // Vie Milieu. — 1985. — Vol. 35. — P. 79—92.
9. Kroer N. Life cycle characteristics and reproductive patterns of *Idotea* spp. (Isopoda) in the Limfjord, Denmark // Ophelia. — 1989. — Vol. 30, N 1. — P. 63—74.
10. Leifsson B.R. Life cycles, breeding periods and vertical distribution of *Idotea granulosa* Rathke and *I. pelagica* Leach (Crustacea, Isopoda) on Icelandic shores // Sarsia. — 1998. — Vol. 83. — P. 1—13.
11. Naylor E. The comparative external morphology and revised taxonomy of the British species of *Idotea* // J. Mar. Biol. Ass. U.K. — 1955. — Vol. 34. — P. 467—493.
12. Salemaa H. Ecology of *Idotea* spp. (Isopoda) in the Northern Baltic // Ophelia. — 1979. — Vol. 18. — P. 133—150.
13. Tuomi J., Jormalainen V. Components of reproductive effort in the aquatic isopod *Idotea baltica* // Oikos. — 1988. — Vol. 523. — P. 250—254.

Институт морской биологии
НАН Украины, Одесса

Поступила 05.10.15