

КУЛЬТИВИРУЕМЫЕ БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ

А.В. СУПРУНОВИЧ
Ю.Н. МАКАРОВ

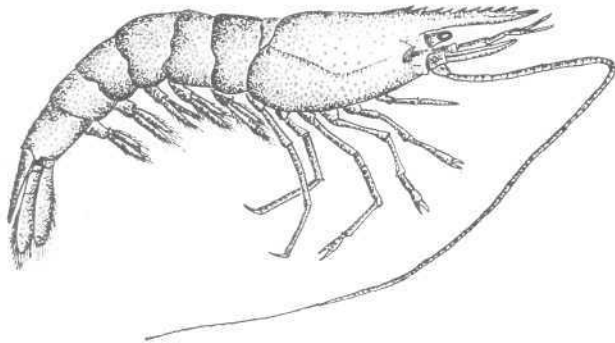
ПИЩЕВЫЕ БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ

775516
28.691
С 89 V

- МИДИИ
- УСТРИЦЫ
- ГРЕБЕШКИ
- РАКИ
- КРЕВЕТКИ



ПИЩЕВЫЕ БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ:



МИДИИ
УСТРИЦЫ
ГРЕБЕШКИ
РАКИ
КРЕВЕТКИ

Культивируемые беспозвоночные. Пищевые беспозвоночные: мидии, устрицы, гребешки, раки, креветки / Супрунович А. В., Макаров Ю. Н.; Отв. ред. Золотарев В. Н.; АН УССР. Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского.— Киев : Наук. думка, 1990.— 264 с.— ISBN 5-12-001611-1

В монографии рассмотрены наиболее широко культивируемые двусторчатые моллюски (мидии, устрицы, гребешки) и десятиногие ракообразные (креветки, раки). Приведены сведения о распространении, среде обитания, внешнем и внутреннем строении, размножении, развитии и росте, болезнях, паразитах и хищниках, культивировании, хозяйственном значении. Показаны процессы выращивания беспозвоночных, современное состояние биотехнических разработок.

Для гидробиологов, зоологов, мариводов, работников рыбной и пищевой промышленности.

Ил. 129. Табл. 61. Библиогр.: с. 250—262.

Ответственный редактор *В. Н. Золотарев*

Утверждено к печати ученым советом
Института биологии южных морей
им. А. О. Ковалевского АН УССР

Редакция биологической литературы

Редактор *В. И. Зубаток*

С 1903040100-325 353-90
М221(04)-90

ISBN 5-12-001611-1

© А. В. Супрунович, Ю. Н. Макаров, 1990

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	5
Состояние и перспективы выращивания беспозвоночных	6
Систематическое положение культивируемых беспозвоночных	8
Биологические основы выращивания организмов	12
Двустворчатые моллюски (Bivalvia).	12
Мидии (Mytilidae).	12
Устрицы (Ostreoidea)	57
Гребешки (Pectinidae)	105
Десятиногие ракообразные (Decapoda)	146
Креветки (Natantia).	147
Раки (Astacidae).	207
Список литературы	250

ПРЕДИСЛОВИЕ

В последнее десятилетие в мировом морском и океаническом промысле наблюдается замедление темпов добычи рыб, ракообразных и водорослей. Техническая оснащенность современного рыбодобывающего флота возросла настолько, что появляется опасность уничтожения ценных популяций животных. В прибрежных зонах, где в основном осуществляется промысловый вылов гидробионтов, наблюдаются изменения условий среды, отражающиеся на жизнедеятельности организмов. Не удовлетворяются потребности человека в морских продуктах растительного и животного происхождения. Поэтому новое и быстро развивающееся направление пресноводного и морского природопользования аквакультура (марикультура) предусматривает искусственное разведение и выращивание ценных гидробионтов для пополнения их естественных запасов на шельфе и получение пищевой калорийной продукции в массовых количествах.

Во многих странах мира культивированию ценных видов гидробионтов уделяется больше внимания. В Японии, Франции, Испании, США, Голландии марикультура стала прибыльной отраслью хозяйствования человека. Ежегодные объемы выращиваемых беспозвоночных превышают сотни тысяч тонн и существенно дополняют рационы питания населения в этих странах. Повышенный спрос на деликатесную продукцию из гидробионтов и неблагоприятная промысловая обстановка приводят многие научные и промышленные организации к интенсификации работ по марикультуре: к изучению биологических характеристик организмов, перспективных для культивирования, разработке биотехнических процессов их выращивания, созданию выростных хозяйств, ферм, кооперативов для производства медицинской, пищевой и кормовой продукции из морских и пресноводных беспозвоночных.

В СССР разработкам биологических и биотехнических основ культивирования беспозвоночных в промышленных масштабах стали уделять повышенный интерес лишь в последние 15—20 лет, и в настоящее время имеются предпосылки для организации товарных хозяйств.

В данной книге рассмотрены биологические характеристики ценных культивируемых видов двусторчатых моллюсков (мидий, устриц, гребешков) и десятиногих ракообразных (креветок и раков), а также обобщен накопленный опыт по их выращиванию. Основное внимание уделено беспозвоночным, которых в массовых количествах выращивают в мире, а также перспективным для культивирования видам.

СОСТОЯНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ ВЫРАЩИВАНИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

В настоящее время объемы мировой продукции от культивирования превышают 1,5 млн т. Значительного развития выращивание ценных видов гидробионтов достигло в последние 30—40 лет. Объем общей продукции аквакультуры рыб, беспозвоночных и водорослей превысил 10 млн т, тогда как мировой промысел гидробионтов находится в «кризисном состоянии». Уловы стабилизировались на уровне 75—80 млн т и даже отмечено их снижение [46, 113]. Резко изменился видовой состав вылавливаемых гидробионтов, наблюдается уменьшение размерно-массовых показателей. Затраты на ведение океанологического промысла в отдельных районах Мирового океана возрастают, что приводит к удорожанию добываемой пищевой продукции. Выход из создавшегося положения многие страны мира видят в создании 200-мильных экономических рыболовных зон, но главным образом — в интенсификации развития аквакультуры (марикультуры). По прогнозу ФАО (Продовольственная и сельскохозяйственная организация Объединенных Наций) — в ближайшие 20—30 лет прирост мировой пищевой продукции за счет культивирования гидробионтов возрастет в несколько раз [113].

Величины выращиваемой продукции гидробионтов в товарных хозяйствах, на фермах, в кооперативах значительны (до 100 т·га⁻¹ мидий в створках), что делает биотехнический процесс культивирования беспозвоночных рентабельным. Однако увеличивающееся загрязнение Мирового океана, прибрежных акваторий и местных водоемов промышленными, сельскохозяйственными и бытовыми отходами сдерживает развитие аквакультуры, вынуждая многие страны мира разрабатывать новые современные методы получения молоди и ее дальнейшего подращивания в искусственных (контролируемых) условиях с замкнутой системой водоснабжения. Поэтому изучению биологических основ культивирования ценных видов беспозвоночных в мире уделяется первостепенное значение. Знание закономерностей размножения, развития и роста гидробионтов, биотехнических процессов их выращивания позволяет более правильно выбрать перспективные для культивирования виды животных, рассчитать экономическую целесообразность создания товарных хозяйств, величины возможного дохода. Необходимы научно обоснованные методы и способы культивирования гидробионтов, строгое соблюдение этапов биотехнических процессов, современная техническая

оснащенность выростных хозяйств, санитарно-микробиологический контроль выращенной продукции, технология ее очистки и обработки.

В Японии, КНР, КНДР, Южной Корее, Вьетнаме, Франции методы крупномасштабного культивирования беспозвоночных основываются не только на многовековых национальных традициях населения, занимающихся выращиванием моллюсков и ракообразных, но и на современных способах получения и подращивания молоди в искусственных условиях. Так, в Японии большую часть молоди гребешков и креветок получают искусственно, а молодь устриц продают в США и во Францию, где условия выростной среды позволяют дорастивать ее до товарного размера.

Выращивание беспозвоночных без знаний экологии культивируемого вида животного, его биологических характеристик, внешнего и внутреннего строения, физиологических процессов жизнедеятельности недопустимо. В странах, где промышленное культивирование гидробионтов стало одной из форм национального дохода, имеются специальные центры по изучению биологических и биотехнических особенностей культивируемых организмов. Так, в Японии существует ряд специальных институтов, занимающихся изучением экологии, биологии, биотехнологии гигантской устрицы (*Crassostrea gigas*). Выбором оптимальных способов промышленного выращивания японской креветки (*Penaeus japonicus*) занимается несколько научных станций. По мнению японских ученых, концентрация исследований в области биотехнологии выращивания перспективных видов гидробионтов — наиболее оправданный путь развития аквакультуры (марикультуры).

К наиболее массовым культивируемым пищевым беспозвоночным относятся устрицы, мидии, гребешки, клемы, жемчужницы, гастроподы, иглокожие (частично), креветки, раки, лангусты, омары, крабы, а к кормовым — низшие ракообразные, олигохеты, полихеты, личинки насекомых. Изученность их биологических характеристик неодинакова и зависит от масштабов выращивания. Наиболее полно исследованы мидии, устрицы, гребешки, креветки, раки.

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ КУЛЬТИВИРУЕМЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Систематическое положение отдельных видов беспозвоночных требует уточнения и корректировки, многие вопросы остаются спорными и дискуссионными. Разнообразие описаний культивируемых гидробионтов, неоднородность внешних форм при сравнительной внутренней организации вносят неясности и противоречия в общую систему положения беспозвоночных. Поэтому мы рассмотрим классификацию наиболее массовых культивируемых видов мидий, устриц, гребешков, креветок, раков.

В основу описания систематического положения культивируемых моллюсков положена работа О. А. Скарлато и Я. И. Старобогатова [141]. В дальнейшем в нее внесен ряд изменений и дополнений [102]. По отношению к мидиям, устрицам, гребешкам изменены названия отрядов *Mytilida* и *Pectinida* на *Mytiliformes*, *Pectiniformes*, а также подотрядов *Mutileina*, *Pectinina* на *Mutiloidei* и *Pectinoidei*. В настоящее время установлена видовая принадлежность тихоокеанской мидии *Mutilus trossulus*, обитающей в прибрежной части Тихого океана [68].

Систематическое положение культивируемых креветок представлено по работе Р. Н. Буруковского [22] и каталогу ФАО [213]. Анализ систематики креветок (подотряд *Natantia*) показал, что единого представления о классификации креветок нет [26, 67, 178].

Систематическое положение раков (сем. *Astacidae*) дано по С. Я. Бродскому [19], хотя в отечественной и зарубежной литературе приводятся различные названия раков [9, 163, 184, 212, 219]. Так, Н. Хоббс [212] выделяет надсемейство *Astacoidea* с двумя семействами *Astacidae*, *Cambaroidae*, а последнее семейство разделяет еще на три подсемейства: *Cambarinae*, *Carmabrellinae*, *Cambaroidinae*; С. Я. Бродский [19] — на *Parastacidae*, *Astacidae* и *Astacinea*, *Cambaroidinae*, *Cambarinae* соответственно.

Ниже приведен перечень наиболее массовых культивируемых видов моллюсков и ракообразных, рассматриваемых в книге:

Тип *Mollusca*, Cuvier, 1797

Класс *Bivalvia* Linne, 1758

Надотряд *Autobranchia* Grobben, 1894

Отряд *Mytiliformes* Ferussac, 1822

Подотряд *Mutiloidei* Ferussac, 1822

Надсемейство Mytiloidea Rafinesque, 1815

Семейство Mytilidae Rafinesque, 1815

Подсемейство Mytilinae Rafinesque, 1815

Род *Mytilus* Linné, 1758

Подрод *Crassimytilus* Scarlato et Starobogatov, 1991
Mytilus (*Crassimytilus*) *coruscus* Gould, 1861 — *c.*

Подрод *Mytilus*, Linné, 1758

Mytilus edulis Linné, 1758 — *c.* 51

Mytilus galloproyincialis Lamarck, 1819 — *c.* 52

Mytilus smaragdinus Gmelin, 1790 (= *Mytilus virius*) — *c.* 53

Mytilus trossulus Gould, 1850 — *c.* 54

Подрод *Grenomytilus* Soot-Ryen, 1935

Grenomytilus grayanus (Dunker, 1853) — *c.* 55

Род *Perna* Linnaeus, 1817

Perna perna Linnaeus, 1817 (= *Isognomon perna*) — *c.* 56

Род *Aulacomya* Molva, 1782

Aulacomya ater (Molva, 1782) — *c.* 56

Надсемейство Ostreoidae Rafinesque, 1815

Семейство Ostreidae Rafinesque, 1815

Род *Ostrea* Linné, 1758

Ostrea denselamellosa Lischke, 1868 — *c.* 98

Ostrea edulis Linné, 1758 — *c.* 99

Ostrea lamellosa Brocchi, 1814 — *c.* 100

Семейство Crossostreidae Scarlato et Starobogatov, 1979

Род *Crassostrea* Sacco, 1897

Crassostrea angulata (Lamarck), 1828 — *c.* 100

Crassostrea commercialis Iredale and Roughley (= Lamarck, 1819) — *c.* 101

Crassostrea gigas (Thunberg, 1773) — *c.* 102

Crassostrea rhizopharæ Guilding, 1828 — *c.* 103

Crassostrea tulipa Lamarck, 1800 — *c.* 104

Crassostrea virginica (Gmelin, 1790) — *c.* 104

Отряд Pectiniformes H. Adams et A. Adams, 1857

Подотряд Pectinaidei H. Adams et A. Adams, 1857

Надсемейство Pectinoidea Rafinesque, 1815

Семейство Pectinidae Rafinesque, 1815

Подсемейство Pectininae Rafinesque, 1815

Род *Pecten* Müller, 1776

Pecten maximus (Linné), 1758 — *c.* 141

Род *Placopecten* Gmelin, 1819

Placopecten magellanicus Gmelin, 1819 — *c.* 142

Подсемейство Fortipectininae Masuda, 1963

Род *Mizuhopecten* Masuda, 1963

Mizuhopecten yessoensis (Jay, 1856) — *c.* 142

Подсемейство Chlamydinae Korobkov, 1960

Род *Chlamys* Röding, 1798

Chlamys islandicus (Müller, 1776) — *c.* 143

Chlamys farreri nipponensis Kuroda, 1932 — *c.* 144

Род *Swiftopecten* Hertlein, 1935

Swiftopecten swifti (Bernardi, 1858) — *c.* 144

Тип Arthropoda

Подтип Branchiata

Класс Crustacea Lamarck, 1801

Подкласс Malacostraca Latrielle, 1802—1805

Надотряд Eucarida

Отряд Decapoda Latrielle, 1802

¹ Курсивом указаны страницы, на которых вид описан в тексте.

- Надсемейство Mytiloidea Rafinesque, 1815
 Семейство Mytilidae Rafinesque, 1815
 Подсемейство Mytilinae Rafinesque, 1815
 Род *Mytilus* Linné, 1758
 Подрод *Crassimytilus* Scarlato et Starobogatov, 1979
Mytilus (*Crassimytilus*) *coruscus* Gould, 1861 — с. 50¹
 Подрод *Mytilus*, Linné, 1758
Mytilus edulis Linne, 1758 — с. 51
Mytilus galloprovincialis Lamarck, 1819 — с. 52
Mytilus smaragdinus Gmelin, 1790 (= *Mytilus viridis* Linnaeus) — с. 53
Mytilus trossulus Gould, 1850 — с. 54
 Подрод *Grenomytilus* Soot-Ryen, 1935
Grenomytilus grayanus (Dunker, 1853) — с. 55
 Род *Perna* Linnaeus, 1817
Perna perna Linnaeus, 1817 (= *Isognomon perna* Linnaeus) — с. 56
 Род *Aulacomya* Molva, 1782
Aulacomya ater (Molva, 1782) — с. 56
 Надсемейство Ostreoidae Rafinesque, 1815
 Семейство Ostreidea Rafinesque, 1815
 Род *Ostrea* Linné, 1758
Ostrea denselamellosa Lischke, 1868 — с. 98
Ostrea edulis Linne, 1758 — с. 99
Ostrea lamellosa Brocchi, 1814 — с. 100
 Семейство Crossostreidae Scarlato et Starobogatov, 1979
 Род *Crassostrea* Sacco, 1897
Crassostrea angulata (Lamarck), 1828 — с. 100
Crassostrea commercialis Iredale and Roughley (= *C. australis* Lamarck, 1819) — с. 101
Crassostrea gigas (Thunberg, 1773) — с. 102
Crassostrea rhizopharæ Guilding, 1828 — с. 103
Crassostrea tulipa Lamarck, 1800 — с. 104
Crassostrea virginica (Gmelin, 1790) — с. 104
 Отряд Pectiniformes H. Adams et A. Adams, 1857
 Подотряд Pectinaidei H. Adams et A. Adams, 1857
 Надсемейство Pectinoidea Rafinesque, 1815
 Семейство Pectinidae Rafinesque, 1815
 Подсемейство Pectininae Rafinesque, 1815
 Род *Pecten* Müller, 1776
Pecten maximus (Linné), 1758 — с. 141
 Род *Placopecten* Gmelin, 1819
Placopecten magellanicus Gmelin, 1819 — с. 142
 Подсемейство Fortipectininae Masuda, 1963
 Род *Mizuhopecten* Masuda, 1963
Mizuhopecten yessoensis (Jay, 1856) — с. 142
 Подсемейство Chlamydinae Korobkov, 1960
 Род *Chlamys* Röding, 1798
Chlamys islandicus (Miiller, 1776) — с. 143
Chlamys farreri nipponensis Kuroda, 1932 — с. 144
 Род *Swiftopecten* Hertlein, 1935
Swiftopecten swifti (Bernardi, 1858) — с. 144
- Тип Arthropoda
 Подтип Branchiate
 Класс Crustacea Lamarck, 1801
 Подкласс Malacostraca Latrielle, 1802—1805
 Надотряд Eucarida
 Отряд Decapoda Latrielle, 1802

¹ Курсивом указаны страницы, на которых вид описан в тексте.

- Подотряд Natantia Boas, 1880
 Триба Penaeidea De Haan, 1849
 Семейство Penaeidae Dana, 1852
 Подсемейство Penaeinae Dana, 1852
 Род *Penaeus* Fabricius, 1798
 Penaeus aztecus Ives, 1891 — *c. 181*
 Penaeus chinensis (Osbeck, 1765) (= *P. orientalis* Kishinouye, 1896) — *c. 182*
 Penaeus dourarum Burkenroad, 1939 — *c. 183*
 Penaeus indicus Milne-Edward, 1837 — *c. 184*
 Penaeus japonicus Bate, 1888 — *c. 185*
 Penaeus kerathurus (Forsk.) , 1775 — *c. 186*
 Penaeus latisulcatus Kishinouye, 1896 — *c. 187*
 Penaeus merguensis De Man, 1888 — *c. 187*
 Penaeus monodon Fabricius, 1798 — *c. 188*
 Penaeus semisulcatus De Haan, 1844 — *c. 189*
 Penaeus setiferus (Linnaeus), 1761 — *c. 190*
 Род *Metapenaeus* Wood-Mason et Alcock, 1891
 Metapenaeus affinis (H. Milne-Edwards), 1837 (= *M. mutatus* Lanchester) — *c. 191*
 Metapenaeus bennettiae Racek et Dall, 1965 — *c. 192*
 Metapenaeus brevicornis (H. Milne-Edwards), 1837 — *c. 193*
 Metapenaeus dobsoni (Miers), 1878 — *c. 194*
 Metapenaeus ensis (De Haan), 1850 — *c. 195*
 Metapenaeus monoesor (Fabricius), 1798 — *c. 195*
 Род *Xiphopenaeus* Smith, 1869
 Xiphopenaeus kroyeri Heller, 1862 — *c. 197*
 Род *Parapenaeopsis* (Alcock), 1901
 Parapenaeopsis tenella (Bate, 1888) — *c. 197*
 Триба Caridea Dana, 1852
 Семейство *Palaemonidae* Samouelle, 1813
 Подсемейство *Palaemoninae* Dana, 1852
 Род *Macrobrachium* Bate, 1868
 Macrobrachium acanthurus (Wiegmann, 1836) — *c. 198*
 Macrobrachium nipponense (De Haan, 1849) — *c. 199*
 Macrobrachium rosenbergii (De Maan, 1879) — *c. 200*
 Род *Palaemon* Weber, 1795
 Palaemon adpersus Rathke, 1837 — *c. 201*
 Palaemon elegans Rathke, 1837 — *c. 202*
 Palaemon serratus Pennant, 1777 — *c. 203*
 Семейство *Pandalidae* Bate, 1888
 Род *Pandalus* Leach, 1814
 Pandalus borealis Krøyer, 1838 — *c. 204*
 Pandalus kessleri Czerniaivsky, 1878 — *c. 205*
 Pandalus platyceros Brandt, 1851 — *c. 206*
 Семейство *Crangonidae* Bate, 1888
 Род *Crangon* Fabricius, 1758
 Crangon crangon Linnaeus, 1758 — *c. 206*
 Подотряд Reptantia Boas, 1880
 Раздел *Astacura* Borradaile, 1907
 Надсемейство *Astacoidea* Ortmann, 1896
 Семейство *Astacidae* Latreille, 1802—1805
 Подсемейство *Astacinae* Hobbs, 1974
 Род *Astacus* Fabricius, 1775
 Astacus astacus Linne, 1758 — *c. 240*
 Род *Pontastacus* Bott, 1950
 Pontastacus cubanicus Birshtein et Winogradow, 1934 — *c. 241*
 Pontastacus eichwaldi Bott, 1950 — *c. 242*
 Pontastacus eichwaldi bessarabicus Brodsky, 1967 — *c. 243*

- Pontastacus pachypus (Rathke, 1837) — *c.* 244
Род Austropotomobius Skorikow, 1908
Austropotomobius (Atlantastacus) pallipes
Lereboulett, 1858 — *c.* 245
Род Pacifastacus Bott, 1950
Pacifastacus leniusculus (Dana), 1852 — *c.* 246
Подсемейство Cambarinae Hobbs, 1974
Род Procambarus Hobbs, 1974
Procambarus clarkii (Girard, 1852) — *c.* 247
Род Orconectes Cope, 1872
Orconectes limesus Rafinesque, 1817 (= *Cambarus affinis*) — *c.* 248

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ВЫРАЩИВАНИЯ ОРГАНИЗМОВ

ДВУСТВОРЧАТЫЕ МОЛЛЮСКИ (BIVALVIA)

Моллюски — наиболее массовые и распространенные объекты искусственного разведения и выращивания во многих странах мира. Мидии (сем. Mytilidae), устрицы (сем. Ostreidae, Crassostreidae), гребешки (сем. Pectinidae), морские (сем. Pteriidae) и пресноводные (сем. Margaritiferidae) жемчужницы, клемы (сем. Myidae, Macrtridae, Cardiidae, Veneridae, Arcidae и др.) составляют основную массу выращиваемой мировой продукции гидробионтов. Культивируемые моллюски (надотряд *Autobranchia*) используются главным образом в пищу, но жемчужниц родов *Pteria*, *Pinctada*, *Margaritina* выращивают для получения жемчуга. Объем выращивания двустворчатых моллюсков в мире и в отдельных странах сильно варьирует. Так, устриц (надсемейство *Ostreoidea*) выращивают свыше 800 тыс. т, а мий (сем. *Myidae*) — в значительно меньших количествах [113, 151]. В основном это связано с биологическими особенностями жизненного цикла клемов.

В СССР промышленное культивирование двустворчатых моллюсков находится на стадии становления. В основном отработаны биотехнические приемы выращивания устриц, гребешков, мидий. Начато полупромышленное выращивание моллюсков.

Мидии (*Mytilidae*)

Тип *Mollusca* Cuvier, 1797
Класс *Bivalvia* Linné, 1758
Надотряд *Autobranchia* Grobben, 1894
Отряд *Mytiliformes* Ferussac, 1822
Подотряд *Mytiloidei* Ferussac, 1822
Надсемейство *Mytiloidea* Rafinesque, 1815
Семейство *Mytilidae* Rafinesque, 1815

Распространение. Мидии — типичные представители двустворчатых моллюсков. Ареал их распространения разнообразен. Они встречаются настолько широко, что выделить конкретные границы их обитания практически невозможно. Показательны ареалы распространения мидий съедобной (*Mytilus edulis*) и тихоокеанской (*M. trossulus*). Они обитают в Тихом (Охотское и Берингово моря) и Северном Ледовитом океанах (Баренцево, Белое, Карское, Чукотское, Бофорта моря);

в южных проливах Канадского Арктического архипелага и в Гудзонском заливе; в Атлантическом океане, от штата Южная Каролина (США) до Земли Баффина; у западной Гренландии и у Исландии; у Европы, к югу до Бискайского залива и в Балтийском море [139]. Эти мидии также широко распространены у северных берегов Китая и Японии (о-ва Хонсю и Хоккайдо), во всех Дальневосточных морях [138]. Поэтому установить типовое местонахождение вида *M. edulis* затруднительно, видимо, это — приевропейские воды [139].

Основным культивируемым видом в мире является съедобная мидия (*M. edulis*). Она широко распространена в прибрежных акваториях Испании, Голландии, Дании, Норвегии, СССР (северные и дальневосточные моря), Японии, Китае и многих других странах. Средиземноморская мидия (*Mytilus galloprovincialis*), вторая по масштабам культивирования, имеет значительно меньший ареал распространения. Она обитает на Атлантическом побережье Европы (к северу от Бискайского залива), в Средиземном, Эгейском, Мраморном, Черном, Азовском и Японском¹ морях [140]. Мидия Грея (*Grenomytilus grayanus*) распространена в Японском и Охотском (на крайнем юге: юг Сахалина, лагуна Буссе) морях; встречается по тихоокеанскому побережью о-ва Хоккайдо и севера о-ва Хонсю. Чилийская мидия (*Mytilus edulis chilensis*) отмечена у побережья Чили [142]. В СССР мидии можно встретить в северных (Белое, Баренцево, Балтийское), южных (Черное, Азовское) и дальневосточных (Японское, Охотское, Берингово, Чукотское) морях (рис. 1).

Среда обитания. Мидии живут в морских и солоноватых водах. Часто моллюски образуют мощный прибрежный пояс и встречаются на разных естественных субстратах — камнях, скалах, створках других моллюсков. Максимальные скопления мидий наблюдаются на банках, где плотность моллюсков достигает несколько сот особей на 1 м². Мидии обитают также на разных грунтах, но наиболее часто на илисто-песчаном с большим содержанием мидиевой ракушки.

Максимальные глубины распространения мидии составляют 150–200 м. В прибрежных зонах открытых акваторий мидиевые скопления сосредоточены до глубины 100 м, а в заливах и лагунах — до 50 м. По мере увеличения глубины биомасса мидий резко сокращается. Мидии встречаются в водах соленостью от 4 до 40‰. Оптимальная соленость составляет 17–34‰. Резкое снижение солености воды отрицательно влияет на жизнедеятельность моллюсков, особенно на их размножение. Нижний предел солености воды, который мидии способны вынести, равняется 5–8‰. *M. edulis* способна переносить нулевую соленость в течение 2 недель [15]. У средиземноморской мидии при солености воды ниже 10‰ резко нарушаются процессы репродуктив-

ного цикла.

Моллюски могут длительное время находиться в анаэробных условиях. Мидий *M. edulis* можно хранить без воды 14 сут при 7,2 °С,

¹ Средиземноморская мидия, помимо Японского моря, встречается и в отдельных районах Тихого океана.

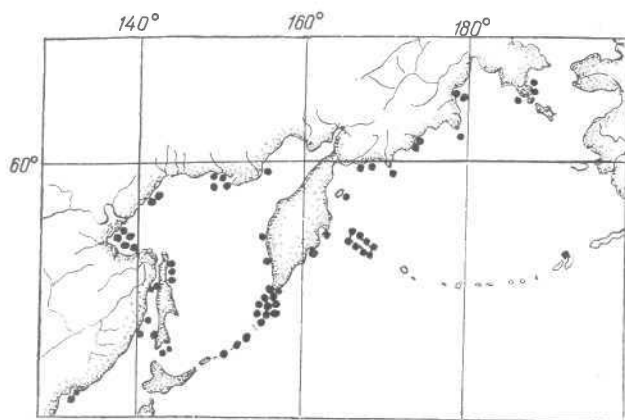
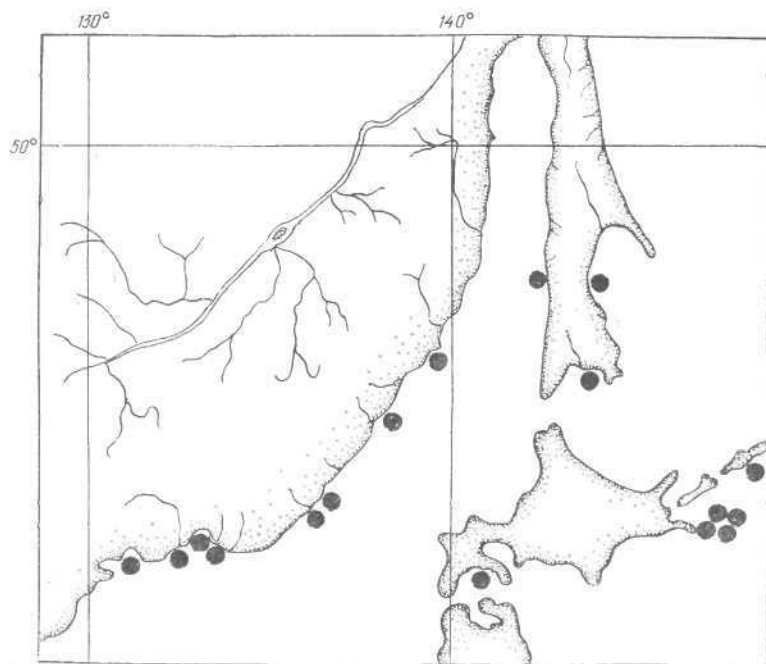


Рис. 1. Распространение мидий (сем. Mytilidae) в дальневосточных морях СССР [138]:

а — *Mytilus trossulus*, б — *Grenomytilus grayanus*,

а



б

отход моллюсков при этом составляет 10 %; при хранении в течение 31 сут при 1,7 °С — отход такой же [151]. Мидии также обладают устойчивостью к обсыханию. При температуре 15—18 °С и относительной влажности в тени 90—100 % длительность обсыхания мидий *M. edulis* составляет 10 сут. Молодь мидий светлолюбива, вариабельность роста моллюсков в темноте ниже, чем на свету [15].

Моллюски переносят широкий температурный диапазон воды (от ___2 до +30 °С). Оптимальная температура воды для роста и развития мидий различна. Для *M. galloprovincialis*, обитающей у берегов Крыма, оптимальная температура находится в пределах 14—18 °С. При низкой (ниже 7 °С) и высокой (выше 22 °С) температуре воды фильтрационная способность мидии снижается. Мидия размером 5—6 см способна фильтровать 60—70 л воды в сутки. Благоприятный кислородный режим для мидий находится в пределах 3—6 мг·л⁻¹ и может изменяться в зависимости от условий среды обитания, сезона года. Максимум потребления кислорода наблюдается в период размножения.

Внешнее и внутреннее строение. Анатомия и морфология мидий приведены во многих зоологических учебниках, в ряде специальных работ, в частности подробно описаны О. А. Скарлато, А. В. Ивановым [52, 138], поэтому мы напомним лишь некоторые особенности внешнего и внутреннего строения моллюсков.

Мидии — двусторонне-симметричные животные с раковиной, образованной двумя клиновидными створками. Макушка раковины расположена на переднем конце, и по степени ее смещения мидий можно отнести к моллюскам с разносторонними раковинами. Поверхность раковины гладкая, с тонкими линиями нарастания (рис. 2). У мидий *Grenomytilus grayanus* помимо линий нарастания раковина покрыта радиальной штриховкой. По одинаковым очертаниям створок раковину мидий можно отнести к равностворчатым раковинам. Створки раковины образованы внешним конхиолиновым слоем и несколькими карбонатными слоями с призматической и перламутровой структурами. Соединение створок происходит за счет лигамента. Мидии имеют лишь наружный лигамент. Смыкание створок осуществляется двумя мускулами-замыкателями, прикрепленными концами к створкам. Передний мускул меньше заднего.

Тело моллюска одето мантией, наружная поверхность которой выделяет раковину. Мантия состоит из правой и левой лопастей (мантийные складки), которые ограничивают собой мантийную полость. Мантийные лопасти срастаются почти вдоль всей спинной стороны мидии. Сзади свободные края мантийных лопастей связаны поперечным парусом. Между ним и спинным срастанием (спайкой) мантийных лопастей расположено верхнее выводное отверстие (выводной сифон). Под жаберным парусом, между свободными краями мантии, где внутренние краевые складки мантии образуют бахромчатые выросты, вода поступает в мантийную полость, т. е. нижнее вводное отверстие отсутствует [52]. С брюшной стороны тела расположен мускулистый вырост — нога, утративший функцию органа движения и находящуюся в рудиментарном состоянии. У основания ноги мидии заключена биссусная железа, выделяющая тонкие нити (биссус), служащие для прикрепления моллюска к субстрату.

Пищеварительная система начинается ртом, который ведет непосредственно в пищевод и, расширяясь, переходит в желудок, представляющий собой объемистый мешок. На брюшной стороне желудок образует непарный слепой карман, в котором располагается кристаллический

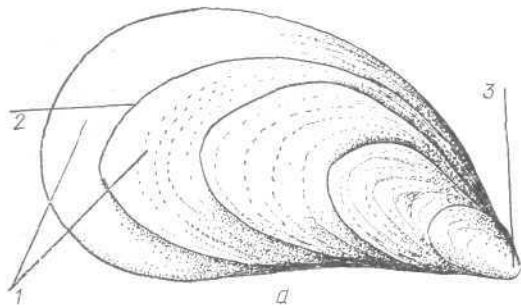
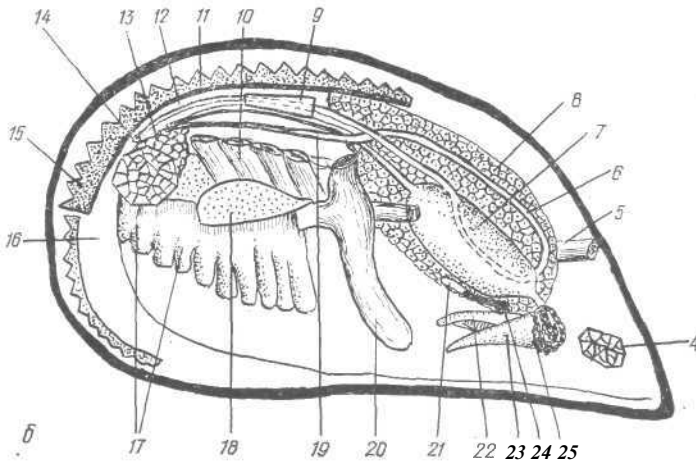


Рис. 2. Строение мидии (по: [138] с изменением):

a — правая створка раковины, *б* — мидия, вскрытая с правой стороны; 1 — зоны роста, 2 — линии нарастания, 3 — макушка, 4 — передний мускул-замыкатель, 5 — передний мускул-втягиватель ноги, 6 — передняя петля кишки, 7 — желудок, 8 — печень, 9 — околосердечная сумка, 10 — мускулы-втягиватели ноги, 11 — линия разреза через правую мантийную складку, 12 — задняя кишка, 13 — задний мускул-замыкатель, 14 — заднепроходное отверстие, 15 — неудаленная часть правой мантийной складки, 16 — левая мантийная складка, 17 — левая жабра, 18 — брюшной (нижний) отдел туловища, 19 — задняя петля кишки, 20 — нога, 21 — слепой карман желудка, 22 — внутренняя ротовая лопасть правой стороны, 23 — наружная ротовая лопасть, 24 — кристаллический стебелек, 25 — пищевод



стебелек — студенистый ферментный стержень. Стебелек постепенно растворяется и выделяет пищевой фермент (см. рис. 2).

В мантийной полости по бокам тела мидий расположены жабры. Каждая жабра состоит из приросшей к телу жаберной оси и отходящих от нее двух рядов филаментов (жаберные нити). Совокупность нитей каждого ряда образует полужабры. Между жаберными нитями сращений не образуется, и нити сцепляются жесткими ресничками, расположенными на особых выростных ресничных дисках. Жабры покрыты мерцательным эпителием, благодаря деятельности которого создается ток воды через мантийную полость.

Кровеносная система мидий представлена сердцем, разветвленной сетью артериальных сосудов и систем венозных сосудобразных каналов, лакун и синусов. Кровеносная система незамкнутая. Кровь бесцветная. Сердце лежит на спинной стороне тела и заключено в околосердечную сумку. Сердце пронизано задней кишкой и закладывается в виде

двух зачатков по обе стороны задней кишки, которые сливаются и образуют один желудочек. Предсердия расположены по бокам желудочка. Желудочек отдает кровь только через переднюю аорту.

Выделительная система состоит из двух нефридиев (почек), лежащих по бокам тела у основания жабр и имеющих вид трубчатых мешков с железистыми стенками. Каждая почка имеет два отверстия; одним она сообщается с околосоудочной сумкой, а другим — с мантийной полостью.

Нервная система образована тремя парами нервных узлов (ганглиев): головных, ножных и внутренностных. Между собой они соединены длинными коннективами, а одноименные ганглии — короткими комиссурами. Головные узлы расположены по бокам пищевода, ножные — основания ноги (сильно сближены), внутренностные — на нижней поверхности заднего мускула-замыкателя (расставлены и соединяются комиссурами). Органы чувств развиты слабо.

Половые железы (гонады) парные, состоят из большого количества трубочек, лопастей, долек, залегающих в брюшном отделе туловища и в толще мантийных складок. Выводные протоки открываются в мантийную полость половыми отверстиями [138, 140].

Размножение и развитие. Мидии — раздельнополые моллюски. Однако среди взрослых особей могут встречаться гермафродиты (например, у *Grenomytilus grayanus*). Соотношение полов 1:1, но может сдвигаться в сторону самцов или самок. Наступление половой зрелости зависит от возраста, физиологического состояния, географического и экологического ареалов обитания, комплекса абиотических и биотических факторов. Половозрелыми мидии становятся главным образом в раннем возрасте. Средиземноморские мидии, выращиваемые на коллекторах в юго-восточной части Крымского побережья Черного моря, достигают половой зрелости при длине створок 2,0—2,5 см на первых шести месяцах жизни. Ранняя половая зрелость мидий, выращиваемых на коллекторах в северо-западной части Черного моря, подтверждена гистологически. Установлено, что у самцов *M. galloprovincialis* в возрасте 100—110 сут уже имеются сформированные половые железы, локализованные на мантийных выстилках раковин. В мужских ацинусах завершен цикл образования спермиев. Ацинусы яичников содержат по 4—6 вителлогенных ооцитов диаметром 42—45 мкм, и есть все основания считать, что *M. galloprovincialis*, осевшие на коллекторы весной, осенью этого же года способны размножаться в возрасте 100—110 сут после оседания на субстрат [76]. Эти же мидии из марихозьяства бухты Ласпи (южная часть Крыма) достигли половозрелости в возрасте сеголетков при длине раковины 17 мм и общей сырой массе 430 мг [127]. В прибрежных водах Южной Калифорнии половозрелость у мидий наступает в начале второго года жизни при длине раковины 7,0 см [131]. У мидий Грея (*G. grayanus*) она проявляется на 6-м году жизни, при длине 6—7 см, но в Уссурийском заливе самцы становятся половозрелыми в возрасте 2—3 года (длина створок 3—4 см), а самки — 5—6 лет [37, 92]. Пол у мидий можно различить по цвету гонад в период их половой зрелости. Зрелые гонады самцов мидий *M. gal-*

Таблица 1. Сроки нереста мидий в различных акваториях [63]

Вид	Срок нереста, мес	Акватория
<i>Mytilus edulis</i>	Апрель — ноябрь, март — апрель	Побережье Англии и Уэльса, пролив Ла-Манш
	Апрель — сентябрь	Побережье Восточного Мурмана
	Июль — август	Западное побережье Канады
	Февраль — апрель, ноябрь — декабрь	Побережье Калифорнии
	Апрель — июль	Тихоокеанское побережье о-ва Хансю
	Апрель — июль	Залив Петра Великого
	Июль — ноябрь	То же
	Середина июля — август, вторая декада сентября — первая декада октября	Залив Восток (залив Петра Великого)
Июнь — август	Кандалакшский залив Белого моря	
<i>Grenomytilus grayanus</i>	Третья декада мая — вторая декада июня, июль — август	Залив Петра Великого
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	Декабрь — январь май — июнь	Юго-восточное побережье Крыма

Примечание. Для сравнения в табл. 1 введены данные по *M. galloprovincialis*.

galloprovincialis и *M. edulis* кремового цвета, у самок — оранжево-красного, а у самок мидий *S. grayanus* летом гонады оранжевого цвета, самцов — беловатого [92].

Плодовитость мидий может достигать 20—25 млн яйцеклеток. Диаметр их варьирует (*M. edulis*, *G. grayanus* — до 70, *M. viridis* около 50 мкм) [40]. Плодовитость мидий *M. galloprovincialis* с длиной створок 50,0—59,9 мм в северо-западной части Черного моря составила 288—348 тыс. яйцеклеток [76].

В репродуктивном цикле мидий можно выделить ряд стадий: преднерестовую, нерест, посленерестовую, роста и созревания. Время наступления и продолжительность каждой стадии зависят главным образом от температурных условий среды. Сроки нереста мидий могут в течение года сдвигаться и у многих видов моллюсков различны. Нерест у мидий порционный. Пик массового нереста мидий *M. galloprovincialis* юго-восточной части крымского побережья Черного моря отмечен в декабре — январе, а менее значителен он — в мае — июне (табл. 1). За один нерестовый период самка способна выметать несколько миллионов зрелых яйцеклеток.

У мидий оплодотворение наружное. Половые продукты попадают в мантийную полость, а затем током воды выводятся наружу, во внешнюю среду, где и происходит оплодотворение. Сперматозоид примитивного строения, состоит из конусовидной головки и хвостика. Оплодотворенное яйцо делится неравномерно, тип дробления спиральный. Образующаяся в процессе эмбрионального развития личинка мидии

подобна плавающим планктонообразным личинкам **двустворчатых моллюсков**.

Личиночное развитие проходит в несколько стадий: **трохофора**, **велигер** (парусник), **великонхи**, **спат** (прикрепившаяся к **субстрату** личинка). По мере развития у личинки образуются новые **органы**, свойственные стадиям развития. У личинки *G. gyaanus* на ранних стадиях образуется равномерный ресничный покров, затем он дифференцируется: в верхнем полушарии личинки реснички становятся длиннее, а в нижнем — частично исчезают, и к 24—26 ч развития на спинной полосе образуется теменной хохолочек, или султанчик (рис. 3). Такая личинка называется трохифорой. К 40—48 ч на спинной стороне появляется выпячивание эктодермы — раковинная железа. Через 2—3 ч на поверхности железы можно обнаружить тонкую пленку раковины. На этом этапе личинку называют продиссоконх.

К концу 72 ч развития тело личинки сплющивается, и на его переднем конце формируется плавательный орган — парус (*velum*) имеющий форму диска, покрытого ресничками [40]. Образуется личинка велигер, или парусник. У велигера кишка дифференцируется на переднюю, пищевод и заднюю кишку. Пищеварительная система личинки состоит из пищевода, желудка, конечных дивертикулов, короткой задней кишки с открывающимся анальным отверстием. Появляется личиночная мускулатура (две пары мускулов-ретракторов паруса). Для личинки-велигер характерно наличие одного переднего аддуктора. Раковина велигера (продиссоконх I) конхиалиновая, поверхность пористая, без следов нарастания. При определении личинок мидий на стадии велигер в планктоне главным систематическим признаком служат их размеры и строение замка [138].

Личинка-велигер средиземноморской мидии (*M. galloprovincialis*) прозрачна и бесцветна (рис. 4). Поверхность раковины тонкозернистая или ячеистая. Раковина полукруглая, равностворчатая и равносторонняя с прямым замковым краем, имеющим зачатки зубов (по 3—4 зубчика с каждой стороны створок). Длина продиссоконха I: 80—148, высота — 65—130, длина замкового края — 71—95 мкм [47]. Велигер мидии Грея (*G. gyaanus*) имеет длину 90—150 мкм, поверхность раковины пористая, без следов нарастания. Личиночный замок состоит из 18—20 мелких зубчиков и 3—4 прямоугольных зубов, расположенных по краям замка (см. рис. 4) [40].

По мере развития (14—25 сут), личинка-велигер переходит на стадию великонхи, на которой происходит ее дальнейший рост и дифференциация мягких частей тела (появляются пигментные пятна, глаза, задний аддуктор, нога, закладываются ганглии и др.). Раковина приобретает новые формы, появляется новый участок раковины (продиссоконх II). Замковый край становится вогнутым, образуется макушка. Длина раковины личинки-великонхи *M. galloprovincialis* достигает 250—300 мкм. Раковина становится овально-треугольной, концентрические линии роста широкие и глубокие, равномерно расположенные. Раковина однородного желтого цвета, иногда края ее окрашены, а середина остается бесцветной. Замок хорошо развит и состоит из

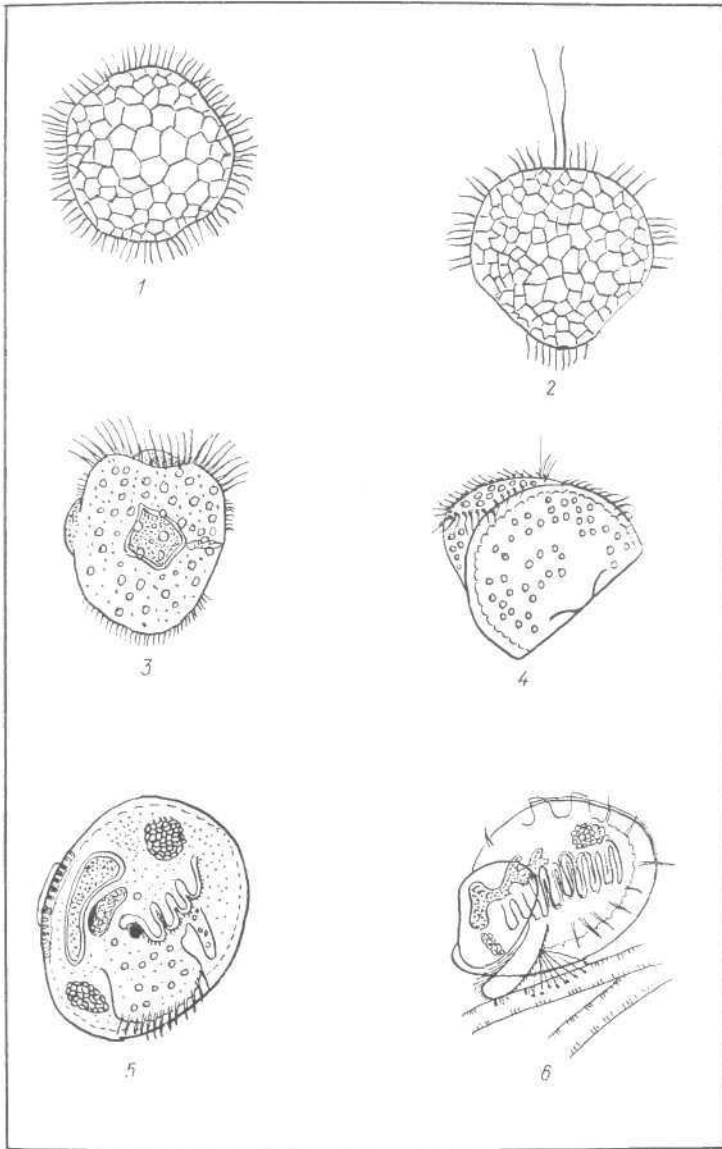
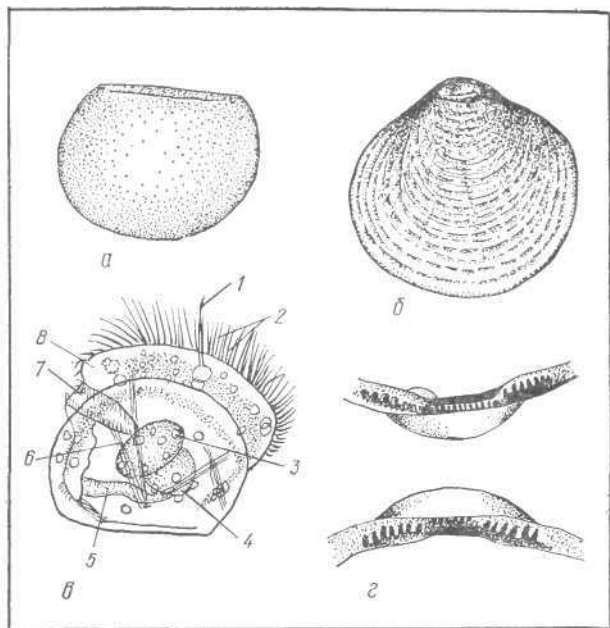


Рис. 3. Личиночное развитие мидии Грея (*Grenomytilus grayanus*) [40]:
 1 — первичный ресничный покров, 2 — развитие личинки, дифференциация ресничного покрова, 3 — личинка с формирующейся раковиной, 4 — первичная раковина велигера, 5 — велигер в возрасте трех суток, 6 — великонха (25 сут)

Рис. 4. Личинки мидии *M. galloprovincialis*:

a — велигер, внешний вид, *б* — великонха, правая створка, *в* — внутреннее строение велигера, *г* — замок великонхи; 1 — жгут паруса, 2 — реснички паруса, 3 — печеночные дивертикулы, 4 — желудок, 5 — задняя кишка, 6 — мускулы-редукторы паруса, 7 — пищевод, 8 — парус



7—8 крупных прямоугольных зубчиков (впереди и сзади) и 11—13 мелких зубчиков (посредине, см. рис. 4). Хорошо развитая нога наблюдается у личинок длиной свыше 250 мкм. Задний мускул-замыкатель появляется у личинок длиной 307 мкм, а жабберные петли — у личинок длиной 278 мкм [47].

Для идентификации личинок мидий на стадии великонхи приняты следующие показатели и признаки: размерные параметры (длина, высота, толщина, раковины); форма (у разных видов мидий раковины бывают круглые, яйцевидные, треугольные, эллипсовидные и т. д.); строение замка (длина провинкулума, количество зубчиков на каждой створке, их форма и размеры); наличие, форма и строение лигамента, скульптура раковины; толщина створок и степень прозрачности, наличие глаз — темных пигментных пятен, хорошо просматриваемых на живой и фиксированной личинке с обеих сторон; цвет личинок и наличие характерной пигментации внутренних органов, сохраняющиеся на фиксированном материале [78]. Размеры личинок мидий *M. galloprovincialis*, выращенных в районе Большого Утриша (Кавказское побережье Черного моря, около г. Анапы), представлены в табл. 2.

У великонхи (длина 250—350 мкм) перед оседанием на субстрат размеры ноги резко увеличиваются, в вытянутом положении она в 3—4 раза превышает длину самой личинки. Данная стадия называется педивелигер. Педивелигер прекрасно плавает и ползает, используя при выборе подходящего субстрата для оседания ногу [40]. В состоянии «поиска» педивелигер может находиться до одной недели, пока не закрепится биссусными нитями. При неблагоприятных условиях существования личинка-педивелигер способна вновь открепиться от субстрата и какой-то период времени вести плавающий (поисковый) образ жизни. Через 1,5—2,0 мес от начала своего развития, личинка приступает к оседанию.

Таблица 2. Размерные параметры личинок средиземноморской мидии (*Mytilus galloprovincialis*) в зависимости от стадии развития [105]

Стадия развития	Размер створок, мкм			Продолжительность стадии, сут
	средний	максимальный	минимальный	
Трохофора	88,5	97,0	75,0	3
	117,0	120,0	105,0	
Ранний велигер	107,5	137,5	100,0	3
	147,5	162,5	137,5	
Переходная	150,0	162,5	137,5	6
	183,0	200,0	175,0	
Великокхи	174,1	187,5	165,0	2
	206,6	225,0	196,0	

Примечание. Над чертой высота, под чертой — длина. Температура воды 17 °С.

Оседание личинок мидий *M. edulis* в заливе Восток Японского моря происходило с первой декады июня до конца августа. Средняя масса осевших личинок в начале сентября составляла примерно 0,1 г, а их плотность — 30 230 экз. на один погонный метр коллектора. Через 3 мес плотность личинок на субстрате резко снизилась в 8,4 раза (3600 экз. на один погонный метр коллектора), и молодь достигла массы 1,5 г. Однако вероятность осевших личинок *M. edulis* дожить от момента оседания на субстрат до возраста 4 мес равна 0,125, или 12,5% [21]. Спат — это окончательно осевшая на субстрат личинка. На этой стадии утрачивается парус и проявляется жизнедеятельность биссусной железы. Нога занимает место паруса. Форма и цвет раковины меняются. Начинается интенсивный рост заднего края раковины, что приводит к смещению вершины и замкового края к переднему краю раковины. Цвет раковины становится более темный. На стадии спата молодь мидий переходит к взрослому образу жизни, хотя наблюдаются случаи обрыва биссусных нитей у особей до 2 см и перемещение моллюсков на более подходящие для их жизни субстраты.

Рост. По мере роста мидий на поверхности створок раковин образуются отчетливые концентрические линии нарастания. У одних видов они тонкие, у других — грубые, располагаются неравномерно. На отдельных раковинах мидий *G. ghaunus* хорошо видны годовые кольца (зоны роста), что позволяет судить о возрасте [137]. В процессе роста форма тела и раковин мидий меняется. Моллюски становятся шире, а их створки — толще. У мидий, выращиваемых на искусственных субстратах (коллекторах), масса створок в несколько раз меньше, чем у мидий естественных поселений, которые по своему возрасту в 2—3 раза старше (табл. 3). Длина створок раковин *M. edulis* в процессе выращивания на коллекторах в заливе Восток (Японское море) увеличивается неравномерно.

Высокие темпы линейного роста наблюдаются в первые 3 мес жизни спата (сентябрь — ноябрь). Ежемесячный прирост длины створок может достигать 7,6 мм. Зимой рост замедляется (ежемесячный прирост

Таблица 3. Размерно-массовые показатели мидий *Mytilus galloprovincialis* из юго-восточной части Крыма (р-н Карадаг — Курортное, октябрь 1986 г.)

Субстрат	Показатель, мм			Масса, г			Возраст, годы
	Длина	Высота	Толщина	общая	створок	тканей	
Скалы	55,3	29,0	21,8	19,8	8,9	3,4	3
	$\pm 1,4$	$\pm 0,8$	$\pm 0,8$	$\pm 2,1$	$\pm 0,8$	$\pm 0,3$	
Сваи	52,0	27,4	19,9	12,6	4,7	2,9	1—1,5
	$\pm 1,0$	$\pm 0,7$	$\pm 0,8$	$\pm 1,0$	$\pm 0,3$	$\pm 0,2$	
Коллекторы	51,7	30,0	19,9	12,5	4,0	2,3	1
	$\pm 1,0$	$\pm 1,0$	$\pm 1,0$	$\pm 1,2$	$\pm 0,2$	$\pm 0,1$	

Примечание. Над чертой представлены средние величины (M); под чертой — средняя ошибка ($\pm m$). На всех субстратах проанализировано по 150 экз. Таблица составлена по совместным материалам с С. А. Мецнером.

створок не превышает 1,5 мм), а весной и летом вновь возрастает. За 14 мес длина мидий составила 48,7 мм и масса — 9,3 г, а выживаемость (от момента оседания личинок) — 0,046 или 4,6% [21]. Подобные результаты получены при выращивании *M. galloprovincialis* у южных берегов Крыма (р-н бухты Ласпи — Батилиман).

Ежемесячный прирост раковин весеннего спата летом достигал 5 мм, осенью — зимой — 1 мм, весной — летом — 6 мм. За 16 мес средняя длина мидий составила 56,9 мм, а общая масса — 11,5 г. У мидий осеннего оседания темп роста ниже, чем у моллюсков весенней генерации. Мидии достигли длины 40 мм за 15 мес, а длины 50 мм — за 17 мес. Более медленный темп роста мидий осенних генераций, по-видимому, обусловлен продолжительным нахождением молоди моллюсков в неблагоприятных условиях осенне-зимнего периода [57].

При сравнении темпов роста молоди мидий *M. edulis* и *M. galloprovincialis* в лабораторных условиях обнаружено, что молодые особи *M. edulis* растут в 4 раза быстрее молоди *M. galloprovincialis*. Прослеживается определенная закономерность, чем медленнее рост, тем больше индивидуальная изменчивость в скорости роста мидий [131]. Более высокие показатели темпа роста культивируемых у южных берегов Крыма мидий *M. galloprovincialis*, по сравнению с теми же показателями мидий *M. edulis* из залива Восток Японского моря, можно объяснить благоприятными условиями прибрежной акватории Южного Крыма, в первую очередь высокими среднегодовыми температурами воды. Значительный рост *M. edulis* наблюдается и в северном регионе страны (Заполярье, Баренцево море, табл. 4). В течение первого года жизни темп роста мидий, содержащихся в садках в губе Западная Зеленецкая, относительно высок. Максимальный прирост составил 26 мм или 250 % исходного размера. На втором году прирост снизился до 10 мм или 124 %, но к концу третьего года составил около 140 % • Средняя масса мидий достигла 23,4 г. Мидий товарного размера (свыше 50 мм) было 85 % [114].

У мидий *M. edulis*, выращиваемых в садках в губе Авачинской юго-восточной части Камчатки, наблюдался также высокий темп роста.

состояния моллюсков и сезона года. В северо-западной части Черного моря мидии *M. galloprovincialis* обладают наибольшей фильтрационной активностью в зимне-весенний период (37,2—39,4 %). Сезонные изменения фильтрационной активности мидий, в первую очередь, связаны с температурой, соленостью, количеством растворенного кислорода. При температуре воды 10 °С интенсивность фильтрации мидий в 3 раза выше, чем при 20 °С. Уменьшение солености воды на 5 ‰ вызывает увеличение фильтрации в 1,8 раза по сравнению с фильтрацией при исходной солености 15 ‰. Понижение содержания кислорода в воде (1—2 мг·л⁻¹) увеличивает фильтрацию в 1,8 раза по сравнению с данной при повышенном содержании кислорода (8—9 мг·л⁻¹) [70].

Изменение суточной освещенности на дневной прирост мидий *M. edulis* и *M. galloprovincialis* особого влияния не оказывает. Количество кальция (⁴⁵Ca), потребляемого днем и ночью, сходное. Днем степень индивидуального варьирования скорости роста мидий больше, чем в ночь [205]. Изучение особенностей роста мидий *M. edulis* из разных биотопов залива Петра Великого (около о-ва Попова) показало, что моллюски, родившиеся в начале сезона размножения, быстрее развиваются и растут [145].

Рост мидий в открытых и закрытых акваториях при содержании моллюсков в верхних или нижних горизонтах воды вызывает интерес, связанный с биотехническими разработками. При выращивании мидий *M. edulis* и *M. californianus* в садках литоральной зоны установлено, что в нижних горизонтах воды рост первых более интенсивный, чем в верхних слоях. У мидий *M. californianus* рост менее интенсивный в нижних слоях воды, а в верхних — возрастает. В районах со слабыми течениями мидии *M. edulis* растут более интенсивно, чем *M. californianus*. В самостоятельных ареалах обитания их рост в верхних слоях замедляется. У *M. edulis* он менее интенсивный, чем у *M. californianus* [131].

У средиземноморских мидий (*M. galloprovincialis*), выращиваемых в открытых акваториях юго-восточной части Крыма (район Карадаг — Курортное), показатели линейного роста в течение выростного цикла (10 мес) изменялись в среднем от 44,0 до 67,3 мм (длина створок) и от 7,8 до 31,4 г (общая масса). Максимальные величины приростов длины створок и общей массы были в мае — августе (от 44,0 до 54,5 мм и от 7,8 до 15,9 г), в сентябре они снизились (47,4 мм и 11,9 г), а в октябре вновь резко возросли (67,3 мм и 31,0 г). К концу зимы следующего года размерно-массовые показатели мидий уменьшились (54,7 и 16,5 г, февраль), а затем вновь возросли (66,2 мм и 31,4 г, март), т. е. на протяжении 10 мес выростного цикла отмечено два четких пика роста. Среднее количество мидий на одном погонном метре коллектора уменьшилось с 668 до 127 экз. С мая по июнь плотность поселения моллюсков снизилась с 668 до 441 экз., но в августе она возросла до 636 экз., затем резко уменьшилась в октябре (204 экз.) и вновь поднялась к ноябрю (319 экз.) и снова снизилась. К марту следующего года она вновь уменьшилась (127 шт.), т. е. минимальные величины плотности поселения мидий на коллекторах наблюдались в

Таблица 4. Рост мидий *Mytilus edulis* в садках в губе Западная Зеленецкая (Баренцево море) [114]

Средняя длина мидий контрольных групп, мм	Срок выращивания, мес			
	8	14	24	36
8,9±0,5	13,0±0,1	33,7±0,1	46,6±0,2	56,1±0,2
12,9±0,1	17,1±0,1	30,5±0,2	44,6±0,2	52,0±0,16
18,2±0,1	26,8±0,1	49,1±0,2	53,6±0,2	67,3±0,4
20,0	30,2±0,1	50,7±0,4	61,2±0,3	
22,7±0,1	31,6±0,1	50,3±0,4	60,8±0,3	66,0±0,3

Примечание. ($\pm m$) — средняя ошибка.

Товарных размеров они достигли на третьем году жизни. Фактические данные по скоростям роста сопоставили с теоретическими, рассчитанными по уравнению Берталанфи. Расхождения оказались незначительными. Возрасту *M. edulis* 1, 2, 3, 4 года и 5, 6 лет соответствует длина раковины 28,2, 44,3, 53,4, 58,7, 61,4, 63,4 мм. Размерновозрастная зависимость роста показывает, что у 4—6-летних моллюсков темп прироста створок снижается и практически находится на одном уровне [23].

Скорость роста мидий тесно связана с их репродуктивной активностью и температурой воды. Для мидий Керченского пролива нижняя и верхняя температуры роста близки соответственно к 5 и 23 °С. Наиболее интенсивный рост мидий *M. galloprovincialis* наблюдается при температуре воды 14—20 °С. По мере созревания гонад темп линейного роста моллюсков резко сокращается, но скорость генеративного роста мидий возрастает и позволяет оценить динамику расходования энергии на формирование половых продуктов [50]. У одногодичных и полугодовых мидий, выращиваемых в бухте Ласпи (южная часть Крыма), скорость генеративного роста изменяется от 0,4 до 4,7 мг·сут⁻¹ или от 3,7 до 37,7 кал·экз.⁻¹·сут⁻¹. За один нерестовый период мидии *M. galloprovincialis* в возрасте 1—1,5 лет расходуют от 16,7 до 45,9 % энергии, заключенной в их теле [127]. Поэтому и происходит снижение темпа линейного роста мидий в период их размножения.

Рост мидий тесно связан с их фильтрацией, благодаря которой осуществляются процессы питания и дыхания. Фильтрационная активность мидий Керченского пролива наиболее низкая при температуре 7,5 °С. Максимальные величины скорости фильтрации (3,9—4,2 л·г⁻¹·ч⁻¹) наблюдаются при температуре воды 14—18 °С, а при температуре 22 °С — минимальные (2,1 л·г⁻¹·ч⁻¹) [75]. Аналогичный диапазон температур (15—18 °С), при котором наблюдается оптимальная фильтрационная активность мидий *M. galloprovincialis*, проявляется и при оценке зависимости скорости фильтрации от сухой массы мягких тканей моллюсков. Интенсивность фильтрации воды мидиями возрастает от 0,175 л·г⁻¹ при 7 °С до 0,470 л·г⁻¹·ч⁻¹ при 17 °С и снижается до 0,168 л·г⁻¹·ч⁻¹ при 22 °С [156].

В разных географических ареалах обитания мидий интенсивность их фильтрации зависит от условий среды обитания, физиологического

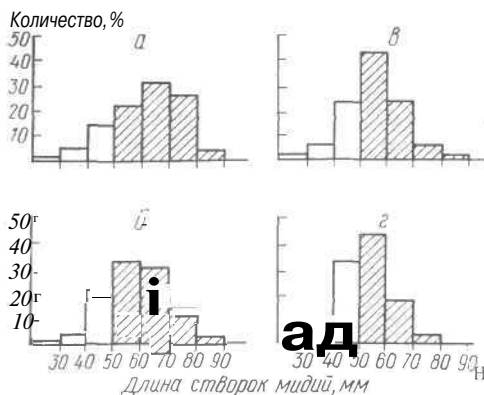


Рис. 5. Количественное распределение мидий *Mytilus galloprovincialis* на коллекторах, размещенных на разных глубинах юго-восточной части Крыма (р-н Карадаг — Курортное):

а — глубина 10—11 м, б — 13—14, в — 15—16, г — 18—19 м (моллюски товарного размера — заштриховано)

ние товарных мидий (длина створок 5,0 см и выше) на отдельных участках коллектора зависит от глубины его размещения. В толще воды (10—11—18—19 м от поверхности воды) наблюдается значительное уменьшение численности товарных мидий по мере заглубления коллектора. Среднее количество товарных мидий *M. galloprovincialis* на одном погонном метре коллектора, установленного на глубине 10—11 м, составляло 81 %, а на глубине 18—19 м — 56 % (рис. 5). Если связать изменение размерно-массовых характеристик мидий с глубинами их выращивания, сезонной динамикой плотности, биомассы и конечными величинами продукции, то для мидий *M. galloprovincialis* юго-восточной части Крыма характерно, что с увеличением глубины от 10—11 до 18—19 м плотность и биомасса культивируемых моллюсков снижаются. Конечная годовая продукция выращенных мидий уменьшается в 2,5 раза (с 8,0 до 2,9 кг на один погонный метр коллектора, Таблица 5. Показатели культивируемых мидий *M. galloprovincialis* в юго-восточной части Крыма (р-н Карадаг — Курортное) *

Глубина, м	Средняя масса, кг·м ⁻¹				Средняя плотность, экз·м ⁻¹				Средняя продукция, кг·год ⁻¹
	Лето	Осень	Зима	Весна	Лето	Осень	Зима	Весна	
10—12	10,1	6,6	9,9	5,2	602	280	357	142	8,0
13—14	8,5	7,0	4,6	4,6	504	393	238	157	6,2
15—16	5,4	5,3	3,6	6,3	586	309	230	269	5,1
17—19	3,1	3,8	2,9	1,7	399	247	196	106	2,9

* По совместным материалам с И. А. Юдиным.

Таблица 6. Состав пищи мидий [161]

Вид	Пищевой компонент	Акватория
<i>Mytilus edulis</i>	Детрит, диатомей, перидиней, фораминиферы, копеподы, личинки беспозвоночных, минеральные частички. Детрит, перидиней, диатомей, зеленые водоросли, споры, донные микроорганизмы, простейшие и другие мелкие беспозвоночные, минеральные частички.	Залив Петра Великого (Японское море) Побережье Белого, Баренцева, Охотского морей; Калифорнийский залив; Прибрежные воды Дании и Голландии
<i>M. galloprovincialis</i>	Перидиней, диатомей (планктонные и донные), фрагменты ракообразных, личинки моллюсков, простейшие, детрит Детрит, диатомей (планктонные и донные), перидиней, личинки моллюсков и ракообразных. Детрит, диатомей (планктонные и донные), перидиней, беспозвоночные и минеральные частички.	Черное море; Севастопольская бухта Черное море: Причерноморские лиманы и Одесский залив Черное море: бухта Рыбачья
<i>M. californianus</i>	Перидиней, диатомей, детрит, споры, бактерии, простейшие, яйца беспозвоночных. Детрит, перидиней, диатомей, бактерии, жгутиковые и др. простейшие, споры, гаметы, минеральные частички.	Прибрежные воды Калифорнии

Примечание. Здесь и в табл. 22, 34 первым в порядке перечня — основной пищевой компонент.

табл. 5). Видимо, выращивание мидий *M. galloprovincialis* в юго-восточной части Крыма лучше проводить до глубины 16 м (от поверхности воды), при котором прослеживается высокий темп роста моллюсков и средний годовой выход товарной мидийной продукции (5 кг с одного погонного метра коллектора).

Темпы роста и сроки жизни мидий неодинаковы. Мидии *M. edulis* Белого моря достигают максимальных размеров за 12—15, а нередко и за 18—25 лет (продолжительность жизни — до 30 лет), мидии *G. grauanus* Японского моря — за 30—35 лет и более (продолжительность жизни — до 100 лет), а мидии *M. californianus* Калифорнийского побережья США — к концу третьего года (продолжительность жизни — 10—11 лет) [49, 1321].

Пища, питание. Мидии питаются в основном детритом и протистами (диатомовыми, перидинейми), хотя в составе их пищи встречаются одноклеточные организмы, мелкие беспозвоночные (табл. 6). Окончательного мнения о едином пищевом спектре мидий нет. У каждого вида мидий, в зависимости от географического района и условий среды обитания, кормовой базы, сезона года, физиологического состояния, существует определенный спектр питания. В желудках мидий *M. galloprovincialis* Керченского пролива обнаружено 48 видов планктонных

водорослей, среди которых 41 вид был представлен диатомовыми. Все встреченные виды водорослей имели округлую или овальную форму. Их размеры колебались от 20 до 90 мкм. Значительную часть кишечника занимал детрит. В пище мидий преобладали водоросли *Baccillaria socialis* (июнь), *Exuviaella cordata* (июль), *Navicula pennata* (август), *Melosira moniliformis* (сентябрь) [74].

По способу добычи пищи мидий можно отнести к пасущимся в толще воды организмам с фильтрационным типом питания. Калорийность пищи мидий и уровень ее потребления низкие. Однако у мидий по сравнению с другими представителями моллюсков надотряда *Autobranchia* скорости потребления пищи значительно выше, т. е. мидии едят много. Если сравнить скорость потребления пищи мидии (сем. *Mytilidae*) по относительному уровню потребления пищи (C_B), то средняя его величина для представителей рода *Mytilus* составляет 1,28, что выше среднего уровня (0,90) митилид [161]. Скорости протекания биологических процессов у мидий, выращиваемых в толще воды, значительно выше, чем у моллюсков, содержащихся на грунте. Это связано с равномерным (объемным) распределением моллюсков на коллекторах в толще воды, при этом каждая особь лучше омывается водой, следовательно, и обеспечивается пищей. Для молодежи *M. edulis*, выращиваемой в заливе Петра Великого (Японское море), скорость потребления пищи выражалась уравнением $C = 4,52 W^{0,39}$; для молодых моллюсков, содержащихся на грунте, — уравнением $C = 0,26 W^{0,77}$, где C , кал·сут⁻¹ — скорость потребления пищи; W , кал — энергетический эквивалент массы тела. Уравнения показывают, что скорость потребления пищи у молодежи, выращиваемой в толще воды, в 2,8 раза (максимум) выше, чем у мидий, обитающих на дне [125].

У молодежи мидий, закрепившейся на субстрате, замечены действия их ноги. Мидии очищают поверхность створок раковин, а также взмучивают осадок и используют перефитон и осадок в качестве пищи [126, 263].

Болезни, паразиты, враги. Мидии, как и другие двустворчатые моллюски, подвержены различным заболеваниям, среди которых наиболее распространенными являются инфекционные и инвазионные болезни и заболевания, способные вызывать различные патологические нарушения за счет повреждения раковин моллюсков. Серьезную опасность представляют и опухоли — патологические изменения тканей мидий, не связанные с воздействием возбудителей инфекционных болезней и различных паразитов. Особую группу заболеваний составляют и болезни неизвестной этиологии, поскольку постоянное присутствие в тканях мидий многочисленной микрофлоры, различных комменсальных и паразитических организмов затрудняет постановку диагноза болезни. Инфекционные заболевания наблюдаются у мидий на разных этапах жизненного цикла (от личинок до взрослых особей). Возбудителями инфекционных болезней мидий являются бактерии, вирусы, грибы, хламидии, риккетсии. Заболевания в зависимости от возбудителей инфекционных болезней разделяются также на вирусные, бактериальные, микозные (грибной этиологии), и заболевания, вызванные облигатными

внутриклеточными паразитами — риккетсиями, хламидиями. Сведения об инфекционных болезнях мидий ограничены, что может быть обусловлено их более высокой устойчивостью к ним или недостаточной изученностью. Заболевания мидий, связанные с паразитированием риккетсий и хламидий в цитоплазме клеток эпителия пищевого дивертикула моллюсков, также недостаточно изучены и обнаружены у мидий *M. edulis* и *M. californianus* побережья США [35].

Возбудителями инвазионных заболеваний мидий могут быть инфузории, микроспоридии, гаплоспоридии, копеподы, гельминты (трематоды, цестоды, нематоды). В зависимости от возбудителей, инвазионные болезни можно разделить и на заболевания, вызываемые паразитическими простейшими, веслоногими (копеподами), червями.

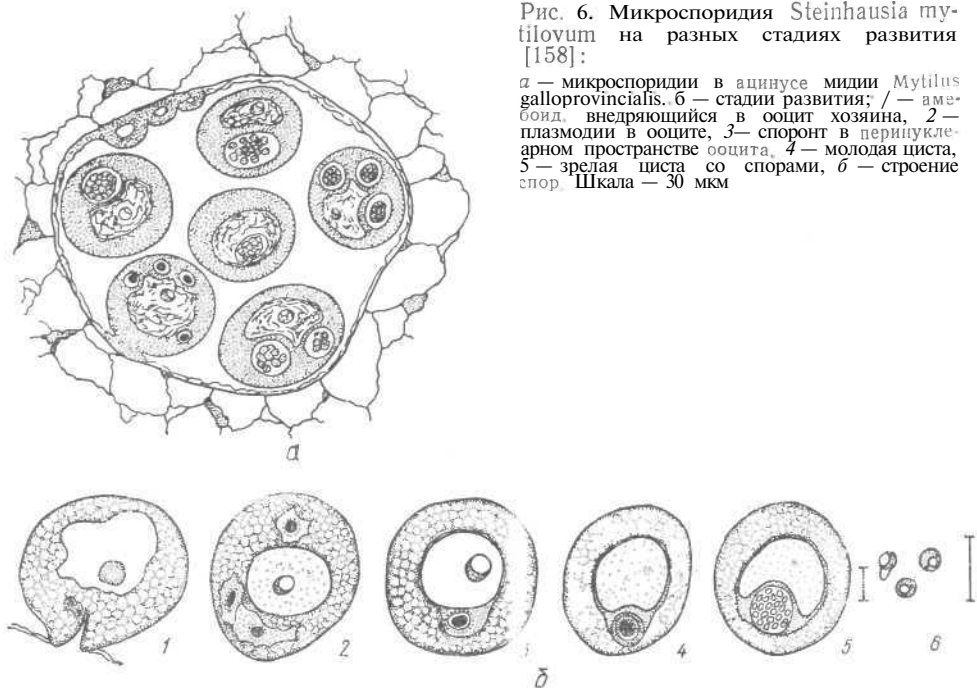
Среди простейших, вызывающих болезни мидий, встречаются инфузории (тип Ciliophora), микроспоридии (тип Microspora), гаплоспоридии (тип Ascetospora). Наиболее распространенными паразитическими инфузориями мидий *M. edulis* и *M. galloprovincialis* являются *Ancistrum mytili*, *Hypocomides mytili*, *Peniculistoma mytili*, *Crebticoma kozloffii*, *C. carinata*. Чаще всего инфузории встречаются в мантийной полости или в пищеварительных железах мидий. Их патогенное значение в организме моллюсков невелико. Однако не исключена возможность массового развития инфузорий (эпизоотий) в неблагоприятных для жизни мидий ситуациях [35].

Среди микроспоридий двусторчатых моллюсков (около 10 видов) особое место занимают паразитическая микроспоридия *Steinhausia* (= *Chytridiopsis*) *mytilorum*, обнаруженная в гонадах мидий *M. galloprovincialis* и *M. edulis* в Черном, Средиземном морях и у побережья США. В Егорлыцком заливе (северо-западная часть Черного моря) микроспоридия *S. mytilorum* поражает половозрелых разноразмерных самок мидий *M. galloprovincialis*. Интенсивность инвазии самок в отдельных районах залива достигает 76% [158]. Микроспоридии локализуются в гонаде, поражая овоциты. Вегетативные стадии *S. mytilorum* представлены одноядерными трофозонтами (2—6 мкм). В одной яйцеклетке встречается до 16 трофозонтов. Наиболее ранние из половых стадий развития *S. mytilorum* — мелкие шарообразные цисты с компактным, резко базофильным ядром (рис. 6). У пораженных мидий резко уменьшается количество овоцитов в гонадах, что отрицательно отражается на плодовитости моллюсков. Массовая инвазия мидий микроспоридиями *S. mytilorum* может вызвать у них паразитическую кастрацию [130].

Более детальные гистологические исследования пораженных гонад мидий *M. galloprovincialis* из северо-западной части Черного моря показали следующее: микроспоридия *S. mytilorum* — паразит, поражающий женские половые железы мидий со средней экстенсивностью 9,6%; в развитии микроспоридии подтверждено существование стадии двухядерного амeboида; цисты паразитов из изученного района больше, чем у паразитов *S. mytilorum* из Атлантического побережья США и Неаполитанского залива. Максимальное развитие спорогональных стадий приурочено к наиболее теплomu времени года [158].

Рис. 6. Микроспоридия *Steinhausia mytilovum* на разных стадиях развития [158]:

а — микроспоридии в ацинусе мидии *Mytilus galloprovincialis*. б — стадии развития: 1 — амeboид, внедряющийся в ооцит хозяина, 2 — плазмодий в ооците, 3 — споронт в перинуклеарном пространстве ооцита, 4 — молодая циста, 5 — зрелая циста со спорами, 6 — строение спор. Шкала — 30 мкм



К распространенным паразитическим гапლოსпоридиям мидий *M. edulis*, *M. galloprovincialis*, *M. californianus* можно отнести *Marteilia refringens*, *M. maurini*, *Haplosporidium tumefaciens*. Болезнь, вызываемая *M. refringens* (болезнь пищеварительной железы), обнаружена у мидий *M. edulis*, *M. galloprovincialis* на прибрежных районах Атлантического побережья Франции и Испании. Заболевание носит в основном характер эпизоотии, но в районах, где мидии поражены *M. refringens*, встречаются отдельные участки с непораженными моллюсками, что позволяет предположить существование у гапლოსпоридии *M. refringens* промежуточного хозяина [181]. При гапლოსпоридозе, вызываемом *M. refringens*, у мидий наблюдаются изменения гепатопанкреаса, уменьшение содержания гликогена. Vegetативные стадии гапლოსпоридии *M. refringens* представлены молодыми плазмодиями, которые присутствуют в желудке и пищеварительных divertикулах, а в дальнейшем, по мере роста, начинают расселяться в другие части тела мидии. В процессе споруляции в каждом плазмодии образуются 8 спорангиев с 3—4 спорами. Зрелые споры (3,2 мкм) сферической формы [246]. Гапლოსпоридия *H. tumefaciens* обнаружена в пищеварительной железе мидии *M. californianus* (Атлантическое побережье США). У пораженных моллюсков в пищеварительной железе наблюдаются светло-коричневые опухоли, которые возникли в процессе развития многоядерных плазмодиев, спороцистов и спор (от 6 до 100 шт. в одном спороцисте).

Массовая инвазия мидий гаплоспоридиями *H. tumefaciens* приводит к их гибели [220].

Среди копепод, паразитирующих на мидиях, наиболее распространенными являются *Muticola intestinalis* и *M. orientalis*, которые повсеместно встречаются и у многих видов двустворчатых моллюсков. *M. intestinalis* широко распространена среди мидий *M. edulis* и *M. galloprovincialis* побережья Европы. Самки *M. intestinalis* достигают длины 8, а самцы — 3 мм. У пораженной мидии замедляется рост, нарушается репродуктивный цикл. Массовое паразитирование копепод *M. intestinalis* на мидиях может привести к их гибели. При выращивании мидий *M. edulis* в Галисии (Испания) было замечено, что пораженность моллюсков паразитической копеподой *M. intestinalis* больше в местах, прилегающих к экстуариям или близких к берегу, чем на мидиевых плантациях, расположенных в более отдаленных от берега районах. Интенсивность инвазии мидий *M. edulis* этими копеподами тесно связана с глубиной, удаленностью от берега и с размером моллюсков [151, 179]. Паразитические копеподы *M. orientalis* обнаружены в кишечниках мидий *M. edulis*, *M. galloprovincialis*, *M. californianus*, обитающих в прибрежных районах западного побережья США, Японии, Атлантического побережья Франции. Самки достигают длины 10—12, самцы — 4 мм. У мидий наблюдаются поражения эпителия кишечника, и при массовой инвазии их копеподами *M. orientalis* моллюски могут погибнуть [35].

Особую опасность для мидий представляют болезни, вызываемые гельминтами, среди которых по видовому разнообразию, частоте встречаемости, тяжести наносимого вреда выделяются трематоды. Ниже приведен список трематод, зарегистрированных у мидий [191, 220]:

Мидия-хозяин
Mytilus edulis

Трематода

Bucephalis mytili, *Gymnophallus margaritarum*, *Q. bursicola*, *Proctoeces maculatus*, *Himastla leptosoma*, *H. quissetensis*, *H. militaris*, *H. elongata*, *H. continue*, *H. litoorinae*, *H. interrupta*, *Parorchis acanthus*, *Prosochynchus squamatus*, *Parvatrema homoeotectum*, *Metacercaria mytili*, *Cercaria tenuans*, *C. parvicaudata*, *Psilostomum brevicolle*, *Rudolphinus crucibulum*, *Renicola lari*, *R. taidus*, *Distomum margaritarum*

Mytilus galloprovincialis

Gymnophallus margaritarum, *Distomum margaritarum*, *Metacercaria (Gymnophallus) megalocoela*, *M. (G.) perligena*, *Parvatrema duboisi (= Parvatrematimondavidii)*, *Adolescaria perla*, *Proctoeces maculatus*, *Himastla interrupta*, *Renicola lari*

Большинство видов двустворчатых моллюсков (в том числе и мидии) являются промежуточным или окончательным хозяином паразитирующих трематод. Возникающие болезни (трематодозы) из-за паразитирования в мидиях личинок и партенид трематод вызывают многочисленные патологические изменения в организме моллюсков. Поражаются гонады, гепатопанкреас, мантия и другие органы, что приводит к нарушению обменных процессов, репродуктивных циклов, аномалиям раковин и даже к гибели моллюсков. К наиболее распространенным паразитическим трематодам, вызывающим трематодозы мидий, можно

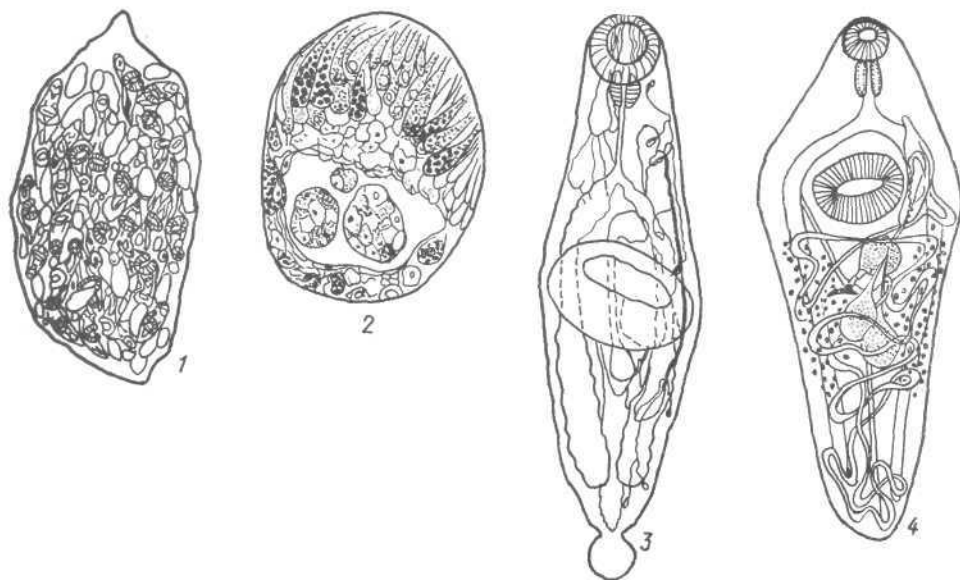


Рис. 7. Стадии жизненного цикла *Proctoeces maculatus* [130]:

1 — зрелая спороциста, 2 — продольный срез через молодую спороцисту, 3 — церкария, 4 — прогенетическая метацеркария из *Rissoa* sp.

отнести представителей семейств *Vucephalidae*, *Fellodistomatidae*, *Echinostomatidae*. Личинки и партениды буцефалид (сем. *Vucephalidae*) поражают гонады и гепатопанкреас. У зараженных мидий резко нарушается жизнедеятельность (темп роста, срок жизни, проявляется гермофритизм и др.). Среди феллодистоматид (сем. *Fellodistomatidae*) наиболее изучен *Proctoeces maculatus* (= *Cercaria milfordensis*) [94, 95, 130]. Стадии жизненного цикла *P. maculatus* представлены на рис. 7. Протогенетические метацеркарии обнаружены у брюхоногих моллюсков (*Rissoa* sp.), а рыбы сем. *Labridae*, *Gobiidae*, *Blendidae* являются дифинитивными хозяевами трематоды *P. maculatus*. Заболевание, названное проктэкозом, возникает у мидий *M. edulis* и *M. galloprovincialis* за счет поражения мягких тканей и вызывает полную или частичную атрофию гонад, гепатопанкреаса, мантии, биссусной железы, мышц. Гиперинвазированные мидии гибнут. У мидий *M. galloprovincialis*, выращиваемых в Егорлыцком заливе, осенью был обнаружен высокий процент заражения трематодами *P. maculatus* (24,0), зимой он снизился до 7,8, а к весне следующего года он резко упал до 0,7. Уменьшение экстенсивности инвазии можно, вероятно, объяснить гибелью зараженных моллюсков [130]. На распространение болезни существенно влияет динамика водных масс. Мидии *M. galloprovincialis* в бассейнах Егорлыцкого хозяйства (Кинбурнская коса, северо-западная часть Черного моря) со слабой проточностью воды оказались заражены в 3 раза больше *P. maculatus* по сравнению с мидиями, встречающимися в

открытой части моря, где подвижность воды намного выше [94].

Болезни мидий, вызываемые нематодами (нематодозы), изучены недостаточно. В мантийной полости мидий северо-западной части Черного моря повсеместно встречались нематоды. В одной мидии ЕгОрЛЫЦКОГО залива удалось обнаружить 8 экз. нематод. В процессе обследования мидий *M. galloprovincialis* удалось идентифицировать свободноживущие виды нематод: *Monchystera collaris*, *M. rotundicapitata*, *Syringolaimis caspersi*, *Oncholaimis dujardeni*, *Chromadorella* sp. [130]. Болезни мидий, вызываемые цестодами (цестодозы), окончательно не изучены. При обследовании мидий Мексиканского залива у них обнаружены личинки цестод рода *Tylocephalum* [188].

Перфораторы раковин моллюсков способны вызывать у мидий различные заболевания и нарушать процессы их жизнедеятельности. Видовой состав перфораторов раковин мидий разнообразен: водоросли, грибы, сипункулиды, немертины, полихеты, олигохеты, губки, брюхоногие и двустворчатые моллюски, иглокожие, ракообразные. Проникая в раковины мидий, животные — перфораторы нарушают их структуру и прочность, что приводит к возникновению на внутренней поверхности створок раковин различных образований — блистеров, галлов, борозд, которые оказывают компрессорное влияние на ближайшие органы мидий и отрицательно воздействуют на рост и развитие моллюсков [35]. Схему образования галл (вздутий) в раковинах с помощью полихет (род *Polydora*) можно представить в следующем виде. В местах прикрепления мускула-замыкателя к раковине расположен гиалиновый слой, в который попадают полидоры, а затем проникают в глубину раковинного вещества. По мере продвижения полихет к внутреннему слою раковина наращивается. Благодаря большей твердости наружного покрова полихеты, чем гиалинового слоя, вещество раковины истирается полихетами, и внутри вздутия (галла) образуется полость, заполняемая детритом (рис. 8). В пораженных местах раковин мидий *G. grayanus* встречаются «жемчужины» (до 34 шт. на створку) размером до 3 мм, которые образовались в результате локальной кристаллизации углекислого кальция [31].

Значительный ущерб мидиям наносят перфораторы-полихеты рода *Polydora*, среди которых особенно выделяется *P. ciliata*. В заливе Восток Японского моря наиболее массовым видом полихет, перфорирующих раковины мидий *G. grayanus*, являются полихеты *Polydora ciliata posjetica*, *P. flata*. 64 % раковин мидий *G. grayanus* были пора-

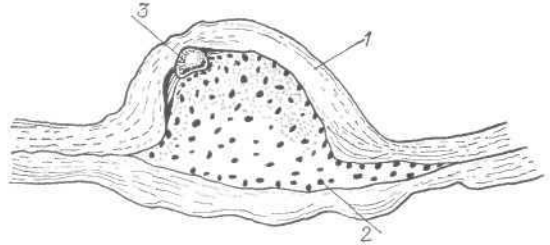


Рис. 8. Вздутие (галл) на внутренней поверхности раковины мидии Грея (*Grenomytilus grayanus*), вызванное внедрением сверлящих полихет [31]:

1 — стенка галла, толщиной 0,8—1,5 мм, 2 — полость галла, забитая детритом с многочисленными особями полидору, 3 — «жемчужина» (диаметр галла около 26 мм)

Таблица 7. Фауна перфораторов в раковинах мидии *Grenomytilus grayanus* [31]

Вид	Встречаемость	Максимальное число находжений на одну створку
<i>Spongia</i>		
<i>Cliona</i> sp.	+++	—
<i>Nemertini</i>		
<i>Nemertini</i> g. sp.	+	1
<i>Gastropoda</i>		
<i>Tharsiella plicosa</i>	+	2
<i>Bivalvia</i>		
<i>Chiatella arctica</i>	++	52
<i>Polychaeta</i>		
<i>Harmothoe rarispina</i>	+	1
<i>Anaitides groenlandica</i>	+	1
<i>Eulalia bilineata</i>	++	5
<i>E. viridis</i>	+	1
<i>Nereis zonata</i>	++	1
<i>Syllis armillaris</i>	+++	4
<i>S. armillaris bilineata</i>	+	4
<i>Polydora ciliata posjetica</i>	+++	752
<i>P. flava</i>	+++	76
<i>Dodecaceria concharum</i>	+++	5
<i>Polycirrus eous</i>	+	1
<i>Pista elongata</i>	+	1
<i>Podarke puggettensis</i>	+	1
<i>Potamilla neglecta</i>	+	2
<i>Staurocephalus moniceras</i>	+	1
<i>Oligochaeta</i>		
<i>Lumbricillus nipponicus</i>	+	2
<i>Euchytraeus crytosetosus</i>	+	2
<i>Crustacea</i>		
<i>Harpacticoida</i> g. sp.	+++	—
<i>Janura maculosa</i>	+	1
<i>Thyphlotanais</i> sp.	+	1
<i>Calathura branchiata</i>	+	1
<i>Pinnixa</i> sp.	+	1
<i>Sipunculoidea</i>		
<i>Phascolosoma margaritaceum</i>	+++	3
<i>Echinodermata</i>		
<i>Amphiura</i> sp.	+	1

Примечание. (+) — единичные виды; (++) — обычные; (+++) — массовые.

жены полихетой *P. c. posjetica*, а 36 % — *P. flata*. Площадь, занятая поселениями полихет *P. c. posjetica*, достигала 100, *P. flata* — 50 % поверхности створки. Максимальная плотность поселения полихеты *P. c. posjetica* составляла 752 экз. на одну створку, или 21 экз. на 1 см³ поверхности створки мидии *G. grayanus*. У полихеты *P. c. posjetica* проявляется избирательная способность к полу мидий. Пораженных полидорами самок было 23, а самцов — 51 % общего количества анализируемых мидий [31].

Сверлящие губки рода *Cliona* (*Cliona vastifica*, *C. lobata*) являются наиболее массовыми перфораторами раковин не только мидий, но и многих двустворчатых моллюсков. Сверлящая губка продельывает в раковинах моллюсков систему ходов. В заливе Восток (Японское море) сверлящая губка *Cliona* sp. поразила 61 % перфорированных раковин мидий *G. grayanus*, пораженность составила около 100 %. У губок, как и у полихет, проявляется избирательность поражения самцов (51 %) и самок (28 %) мидий. Интересна и локализация губок-перфораторов на раковинах мидий

G. grayanus. Максимальное количество губок (68%) сосредоточено на передней карбонатной зоне раковины с незначительным органическим слоем. В средней зоне раковины, где наблюдаются карбонатные и органические слои, количество перфораторов снижается (28 %), и в задней зоне раковины, где преобладает тонкий, но твердый органический слой, количество губок достигает всего 4 %. Такая избирательная особенность поселений губок-перфораторов на раковинах мидий связа-

на с мощностью стенок створок и с более благоприятными условиями существования внутри друзы мидий [31]. Помимо губок (род *Cliona*) и полихет (род *Polydora*) в число активных и пассивных перфораторов мидий можно отнести различные виды губок, червей, моллюсков, ракообразных, сипункулид, иглокожих. Каждому виду мидий, в зависимости от его географического ареала распространения и условий обитания, свойственны определенные спектры перфораторов (табл. 7). Перфораторы раковин способны вызвать существенные патологические изменения у моллюсков, снизить темп их роста, резко ослабить организм мидий. Интенсивная инвазия раковин перфораторами может привести к гибели моллюсков.

У мидий наблюдаются спонтанные опухоли. Причины их возникновения окончательно не выяснены. Можно только предполагать, что основным фактором в генезисе опухолей мидий являются канцерогенные соединения (пестициды, ароматические амины и др.). Способность моллюсков-фильтратов накапливать значительные концентрации канцерогенов обуславливает возникновение различных типов опухолей (лимфома, лимфосаркома и др.), что может привести к массовой гибели мидий [35].

Для многих гидробионтов мидии являются основным источником корма. Рыбы (*Gobius fluviatilis*, *Pecuronectes platessa*, *Gabus morhua*, *Diplodus sargus*, *Trigon pastinaca* и др.), звезды (*Asterias rubens*, *Aphelasterias japonica*, *Marthisterias glacialis* и др.), морской еж (*Paracentrotus lividus*), брюхоногие моллюски (*Rapana thomasiana thomasiana*, *Trophonopsis breviata*, *Nucella lapillus* и др.), крабы (*Carcinus maenas*, *Eriphia spinifrons*, *Pinnotheres pisum* и др.), птицы (*Melanitta nigra*, *Naematorus ostralegus* и др.) являются распространенными врагами мидий. Рапаны *R. t. thomasiana* длиной 2,5—12,0 см потребляют 0,06—1,03 г мидий *M. galloprovincialis*, что составляет 1,2—2,0 % массы тела хищника (без раковины, рис. 9). Потребность в пище у рапаны *R. t. thomasiana* возрастает с увеличением температуры воды, что, видимо, связано с еще большим выеданием мидий [56]. В рационе питания морской звезды *Aphelasterias japonica* — основного хищника живых мидий залива Восток Японского моря — были обнаружены мидии *G. grayanus* (34%) и *M. edulis* (24%). Морская звезда *Asterias rubens* — основной враг мидий Белого моря. Для Кандалакшского залива (Белое море) отмечено, что звезды *A. rubens* способны уничтожить 80 % естественных поселений мидий *M. edulis* [8].

Мидия является прекрасным высококалорийным животным кормом для многих ценных рыб (осетр, белуга и др.), а для отдельных видов крабов (травяной, каменистый и др.) — существенной кормовой добавкой. В приливо-отливных литоральных зонах Франции и Голландии,

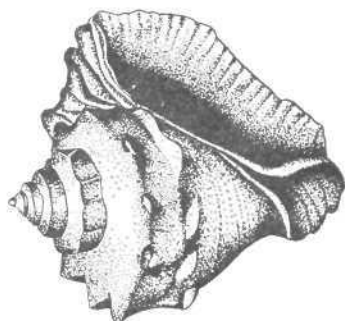


Рис. 9. Брюхоногий моллюск *Rapana thomasiana thomasiana* — наиболее опасный враг мидий *Mytilus galloprovincialis* Черного моря

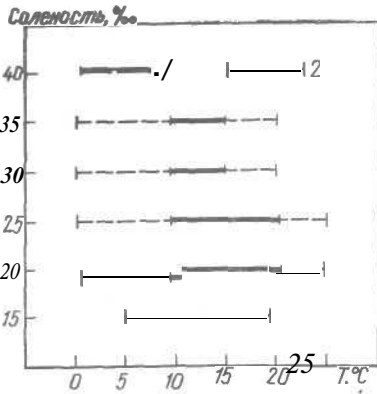


Рис. 10. Пределы устойчивости *Asterias rubens* (возраст 1 год) к одновременному воздействию температуры и солености [77]: 1 — зона нормальной жизнедеятельности, 2 — зона угнетения питания и роста

представлены на рис. 10 и в табл. 8, которые показывают, что морские звезды при солености воды 15 ‰ и ниже, при различных колебаниях температуры воды погибают. Если поместить *A. rubens* в такие условия на 2 ч, то они покидают коллекторы с мидиями и, следовательно, не могут их поедать [77].

Таблица 8. Воздействие температуры и солености воды на выживаемость, питание и рост молоди *Asterias rubens* (возраст 1 год; экспозиция 7—21 сут) [77]

Соленость, ‰	Температура, °C					
	0	5	10	15	20	25
10	100 %-ная гибель					
15	100 %-ная гибель	Задержка в начале питания; роста нет	Питания нет		100 %-ная гибель	
20	Питания нет	Питание происходит; роста нет	Нормальная жизнедеятельность (питание и рост)	Нормальная жизнедеятельность (питание, рост)	Задержка в начале питания, роста нет	100 %-ная гибель
25						
30						
35	Гибель отдельных экземпляров, 50 %-ная гибель					
40	100 %-ная гибель					

где практикуется донный способ выращивания мидий *M. edulis* на грунте и на кольях (столбах), моллюски во время отливов становятся легкой добычей для хищных птиц. Мидии являются основным кормом и для каланов [115].

При создании мидиевых хозяйств на Белом море предусматриваются методы борьбы с наиболее опасными врагами мидий — морскими звездами. Использование подвесной культуры со «скользящими» субстратами позволяет свести до минимума поедание звездами *A. rubens* мидий за счет своеобразных естественных колебаний солености воды в Белом море и значительных различий в устойчивости к солености звезд и мидий. Результаты исследований по определению пределов устойчивости морских звезд (возраст 1 год) к солености воды и одновременным влиянием ее температуры

В биоценозах мидий *G. grayanus* залива Восток (Японское море)' помимо основного их врага *Aphelasterias japonica*, нападающего на живых моллюсков, обитают и другие морские звезды (*Patiria pectinifera*, *Letasteria fusca*, *Asterias amurensis*), которые поедают погибших моллюсков. Звезды-хищники *A. japonica* обладают избирательной способностью по отношению к мидиям *G. grayanus* и, в первую очередь, уничтожают молодь и неполовозрелых моллюсков, а также особей, пораженных перфораторами раковин *Polydora ciliata*, *Cliona* sp. [81].

Обобщенных мер профилактики и борьбы с болезнями и паразитами мидий нет. В биотехнических разработках выращивания мидий необходимо строго придерживаться методов диагностики, профилактики, лечения важнейших инвазионных и инфекционных болезней моллюсков, эффективных способов борьбы с врагами мидий, соблюдать карантинные меры перевозок моллюсков и осуществлять постоянный контроль.

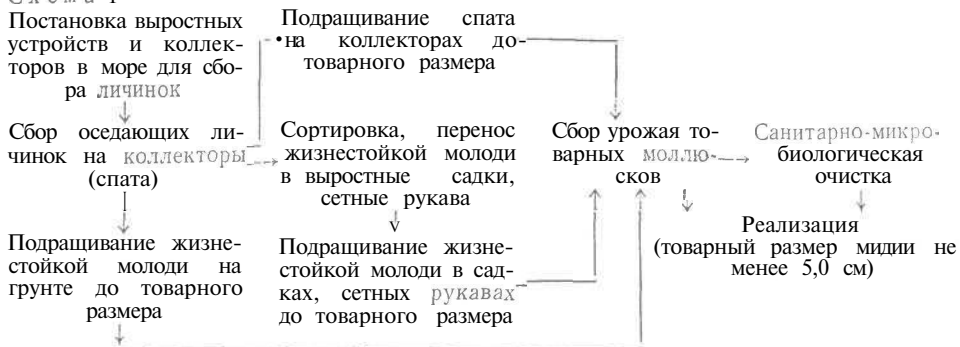
Культивирование. Промышленное выращивание мидий осуществляется во многих странах мира. По материалам международной конференции по марикультуре в Венеции (1981 г.) общая продукция культивируемых товарных мидий достигала 500 тыс. т. На долю стран, где ведется крупномасштабное выращивание мидий, приходится (в тыс. т): Испания — 160—200, Голландия — 100, Китай — 100, США — 60—80, Италия — 40, Франция — 20—30, Дания — 15—20.

В ряде стран Азии, Африки, Америки, Европы объем выращиваемой мидийной продукции достигает 10—15 тыс. т [119, 151].

Промышленное культивирование мидий во всех странах мира осуществляется в полуциклических хозяйствах, где собранную в естественной среде молодь подращивают до товарных размеров в искусственных или естественных условиях. Культивирование мидий в полноциклических хозяйствах, где производителей моллюсков и их потомство получают и выращивают в искусственных условиях в промышленных масштабах, не производится. Оно выполняется пока только в лабораториях или на экспериментальных базах с замкнутой системой водоснабжения, в основном, когда необходимо получить потомство мидий путем стимулирования размножения производителей в искусственных условиях. В общем виде биотехника выращивания мидий состоит из следующих этапов: получение посадочного материала (сбор личинок на искусственные субстраты — коллекторы); подращивание посадочного материала осевших личинок (спата) на коллекторах или молоди в различных выростных устройствах (садки, лотки, сетки и др.) до товарных размеров; доведение моллюсков до кондиционного товарного состояния, очистка и реализация продукции. На схеме 1 приведена последовательность биотехнического процесса товарного выращивания мидий.

Молодь мидий подращивают до товарных размеров в толще воды (Испания, Италия, США, Китай, СССР, Болгария и др.) или на грунте (Голландия, отдельные районы Франции и Англии). При выращивании в толще воды мидии лучше обеспечены кормом, меньше сказывается пресс хищников, а в связи с этим темп роста моллюсков и выход товарной продукции выше (50—60 т·га⁻¹ в створках), чем при выращивании

Схема 1



на грунте ($10-15 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ в створках). Подращиваемые на грунте мидии засоряются песком или донными осадками. В настоящее время многие страны, за исключением Голландии, отдают предпочтение выращиванию мидий в толще воды. Выбор места выращивания зависит главным образом от вида моллюска, его биологии, физико-географических условий размещения хозяйства. В СССР опытно-промышленное и промышленное выращивание мидий в толще воды осуществляется в южных и юго-восточных частях Крымского побережья, у Кавказских берегов и в северо-западной части Черного моря, в Керченском проливе и Обиточном заливе Азовского моря, Белом, Баренцевом морях, в бухтах залива Петра Великого Японского моря [151].

Особое значение при промышленном культивировании мидий имеет выбор вида выращиваемого моллюска. Культивируемый вид должен обладать высокими темпами роста, незначительной смертностью на разных стадиях развития, высокой потенциальной продуктивностью, ценными пищевыми качествами, высоким содержанием мяса. В основном, выращивают съедобную мидию (*M. edulis*) в количестве около 400 тыс. т, что составляет более 80 % культивируемых мидий в мире, и очень близкую к ней средиземноморскую мидию *M. galloprovincialis* [237]. При наличии нескольких пригодных для массового культивирования видов мидий предпочтение отдается тому виду моллюска, который пользуется высоким рыночным спросом и имеются национальные традиции его выращивания.

При организации мидиевых хозяйств выростные участки желательно расположить ближе к районам сбора личинок. Участки должны отвечать следующим условиям: соответствовать гидрологическим и гидрохимическим режимам выростного района; не отличаться от условий естественных поселений мидий; содержать достаточное количество питательных веществ, быть чистыми в санитарно-гигиеническом отношении; в зоне выращивания не должно быть очагов инфекционных, инвазионных заболеваний, а паразитологическая обстановка должна быть благоприятной для массового культивирования мидий; в районе размещения выростных мидийных установок и в близлежащих акваториях не должно быть сбросов бытовых и промышленных вод [148]. Особое

Таблица 9. Микробиологические нормативы морской воды в районах выращивания мидий и периодичность контроля [121]

Показатель	Допустимые уровни (в 1 дм ³ не более)	Периодичность контроля
Бактерии группы кишечной палочки	1000	1—2 раза в месяц бактериологом марихозяйства или баклабораторией санэпидстанции (в период сбора урожая 1 раз в декаду)
Фекальные кишечные палочки	500	1—2 раза в месяц баклабораторией санэпидстанции (в период сбора урожая 1 раз в декаду)
Энтерококки	500	То же
Сальмонеллы	0	» »
Патогенные галофильные вибрионы	0	» »

внимание в районе выращивания следует уделить микробиологическому контролю морской воды (табл. 9). В СССР на каждый район выращивания мидий марихозяйству необходимо получить разрешение Государственного санитарного надзора [121]. При выборе мест выращивания мидий следует ориентироваться также и на районы с максимальной интенсивностью оседания личинок моллюсков.

Методы выращивания мидий в хозяйствах полуциклического типа во многих странах мира практически одинаковы, но биотехнические приемы выращивания, выростные устройства, конструкции, приспособления, масштабы выращивания, продуктивность хозяйств, сроки сбора урожая мидий, обработка, санитарная их очистка, способы контроля и реализации у них разные.

В настоящее время в биотехническом процессе выращивания мидий можно выделить ряд способов: донный (Голландия, отдельные зоны Англии и Франции), «бушо» (Франция), подвесной (Испания, Италия, США, Китай, СССР, Дания и др.). Процесс выращивания мидий подвесным способом осуществляется на искусственных субстратах (коллекторах), которые по способу размещения можно разделить на две группы: подвешенные в толще воды и расположенные на грунте. Расположение коллекторов в толще оправдано тем, что личинки и подрастающая молодь (спат), поднятые на коллекторах над дном, менее подвержены прессу донных хищников и прочих организмов, имеют лучший водообмен, хорошо обеспечены кормом, не засоряются донными взвесями. Коллекторы можно также разделить на традиционные (створки моллюсков, шесты, колья и др.) и изготовленные из современных материалов (капроновый фал с вплетенными пенопластовыми вставками, капроновый фал с равномерно закрученными узлами, ячеистый пластмассовый каркас и др.). Для размещения и установки коллекторов используются различные приспособления — рамы, плоты, ярусные установки, гундеры и другие технические устройства. Для определения сроков установки коллекторов необходимо постоянно проводить исследования в районах размещения. Изучается температура, соленость,

содержание растворенного кислорода в воде, кормовая база, плодovitость моллюсков, срок их размножения и выхода половых продуктов, сезонная динамика численности и распределение необходимых для выращивания личинок, длительность пелагического периода личиночных стадий мидий, что позволяет заранее указать сроки и районы для установки коллекторов, а также глубину их постановки. Коллекторы следует устанавливать до начала массового оседания личинок. Материал коллекторов также влияет на интенсивность оседания личинок мидий. В выбранных акваториях, где отсутствуют приливо-отливные явления, лучшими районами для размещения коллекторов являются банки [151].

Осевшие на коллекторы личинки мидий интенсивно растут, но темп их роста зависит также от количества молоди и ее расположения на коллекторах. Максимальные количества осевшей молоди *M. galloprovincialis* в юго-восточной части Крыма достигали десятков тысяч на один погонный метр коллектора, но к концу выращивания на коллекторе остается в среднем 200—250 шт. мидий товарного размера (свыше 50 мм). По мере подращивания мидий необходима периодическая обработка коллекторов, которая может быть частичной, когда подросшая молодь находится на коллекторах в течение непродолжительного времени или всего периода выращивания моллюсков, поскольку по мере роста их общая масса (биомасса) может увеличиваться в 10 раз. При частичной обработке коллекторов удаляются пустые створки и больные моллюски, а также конкуренты, паразиты, хищники и обрастатели. Частичную обработку коллекторов производят несколько раз в год. Первый — обычно осенью, второй — после зимовки молоди, весной следующего года. Когда процессы сбора и подращивания личинок до товарных моллюсков на коллекторах завершены, коллекторы обрабатываются полностью. Их чистят, промывают, заменяют поврежденные части (створки, пластинки, канат и др.), просушивают и хранят для дальнейшего пользования.

В процессе выращивания мидий их необходимо постоянно контролировать не только по биотехническим характеристикам, но и по микробиологическим показателям. При проведении крупномасштабного выращивания мидий микробиологический контроль целесообразно проводить периодически: 1 раз в месяц в зимне-весенний период и 2 раза в месяц в летне-осенний. Во время сбора урожая мидий контролируют 1 раз в декаду (табл. 10).

Наиболее успешно подвесной способ крупномасштабного выращивания мидий применяется в Испании (ежегодно 160—200 тыс. т в створках). Промышленное выращивание мидий *M. edulis* в основном сосредоточено в Галисии, где используются 9—12-метровые коллекторы из капронового шнура с вплетенными деревянными или пробковыми вставками, а в качестве носителя — плоты катамаранного типа. Каждый плот состоит из платформы, сделанной из балок и каркасов из корабельной стали. Плавучесть платформы обеспечивается за счет 16-метровых цилиндрических пустотелых емкостей, разделенных на секции. С помощью 30-миллиметровой цепи плот крепится к бетонному якорю

Таблица 10. Микробиологические нормативы мидий в районах их выращивания и периодичность контроля [121]

Объект контроля	Мезофильные аэробные и факультативно-анаэробные микроорганизмы (в 1 гнебоне)	Отсутствие в 1 г мягких тканей					Периодичность контроля
		Бактерии группы шеечных пючек	Эшерии ки	Мезофильные азарные спорообразующие микроорганизмы	Сальмонеллы	Патогенные вибрионы	
Мидии в период выращивания	БЮ ⁵	0,01	0,0!	0,1	—	—	1—2 раза в месяц бактериологом марихозяйства или баклабораторией санэпидстанции
	—	—	—	—	25	25	1—2 раза в месяц баклабораторией санэпидстанции (в период сбора урожая 1 раз в декаду)
Мидии в период сбора урожая сырье для консервного производства	1·10 ⁵	—	—	0,1	—	—	1 раз в декаду бактериологом марихозяйства или баклабораторией санэпидстанции
сырье для кулинарного производства	5·10 ⁴	0,1	0,1	0,1	25	25	

Примечание. Для накопления данных рекомендуется параллельно проводить определение бактерий группы кишечной палочки методом наиболее вероятного числа (НВЧ) в соответствии с «Методическими указаниями по санитарно-бактериологическому контролю на предприятиях общественного питания и торговли пищевыми продуктами № 2657».

(груз) массой более 6 т. К каждому плуту закрепляется около 1000 коллекторов.

Мидии *M. edulis* достигают товарного размера (80—100 мм) за 12 мес выращивания. Ежегодная средняя продуктивность хозяйств (ферм) 50 т·га⁻¹ мидий (в створках) [151, 222]. Товарных мидий, выращенных в толще воды подвесным способом, собирают, очищают, сортируют для дальнейшей реализации. Если моллюски не соответствуют санитарно-гигиеническим нормам, то их еще раз дополнительно очищают, поскольку моллюски-фильтраторы способны аккумулировать значительные количества патогенных микроорганизмов или химических загрязнений (в 2—27 раз больше, чем в естественной среде). Для этого мидий помещают в незагрязненные участки акватории или выдерживают в специальных очистительных бассейнах.

В отличие от подвешного способа выращивания мидий в толще воды, где моллюски все время находятся на коллекторах (от осевшей личинки до товарной особи), способ выращивания мидий на грунте сводится главным образом к сбору молоди в естественных условиях

и переносу ее в заранее подготовленные участки для подращивания. Биотехника выращивания мидий на грунте предусматривает: выбор района для получения посадочного материала, а также технологии его получения; выбор для выращивания молоди участка дна, соответствующего особенностям культивируемого вида и возможности механической обработки моллюсков по мере их роста и добычи; перенос собранной молоди на выростные участки и определение оптимальных плотностей поселений мидий на грунте; защиту молоди по мере ее подращивания до товарного размера от хищников [131]. Применение донного способа выращивания мидий на грунте требует высокой механизации биотехнических работ. Выращивание мидий в Голландии (ежегодно около 100 тыс. т в створках) обусловлено низкими температурами воды, высоким уровнем механизации и культурой проведения работ в хозяйствах, наличием современных технических обрабатывающих предприятий. Товарных размеров (65 мм) мидии *M. edulis* достигают через 2,5 года (в приливо-отливной зоне), а при выращивании в районах, которые большую часть выростного периода покрыты водой,— через 1,5 года (товарный размер 55 м). Товарных мидий собирают драгами и складывают слоями в местах с незначительными приливами, оставляя их на 48 ч, чтобы моллюски освободились от "тины". Затем мидий отправляют на обрабатывающие предприятия (мидиевые комплексы) для механизированной переработки (разделение друз, очистка, сортировка, упаковка) [151,222].

Одним из традиционных способов выращивания мидий *M. edulis* в приливо-отливной зоне юго-западной части Франции является способ «бушо», существующий во Франции еще с XII в. В дно выростного участка вбиваются деревянные колья, к которым прикрепляются оседающие личинки *M. edulis*. Благодаря высокому темпу роста молодь мидий быстро подрастает и на кольях образуются друзы товарных мидий. Часть моллюсков опадает под собственной тяжестью, при неблагоприятных условиях выращивания, от пресса хищников или массовых болезней. Происходит значительная убыль, что считается естественным. В настоящее время способ «бушо» во Франции практически не изменился, но в него внесены технические новшества. Биотехнические процессы, связанные с выращиванием мидий способом «бушо», можно представить в следующем виде: эксплуатация существующих или выбор новых литоральных выростных зон, пригодных также для постановки деревянных кольев; сбор посадочного материала и его размещение в синтетических сетчатых мешках; использование старых и постановка новых деревянных кольев на дне литоральной зоны и спиральное закрепление к ним сетчатых мешков с молодью мидий; подращивание молоди в сетчатых мешках (в виде удлиненных труб) на кольях до товарного размера. Дополнительно собранную молодь моллюсков помещают внутрь хлопчатобумажных и синтетических сетчатых мешков диаметром 0,1 и длиной 5,0 м. В дно литорали вбивают дубовые колья длиной от 4 до 6 м параллельными рядами по 100—150 м на расстоянии 2,5 м. Вокруг кольев по спирали крепят нейлоновые цилиндрические мешки с молодью мидий, которые по мере роста растя-

гиваются и не мешают развитию моллюсков. Общая протяженность всех используемых кольев составляет примерно 600 км. За 10 мес выращивания (с мая по февраль) мидии *M. edulis* достигают товарных размеров (40—50 мм). С одного столба снимают 10—25 кг мидий при средней продуктивности хозяйств 6—7 т·га⁻¹ и общей ежегодной продукции 7 тыс. т [251, 222].

В СССР выращивание мидий производится только подвесным способом, который имеет характерные особенности в разных регионах страны. На Белом море мидий выращивают способом подвесной культуры со «скользящими» субстратами. Биотехнический процесс выращивания мидий *M. edulis* включает: сбор личинок мидий на коллекторах, состоящих из капроновых канатов или сетной капроновой дели длиной по 3 м, подращивание собранной молодежи до товарного размера (50 мм) на плотках-носителях тримаранного типа, постоянно находящихся на поверхности воды, но в зимне-весенний период вмержающих в льды Белого моря. По мере подращивания молодежи мидий в конце октября предусматривается заглубливание коллекторов на 2 м от нижней поверхности плотки-носителя.

Плот (ПМС-01-320), предназначенный для выращивания мидий в Белом море, выполнен в виде тримарана. Его плавучесть обеспечивается за счет 5,5-метровых стеклопластиковых труб диаметром 1 м. На 64 штангах (секциях) плота закреплено 320 коллекторов (5 коллекторов на одну штангу). В конструкции плота предусмотрена возможность одновременного заглубливания и подъема 80 коллекторов.

Весной (обычно в конце мая) секции (штанги) с коллекторами поднимают в поверхностный слой, где морская вода благодаря таянию льда становится сильно распресненной. В результате этого коллекторы с мидиями, а вместе с ними организмы-обрастатели и хищники (особенно морская звезда *Asterias rubens*), оказываются в распресненной воде. Нахождение морских звезд *A. rubens* в опресненной воде (ниже 10 ‰) в течение 2 ч достаточно для того, чтобы они покинули коллекторы с мидиями. Моллюски, выращиваемые на искусственных субстратах плотков-коллекторов в условиях Белого моря, находятся в лучших условиях по сравнению с моллюсками из естественных популяций, что отражается на их развитии и росте (табл. 11) и показывает перспективность создания мидиевых хозяйств [77]. Цикл выращивания товарных мидий в Белом море рассчитан на 4 года. Чтобы сделать мидиевое хозяйство на Белом море рентабельным, следует ежегодно собирать товарных мидий. Сбор урожая может быть осуществлен за счет последовательного снятия моллюсков с определенных участков выростных плантаций, т. е. с 4-гектарной выростной плантации ежегодно собирать урожай товарных мидий только с 1 га. После предварительной обработки коллекторов и плотков-носителей их вновь можно использовать для выращивания моллюсков, чтобы через 4 года получить новый урожай товарных мидий. Съем товарных мидий (50 мм) с одного плота за цикл выращивания (4 года) составляет от 19 до 28 т.

На Дальнем Востоке (Японское море) мидий *M. trossulus* выращивают подвесным способом с использованием плавучих устройств. Био-

Таблица 11. Характеристика мидий *Mytilus edulis* из различных естественных мест обитания губы Чупа (Белое море) и культивируемых на искусственных субстратах плотов-коллекторов [77]

Место сбора	Средний размер мидий, мм	Плотность, экз. • м ⁻²	Биомасса, г • м ⁻²
Искусственные субстраты (после 2 лет эксплуатации)	30,4	10 000	22 000
Искусственные субстраты (после 4 лет эксплуатации)	56,0	7000	95 000
«Банки» на Левин-Наволоке (средняя литораль)	12,0	46 000	17 900
«Банки» на Левин-Наволоке (сублитораль)	22,6	22 800	26 000
«Банки» о-ва Кругляш (средняя литораль)	16,2	12 000	78 000

технический процесс выращивания мидий включает ряд последовательных этапов: сбор личинок (спата) на коллекторах; подращивание осевшей молоди на коллекторах до товарных размеров; сбор урожая. В качестве плавучих устройств используются ярусные (100×100 м) и плотовые (7,2×3,2 м) установки, применяемые также для выращивания устриц и грешшков. Коллектором служит 4-метровый капроновый фал (окружность 10—25 мм) с вплетенными через каждые 5 см узлами или вставками (пластинками пенопласта, кусочками резины, обрезками расплетенного фала). Коллекторы для сбора личинок выставляют в первой половине июня (в зависимости от климатических условий сроки постановки могут сдвигаться) в поверхностном слое (0—4 м), где наблюдается максимальная концентрация личинок (в 1 м³ до нескольких десятков тысяч). В сентябре — октябре подросшую на коллекторах молодь (длина 6—15 мм, плотность — 6—10 тыс. экз. на коллекторе) заключают в сетчатые рукава и на зимний период размещают под выростными установками. В закрытых бухтах, где бывают подвижки льда, установки притапливают, а в открытых акваториях — заглубляют на 1—2 м. В конце апреля — мая установки поднимают на поверхность воды и контролируют рост мидий и техническое состояние установок [170]. Сбор урожая (спата, годовиков, двухлеток) производят в октябре первого года, затем через 10—11 и 22 мес (от момента постановки коллекторов в воду). Спат выращивают в качестве посадочного материала, для продажи и изготовления кормовой муки, а годовиков и двухлеток — для пищевых целей (табл. 12). В настоящее время выращивание мидий *M. trossulus* на Дальнем Востоке носит опытно-промышленный характер, хотя в Приморье уже выращены десятки тонн товарных мидий.

Биотехнический процесс выращивания мидий *M. galloprovincialis* у берегов Крыма (Черное море) предусматривает следующие этапы: сбор личинок на искусственные субстраты (коллекторы); подращивание осевших личинок мидий на коллекторах до товарных размеров, снятие урожая, контроль и реализацию товарной продукции. Разрабо-

Таблица 12. Размерная характеристика культивируемых мидий *Mytilus trossulus* в Приморье [170]

Выростная группа	Длина раковины, мм			Масса, г		
	минимальная	средняя	максимальная	минимальная	средняя	максимальная
Спат	10,0	21,0±5,0	30,0	<u>0,7</u>	<u>1,2</u>	<u>2,0</u>
Годовики	36,0	45,0±5,0	55,0	<u>0,2</u>	<u>0,4</u>	<u>0,8</u>
				<u>5,0</u>	<u>8,0</u>	<u>12,0</u>
Двухлетки	40,0	56,0±5,0	60,0	<u>2,0</u>	<u>4,0</u>	<u>7,0</u>
				<u>6,0</u>	<u>15,0</u>	<u>30,0</u>
				<u>3,5</u>	<u>8,5</u>	<u>12,0</u>

Примечание. Над чертой указана общая масса мидий, под чертой — масса тканей.

танный способ выращивания мидий в открытых акваториях моря [2] позволяет размещать выростные установки на глубинах 15—20 м и предусматривает два этапа заглубления коллекторов, что дает возможность использовать открытые акватории моря для создания мидиевых хозяйств.

Искусственным субстратом для выращивания мидий служит коллектор, состоящий из 6-миллиметрового капронового фала, свитого из двух 3-миллиметровых капроновых веревок с вплетенными в них 8—10-сантиметровыми пенопластовыми пластинами размером 10,0×4,0×1,0 см. Длина коллектора 3,5 м с 30 пластинами (для северо-восточной части Крыма) или 8,0 м со 100 пластинами (для восточной и южной частей Крыма). В качестве выростного устройства используется мидийный носитель, в который входят: плавучая часть, состоящая из верхнего несущего капронового каната окружностью 25—30 мм с пенопластовыми поплавками диаметром 0,15—0,18 м, длиной 50 м (хребтина); нижняя подбора, образованная капроновым фалом диаметром 6 мм без поплавков, к которому крепятся оттяжные грузила массой 4—5 кг; мидийные коллекторы длиной 3,5 или 8,0 м в количестве 100 шт., располагающиеся между хребтиной и нижней подборой носителя с интервалом 0,5 м. Якорная система носителя состоит из 2 основных и 3 якорей-углубителей. Якорь представляет собой бетонный массив с рымами для крепления оттяжек мидийного носителя и огонов металлического троса. Общая масса якорной системы носителя, размещенной на песчаном грунте 1,6 т, а на каменистом — 1,9 т (для 3,5 м коллекторов) и соответственно 3,3 и 3,9 (для 8,0 м коллекторов). Для закрепления носителя к якорной системе используются 3 основные (капроновый канат окружностью 25—30 мм), 2 основные боковые (капроновый канат окружностью 25—30 мм) и 2 вспомогательные (капроновый фал диаметром 6 мм) оттяжки. 2,4-Гектарную мидийную штормоустойчивую установку гребнчатого типа, состоящую из трех основных систем (плавучей, якорной и крепления носителей), образуют 40 мидийных носителей, расположенных в 20 линий длиной 120 м (2 носителя и линии) и удаленных друг от друга на расстояние 10 м [151].

Выращивание мидий *M. galloprovincialis* с помощью штормоустойчивой мидийной установки происходит в следующей последовательности. Коллекторы поднимают в поверхностные слои воды и после оседания на них личинок заглубляют на глубину 3,0—3,5 м (первое заглубление) для подращивания осевших моллюсков (спата) и уменьшения интенсивности повторного их оседания. Такая глубина погружения коллекторов обусловлена тем, что максимальное оседание личинок на коллектор происходит в поверхностном слое и обеспечивает им достаточную кормовую базу. Второе заглубление на глубину 4—7 м от поверхности воды происходит в конце осени для подращивания молоди до товарного размера. Заглубление на зимний период предохраняет коллекторы от волнового воздействия и способствует сохранности урожая, а также основных узлов конструкций выростной установки. Перемещение мидиевого носителя в толще воды (в том числе и коллекторов) производится за счет регулирования его плавучести. Продолжительность выращивания мидий (50 мм) составляет 12—15 мес, а средний выход товарных мидий с одного погонного метра коллектора — 5 кг. Средняя продуктивность мидиевой установки, расположенной на водной акватории в 2,4 га, достигает 60 т (с коллекторами длиной 3,0 м) и 160 т (с коллекторами длиной 8,0 м). Мидии, выращиваемые на коллекторах-носителях в условиях Крыма, по технологическим показателям оказались в лучших условиях по сравнению с моллюсками естественных популяций (табл. 13).

Таблица 13. Данные технолого-химических исследований мидий *Mytilus galloprovincialis* района Карадаг — Курортное (1986 г.)*

Показатель	Длина створок, мм							
	40		50		4*		50	
	Сентябрь	Октябрь	Сентябрь	Октябрь	Сентябрь	Октябрь	Сентябрь	Октябрь
	Мидийная плантация				Естественное поселение			
Средняя общая масса мидии, г	6,8	5,1	10,4	11,6	7,6	7,9	14,0	19,9
Масса мяса, г	1,2	1,4	2,0	2,7	0,9	1,3	1,9	2,7
Отношения, %								
массы мяса к общей массе мидии	18	27	19	23	12	17	13	14
массы створок к общей массе мидии	29	42	31	38	48	47	45	48
массы межстворчатой жидкости к общей массе мидии	53	31	50	29	40	37	42	39
Химический состав мяса, % сырой массы								
белок	11,2	5,8	5,9	10,6	11,5	13,9	10,3	9,0
липиды	0,7	0,8	0,7	0,9	1,0	0,6	0,6	0,4
углеводы	3,2	6,4	8,2	6,2	7,0	4,6	7,5	6,3
минеральные вещества	1,6	2,1	1,7	2,3	2,6	3,9	2,6	2,1
влага	83,3	79,4	83,5	81,0	77,9	79,6	79,0	81,5

* По совместным материалам с Л. П. Астаховой и Л. М. Руденко.

Таблица 14. Аминокислотный состав органов мидий *M. galloprovincialis* [61], % сырой массы

Аминокислота	Ман- тия	Пе- чень	Мус- кулы- Замы- катель- ли	Нога	Жаб- ры	Ман- тия	Пе- чень	Мус- кулы- Замы- катель- ли	Нога	Жаб- ры
	Свободные					Связанные				
Цистин + цистеин	0,019	0,029	0,012	0,019	0,031	0,645	0,450	0,500	0,267	0,390
Лизин	0,005	0,008	0,029	0,020	0,020	0,670	0,272	0,785	0,318	0,400
Гистидин	0,001	0,002	0,010	0,005	0,002	0,149	0,053	0,235	0,065	0,098
Аргинин	0,019	0,025	0,030	0,017	0,009	0,550	0,315	1,000	0,272	0,410
Аспарагиновая кис- лота	0,005	0,011	0,029	0,004	0,005	0,182	0,100	0,788	0,390	0,545
Серии	0,005	0,012	0,016	0,003	0,004	0,200	0,125	0,785	0,244	0,460
Глицин	0,022	0,053	0,054	0,080	0,039	0,670	0,338	0,710	0,384	0,612
Глутаминовая кис- лота	0,022	0,050	0,062	0,046	0,040	0,640	0,329	1,010	0,420	0,620
Треонин	0,008	0,017	0,011	0,012	0,009	0,446	0,214	0,735	0,200	0,416
Аланин	0,040	0,060	0,078	0,067	0,050	0,500	0,240	0,955	0,372	0,530
Пролин	0,011	0,008	0,009	0,010	0,006	0,315	0,184	0,334	0,107	0,300
Тирозин	0,008	0,008	0,034	0,016	0,013	0,075	0,041	0,193	0,085	0,065
Тилтофан	0,002	0,001	0,005	0,003	0,001	Следы	Следы	Следы	Следы	Следы
Метионин	0,001	0,001	0,010	0,012	Следы	0,265	0,162	0,320	0,134	0,134
Валин	0,009	0,014	0,007	0,007	0,006	0,459	0,225	0,762	0,203	0,392
Фенилаланин	Следы	Следы	Следы	Следы	Следы	Следы	Следы	0,021	0,058	0,020
Лейцины	0,009	0,016	0,009	0,004	0,004	0,575	0,280	1,130	0,288	0,370
Итого	0,186	0,315	0,405	0,325	0,239	6,341	3,328	10,263	3,807	5,762
Процент незаменимых аминокислот белка						49,0	45,1	48,6	40,0	39,3

Выращивание мидий *M. galloprovincialis* в прибрежных районах северо-западного и кавказского побережий Черного моря аналогично культивированию моллюсков у берегов Крыма, но применяемые выростные технические установки и сроки выращивания различны. В северо-западной части Черного моря и в Керченском проливе для выращивания мидий применяются ярусные и гундерные установки, линейные и стержневые носители, модули-носители кассетного типа и другие устройства. Товарного размера (50 мм) мидии достигают через 30—36, а в Керченском проливе — за 12—14 мес выращивания [54]. Уровень современных биотехнических разработок по культивированию мидий вызывает во многих странах мира, в том числе в СССР, получать высокобелковую мидийную продукцию в массовых количествах.

Хозяйственное значение. Мидии являются ценным продуктом питания, содержащим полезные для человека белки, углеводы, микроэлементы и биологически активные вещества. Так, выращиваемые мидии *M. galloprovincialis* длиной 20—50 мм в прибрежной акватории юго-восточной части Крыма (р-н Карадаг — Курортное) содержат следующие компоненты (над чертой сырой массы, под чертой сухой массы, %): влага — $\frac{0,19}{20,0}$, белок — $\frac{12,9}{74,9}$, углеводы — $\frac{1,9}{15,7}$, жир — $\frac{0,7}{4,5}$, 30-

Таблица 15. Нормируемое количество металлов в пищевых продуктах и их природные концентрации в мидиях [66], $\text{мкг} \cdot \text{г}^{-1}$ сухого вещества

Районы, акватории, законодательные органы	Zn	Fe	Mn	Cu
Временные гигиенические нормативы для рыбных продуктов (Минздрав СССР, 1982 г.)	200	150	Не нормируется	50
Залив Восток (залив Петра Великого, Японское море)	125—182 130—205	97—152 95—121	9,6—10,0 8,0—8,5	5,4—5,9 5,0—6,0

Продолжение табл. 15

Районы, акватории, законодательные органы	Pb	Cd	Ni	Cr
Временные гигиенические нормативы для рыбных продуктов (Минздрав СССР, 1982 г.)	5,0	0,5	2,5	1,5
Залив Восток (залив Петра Великого, Японское море)	3,7—4,2 3,8—4,1	2,5—3,3 2,1—2,3	1,55—1,65 1,4—1,5	0,6—0,85* 0,7—0,85*

* Диапазоны средних значений концентрации металлов в однолетних и двухлетних мидиях.

2,3
ла — $\frac{2,3}{\text{г}} \cdot \text{г}^{-1}$. Мясо мидий обладает прекрасными вкусовыми качествами и по питательной ценности может быть сравнимо с мясом сельскохозяйственных животных. В мягких тканях мидий содержится ряд витаминов ($\text{мг}\%$): В₁ — 160, В₂ — 250, В₆ — 0,06—0,09, В₁₂ — 0,0012, провитамины Д₃ — 9—10² [48]. Белки мяса мидий хорошо усваиваются (90—95 % по отношению к усвояемости сырого куриного яйца; табл. 14). Во многих странах (Франция, Испания, СССР, США и др.) накоплен огромный опыт по приготовлению пищи из мидий. Мясо мидий содержит природные антиоксиданты, иммуностимуляторы, свыше 30 различных микроэлементов в пропорциях, благоприятных для усвоения (табл. 15). Мясо мидий обладает и некоторыми лечебными свойствами: оказывает положительное действие на общий обмен, повышение тонуса организма. Однако необходимо помнить, что мидии по способу питания являются фильтраторами и могут накапливать определенные количества микроорганизмов. Качество продуктов из мидий зависит от бактериальной обсеменности сырца, правильности проведения термической обработки, хранения, транспортировки и всего технологического процесса приготовления кулинарных изделий, который требует постоянного контроля (табл. 16). Дополнительный микробиологический контроль проводят в случае стойкой повышенной бактериальной обсеменности кулинарной продукции с целью обнаружения и устранения ее источников и причин возникновения. По ходу технологического процесса

¹ По совместным материалам с Л. П. Астаховой и Л. М. Руденко.

² Для провитамина Д₃ данные приведены в процентах общего количества стероидов.

Таблица 16. Рекомендуемые микробиологические нормативы для кулинарной продукции из мидий при еженедельном контроле [121]

Продукт	Мезофильные аэробные и факультативно-анаэробные микроорганизмы (в 1 г не более)	Отсутствие в 1 г продукта			
		Бактерии группы кишечных палочек	Сальмонеллы	Патогенные гадофильные вибрионы*	Коагулазоположительные стафилококки*
Мясо варено-мороженое	$1 \cdot 10^4$	1,0	25	25	1,0
Сухой мидийный бульон	$5 \cdot 10^4$	10,0	25	25	1,0

* Определение производится по усмотрению учреждений санэпидемслужбы в порядке Государственного санитарного надзора.

Таблица 17. Дополнительный микробиологический контроль сырья и полуфабрикатов при производстве кулинарной продукции из мидий [121]

Объект контроля	Мезофильные аэробные и факультативно-анаэробные микроорганизмы (в 1 г не более)	Отсутствие в 1 г сырья и полуфабрикатов	
		Бактерии группы кишечной палочки	Мезофильные анаэробные споровые микроорганизмы
Мидии-сырец	$5 \cdot 10^4$	0,1	0,1
Сырье после бланшировки	$1 \cdot 10^3$	—	—
Сырье после разделки и мойки	$1 \cdot 10^4$	—	—
Мидийный бульон	$1 \cdot 10^4$	—	—
Тузлук	$5 \cdot 10^4$	0,1	0,1

изготовления кулинарных продуктов также исследуют компоненты, входящие в рецептуру изделий из мидий (табл. 17). При производстве консервов из мидий необходим профилактический микробиологический контроль сырья и полуфабрикатов мидий, в основе которого лежит определение мезофильных аэробных и факультативно-анаэробных микроорганизмов, как показателей санитарного состояния и качества продуктов [121]. Сырье и полуфабрикаты при приготовлении консервов из мидий контролируются в соответствии с данными табл. 18.

Помимо использования мидий в пищу, свыше половины продукции мидиевых ферм (раковины, межстворчатая жидкость, некондиционные моллюски, отходы от переработки моллюсков на пищевые цели) может быть использовано для производства эффективных кормовых добавок. В створках мидий содержится до 4 % крахмала, и они могут применяться в качестве органоминеральных добавок для кормления птицы (кур, уток и др.), свиней, коров и других животных. Содержание углекислого кальция в створках достигает 93 %. За счет переработки мидиевых створок получают ряд кормовых добавок: муку, крупу. Одесским рыбзаводом Минрыбхоза СССР было изготовлено и испытано в производственных условиях 650 т мидийной пасты. Использование 1 т пасты обеспечивает дополнительный прирост живой массы уток до 300 кг,

Таблица 18. Микробиологический контроль сырья и полуфабрикатов при производстве консервов из мидий [121]

Объект контроля	Мезофильные аэробные и факультативно-анаэробные микроорганизмы (в 1 г не более)	Периодичность контроля
Исходное сырье	1·10 ³	Проводится при дополнительном контроле и повышенной бактериальной обсемененности сырья после разделки и мойки
Сырье после бланширования	10 ³	1 раз в неделю
Сырье после разделки и мойки	1·10 ⁴	То же
Мидийный бульон	10 ⁴	» »
Полуфабрикат после термической обработки и охлаждения	10 ⁴	» »
Тузлук	5·10 ⁴	По мере загрязнения, но не реже 1 раза в неделю
Консервы перед стерилизацией	5·10 ⁴	В соответствии с Инструкцией о порядке санитарно-технического контроля консервов № 1121-73 Минздрава СССР

а цыплят-бройлеров — до 260 кг. Себестоимость производства 1 ц уток с применением мидийных кормовых добавок снизилась с 171 до 150 руб., а цыплят-бройлеров — с 210 до 186 руб. При добавлении в рацион питания кур-несушек мидийной ракушечной крупки себестоимость 1 тыс. шт. яиц уменьшается с 75 до 57 руб. При стоимости 1 т кормовых добавок 129—160 руб. экономический эффект составляет 350—500 руб. [146]. Достоинством кормовых добавок из мидий является возможность перевозки их на любые расстояния, простота дозирования и использования.

Таким образом, развитие крупномасштабного культивирования мидий позволит значительно расширить рационы питания населения за счет дополнительной продукции из мидий, лучше сбалансировать рацион кормления скота и птицы по питательным веществам, минеральным элементам, витаминам и биологически активным веществам.

Ниже приведен список наиболее массовых культивируемых видов мидий и их характеристики, составленные с учетом собственных материалов, каталога ФАО [216] и других литературных источников [68, 77, 102, 131, 132, 134, 139, 151, 170, 222].

Mytilus (Crassimutilus) coruscus Gould, 1861 —
корейская мидия (рис. 11)

Распространение. Желтое, Японское моря.

Среда обитания. Морские воды с температурой до 26 °С, соленостью 30—34‰. У советских берегов Японского моря встречаются на глу-

бинах до 40 м. Предпочитают участки дна с каменистыми грунтами. Массовые скопления чаще наблюдаются у входов бухт, заливов.

Биологическая характеристика. Отличительная особенность¹ — раковина с дорсальным крылом. Передняя часть лигамента закрыта разрастанием замочной площадки. Отпечаток переднего аддуктора четко вдавлен.

Максимальная длина раковины 140 мм. Моллюски раздельнополюе. Половозрелость наступает на первом году жизни. Планктонные личинки оседают на искусственно размещенные субстраты (коллекторы) не только у входных мысов, но и в кутовой части бухты. Высокие темпы роста мидий наблюдаются в первые два года жизни. В основном моллюски живут до 10 лет, отдельные особи обнаружены в возрасте 29 лет.

Хозяйственное значение. Промышленное выращивание производится в КНДР. Товарных размеров (50—60 мм) мидии достигают к концу второго года выращивания.

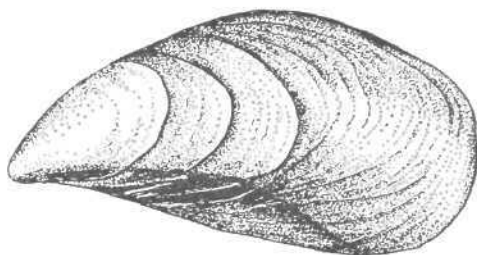


Рис. 11. *Mytilus coruscus* Gould, 1861 — корейская мидия

***Mytilus edulis* Linné, 1758 — съедобная мидия (рис. 12)**

Распространение. Встречаются в океанах Тихом (Охотское, Берингово моря), Северном Ледовитом (Баренцево, Белое моря), Атлантическом (от штата Южная Каролина до Земли Баффина, у западной Гренландии и у Исландии; у Европы к югу до Бискайского залива и в Балтийском море).

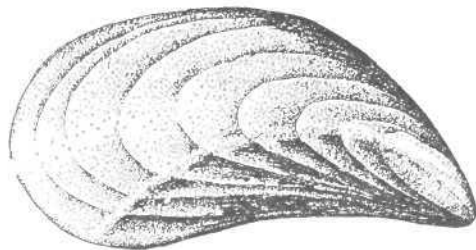


Рис. 12. *Mytilus edulis* Linné, 1758 — съедобная мидия

Среда обитания. Морские и солоноватые воды с температурой 1—25 °С и соленостью от 4 до 40 ‰. Встречаются на глубинах до 60 м. В Белом море наблюдаются максимальные скопления мидий на глубине 10—40 м. Предпочитают участки дна с песчаными, галечными, гравийными грунтами. Поселяются на различных

твердых субстратах. Оптимальная температура воды для роста и развития мидий 10—20 °С, соленость 16—32 ‰ (в зависимости от района обитания).

¹ Отличительные особенности внешнего строения мидий, встречающихся в водах СССР, приводятся по работе О. А. Скарлато [139].

Биологическая характеристика. Отличительная особенность — раковина треугольно-овальная, выпуклая, без дорсального крыла. Нижний край раковины в месте выхода биссуса обычно немного вогнут. В переднем углу створок и на их краю имеется несколько острых зубчиков. Лигамент погруженный. Отпечаток переднего аддуктора не вдавлен. В заднем мускульном отпечатке узкая часть почти вдвое длиннее широкой. Максимальная длина раковины 90—100 мм. Моллюски раздельнополые. Половой зрелости достигают на первом году жизни, размножаются круглогодично. Наблюдаются два пика массового нереста: в апреле — июне и в октябре — ноябре. Плодовитость до 10 млн яйцеклеток. Оплодотворение наружное. В теплых водах личинки находятся в планктоне 2—4, в холодных — 4—12 недель. Высокие темпы линейного роста мидий наблюдаются в первые три года жизни.

Хозяйственное значение. Вылавливаются во многих водоемах Азии, Европы, Америки. Основной культивируемый вид мидий в мире. Промышленное выращивание осуществляется в Испании, Голландии, Италии, ФРГ, Великобритании, Китае, Канаде, США, СССР и во многих других странах. Товарных размеров (50—80 мм) достигают за 8—36 мес выращивания (в зависимости от температуры, солености воды, районов выращивания, кормовой базы). В СССР (Белое море) начато создание выростных хозяйств. В Белом море (СССР, мыс Картеш) мидии достигают товарных размеров (50 мм и выше) к концу четвертого года выращивания.

***Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819— средиземноморская мидия (рис. 13)**

Распространение. Атлантическое побережье Южной Европы (на север до Бискайского залива), Средиземное, Эгейское, Мраморное, Черное, Азовское и Японское моря.

Среда обитания. Морские и солоноватые воды с температурой 4—25 °С, соленостью 10—38 ‰. В Черном и Азовском морях встречаются на глубинах до 80 м. Массовые скопления мидии наблюдаются на глубине от 1 до 20 м. Предпочитают участки дна с песчаными, илисто-песчаными, галечными, гравийными, крупнопесчаными грунтами. Поселяются на камнях, скалах, различных твердых субстратах. В Черном море оптимальная температура воды для роста и развития мидии 15—18 °С, соленость 16—18 ‰.

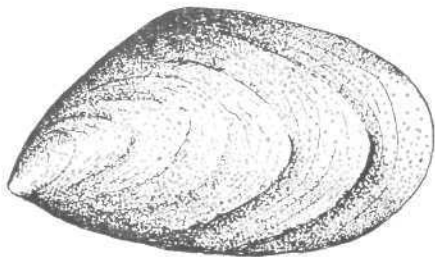


Рис. 13. *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819—средиземноморская мидия

Биологическая характеристика.

Отличительная особенность — раковина четырехугольно-клиновидная с узкими, загнутыми вперед макушками, умеренно выпуклая. На створках от макушек кзади близ нижнего края и почти параллельно ему идет широкий радиальный перегиб,

благодаря чему нижняя часть раковины несколько уплощена. Максимальная длина раковины 140 мм. Раздельнополые моллюски. Половозрелость наступает на первом году жизни при длине створок 20—25 мм. В северо-западной части Черного моря половозрелыми мидии, выращиваемые на коллекторах в толще воды, становятся в возрасте 3,5 мес после оседания на субстрат. Плодовитость 2—10 млн яйцеклеток. Размножаются мидии круглогодично. В юго-восточной части Крымского побережья Черного моря у мидий прослеживаются два пика массового нереста: в декабре — январе и в мае — июне. Оплодотворение наружное. Продолжительность нахождения личинок в планктоне 3—4 недели. Высокие темпы роста мидий наблюдаются в первые три года жизни.

Хозяйственное значение. Вылавливаются в незначительных количествах в Средиземном и Черном морях. Один из наиболее массовых культивируемых видов мидии в Европе. Промышленное выращивание производится в Италии, Югославии, Греции, Болгарии, СССР, в солоноватых водах Туниса и в других странах. В СССР начато создание НОЕВЫХ выростных мидиевых хозяйств на Черном море. Товарных размеров (50 мм) в северо-западной части Черного моря достигают за 36 мес выращивания, а у кавказских и крымских берегов — за 12—16 мес.

Mytilus smaragdinus Gmelin, 1790 (= *Mytilus viridis* Linnaeus) — зеленая мидия (рис. 14)

Распространение. Юго-восточный регион (прибрежные воды Филиппинских островов, Индии, Малайзии, Таиланда и др.).

Среда обитания. Морские и солоноватые воды с температурой 26—32 °С и соленостью 20—40 ‰. В основном встречаются на глубинах до 40 м. Предпочитают участки дна с песчаными, илисто-песчаными, крупнопесчаными грунтами. Поселяются на различных твердых субстратах. Оптимальная температура воды для роста и развития мидий 26—30 °С, соленость — 27—35 ‰.

Биологическая характеристика.

Максимальная длина раковины 180 мм. Половозрелыми мидии становятся через 3 мес после оседания

личинок на субстрат при длине 25—

30 мм. Размножаются моллюски круглогодично. Прослеживается два пика массового нереста. У молодых (менее 60 мм) и «старых» (более 61 мм) особей пики массового нереста не совпадают. У моллюсков наблюдаются высокие скорости линейного роста. За первый год жизни они могут вырасти до 100, второй — 130, третий — 160 мм. Масса мягких тканей моллюска составляет 60 % общей массы мидии, а содержание белков достигает 18,3 % на сухую массу.

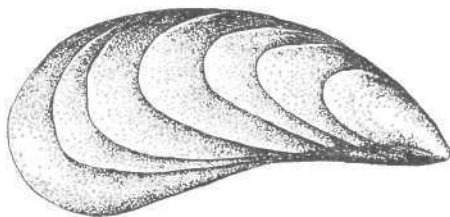


Рис. 14. *Mytilus smaragdinus* Gmelin, 1790 (= *Mytilus viridis* Linnaeus) - зеленая мидия

Хозяйственное значение. Вылавливаются в значительных количествах в прибрежных акваториях стран Юго-Восточной Азии. Основной культивируемый вид мидий Юго-Восточного региона. Промышленное выращивание производится в Индии, Таиланде, Малайзии, на Филиппинах. Товарных размеров (60—70 мм) мидии достигают за 6 мес выращивания.

Mytilus trossulus Gould, 1850 — тихоокеанская мидия (рис. 15)

Распространение. Северо-западное побережье Тихого океана, северо-восточное побережье Тихого океана до Центральной Калифорнии.

Среда обитания. Морские и солоноватые воды с температурой до 26 °С и соленостью до 40 ‰. В дальневосточных морях СССР встречаются на глубинах до 40 м. Предпочитают участки дна с песчаными, илесто-песчаными, крупнопесчаными, галечными грунтами. Поселяются на разных твердых субстратах. Оптимальная температура для роста и развития мидий 9—18 °С, соленость 26—34 ‰.

Биологическая характеристика. Отличительная особенность — раковина треугольно-овальная, выпуклая, без дорсального крыла. Отпечаток переднего аддуктора не вдавлен. В комбинированном заднем мускульном отпечатке узкая часть не более чем в 1,5 раза длиннее широкой. Максимальная длина раковины 90 мм. Раздельнополые моллюски. Половая зрелость у мидий наступает на первом году жизни. В южном Приморье (залив Посыета, Японское море) нерест протекает в мае —

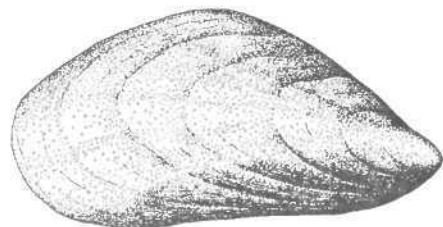


Рис. 15. *Mytilus trossulus* Gould, 1850 — тихоокеанская мидия

августе при температуре 9—18 °С. Личинки в планктоне могут находиться до 8—10 недель. Личинки-велигер (в начале появления в планктоне) имеют размеры 160—200, а педивелигеры (перед оседанием на субстрат) — 270—300 мкм. Высокие темпы роста мидий наблюдаются в первые три года жизни.

Хозяйственное значение. Вылавливаются в незначительных количествах в Японском море. Основной культивируемый вид мидий в дальневосточных морях СССР. Промышленное выращивание производится в КНДР, Японии, СССР и в других странах. В СССР (водоемы Приморья) начато создание промышленных мидиевых хозяйств и кооперативов. В Японском море (СССР, залив Петра Великого) мидии достигают товарных размеров (50 мм) за 22 мес выращивания.

Grenomytilus grayanus (Dunker, 1853) —

мидия Граяна, или дальневосточная гигантская (рис. 16)

Распространение. Японское и Охотское моря, Южно-Курильское мелководье, Тихоокеанское побережье о-ва Хоккайдо и севера о-ва Хонсю.

Среда обитания. Морские воды. Встречаются на глубинах до 60 м, но в основном не глубже 20 м. Предпочитают участки дна со скалисто-каменистыми, крупнокаменистыми, галечными грунтами. В заливе Петра Великого (Японское море) наиболее благоприятная температура воды для роста и развития мидий 8—20 °С, соленость — 32—34 ‰. При температуре 3 °С линейный рост раковины прекращается.

Биологическая характеристика. Отличительная особенность — раковина большая, выпуклая, удлинненно-треугольная. Верхний край дугообразный, нижний вогнут, с наибольшей кривизной в месте выхода биссуса. Макушки сдвинуты вперед и совпадают с передним концом раковины. В переднем углу каждой створки молодых особей имеется 1—2 мелких зубчика; у старых мидий зубчики отсутствуют. Поверхность створок мидий длиной менее 30 мм покрыта тонкими волосовидными выростами; у более крупных особей выросты стираются. Максимальная длина раковины 200 мм. Половозрелость у мидий наступает на 2—6 год жизни при длине раковины 30—70 мм. Плодовитость 15—20 млн яйцеклеток.

В заливе Петра Великого (Японское море) нерест мидий происходит синхронно в мае и августе. Оплодотворение наружное. Личинки на стадии велигер имеют длину 90—150, великонхи — до 300 мкм. Сроки нахождения личинок (от велигера до педивелигера) в планктоне 2—2,5 мес. Длина ноги личинки педивелигера в 3—4 раза превышает длину тела личинки. Наиболее высокие темпы линейного роста наблюдаются в первые пять лет жизни, а дальнейшим темп роста снижается и к 35 годам моллюски достигают 170 мм. Возраст отдельных особей (длина раковины 165—170 мм) превышает 100 лет.

Хозяйственное значение. Вылавливаются в незначительных количествах в Японском море. Экспериментальное выращивание производится в СССР. Мидии достигают длины 50 мм на четвертом году выращивания,

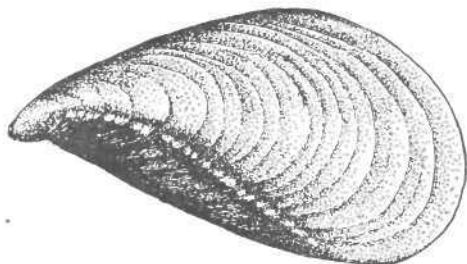


Рис. 16. *Grenomytilus grayanus* (Dunker, 1853) — мидия Граяна или дальневосточная-гигантская мидия

Perna perna Linnaeus, 1817 (= *Isognomon perna*) — венесуэльская мидия (рис. 17)

Распространение. Прибрежные воды Венесуэлы, частично у берегов Конго.

Среда обитания. Морские воды с температурой 20—30 °С и соленостью 32—40 ‰. Встречаются на глубинах до 20 м. Предпочитают участки дна с каменисто-скалистыми грунтами.

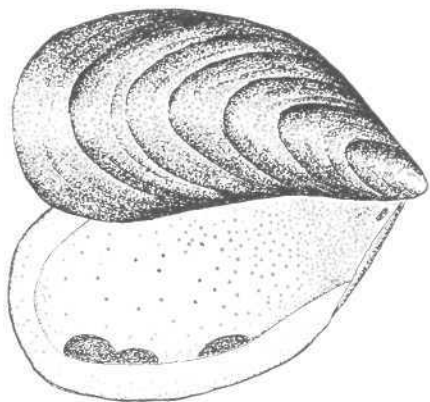


Рис. 17. *Perna perna* Linnaeus, 1817 (= *Isognomon perna*) — венесуэльская мидия

Биологическая характеристика.

Максимальная длина раковины 170—180 мм. Половозрелость наступает на первом году жизни. Размножаются круглогодично. В прибрежных водах Венесуэлы массовый нерест наблюдается с декабря по апрель, у берегов Конго — в июне—сентябре и декабре. Сроки нереста мидии зависят от температуры и солености воды, качественного и количественного состава планктона. Максимальные скопления осевшей молоди встречаются на глубинах до 1,5 м. У моллюсков отмечены высокие темпы роста. За первый год жизни мидии вырастают до 90—120 мм.

Хозяйственное значение. Наиболее важный культивируемый вид мидий в Венесуэле. Выращиваются в толще воды с помощью плотов. Товарных размеров (100—120 мм) достигают за 12 мес выращивания. В Конго молодь длиной 20 мм через 2 мес вырастает до 40 мм и реализуется.

Aulacomya ater (Molwa, 1782) — чилийская мидия (рис. 18)

Распространение. Прибрежные воды Чили.

Среда обитания. Морские воды с температурой до 24 °С и соленостью 30—34 ‰. Встречаются на глубинах до 100 м.

Биологическая характеристика. Максимальная длина раковины 140 мм. Раздельнополые моллюски.

Хозяйственное значение. Один из основных культивируе-

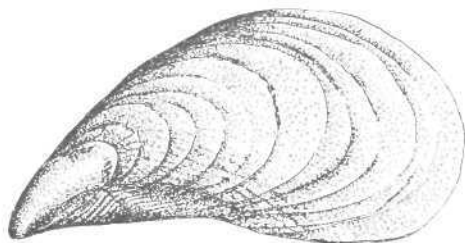


Рис. 18. *Aulacomya ater* (Molwa, 1782) — чилийская мидия

мых видов в Чили. Промышленное выращивание производится в Чили; экспериментальное — в Аргентине. Товарных размеров (60—80 мм) мидии достигают на втором году выращивания.

Устрицы (Ostreoidea)

Тип Mollusca Cuvier, 1797
Класс Bivalvia Linné, 1758
Надотряд Autobranchia Grobben, 1894
Отряд Mytiliformes Ferussac, 1822
Подотряд Mytiloidei Ferussac, 1822
Надсемейство Ostreoidea Rafinesque, 1815
Семейство Ostreidae Rafinesque, 1815
Семейство Crassostreidae Scarlato et Starobogatov, 1979

Распространение. Устрицы — наиболее массовые культивируемые моллюски. В основном их добывали в бассейне Атлантики (берега Европы и Америки) и морях северной части Тихого океана (берега Азии). В последнее время из-за изменений условий обитания моллюсков, интенсивного промысла, связанного с подрывами их запасов, ареалы распространения резко сократились. Сейчас 95 % товарных устриц культивируют и естественные устричные банки или отдельные поселения моллюсков служат местами сбора молодежи. Основной культивируемый вид двустворчатых моллюсков — гигантская устрица (*Crassostrea gigas*) — распространена в Южно-Китайском, Желтом, Японском и Охотском морях, типовое местонахождение — у Японских островов: В 20—30-х годах устрица *C. gigas* завезена для разведения на западное побережье Северной Америки (штат Калифорния) [139]. В 1981 и 1985 гг. в Черном море была предпринята попытка искусственного выращивания устрицы *C. gigas*, привезенной с залива Петра Великого (Японское море). В середине 50—60-х годов на Атлантическом побережье Франции наблюдалась массовая гибель европейской плоской устрицы (*Ostrea edulis*), которая успешно была заменена устрицами португальской (*Crassostrea angulata*) и частично гигантской (*C. gigas*): В Черном море устрица *O. edulis*, образующая в 30—40-е годы промысловые скопления на площади 33 тыс. га с общим количеством 80 млн моллюсков, находится на грани уничтожения [109]. Бывшие многочисленные устричные банки в северо-западной части Черного моря (Егорлыцкий, Каркинитский, Джарылгачский заливы), в Керченском проливе, в районе Севастополя, у кавказских берегов (Гудаутская банка) сейчас потеряли свое промысловое значение, и устрицы на них встречаются в незначительных количествах.

Развитие крупномасштабного культивирования устриц во многих странах мира, вселение перспективных видов моллюсков (производители, молодежь) в новые выростные районы значительно нарушили представление о естественных границах ареалов распространения устриц. В настоящее время устриц можно обнаружить в разных прибрежных акваториях, в которых они раньше не встречались.

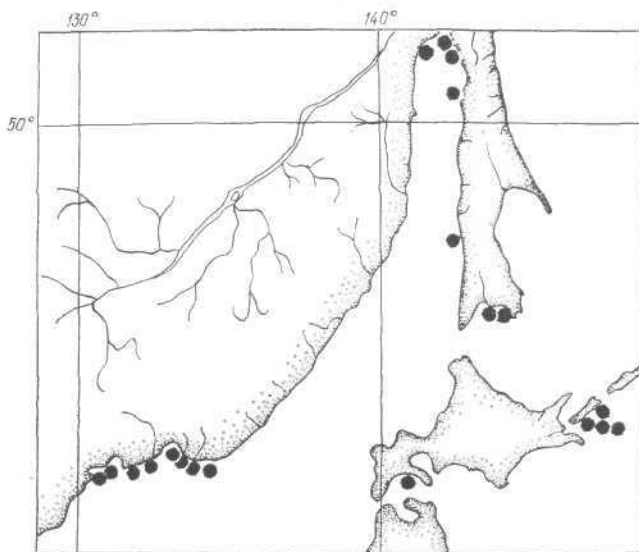


Рис. 19. Распространение устрицы *Crassostrea gigas* в дальневосточных морях СССР [138]

Ареалы распространения устриц надсемейства *Ostreoidea* в мире разнообразны. Их можно встретить у северных берегов Америки (американская, или виргинская устрица — *Crassostrea virginica*), Австралии (австралийская, или сиднейская скальная устрица — *Crassostrea commercialis*), Португалии и Франции (португальская устрица — *Crassostrea angulata*), Кубы (кубинская, или мангровая устрица — *Crassostrea rhizophorae*), Японии, Австралии, Новой Зеландии, Индии (индийская скальная, или японская устрица — *Crassostrea cuculata*). Калифорнийская устрица (*Ostrea lurida*) распространена на западном побережье Северной Америки, европейская плоская устрица (*Ostrea edulis*) — на Атлантическом побережье Европы и Северной Африки, в Средиземном, Эгейском, Мраморном и Черном морях, Филиппинская устрица (*Ostrea iredalei*) — в прибрежных водах Филиппинских островов. В СССР устрицы *O. edulis*, *O. lamellosa* обитают в Черном, а *C. gigas* — в Японском и Охотском морях (рис. 19).

Среда обитания. Устрицы — типичные представители морских и солоноватых вод, чаще встречаются в литоральной зоне на плотных песчано-ракушечных или илесто-песчаных грунтах. Моллюсков можно обнаружить на твердых субстратах, раковинах, деревянных кольях, палках и других жестких предметах. На мягких илистых грунтах и в местах, заросших подводной растительностью, устрицы не встречаются. Особенно чувствительны моллюски к заиливанию и заносу песка, что неоднократно привело к их массовой гибели. Повышение мутности воды резко снижает рост и развитие моллюсков. При концентрации

взвешенных в морской воде частиц или $0,25 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1}$ выживает только 73 % оплодотворенных яиц американской устрицы (*S. virginica*), а при концентрации $0,5 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1}$ — 31 % яиц [203].

Устрицы обнаружены на глубинах до 100 м, но их максимальные скопления сосредоточены на мелководных хорошо прогреваемых участках (до 10—20 м). Устричные гряды (банки) располагаются в защищенных от штормов мелководных бухтах, заливах, лагунах, а также встречаются и у открытых берегов. Плотность моллюсков на устричных банках варьирует. На отдельных участках Егорлыцкого, Каркинитского, Джарылгачского заливов северо-западной части Черного моря она колеблется от одного до нескольких десятков устриц *O. edulis* на 1 м^2 дна. Оседая друг на друга устрицы образуют друзы. Срастаясь и обрастая перфораторами раковин (полихеты, губки и др.), они приобретают неправильную, даже уродливую форму. Их практически невозможно отделить, не повредив раковин.

Высокая плотность поселений устриц *S. gigas* наблюдается и на устричных банках залива Петра Великого (Японское море, $42—43^\circ \text{ с. ш.}$), где гигантская устрица повсеместно встречается от эстуариев рек до островов в центральной части залива. В открытых зонах залива Петра Великого моллюски не образуют больших скоплений и сосредоточены в мелководных бухтах и лагунах [124].

В северо-западной части Егорлыцкого залива устричные банки располагались на глубине 1,5—3,2 м, в центральной — на глубине 3,8—4,2 м, где было сконцентрировано 41 % устриц *O. edulis* товарного размера высотой 6 см и выше [72]. Отрицательное влияние на плотность устричных банок Черного моря оказывают биоценозы zostеры и филлофоры. Мидии, встречающиеся на устричных банках северо-западной части Черного моря, благодаря более высокой плодовитости, фильтрационной способности, темпу роста, могут конкурировать с устрицами. Влияние мидий *M. galloprovincialis* на рост устриц *O. edulis* прослеживалось при выращивании моллюсков на коллекторах в юго-восточной части Крыма. На мидиевой друзе коллектора встречались 1—2 устрицы размером до 6 см, хотя в начале выращивания осевших молодых устриц было больше (6—8 экз.).

Устрицы являются типичными теплолюбивыми моллюсками, поэтому их распространение в северных атлантических и тихоокеанских акваториях сдерживается низкой, недостаточной для размножения моллюсков, температурой воды летом [51]. Устрицы переносят значительные колебания температуры воды (от 0 до 40° C), хотя при $8—15^\circ \text{ C}$ (в зависимости от вида моллюска) рост их прекращается. Мелководные участки Чесапикского залива (США) промерзают, и устрицы *S. virginica*, живущие на литорали, могут замерзнуть. Если моллюски не потревожены, то весной они оттаивают и жизнеспособность их восстанавливается, если устриц потревожить, встряхнуть, то они погибают [131, 229]. Оптимальная температура воды для жизни каждого вида устриц различна. Для тропических и мангровых устриц (сем. *Crassostreidae*) она выше ($20—34^\circ \text{ C}$), чем у европейских и дальневосточных (сем. *Ostreidae*, *Crassostreidae*) устриц ($16—24^\circ \text{ C}$). Оптимальная

температура для устриц *S. gigas* мелководных лагун, заливов, эстуариев залива Петра Великого (Японское море) составляет 18—24 °С, для устриц *S. angulata* Атлантического побережья Франции — 20—25 °С, для *O. iredalei* прибрежных вод Филиппинских островов — 25—33 °С, для *O. edulis* мелководных участков и заливов северо-западной части Черного моря — 16—24 °С [72, 124, 151].

Устрицы встречаются в водах с соленостью до 45 ‰. Оптимальная величина солености воды для жизнедеятельности устриц (надсем. *Ostreoidea*) находится в пределах от 15 до 36 ‰, чаще — 20—30 ‰ (сем. *Crassostreidae*). Повышенная (40—45 ‰) и пониженная (4—10 ‰) соленость воды отрицательно сказывается на развитии и росте моллюсков. При высокой солености воды мягкие ткани (мясо) устриц становятся жесткими и не очень вкусными, что резко снижает товарные качества моллюсков. Снижение солености воды приводит к образованию карликовых форм, нарушению протекания репродуктивного цикла, прекращению размножения и даже к гибели моллюсков. Отдельные виды устриц сем. *Crassostreidae* (*S. gigas*, *S. angulata* и др.) хорошо растут в эстуариях рек, где наблюдается сильное распреснение морской воды. В Италии (г. Венеция) устрицы *O. adriatica* заселяют каналы и протоки, где растут и размножаются [51].

Устрицы способны длительное время находиться в анаэробных условиях. Это обстоятельство важно учитывать при биотехнических разработках, поскольку большинство устриц реализуют живыми. До реализации (из-за сортировки, упаковки, транспортировки) они некоторое время находятся вне воды. В этот период важно сохранить их высокие вкусовые качества. Процесс закаливания (содержание товарных устриц вне воды) сначала проводят непродолжительно (2—3 ч), а затем постепенно увеличивают время до 48—72 ч, чтобы выработать у моллюсков способность перехода на анаэробное дыхание. При температуре 17 °С продолжительность нахождения устриц *S. gigas* в анаэробных условиях не должна превышать 4—5 сут, а при 12 °С — 8—10 сут. Молодых особей (спат) можно содержать вне воды в течение 1—3 сут, предохраняя от воздействия прямых солнечных лучей и сильного обсыхания [124]. Для устриц *S. gigas* при температуре 15—18 °С и относительной влажности в тени 90—100 % устойчивость к обсыханию составляет 7—8 сут. Устойчивость к обсыханию зависит не только от адаптивных возможностей организма моллюсков, но и от степени изолированности внутренних органов за счет плотного смыкания створок раковин [15]. Устрицы размером 6—7 см способны отфильтровывать 40—50 л воды в сутки. Кислородный режим, благоприятный для обитания устриц, находится, видимо, в пределах 5—9 мг·л⁻¹ и может изменяться в зависимости от условий обитания и сезона года. Максимум потребления кислорода устрицами наблюдается в периоды размножения.

В СССР благоприятными для развития устриц являются Егорлыцкий, Каркинитский, Джарылгачский заливы, Крымское и Кавказское побережья (Черное море), заливы Амурский, Усурийский, Стрелок, Восток, Америка, а также отдельные бухты и залив Петра Великого

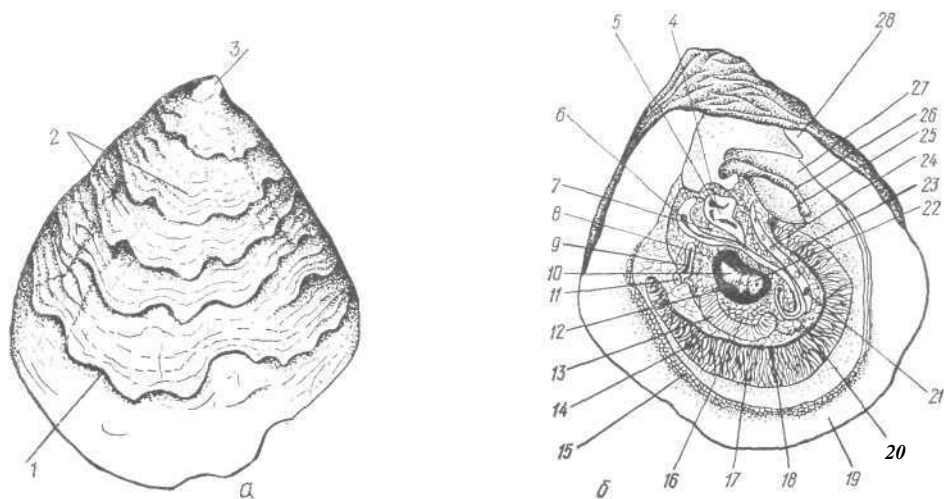


Рис. 20. Строение устрицы *Ostrea edulis* [52]:

а — верхняя створка раковины, б — устрица, вскрытая с правой стороны. Правая створка раковины, правая мантия, жабры и ротовые лопасти удалены. 1 — линии нарастания, 2 — зоны роста, 3 — макушка, 4 — отверстие печени, 5 — желудок, 6 — верхняя петля кишки, 7 — печень, 8 — аорта, 9 — прямая кишка, 10 — желудок, 11 — заднепроходное отверстие, 12 — околосердечная сумка, 13 — задний отдел мускула-замыкателя, 14 — левая мантия, 15 — шупальцевидные бородавочки на краю мантии, 16 — передний отдел мускула-замыкателя, 17 — левая жабра, 18 — жаберная ось, приросшая к мантии, 19 — левая створка раковины, 20 — нижняя петля кишки, 21 — мочеполовое отверстие, 22 — предсердие, 23 — почка, 24 — половой проток, 25 — внутренняя левая ротовая лопасть, 26 — то же наружная, 27 — часть левой мантии, 28 — часть правой мантии

(Японское море), лагуна Буссе (Охотское море), где есть природные поселения устриц *O. edulis* и *S. gigas* [72, 124, 151].

Внешнее и внутреннее строение. Анатомия и морфология устриц приведены во многих зоологических учебниках, в ряде специальных работ [51, 53, 138, 140, 223, 224], поэтому мы кратко напомним некоторые особенности внешнего и внутреннего строения.

Раковина устриц неравностворчатая, образована двумя створками различной формы (неправильно-округлой, овальной, удлинённой и др.). Левая нижняя створка более массивная, толстостенная, выпуклая, правая — менее массивная, уплощённая. Нижней (левой) створкой устрицы прикрепляются к субстрату. Форма створок моллюсков зависит от субстрата оседания личинок молоди. Поверхность створок устриц сем. Crassostreidae грубая, с выраженными широкими радиальными ребрами или складками и приподнятыми концентрическими пластинами [139]. Линии нарастания на поверхности створок, возникающие из-за неравномерности роста, не всегда хорошо просматриваются (рис. 20). Створки раковин образованы внешним конхиолиновым слоем и основными карбонатными слоями, преимущественно с листоватой структурой. Раковина устриц в основном состоит из карбоната кальция (93—97%). В ней также содержится небольшое количество воды, органические вещества, ряд микроэлементов. Соединение створок происходит за счет внутреннего лигамента. Он также раскрывает створки раковин, когда

мускул-замыкатель (аддуктор) находится в расслабленном состоянии. Смыкание створок осуществляется одним мускулом-замыкателем, разделенным на два отдела: больший (передний) и меньший (задний). Передний отдел состоит из поперечно исчерченных мускульных волокон, задний — из гладких.

Тело устрицы покрыто мантией, состоящей из двух мантийных складок, соединенных на спинной стороне. Обособленных вводных и выводных отверстий нет, ноги (за исключением личинок) также нет.

Пищеварительная система начинается ртом, расположенным на спинной стороне спереди между двумя парами боковых треугольных ротовых лопастей. Из ротового отверстия пища попадает в пищевод, переходящий в мешковидный желудок (см. рис. 20). В нем имеется мешочек, эпителий которого выделяет кристаллический стебелек (студенистый ферментный стержень). Стебелек тонкий, прозрачный, состоит из белковых веществ студенистой консистенции. Постепенно растворяясь, стебелек выделяет пищеварительный фермент.

Жабры расположены по бокам тела в мантийной полости. Их листочки вытянуты в тонкие длинные нити, перегнутые пополам, образуя нисходящее, а затем восходящее колено. Жаберные нити, нисходящее и восходящее колено связаны перемышками, и конец каждого листочка сростается с мантийными складками. Вода поступает в мантийную полость устрицы, омывает жабры и на задней стороне тела выходит наружу.

Кровеносная система незамкнутая. Сердце имеет одно предсердие. От сердца отходит артериальный ствол, в дальнейшем разделяющийся на несколько артерий. Кровь бесцветна. Пройдя через органы тела, почки, она попадает в жаберные артерии. Окислившись, кровь по жаберным венам поступает в предсердие (см. рис. 20).

Выделительная система состоит из двух почек (нефридиев), имеющих вид трубчатых мешков. В почке расположено два отверстия, одно из них сообщается с околосоудочной сумкой, другое (наружное выделительное отверстие) — с мантийной полостью у основания жабер.

Нервная система состоит из двух пар нервных узлов (ганглиев) — головных (цереброплевральных) и внутренних (висцеропариетальных). Головные ганглии расположены по бокам пищевода, внутренностные — на нижней поверхности аддуктора. Органы чувств развиты слабо.

Половые железы (гонады) парные, располагаются в области нижней петли кишечника. Половые протоки, представленные короткими трубочками, выводят гаметы в мантийную полость [51, 138].

Размножение и развитие. Устрицы — раздельнополые и гермафродитные моллюски, у которых наблюдается чередование полов: сначала особь функционирует как самка, а затем как самец. При смене пола чаще встречаются начальные мужские фазы (т. е. особь функционирует как самец). Соотношение полов у раздельнополых устриц практически равно (1:1) и количественные сдвиги в естественных популяциях в сторону самцов или самок связаны с условиями их обитания, питания, физиологическим состоянием и возрастом моллюсков. У годовиков уст-

риц *S. gigas* в заливе Петра Великого (Японское море) количество самцов несколько выше, чем самок, но с возрастом соотношение самок и самцов выравнивается. У этих же моллюсков, обитающих в неблагоприятных выростных условиях, наблюдается преобладание самцов над самками. Американская устрица *S. virginica* в течение первого года жизни функционирует как самец, на втором году у моллюсков наблюдается смена пола и соотношение полов выравнивается. В естественных поселениях устриц *O. edulis* северо-западной части Черного моря количество самок меньше, чем самцов [72].

Половой зрелости устрицы достигают на ранних стадиях развития, в основном на первом году жизни. У устриц *S. gigas* залива Петра Великого зрелые половые продукты обнаружены уже среди месячных особей размером около 1,0 см [124]. Устрицы естественных поселений Черного моря становятся половозрелыми на третьем и, частично, на втором году жизни [229]. Пол у устриц можно определить гистологически или просмотром гонад в преднерестовый период под микроскопом. Если у устриц рода *Crassostrea* ацинусы гонад заполнены большим количеством ооцитов с характерными признаками их формы и развития, то особь функционирует как самка, если спермин заполняют пространство ацинусов и половых каналов, то устрица функционирует как самец.

Плодовитость устриц рода *Crassostrea* может достигать 200 млн яиц, а рода *Ostrea* — 900 тыс. личинок [64, 267]. Определение величин плодовитости тесно связано с морфологическими признаками и особенностями биологии размножения конкретного вида устриц. У самки *S. angulata* (сем. *Crassostreidae*) зрелые яйца попадают в эпибранхиальную полость, образующуюся за счет сближения края мантии с небольшим отверстием, и их вымет происходит за счет сокращения аддуктора. У самца *S. angulata* спермин выносятся токами воды в процессе дыхания без участия мантии и аддуктора [131]. У европейской плоской устрицы (*O. edulis*, сем. *Ostreidae*) гаметы по половым протокам выводятся в мантийную (супрабранхиальную) полость, где и происходит оплодотворение. Однако половые продукты (мужские — от сперматоцитов до сперматид и спермиев; женские — от оогониев до ооцитов) созревают в ацинусах гонад гермафродитной устрицы *O. edulis* в разное время, поэтому возможность самооплодотворения исключается. Среди устриц (надсемейство *Ostreoidae*) наблюдается наружное (во внешней среде) и внутреннее (в мантийной полости моллюска) оплодотворение. Наружное оплодотворение свойственно устрицам сем. *Crassostreidae*, внутреннее — сем. *Ostreidae*. Устриц сем. *Crassostreidae* по типу оплодотворения условно называют не инкубаторными, сем. *Ostreidae* — инкубаторными.

В репродуктивном цикле устриц можно выделить ряд стадий: преднерестовую, нерест, посленерестовую, роста и созревания. Время наступления и продолжительность каждой зависит главным образом от физиологического состояния моллюсков, условий обитания, температуры воды. Конкретному виду устриц присущи характерные особенности репродуктивного цикла и сроки протекания его стадий. У устриц *S. gi-*

Таблица 19. Сроки нереста устриц в различных акваториях [3, 64]

Вид	Сезон, месяц	Температура воды во время нереста, °С	Акватория
<i>Crassostrea agulata</i>	Лето	20 и выше	Португалия, Испания, Франция, Япония, США (Калифорния)
<i>C. commercialis</i>	Лето и осень	Пик при 21—23	Прибрежные воды Австралии (южнее Квинсленда)
<i>C. eradelie</i>	Весна, лето, пик в сезон дождей (июнь — август)	30—33	Прибрежные воды Филиппинских о-вов
<i>C. gigas</i>	Июнь — август	—	Прибрежные воды Колумбии, Тихоокеанское побережье Канады, США
	Июнь — август	18—22	Залив Восток (залив Петра Великого)
	Сентябрь — октябрь	—	Залив Онагива, Тихоокеанское побережье о-ва Хонсю
<i>C. rhizopharac</i>	Середина апреля — середина сентября	25—27	Прибрежные воды Сянган (Гонконг), Южно-Китайское море
	Пики в мае — сентябре	—	Куба, Венесуэла
<i>C. virginica</i>	Апрель — ноябрь	20 и выше	Мексиканский залив
	середина июля — конец октября	—	Залив Лонг-Айленд
	Середина июня — конец октября	—	Чесапикский залив
	Май — октябрь	—	Побережье Южной Каролины
<i>Ostrea edulis</i>	Июнь — сентябрь	20 и выше	Залив Морбиан (Франция)
	Середина мая — конец августа; пики в июне — июле	16,2—19,0	Егорлыцкий залив Черного моря

gas залива Петра Великого (Японское море) можно выделить периоды нерестовый (июнь — середина июля), посленерестовой перестройки (сентябрь — середина января) и накопления (март — май) [64]. У устриц *O. edulis*, обитающих на разных глубинах, сроки созревания гамет неодинаковы. На малых глубинах созревание половых продуктов наступает раньше. На устричной банке Егорлыцкого залива Черного моря, расположенной на глубине 2,5—3,0 м, устрицы с личинками в мантийной полости были зарегистрированы на 3—5 сут раньше, чем на банке на глубине 5,0 м [72].

Сроки нереста устриц могут сдвигаться и происходить в разные сезоны (табл. 19). Нерест единовременный и порционный. Единовременный нерест наблюдается у раздельнополых устриц сем. *Crassostreidae*; у гермафродитных моллюсков сем. *Ostreidae*, *Crassostreidae* — в основном порционный. Нерест гигантской устрицы (*C. gigas*) в заливе Петра Великого (Японское море) может происходить с конца июня по август в зависимости от климатических условий года. Пик массового нереста наблюдается в июле [64]. В Егорлыцком заливе (Черное море) нерест европейской плоской устрицы протекает с мая

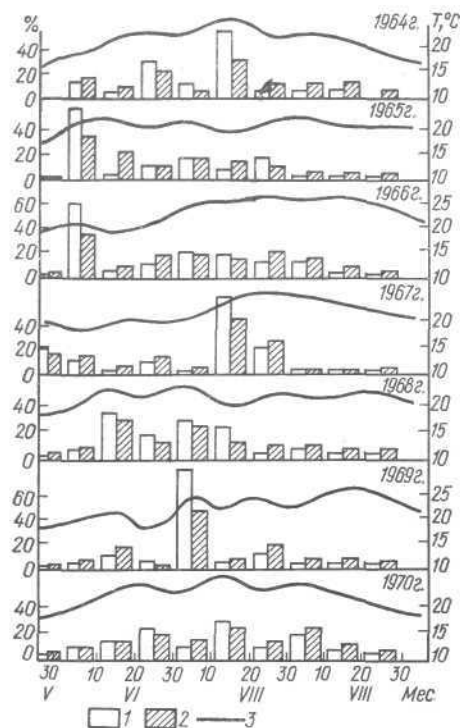


Рис. 21. Интенсивность размножения (%) устриц *Ostrea edulis* в Егорлыцком заливе Черного моря [72]:

1 — устрицы с личинками в мантийной полости (заштриховано), 2 — планктонные личинки-велигеры (не заштриховано), 3 — температура воды, °С (сплошная линия)

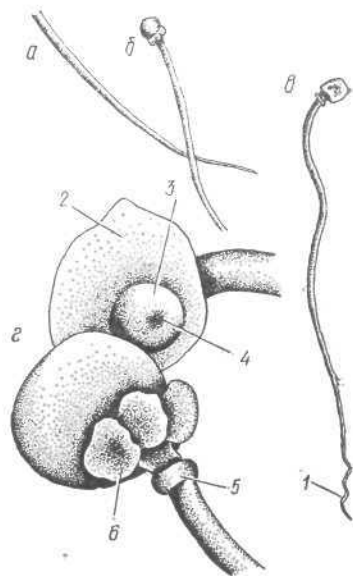


Рис. 22. Сперматозоид американской устрицы *Crassostrea virginica* [210]:

a, б — внешний вид сперматозоида при рассмотрении в монохроматическом микроскопе (X 2500 и 2300 соответственно), в, г — сперматозоид при рассмотрении в электронном микроскопе (X 2300 и 30000 соответственно): 1 — тонкий конец жгутика, 2 — головка, 3 — акросома, 4 — вершина акросомы, 5 — воротничок или пузырек, 6 — митохондрия

по июнь. Массовый нерест моллюсков происходит за 10—20 сут. В отдельные годы у устриц наблюдалось 2—3 пика нереста продолжительностью 5—8 сут, что было связано с высокой температурой воды залива (рис. 21). За один одновременный нерест в течение нескольких часов раздельнополая устрица *S. gigas* способна выметать в воду до 100 млн яиц [64]. У гермофродитных устриц сем. *Crassostreidae*, *Ostreidae* наблюдаются периодические выметы яиц, и количество выметываемых в воду яиц значительно меньше, чем у раздельнополых. *S. virginica* (длина раковины 8,0 см) выметывает до 100 млн яиц, *S. angulata* — 1,2 млн, *S. rhizophorae* — 10—100 тыс. яиц, *O. edulis* (высота раковины 6—8 см) — 74—500 тыс. личинок [72, 131].

После вымета яиц (сем. *Crassostreidae*) в воду происходит их оплодотворение спермиями. Сперматозоид американской устрицы состоит из

головки, среднего отдела и хвоста (рис. 22). Головка сперматозоида включает акросому и ядро. В акросоме различают чашеобразный акросомальный пузырек с осмиофильной гранулой (вершина) и хлопьевидный периакросомальный материал. В средний отдел сперматозоида входит четыре эллиптические митохондрии, расположенные под углом друг к другу. Хвост (жгутик) представляет коническую нить, состоящую из девяти цилиндрических трубочек, на которой имеется пара узелков (связок). Диаметр конца жгутика (хвоста) значительно меньше, чем диаметр жгутика, а его проксимальный конец соединен с периферической центриолой, расположенной в пузырьке. Длина сперматозоида *S. virginica* около 40, а головки, включая среднюю часть, — 2 мкм (диаметр самого ядра значительно больше) [201].

Оплодотворенные яйца делятся неравномерно. Тип дробления — спиральный. Образующиеся в процессе эмбрионального развития личинки подобны планктотрофным личинкам двустворчатых моллюсков. В отличие от устриц сем. *Crassostreidae*, у устриц сем. *Ostreidae* существует инкубационный период развития личинок в мантийной полости моллюска. Длительность инкубационного периода непосредственно зависит от температуры воды. У моллюсков *O. edulis*, обитающих в прибрежных водах Великобритании, инкубационный период развития личинок в мантийной полости длится 6—8 сут при температуре воды 23 °С, при понижении температуры воды до 13—14 °С — до 18 сут. У этих же устриц, обитающих в Егорлыцком заливе (Черное море), он длится 8—10 сут при температуре воды 16,2—19,0 °С. Процент устриц *O. edulis* с личинками в мантийной полости колеблется от 14,9 (после холодных зим) до 39,8 (после теплых зим) [72, 223].

Размеры личинок, образующихся в процессе эмбрионального развития, у каждого вида моллюсков варьируют. В мантийной полости устриц *O. edulis* эмбрионы без ресничного венчика имели размеры 70—82 мкм, трохофоры с ресничным вельмом — 109 X 124, велигеры на раннем этапе развития и встречающиеся в планктоне — 141 X 124 мкм [72]. Личинки устриц, развивающиеся во внешней среде (сем. *Crassostreidae*), мельче личинок, развивающихся из яиц, оплодотворяющихся спермиями в мантийной полости (сем. *Ostreidae*; табл. 20).

В личиночном развитии устриц прослеживается ряд стадий: трохо-

Таблица 20. Размеры пелагических личинок устриц и сроки нахождения их в планктоне [131]

Вид	Длина личинок, мкм		Продолжительность пелагического периода развития личинок, сут	Оптимальная температура воды для роста личинок, °С
	в начале пелагического периода	в момент оседания личинок		
<i>Ostrea edulis</i>	160—190	240—290	8—12	21—24
<i>Crassostrea gigas</i>	70—80	300	10—12	20—25
<i>S. virginica</i>	68—75	275—355	16	22—25
<i>S. angulata</i>	70—100	400	21	22,5

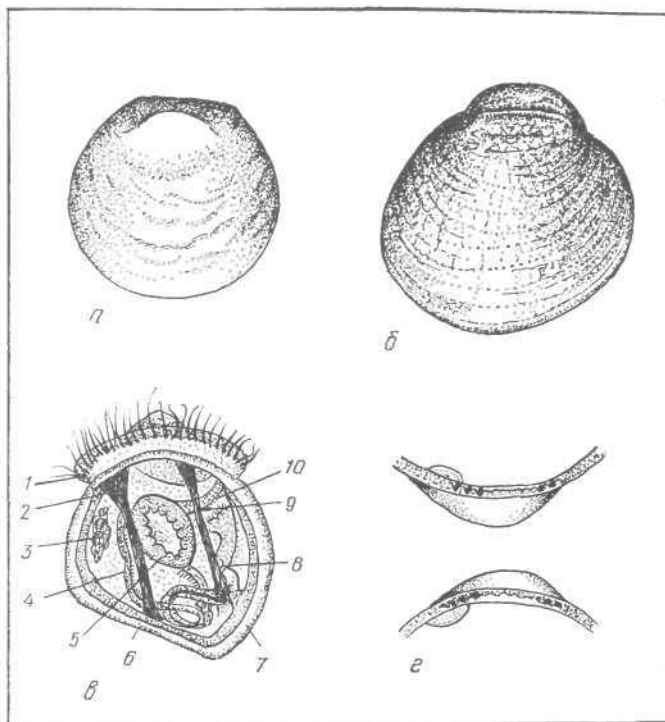


Рис. 23. Личинки устрицы *Ostrea edulis* [47]:

а — велигер, внешний вид, б — великонха, левая створка, в — внутреннее строение велигера, г — ваямок великонхи: 1 — парус, 2 — спинной продольный мускул, 3 — мускул-замыкатель, 4 — желудок, 5 — печень, 6 — замковый край раковины, 7 — раковина, 8 — заднепроходное отверстие, 9 — брюшной продольный мускул, 10 — рот

фора, велигер (парусник), великонхи, спат (прикрепившаяся к субстрату личинка). По мере развития личинки у нее образуются новые органы, свойственные определенной стадии метаморфоза. Развитие личинки-трохофоры устриц происходит во внешней среде (сем. *Crassostreidae*) и мантийной полости моллюска (сем. *Ostreidae*). На стадиях велигер и великонхи развитие подобно личинкам двустворчатых моллюсков, хотя для каждого вида устриц характерны свои особенности протекания метаморфоза.

Личинка-велигер *O. edulis* имеет полукруглую равностворчатую слегка неравностороннюю раковину с прямым замковым краем (рис. 23). Средняя длина 136, высота 119, длина замкового края 70 мкм. Раковина прозрачная, бесцветная. Замковый край с прямоугольными зубами, двумя впереди и одним сзади, разделенными гладким пространством [47]. Внешнее строение велигера устриц *O. edulis* типично для двустворчатых моллюсков.

Личинки-великонхи *O. edulis* имеют неправильно-круглую, неравностворчатую раковину с левой, более выпуклой створкой и развитой

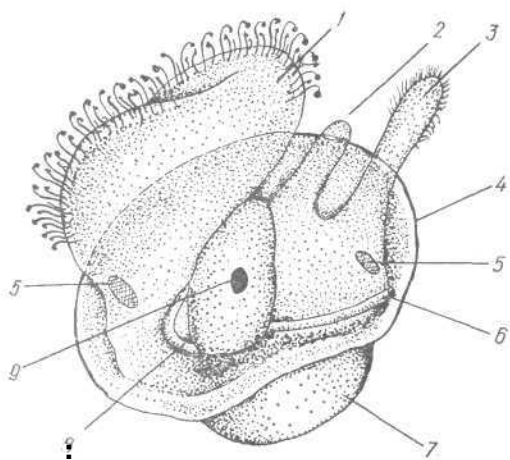


Рис. 24. Упрощенная схема строения личинки-великонхи устрицы *Ostrea edulis* [261]:

1 — парус, 2 — ротовое отверстие, 3 — нога, 4 — раковина, 5 — аддуктор, 6 — анальное отверстие, 7 — макушка раковины, 8 — желудок и пищеварительный диверкул, 9 — глазное пятно

макушкой (см. рис. 23). Средние размеры великонхи составляют 270—322 мкм. Замок состоит из прямоугольных зубчиков (2 впереди и 3 сзади), разделенных гладким пространством. Раковина бесцветная с концентрическими четкими и широкими линиями. По краю раковины расположена затемненная штриховка [47]. Внутреннее строение великонхи значительно отличается от строения личинки-вেলлигера (рис. 24). Появляется хорошо развитая червеобразная нога, покрытая ресничками, пигментный глаз лежит в передней части паруса, хорошо развиты мантия и два мускула-аддуктора [47, 267].

Продолжительность пелагического периода (время нахождения личинок в планктоне) зависит от многих экологических условий среды обитания (температуры, солености, кормовой базы и др.). Ежегодного постоянства в сроках нахождения личинок устриц в планктоне и их оседания не прослеживается, хотя многолетние наблюдения позволяют прогнозировать сроки их оседания. Для биотехнических разработок важно знать горизонты распределения личинок в толще воды. Личинки-вельлигеры устриц *O. edulis* располагаются главным образом в верхнем слое воды (0—45 см), где их количество достигает 91 %. Личинок-великонхи в этом же слое значительно меньше (20,2—24,2 %) [72]. Зная сроки и продолжительность нахождения личинок устриц в планктоне, распределение их в толще воды можно правильно определить время постановки коллекторов для сбора молоди устриц.

Перед оседанием личинки-великонхи (размер более 300 мкм) переходят к донному образу жизни. У них резко увеличиваются размеры ноги. Такую личинку называют педивелигер и прежде, чем окончательно закрепиться, она активно ищет подходящий субстрат. Педивелигер отличает гладкую поверхность от грубой, светлые места от темных, реагирует на химические вещества, входящие в состав субстрата. Цвет субстрата, его размещение в толще воды влияют на плотность оседания личинок. Личинки устриц *O. edulis* при выборе субстрата предпочитают светлые участки, горизонтальное расположение вертикальному. Они лучше оседают на зернистые поверхности и на собственные створки. Оседание личинок *S. virginica* лучше происходит ночью, при полной темноте, и каждый дополнительный час света снижает активность оседания на 3—4 %. Отход осевших личинок на субстрат находится в

прямой зависимости от продолжительности светового периода [131, 255].

Личинки устриц *O. edulis* в северо-западной части Черного моря оседают с середины июня до начала сентября. Максимальный пик оседания личинок (до 9 тыс. экз. на 1 м² коллектора) наблюдается в июне. Интенсивность оседания личинок *O. edulis* в Черном море различна и, в основном, зависит от их численности в планктоне и условий среды обитания. Наибольшее количество личинок оседает на коллекторы из черепицы (до 2 тыс. экз.·м⁻²), створок устриц (0,21—4,5 тыс. экз.·м⁻²), мидий (0,23—4,0 тыс. экз.·м⁻²). Максимальное количество прикрепляется к внутренней поверхности створок раковин моллюсков, предпочитая их края. Оседание личинок устриц носит групповой характер [55]. Личинки *S. gigas* в заливе Петра Великого (Японское море) начинают оседать во второй половине июня. Плотность осевших личинок достигает нескольких десятков устриц на 1 дм² субстрата в сутки. Личинки *S. gigas* практически оседают на любой субстрат, но максимальные их скопления наблюдаются на створках раковин двустворчатых моллюсков [124]. Личинки мангровой устрицы *S. rhizophorae* в качестве субстрата предпочитают корни и ветки мангров, хотя рядом находятся другие подходящие субстраты для оседания. Выживание оседающих в естественных условиях устриц очень незначительное. Экспериментальным путем было показано, что 99 % личинок американской устрицы (*S. virginica*) в естественных условиях погибают при поиске подходящего субстрата. В искусственных условиях выживаемость *S. virginica* достигает 90 % [151, 267].

Закрепление осевших личинок к субстрату происходит за счет цементирующего вещества, выделяемого молодыми моллюсками. В цементирующем веществе личинки устриц *O. edulis* определены наружная, внутренняя, периферическая зоны. Во внутренней и периферической зонах преобладают вертикальные, в наружной — горизонтально ветвящиеся волокна. Дублению микроволокон цементирующего вещества в морской воде, видимо, способствует и наличие в секрете выделительной железы аминокислот (тирозин, триптофан) и фенолоксидазы [198]. Закрепление личинок происходит в течение первых минут, и через несколько часов молодь устриц (спат) способна выдерживать сильные потоки воды.

Рост. По мере развития моллюсков на их створках появляются линии нарастания, образующие зоны роста. Сначала они небольших размеров, но за несколько дней их ширина увеличивается. В дальнейшем, в течение нескольких недель, нарастание зоны не происходит (в зависимости от вида устриц). В это время увеличивается толщина зоны роста за счет отложения слоев известки [51]. В первые годы жизни устриц (в основном до 3 лет) зоны роста на поверхности просматриваются, но затем установить возраст моллюска по ним практически невозможно. Скульптура створок раковин очень разнообразна и проследить нарастание зон роста сложно. У *S. gigas* поверхность створок покрыта тонкими концентрическими пластинками волнистой формы. Они иногда приподняты, что затрудняет установление зон роста и воз-

раста моллюска. У культивируемых мангровых устриц (сем. Crassostreidae), обладающих высокими темпами роста, проследить зоны роста на створках раковин затруднительно. Суточный прирост раковины устрицы *C. rhizophorae* размером 30—50 мм составляет в среднем 0,34 мм. Однако естественные поселения мангровых устриц (*Crassostrea tulipa*, *C. braziliiana*, *C. belcherii* и др.) обычно образуют медленно-растущие популяции (в основном размером 50 мм), что, видимо, связано с высокой температурой воды [217]. При выращивании устриц в толще воды толщина створок раковин уменьшается.

Устрицы растут неравномерно. Наиболее интенсивный линейный рост у осевшей молодежи наблюдается в первые месяцы после закрепления на субстрате. Размеры устриц *C. gigas*, осевших на коллекторы в заливе Петра Великого (Японское море), через 2—3 сут подращивания в 2 раза превышают первоначальные. Максимальные приросты раковины наблюдаются в сентябре. Среднесуточный прирост раковин в высоту у отдельных устриц *C. gigas* достигал 1,0—1,2 мм. К концу октября сеголетки достигли размеров 30—50 мм, а некоторые и 80—100 мм. В ноябре, при температуре воды менее 8—10 °С, рост их практически прекращается, т. е. зимой молодежь устриц *C. gigas* практически не растет [124]. Рост сеголетков устриц *O. edulis* зимой в северо-западной части Черного моря также прекращается.

Наиболее интенсивный рост моллюсков отмечен в первые месяцы после оседания, хотя происходит практически с мая по октябрь. Максимальные величины прироста массы устриц *O. edulis* отмечены в конце июля — начале августа, минимальные — в октябре. К осени (октябрь) сеголетки достигли размеров 14,7—35,3 мм и общей массы 0,63—3,6 г, но среди них наблюдалась высокая смертность — от 38,4 до 68,3 % (от момента оседания личинок на субстрат) [72]. На темп роста выращиваемых устриц влияет и нахождение на их раковинах и на выростном субстрате сопутствующих организмов — конкурентов (балайнусов, асцидий, мшанок, губок и др.). Поселяясь на створках раковин устриц *O. edulis*, они способны вызвать существенный отход моллюсков (95—97 %) и снизить темпы их роста по сравнению с устрицами, находящимися на очищенных (чистых) раковинах или пластинах коллектора (выростной субстрат). Подрастающий спат желательно размещать на свободной площади субстрата. Свободное поселение устриц на субстратах позволяет повысить темп их роста, придать створкам более правильную форму.

Рост устриц зависит от поверхности и материала субстрата. Молодь устриц *O. edulis* лучше растет (июнь — октябрь) на чистых пористых черепичных коллекторах (в среднем до 38,2 мм), чем на мидневых или устричных створках (в среднем 27,5 мм), хотя при выборе субстрата (при оседании) личинки *O. edulis* отдают предпочтение створкам моллюсков (устриц, мидий). Если черепичные коллекторы не очищены от обрастателей, то рост осевшей молодежи устриц снижается (в среднем до 24,2 мм) [55].

На рост молодежи устриц влияет температура воды. Ее снижение в осенне-зимний период приводит к замедлению обменных процессов и

Т а б л и ц а 21. Скорость фильтрации (мл мин⁻²) устриц при температуре воды 20—21 °С и течении 200 мл·мин⁻¹ [267]

Вид	Размер, см						
	4	5	6	7	8	9	10
<i>Ostrea edulis</i>	69	86	103	122	138	—	—
<i>Crassostrea gigas</i>	96	105	114	120	127	133	141

Примечание. За размер *O. edulis* принимались измерения среднего диаметра створки, а *C. gigas* — измерения от макушки до противоположного края створки.

темпов роста моллюсков, а затем к остановке линейного роста. Если поместить устриц в естественные акватории, где температура воды выше 15 °С, то рост их не прекращается. Повышение температуры выше допустимого предела оптимальной температуры жизнедеятельности устрицы также отрицательно влияет на темп роста, поскольку происходит понижение абсолютного содержания в воде растворенного кислорода, что приводит к нарушениям обменных процессов в организме моллюска. При снижении температуры воды с 7 до 1 °С скорость фильтрации американской устрицы (*C. virginica*) уменьшается, но не прекращается полностью, а при повышении с 8 до 12 °С — значительно возрастает. При дальнейшем увеличении температуры воды до 28 °С скорость фильтрации нарастает медленно, а при температуре 29—33 °С она повышается, достигая 15 л·ч⁻¹. При температуре выше 33 °С скорость фильтрации устрицы *C. virginica* резко замедляется и движение створок раковины становится беспорядочным [131]. Рост устриц обусловлен их фильтрационной деятельностью. Скорость фильтрации многих видов устриц различна (табл. 21) и зависит от физиологического состояния моллюсков, их возраста, размеров, температуры воды, солености, содержания растворенного кислорода, сезона года, условий среды обитания и кормности водоема.

На снижение темпов линейного роста устриц влияет процесс созревания гонад. Устрицы *O. edulis* размером 10—40 мм в вегетационный период (май — сентябрь) росли непрерывно, но среди особей больших размеров (41—90 мм) наблюдалось замедление и даже приостановление темпов роста в период нереста (июнь). Наиболее интенсивный линейный рост устриц *O. edulis* отмечен в июле, после нереста [71].

Рост устриц зависит и от солености воды. Личинки и взрослые особи устриц *C. gigas* выносят колебания солености от 10 до 35 ‰, *C. angulata* — от 10 до 43, *C. rhizophorae* — от 2,9 до 36,5, *O. edulis* — от 10 до 28 ‰. Снижение солености воды отрицательно сказывается на жизнедеятельности моллюсков. Молодь устриц *O. edulis* погибает при солености 5 ‰ через 5—10, *C. angulata* — 20—40 сут [131].

Уменьшение солености воды в пределах допустимого диапазона жизнедеятельности устриц существенного влияния на их линейный рост, видимо, не оказывает. Транспортировка сеголетков и годовиков устриц *C. gigas* с Дальнего Востока (залив Петра Великого, соленость

воды 30—33 ‰) на Черное море (р-н мыса Большой Утриш, Кавказское побережье, соленость воды 18 ‰), проведенная с целью акклиматизации устриц, получения молоди и дальнейшего ее выращивания в условиях Черного моря подтвердила это. Средний размер перевезенных сеголетков составлял 38,1 мм, и за 3 мес выращивания их прирост составил 6,7 мм. Масса моллюсков увеличилась на 2,7 г и достигла 10,9 г. Выживаемость молоди находилась на уровне 98,4 %. Годовики гигантской устрицы (средний размер 78 мм) за 1,5 года выращивания достигли средних размеров 117,1 мм (масса 123,0 г) при максимуме 161 мм. Отход моллюсков в среднем равнялся 1,1 %. Развитие гонад проходило без видимых аномалий [159].

По мере увеличения размеров раковины темп линейного роста устриц уменьшается. Максимальная скорость роста устриц *O. edulis* наблюдается среди молоди размером 11—20 мм (147,1 ‰), а минимальная — среди крупных устриц размером 81—90 мм (4,5%). Темп линейного роста снижается быстрее, чем роста массы. У моллюсков размером свыше 61 мм увеличение общей массы происходит за счет нарастания массы створок раковины, а не тела (мягких тканей). У устриц размером 5—60 мм нарастание общей массы происходит наоборот, за счет нарастания массы тела, а не створок [72].

Суточный прирост мангровой устрицы (*S. rhizophorae*), выращиваемой на Кубе, за 2 мес составил в среднем 0,52 мм, за 6—8 мес — 0,19 мм. Промысловых размеров (50 мм) устрицы *S. rhizophorae* достигли в 4 мес. Максимальный отход устриц (до 50 %) наблюдался в первые 2 мес выращивания [151, 217]. Высокий темп роста прослежен и у культивируемой устрицы *S. gigas*, несмотря на задержки роста во время нереста и в осенне-зимний период. За 15—20 мес выращивания (от момента оседания личинок на коллекторы) большинство моллюсков достигает товарного размера (80 мм и выше). В среднем длина выращенных устриц колеблется от 100 до 150 мм. Отдельные особи достигли максимальной длины 220 мм и массы 150 г. Темпы роста у культивируемых устриц в 2—3 раза выше, чем у моллюсков естественных поселений зал. Петра Великого (Японское море) [124]. У выращиваемых устриц *S. gigas* в Тасмании также наблюдался интенсивный рост. Спат, собранный на кольях, в возрасте 3 мес (размер 14,3 мм) перемещали в лагуну на дорастивание. Через 12 мес устрицы достигли длины 75 мм (ширина 52 мм), массы 42,8 (сухая масса мягких тканей 6,3 г). На втором году выращивания приросты раковины и массы моллюсков снизились. В возрасте 28 мес длина товарных устриц достигла 89,9 мм (ширина 61,7 мм) и масса — 69,1 г (сухая масса мягких тканей — 13,3 г) [192]. Высокие темпы роста и у устриц рода *Ostrea*. В северо-западной части Черного моря выращиваемые в садках устрицы *O. edulis* достигали товарного размера (60 мм и выше) в возрасте 27—29 мес, а количество товарных устриц в садках составило 75—85 % [55].

Скорость роста устриц естественных поселений зависит и от географического положения районов их обитания. Американская устрица (*S. virginica*) в Мексиканском заливе достигает размеров 8—9 см за

Таблица 22. Состав пищи устриц [161]

Вид	Пищевой компонент	Акватория
<i>Ostrea edulis</i>	Голые жгутиконосцы, перидинеи, диатомеи, детрит, мелкие беспозвоночные, их личинки и яйца	Прибрежная акватория Великобритании
<i>Ostrea lurida</i>	Детрит, фитопланктон, диатомовые, динофлагелляты	Егорлыцкий залив Черного моря
<i>Crasostrea cucullata</i>	Детрит	Прибрежные воды Калифорнии
<i>Crasostrea cucullata</i>	Диатомеи микроорганизмы, яйца беспозвоночных	
<i>C. gigas</i>	Голые жгутиковые, перидинеи, диатомеи	Японское море
<i>C. rhizophraea</i>	Диатомеи, детрит, бактерии, простейшие	Прибрежные воды Кубы
<i>C. virginica</i>	Диатомеи, перидинеи, мелкие беспозвоночные	Атлантическое побережье США

2 года, в проливе Лонг-Айленд — за 4 года. Европейская плоская устрица (*O. edulis*) на Атлантическом побережье Франции вырастает до 6 см за 3 года, а на естественных устричных банках Испании — за 1 год [131]. В водоемах, где наблюдаются резкие колебания температуры воды, усиленная волновая деятельность, вызывающая повышение мутности и снижение интенсивности питания, загрязненность промышленными и бытовыми стоками, патогенными микроорганизмами и вирусами, скорость роста устриц снижается, что отрицательно отражается на их жизнедеятельности.

Продолжительность жизни устрицы *O. edulis* у берегов Англии, Франции 30—35 лет, в Черном море — 14,3 года. На устричных банках пролива Лонг-Айленд обнаружена 40-летняя американская устрица [72, 131].

Пища, питание. По способу добычи основных компонентов пищи устриц можно отнести к фильтраторам. Питаются они главным образом диатомеями и простейшими, включая голых жгутиконосцев. Окончательного мнения среди исследователей о питании устриц нет (табл. 22). Высокое содержание детрита (96,6 %) в пище устриц Черного моря показывает, что основными формами пищевого спектра среди диатомовых водорослей являются *Coscinodiscus*, *Melosira*, *Thalassiosira*, *Cocconeis*, *Achnanthes*, *Nitzschia*, *Navicula*, *Cyclotella*, среди динофлагеллят — *Euxiaviaella*, *Prorocentrum* [133]. Устрицы *O. edulis* Егорлыцкого залива (северо-западная часть Черного моря) питаются в основном детритом, а из организмов фитопланктона существенное значение имеют 6—8 видов диатомовых и 2 вида динофлагеллят. Присутствующие в заливе (октябрь) в массовом количестве водоросли *Rhizosolenia* и *Chaetoceros* в желудках устриц обнаружены не были [72]. Для олимпийской устрицы (*Ostrea lurida*) основной пищей является детрит [230]. Е. А. Цихон-

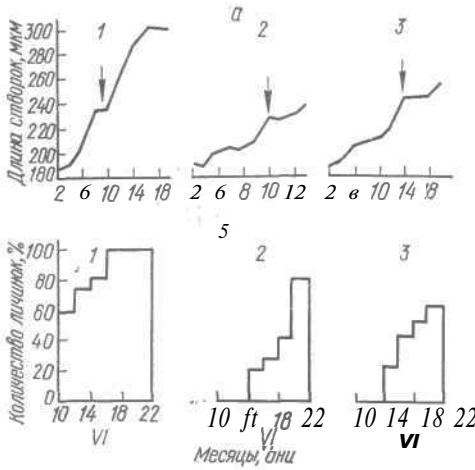


Рис. 25. Показатели роста (а) и выживания (б) личинок устриц *Ostrea edulis* при кормлении их смесями водорослей [159]:
 1 — *M. luthery* + *P. tricornutum*, 2 — *M. luthery* + *P. tricornutum* + *N. salina*, 3 — *P. tricornutum* + *N. salina*. Стрелками отмечено появление великонхов

Максимальные концентрации водорослей для питания личинок зависят от их размеров и составляют для *I. galbana* 50—70, *A. minutus* — 132, *Dunaliella tertiolecta* — 25 кл.·мкл⁻¹. При нарушениях концентрации водорослевых клеток в выростном растворе усваиваемость пищи личинками нарушается. При плотности *I. galbana* 5 кл.·мкл⁻¹ усвояемость пищи личинками *O. edulis* составляет всего 2 %, при плотности 58 кл.·мкл⁻¹ — 75 % (наилучший показатель), но при 300 кл.·мкл⁻¹ они практически не усваиваются [151, 267]. Для выращивания личинок устриц *O. edulis* на Черном море (мыс Большой Утриш) при температуре воды 21,5—22,5 °С, солености 17,2—17,6 ‰ и рН 8,25—8,32 использовали 7 видов морских одноклеточных водорослей. Максимальный прирост тела личинок-велигеров получен при кормлении их водорослью *Monochrysis luthery* (размер клеток 4—5 мкм). Применение смесей водорослей *M. luthery* и *Phacodactylum tricornutum*; *M. luthery*, *P. tricornutum* и *Nephrochloris salina*; *P. tricornutum* и *N. salina* в равных пропорциях (1:1) показало, что через 20 сут выращивания максимальный прирост (110 мкм) был получен у личинок, питавшихся первой смесью. Через 8 сут подращивания личинки-велигер начали переходить на стадию великонхи [159]. Наиболее высокий процент выживания великонхов от велигеров был отмечен при кормлении личинок смесью водорослей *M. luthery* и *P. tricornutum* (рис. 25). Изучение состава пищи и подбор кормов для личинок устриц являются важным этапом биотехнических работ по выращиванию моллюсков интенсивными методами.

Луканина [161] считает, что в отличие от мидий и других представителей надотряда *Autobranchia* в пище устриц детрит занимает второстепенное (подчиненное) положение. У устриц рода *Grassostrea* скорость потребления пищи (по относительному уровню потребления пищи — (Св)) выше, чем у представителей надотряда *Autobranchia*. Максимальная величина Св (3, 17) отмечена у культивируемой мангровой устрицы (*S. rhizophorae*), питающейся диатомовой водорослью *Scenedesmus* [157]. Для *S. virginica* показатель Св составил 126, что согласуется с высокой скоростью роста моллюска [262].

При выращивании пелагических личинок устриц *O. edulis* их кормят водорослями *Isochrysis galbana*, *Micromonas minutus*, *Monochrysis luthery*, *Tetraselmis suecica*, *Chaetoceros calcitrans* и др. Опти-

Болезни, паразиты, враги. Устрицы, как и многие двустворчатые моллюски, подвержены различным заболеваниям, среди которых наиболее распространенными являются инфекционные и инвазионные болезни и заболевания, связанные с поражением створок раковин перфораторами. Опасны и различные виды опухолей мягких тканей устриц, а также болезни неизвестной этиологии.

Инфекционные болезни у устриц наблюдаются на разных этапах жизненного цикла. Возбудителями заболеваний устриц могут быть вирусы, бактерии, миксоплазмы, актиномицеты, хламидии, риккетсии. Степень изученности инфекционных болезней разных видов устриц существенно отличается.

Вирусные заболевания (вирозы) устриц чаще встречаются в местах их массового скопления (устричные банки) и районах крупномасштабного культивирования моллюсков. Массовое заболевание португальской устрицы (*S. angulata*) было зарегистрировано в основных районах устрицеводства Франции (Марен-Олерон и Аркашон) и привело к гибели моллюсков. Установить этиологию заболевания оказалось затруднительно, и только детальные электронно-микроскопические исследования пораженных участков тела устриц *S. angulata* позволили отнести возбудителя заболевания к иридовирусам. Болезнь, названная жаберный некроз, начинается с образования на жабрах устриц желтых пятен и мелких прободаний, которые, распространяясь, разрушают жабры. Интенсивность заболевания возрастает летом. Высокая смертность (до 90 %) устриц *S. angulata* с симптомами жаберного некроза отмечена также в Англии [195]. Эффективных мер борьбы с этим вирусом устриц пока нет. Сведения о заболеваниях устриц, вызываемых риккетсиями (облигатные внутриклеточные паразиты), ограничены. Риккетсии обнаружены у устриц европейской плоской (*O. edulis*), гигантской (*S. gigas*) и американской (*S. virginica*), обитающих у Атлантического побережья Франции и в Чесапикском заливе.

Эндемическая болезнь (риккетсиоз), вызываемая паразитированием риккетсий, наблюдалась у устриц *O. edulis*, выращиваемых на Атлантическом побережье Франции. Макроскопические клинические проявления болезни отсутствуют. Риккетсии обнаружены в клетках эпителия пищеварительного дивертикула устриц. Паразиты имеют овальную форму (длина 0,5—0,7, диаметр — 0,4 мкм), ограничены двойной системой мембран и располагаются на внутренней стороне внутрицитоплазматической вакуоли [35, 193].

Болезни устриц, вызываемые бактериями, можно отнести к числу наиболее опасных. Заболевания моллюсков могут вызвать некоторые виды бактерий родов *Vibrio*, *Pseudomonas*, *Achromobacter*, *Aeromonas* и др. Среди них особо опасны галофильные парагемолитические вибрионы рода *Vibrio* (*V. parahaemolyticus* и *V. alginolyticus*). Бактерии обнаруживаются в тканях, содержимом желудков, мантийной полости, что связано с особенностями питания и дыхания моллюсков. Гибель устриц может наступать в результате интенсивного размножения бактерий в организме моллюсков. Развитие болезни и патологические изменения у больных устриц протекают по-разному. Большинство из

Таблица 23. Грибы, вызывающие заболевания устриц [234]

Вид	Локализация	Вид устриц, восприимчивый к заболеванию	Район
<i>Sirolopidium zoophthorum</i> Vishnjac, 1955	Личинки моллюсков	<i>Pog Crassostrea</i>	США (при искусственном выращивании)
<i>Ostracoblabe implexa</i> Bornet et Flahault, 1889	Раковины	<i>Ostrea edulis</i> <i>Crassostrea angulata</i>	Европа
<i>Althornia crouchii</i> Jones et Alderman, 1971	То же	То же	То же
<i>Monilia Saccharomyces</i> Voisin, 1932	» »	<i>Ostrea</i> sp.	Франция
<i>Thanatostrea polimorpha</i> Frans et Arvy, 1969	Ткани	<i>C. angulata</i>	Европа
<i>Thraustochytrium inglei</i> Ouick, 1972	То же	<i>C. virginica</i>	США
<i>Sterigmatomyces halophilus</i> Fell, 1966	» »	<i>C. gigas</i>	Канада

них погибает в первые сутки заболевания. Низкая температура воды замедляет ход течения болезни.

Личинки наиболее страдают от бактериальных заболеваний. Они чаще наблюдаются при массовом культивировании, когда могут нарушаться условия выростной среды и плотности посадки моллюсков. Среди бактериальных заболеваний особенно распространены болезни (вибриозы), вызываемые бактериями рода *Vibrio*. Возбудителями вибриоза личинок устриц являются бактерии *Vibrio anguillarum*, *V. alginolyticus* и другие, способные в течение первых дней вызвать массовую гибель молоди. У личинок наблюдаются разрушения мантийной ткани, аномалии велюма, нарушаются процессы движения и пищеварения [186]. В качестве профилактических мер борьбы с бактериальными заболеваниями используют озонирование и ультрафиолетовое облучение воды, применяют антибиотики, чаще пенициллин, стрептомицин, реже — хлорамфеникол, неомицин, циклогексимид. Доза антибиотиков зависит от вида культивируемых личинок и молоди устриц, плотности их размещения, условий выростной среды [35, 151].

Серьезную опасность для устрицеводства представляют микозы, вызываемые паразитами-грибами. Грибы (*Ostracoblabe implexa*, *Althornia crouchii*, *Didymella couchae*), поселяясь на створках раковин устриц, вызывают не только их деформацию, но и патологические изменения тканей (табл. 23). Наиболее опасное и распространенное заболевание устриц грибной этиологии — раковинная болезнь.

Заболевание устриц *O. edulis* и *C. angulata* обнаружено во Франции, Нидерландах, Англии, Португалии и вызывается морским грибом *Ostracoblabe implexa*. Мицелий гриба *O. implexa* — бесцветный, образующий густую сеть первоначально в раковине, а затем в толще конхиолиновых наростов на створках пораженных моллюсков. В мантию и другие органы устриц мицелий не проникает. Оптимальная температура воды для развития гриба около 30 °С, соленость — 15–25 ‰.

Спороношение наблюдается при температуре воды выше 20 °С. Раковинная болезнь начинается с появления на внутренней поверхности створок устриц белых точек диаметром 1 мм, образующихся в местах прорастания спор гриба *O. implexa*. Затем происходит отложение конхиолина и образуются наросты ярко-зеленого и коричнево-зеленого цветов. Обширные зоны наростов створок способствуют истощению тела устриц, ослаблению мускула-замыкателя. Происходит атрофия органов устрицы и ее гибель. Особенно подвержены заболева-

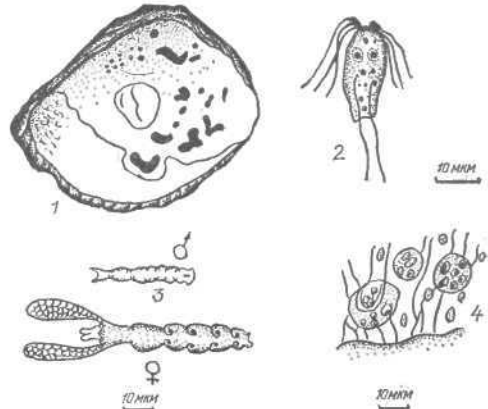


Рис. 26 Паразиты культивируемых устриц [182].

нию молодые устрицы [35, 176]. В качестве эффективных профилактических мер борьбы с раковинной болезнью является сбор

1 — внутренняя сторона створки устрицы с черно-зелеными пятнами и наростами, 2 — жгутиконосец *Hexamita inflata*, 3 — копепода *Mytilicola intestinalis*, 4 — микроспоридия *Marteilia refringens*

на дне пораженных створок, в которых длительное время может находиться мицелий *O. implexa*, а также обработка молоди устриц раствором ртутных солей [223].

Возбудителями инвазионных заболеваний устриц могут быть жгутиконосцы, амёбы, перкинсии, грегарины, гаплоспоридии, микроспоридии, инфузории, копеподы, трематоды, нематоды, цестоды. В зависимости от возбудителей, инвазионные болезни устриц можно разделить на заболевания, вызываемые паразитическими простейшими (жгутиконосцы, амёбы, перкинсии, грегарины, гаплоспоридии, микроспоридии, инфузории), копеподами, гельминтами (трематоды, нематоды, цестоды).

К паразитическим простейшим, вызывающим болезни устриц, можно отнести жгутиконосцев рода *Hexamita*. Жгутиконосцы *H. inflata* встречаются в тканях и в желудке устриц *O. edulis* и *S. virginica*. Тело жгутиконосца овальной формы размером 13—25×9—15 мкм (рис. 26). Предполагается, что паразиты вызывают смертность устриц обычно в холодные зимы. Жизненный цикл *H. inflata* полностью не изучен. Жгутиконосцы *H. nelsoni* обнаружены у устриц *S. virginica*, *S. gigas*, *S. commercialis* *O. edulis*, *O. lurida*. Тело *H. nelsoni* грушевидное, размером 5,4×12,1 мкм. Окончательного мнения о патогенности жгутиконосцев (Diplomonadida) для устриц нет [220, 231].

Среди паразитов устриц встречаются амёбы отряда *Amoebida* (*Acantahamoeba* sp., *Flabellula* sp., *Hartmanella tahitiensis*, *Vahlkampfi* *patuxent*, *V. calkensi*), обнаруженные у моллюсков. Патогенность амёб для устриц окончательно не установлена [220].

Заболевания (дерматоидидиозы), вызываемые перкинсидами (отряд *Perkinsida*), принадлежат к числу наиболее опасных заболеваний

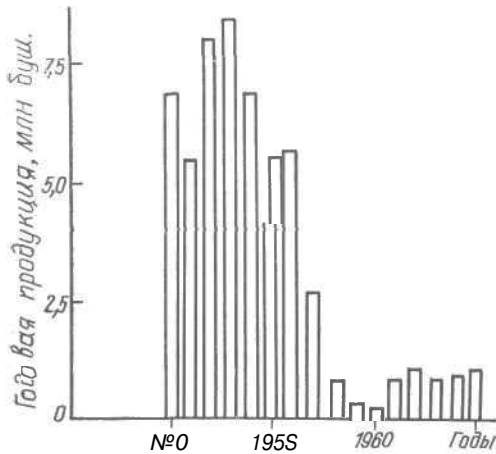


Рис. 27. Снижение устричной продукции в Делавэрском заливе (США) за счет массового поражения моллюсков гаплоспоридиями *Harpospodium* (*-Minchinia*) *nelsoni* [257]. 1 американский бушель равен 35,42 л.

снимаемых устриц, проводить сбор урожая моллюсков минимальных размеров, пригодных для реализации, а также использовать выростные акватории с пониженной соленостью воды [232, 257].

Заболевания устриц, вызываемые грегаринами (род *Nematopsis*), детально не изучены. Грегарина *Nematopsis ostrearum* обнаружена в тканях американской устрицы (*S. virginica*). Диаметр гимноспоры 3—4 мкм, размер споры 10—16×11—12 мкм. Жизненный цикл грегарины *N. ostrearum* включает двух хозяев. Окончательным хозяином является краб [35].

Болезни устриц (гаплоспориозы), вызываемые гаплоспоридиями (роды *Harposporidium*, *Marteilia* и др.), относятся к наиболее опасным распространенным заболеваниям устриц *S. commercialis*, *S. virginica*, *S. gigas*, *O. edulis*. Болезнь Делавэрского залива (болезнь MSX) — одно из массовых заболеваний (*S. virginica*) в Делавэрском и в Чесапикском заливах. Болезнь имеет характер эпизоотии и вызывает массовую гибель моллюсков (до 95 %, рис. 27). Возбудитель заболевания — гаплоспоридия *Harposporidium nelsoni* {— *Minchinia nelsoni*) — заражает устриц с апреля по сентябрь, проникая в эпителий жабр и мантии. Плазмодии *H. nelsoni* размером от 4 до 30 мкм встречаются в соединительных тканях и дивертикулах кишечника. Споруляция происходит в кишечном эпителии. В спороцисте размером от 28 до 54 мкм развивается 8—50 спор. Первая стадия гаплоспориоза устриц *S. virginica* характеризуется инфильтрацией гемоцитов в пораженных тканях, а в дальнейшем наблюдаются некротические поражения тканей и пикноз ядер. Распространение гаплоспориоза устриц *S. virginica* ограничено соленостью воды (15—35 ‰). Наиболее массовая смер-

американской устрицы (*S. virginica*) и встречаются по всему Мексиканскому заливу и вдоль Атлантического побережья до штата Коннектикут (США). Возбудитель заболевания — *Perkinsus marinus* (= *Dermocystidium marinum*, = *Labyrinthomyxa marina*), в основном, поражает ткани крупных устриц *S. virginica*. Массовые заболевания моллюсков происходят при температуре воды выше 25 °С и солености не менее 15 ‰. При дермоцистидиозе в тканях устриц *S. virginica* образуются многочисленные некрозы, в результате которых смертность моллюсков может достигать 50—80 %. В качестве профилактических мер борьбы с дермоцистидиозом необходимо уменьшить плотность поселения выращиваемых устриц, проводить сбор урожая моллюсков минимальных размеров, пригодных для реализации, а также использовать выростные акватории с пониженной соленостью воды [232, 257].

ность моллюсков наблюдается при солености 20—25 ‰, но весной, при солености воды 10 ‰, часть моллюсков освобождается от паразита. Эффективных профилактических мер борьбы с гаплоспоридиями *H. nelsoni* не разработано [35, 197].

Гаплоспоридия *Haplosporidium costale* (= *Minchinia costalis*) также вызывает гибель американской устрицы (*S. virginica*) в акваториях восточного побережья США. Заражение устриц гаплоспоридиями *H. costale* происходит с марта по июнь. Паразит проникает в ткани и органы устрицы. Его плазмодии достигают размеров 5,1—7,2, спороцисты и споры — 7—14 и 3,3—4,3 мкм соответственно. В каждом спороцисте развивается 20—30 спор. При гаплоспоридиозе устриц, вызванном гаплоспоридиями *H. costale*, наблюдается общее истощение организма, поражается пищеварительная железа, нарушается рост. Смертность устриц *S. virginica* достигает 12—44 %. Профилактические меры борьбы с болезнью не разработаны [196, 269].

Болезнь пищеварительной железы (болезнь Абер), вызываемая гаплоспоридиями *Marteilia refringens*, наблюдается у устрицы *O. edulis* на Атлантическом побережье Франции (Аркашон, Марен-Олерон, Бретань) и в некоторых районах Нидерландов и Атлантического побережья Испании¹. Болезнь Абер носит форму эпизоотии, в результате которой наблюдается массовая гибель устриц (до 90 %). Однако в зонах массового заражения существуют участки, где устрицы остаются не пораженными гаплоспоридией *M. refringens*, что, видимо, связано с наличием у паразита промежуточного хозяина [181]. В связи с массовой гибелью устриц *O. edulis* во Франции (1976 г.) была разработана программа борьбы с гаплоспоридиозом, вызываемым *M. refringens*, что позволило несколько снизить заболеваемость моллюсков. Наиболее эффективным способом оказалась замена европейской плоской устрицы (*O. edulis*) на гигантскую устрицу (*S. gigas*) [123].

Болезнь соединительной ткани (гемоцитарная болезнь), вызываемая гаплоспоридией *Wormia ostreae*, встречается среди устриц *O. edulis* побережья Франции (Бретань, Аркашон, Нормандия) и некоторых районов Испании, Великобритании, Нидерландов, Дании, Югославии [194]. Гаплоспоридия *W. ostreae* поражает жабры и мантию моллюсков. Вегетативные стадии гаплоспоридии представлены удлиненными амeboидными клетками со светлой цитоплазмой диаметром 2,5—4,7 мкм. Массовая гибель устриц *O. edulis* наблюдается среди 3—4-летних моллюсков (80%) и молоди (4%). Жизненный цикл *W. ostreae* изучен мало [35, 247].

Болезни устриц (микроспоридиозы), вызываемые микроспоридиями (класс *Microsporea*), изучены не полностью. Микроспоридия *Steinhausia ovicola* (= *Chytridiopsis ovicola*) встречается в ооцитах устриц *O. edulis*. Вегетативные стадии многоядерны. Цисты диаметром 10—18 мкм лишены оболочки и содержат 40—60 спор. Разрушение ооцитов устриц *O. edulis* наблюдается при большом количестве цист. Гибель

¹ Эпизоотологические данные *M. refringens* рассмотрены в разделе «Мидии».

моллюсков, вызываемая микроспоридиями *S. ovicola*, пока не установлена [238].

К паразитическим инфузориям (тип Ciliophora), встречающимся в мантийной полости или пищеварительных железах устриц, можно отнести: *Ancistrocoma* sp., *Trichodina* sp. (*O. edulis*); *Ancistrocoma* sp., *A. pelseneeri* (*C. virginica*); *Sphenophrya* sp. (*C. angulata*). Инфузории могут вызывать различные патологические нарушения в организме моллюсков. При неблагоприятных условиях, когда устрицы находятся в ослабленном состоянии, возможна их гибель за счет массового паразитирования инфузорий [220].

Паразитические копеподы (веслоногие — Copepoda) часто наблюдаются у устриц [191, 220].

Устрица-хозяин	Копеподы
<i>Ostrea edulis</i>	<i>Mytilicola intestinalis</i>
<i>O. lurida</i>	<i>M. intestinalis</i>
<i>O. tulipa</i>	<i>Lichomolgus arcanus</i> , <i>Pseudomyicola mirabilis</i>
<i>O. sp.</i>	<i>Ostrincola simplex</i> , <i>Ostrincola clavator</i>
<i>Crassostrea gigas</i>	<i>Lodiolicola bifidus</i> , <i>Mytilicola intestinalis</i> , <i>Mytilicola orientalis</i> , <i>Myicola ostrea</i>
<i>C. virginica</i>	<i>Ostrincola clavator</i> , <i>Pseudomyicola glabra</i>

В последнее время среди исследователей нет единого мнения о высокой патогенности копепод и вреде, наносимом ими устрицеводству, хотя при высокой интенсивности инвазии устриц копеподами они могут погибнуть [35]. Копеподы *Mytilicola intestinalis* и *M. orientalis*¹ обнаружены в кишечном тракте устриц *O. edulis* и *C. gigas*, выращиваемых на Атлантическом побережье Франции, прибрежных районах США и Японии. Интенсивность инвазии устриц копеподами выше в зонах с незначительным перемешиванием водных масс и высокой соленостью воды. У пораженных устриц наблюдается низкий темп роста и индекс кондиции [220].

Гельминтозы, вызываемые паразитическими червями (нематоды, трематоды, цестоды), могут вызвать гибель моллюсков. Сведения о гельминтозах ограничены. Большинство из них относится к гельминтозам, возникшим из-за паразитирования трематод (табл. 24). Среди первичнополостных червей, паразитирующих у устриц, отмечаются и отдельные виды круглых червей. В тканях устриц *C. virginica* встречаются *Angiostrongylus cantonensis*, у устриц *C. gigas* — *Enchinocephalus sinensis*. В тканях этих же моллюсков с Атлантического побережья США и Гавайских островов обнаружены личинки цестод рода *Tylocephalum* [220].

Трематодоз устриц — опасное заболевание не только для моллюсков, но и для человека. Мерцарии трематоды *Nimasthla muehlensi* (сем. Echinostomatidae) могут вызвать желудочно-кишечные расстройства при употреблении в пищу устриц, инвазированных этим сосальщиком. Церкарии и метацеркарии рода *Nimasthla* поражают гонады и печень устриц *C. virginica*, *C. gigas* и др. Личинки и партениты буцефалид

¹ Эпизоотологические данные *M. intestinalis* и *M. orientalis* рассмотрены в разделе «Мидии».

Таблица 24. Паразитические гельминты, зарегистрированные у устриц*

Устрица-хозяин	Плоские черви (Plathelminthes)			Первичнополостные (Nemathelminthes)
	Ресничные (Turbellaria)	Сосальщики (Trematoda)	Ленточные (Cestoda)	Круглые (Nematoda)
Crassostrea virginica	Stylochus ellipticus, S. oculiferus, Pseudostylochus ostreophagus, Urastoma sp.	Bucephalus cuculus, B. sp, Himasthla quissetensis, Acanthoparyphium spinulosum	Tylocephalum sp.	Angiostrongylus cantonensis
C gigas	P, ostreophagus	Proctoeces maculatus, Himasthla quissetensis	—	Enchinocephalus sinensis
Ostrea edulis	—	B. haimeanus	—	—

* Таблица составлена на основании литературных источников [35, 191, 226].

Bucephalus haimeanus, *B. longicornutus*, *B. cuculus* (сем. *Bucephalidae*) поражают гонады и гепатопанкреас устриц *O. edulis*, *O. lutheri*, *C. virginica* и др., а при массовой инвазии приводит к нарушению обменных процессов, кастрации и гибели моллюсков [214].

Перфораторы раковин устриц (водоросли, губки, полихеты, брюхоногие моллюски и др.) способны вызвать различные патологические изменения не только в раковинах, но и в мягких тканях моллюсков. Деятельность организмов-перфораторов наносит серьезный ущерб устрицеводству и не только резко снижает товарный вид моллюсков, качество мяса, но и приводит к образованию нежелательных галлов (вздутий), блистеров, борозд¹. К наиболее распространенным перфораторам раковин устриц можно отнести полихет, губок, брюхоногих моллюсков. Среди многощетинковых червей (класс *Polychaeta*) особо опасны представители рода *Polydora* (сем. *Spionidae*): *Polydora ciliata*, *P. hoplura*, *P. armata*, *P. lingi*, *P. websteri*, *P. polibranchia*, которые в зависимости от степени инвазионности моллюсков этими полихетами могут нанести существенный вред [220, 239]. О наличии полидору *P. ciliata*, наиболее массового и широко распространенного перфоратора раковин устриц, можно судить по небольшому отверстию диаметром 1,0—1,5 мм, находящемуся в вершине створок раковин.

Наиболее массовыми перфораторами раковин устриц являются и представители сем. *Clionidae* (класс *Porifera*), среди которых выделяются сверлящие губки рода *Cliona* (*C. vastifica*, *C. lobata*). Поселяясь в больших количествах на устричных банках, губки могут вызвать массовую гибель моллюсков. В Егорлыцком заливе (северо-западная часть Черного моря) около 35 % устриц *O. edulis* естественных поселений были заражены сверлящей губкой *Cliona* sp. [72]. Просверливая многочисленные отверстия (0,2—1,0 мм) в раковинах устриц, они делают створки хрупкими, легко ломающимися. Сквозные отверстия в створках раковин способствуют проникновению в мантийную полость

¹ Образование галлов у моллюсков с помощью организмов-перфораторов рассмотрено в разделе «Мидии»,

Таблица 25. Спонтанные опухоли некоторых видов устриц [160]

Вид	Локализация опухоли	Тип опухоли
<i>Crassostrea gigas</i>	Кроветворная система	Лейкемия
	Нервная система	Ганглионеврома
	Кишечник	Полип
	Нога	»
	Мантия	Соединительнотканная Мезанхиома
<i>C. commencialis</i>	Кроветворная система	Лейкемия
	Мантия	Палиллома Аденокарцинома
	»	
<i>C. virginica</i>	Кроветворная система	Ретикулосаркома
	»	»
	Мантия	лейкемия
	Жабры	Опухолевая гиперплазия Саркома
<i>Ostrea lurida</i>	Кроветворная система	Лимфосаркома
	Кишечник	Аденома
	Мантия	Мезанхиома

устриц ила, что отрицательно сказывается на жизнеспособности моллюсков и может привести к их смерти. У устриц *O. edulis* Егорлыцкого залива за счет деятельности сверлящих губок *Cliona* sp. наблюдались повреждения лигамента, сквозные отверстия раковин, снижение массы мягких тканей, что указывает не на характер отношений типа симбиоз — комменсализм, а, наоборот, на аменсализм, при котором один вид губок *C. vastifica* угнетает другой вид устриц *O. edulis*, но сам не испытывает его влияния. В качестве профилактических мер борьбы с губками-перфораторами раковин устриц *O. edulis* необходимо их на 3—4 ч изъять из воды или поместить на 10—12 мин в насыщенный раствор поваренной соли. Для предотвращения расселения губок *Cliona* sp. на устричных банках нужно постоянно проводить отбор пораженных створок моллюсков [72].

Среди брюхоногих моллюсков (класс *Gastropoda*) встречаются мелкие эктопаразитические гастроподы сем. *Piramidellidae* (*Odostomia bisutularis*, *O. eulimoides*, *O. impressa*, *O. sealaris*, *O. seminuda*), которые, прикрепляясь к раковине устриц, образуют в них полости, а затем их заселяют. Особо опасны отдельные гастроподы-перфораторы раковин сем. *Thaididae* (= *Purpuridae*). Улитки *Urosaplinx cinerea* (устричное сверло) в основном просверливают раковины молодых устриц и способны нанести значительный вред моллюскам [35].

У устриц, как и у некоторых двустворчатых моллюсков (мия, мерценария и др.), обнаружены спонтанные опухоли (табл. 25). Большинство опухолей относится к доброкачественным, но у некоторых устриц наблюдались и злокачественные, которые вызвали гибель моллюсков. Окончательные причины возникновения опухолей у устриц не выявлены. Повышенное образование опухолей наблюдается в районах с уве-

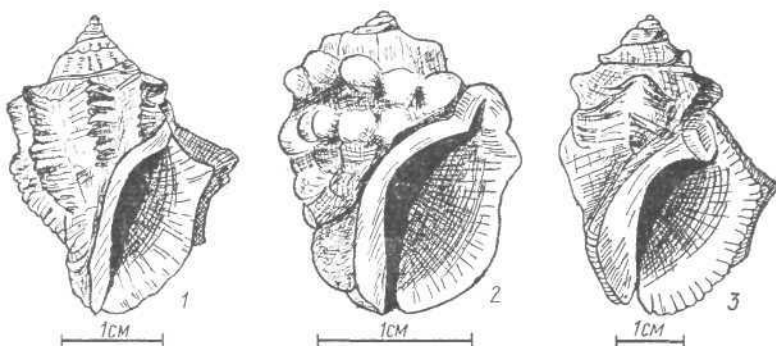


Рис. 28. Гастроподы (род *Thais*) — наиболее опасные враги устриц *Crassostrea tulipa* в бухте Табунсу (окр. г. Конакри, Гвинея):

1 — *Thais forberi*, 2 — *T. callifera*, 3 — *T. haemastoma*. Рисунок В. И. Холодова

личным содержанием канцерогенных соединений (пестициды, ароматические амины, алифатические и ароматические углеводороды и др.) и наглядно показывает, что выращивание устриц необходимо проводить в акваториях, не подверженных сбросам нефтяных и канцерогенных соединений [160].

Врагами устриц являются многие животные, среди которых особенно выделяются рыбы, брюхоногие моллюски, морские звезды, крабы. Отдельные виды рыб (*Mutis macrocephalus*, *Pargus pargus*, *Pogonias cromis* и др.), брюхоногих моллюсков (*Tritonalia japonica*, *Boreotrophon candelabrum*, *Nucella heyseana*, *Murex erinaceus*, *Thais* sp., *Rapana venosa*, *R. thomasiana*, *R. t. thomasiana* (= *R. bezoar*) и др.), морские звезды (*Patiria pectinifera*, *Asterias amurensis*, *A. rosberi*, *A. rubens*, *Pissaster ochraceus* и др.), крабы (*Carcinus maenas*, *Cancer magister*, *C. irroratus*, *Panopeus herbstii* и др.) способны нанести значительный вред устрицам.

Для устриц *C. gigas* залива Петра Великого (Японское море) серьезную опасность представляют брюхоногие моллюски *T. japonica*, *B. candelabrum*, *R. venosa*, *N. heyseana*, которые поедают молодь моллюсков, находящуюся на грунте. На устричных коллекторах, расположенных в толще воды, гастроподы не встречаются. Врагами мангровой устрицы (*Crassostrea tulipa*) являются и гастроподы рода *Thais* (*T. forberi*, *T. callifera*, *T. haemastoma*), которые уничтожают выращиваемых моллюсков в бухте Табунсу (окрестность г. Конакри, Гвинея; рис. 28).

Особый вред устрицам *O. edulis* Черного моря наносят случайно завезенные улитки *R. t. thomasiana* (= *R. bezoar*), которые радулой проделывают отверстия у краев раковин устриц и вводят внутрь моллюсков секрет слюнных желез, а затем своими хоботками высасывают тело устриц. В настоящее время *R. t. thomasiana* практически полностью расселилась в прибрежных акваториях Черного моря и является одним из самых опасных врагов устриц. При выращивании моллюсков на коллекторах, установленных в толще воды, встречаемость рапаны единична по сравнению с гастроподами, находящимися на грунте.

Пелагические личинки звезд *A. amurensis*, *P. pectinifera*, оседая на устричные коллекторы, интенсивно растут. Опережая в росте молодь устриц, звезды начинают их поедать. В годы, когда наблюдается массовое размножение звезд, резко возрастает отход выращиваемых моллюсков на коллекторах. Для уменьшения пресса хищников, звезд необходимо отлавливать (собирать) и производить периодическую чистку коллекторов и выростных садков, устанавливая выростные устричные устройства в хорошо прогреваемых бухтах с колебаниями солености от 20 до 30 ‰ [122, 124]. Для борьбы со звездами *A. gosberi* (при дорасщивании устриц *S. virginica*) на грунте огороженных участков пролива Лонг-Айленд 2 раза в год используют негашеную известь (1,6—2,2 т·га⁻¹ дна), что резко снижает их численность [224]. Крабы *S. maenas*, *P. herbstii* приносят значительно меньший вред устрицам, чем брюхоногие моллюски и звезды.

Единые меры борьбы с болезнями, паразитами, врагами всех устриц отсутствуют. Для каждого вида моллюска существуют или должны быть разработаны специфические методы и способы борьбы, позволяющие сохранить естественные популяции моллюсков. При биотехнических разработках выращивания устриц необходимо строго придерживаться методов профилактики, лечения, способов борьбы с возбудителями инфекционных и инвазионных заболеваний моллюсков, с их паразитами и врагами. Нужен постоянный контроль товарной устричной продукции.

Культивирование. В настоящее время количество выращиваемых беспозвоночных в мире возросло главным образом за счет культивирования устриц, являющихся основными объектами промышленного выращивания двустворчатых моллюсков (класс Bivalvia). Мировое потребление устриц превысило 800 тыс. т, из которых около 95 % товарных моллюсков получают за счет искусственного разведения и выращивания. На долю стран, занимающихся культивированием устриц, приходится (тыс. т): США — 250—300, Япония — 200—250, Южная Корея — 90—100, Франция — 50—70, о. Тайвань — 13—15, Новая Зеландия и Австралия — 10—15, Югославия — 8—10, Канада — 4—5, Португалия и Испания — 2—5. При крупномасштабном выращивании моллюсков предпочтение отдается устрицам сем. Crassostreidae, среди которых выделяются устрицы гигантская — *S. gigas* (350—400 тыс. т), американская — *S. virginica* (300—350 тыс. т), португальская — *S. apiculata* (60—70 тыс. т), сиднейская скальная, или австралийская — *S. commercialis* (10—15 тыс. т). Представителей сем. Ostreidae выращивают в значительно меньших масштабах. В основном культивируют европейскую плоскую устрицу *O. edulis* (25—30 тыс. т) [82, 113, 248].

Крупномасштабное культивирование устриц во многих странах мира связано с многовековым опытом выращивания моллюсков в Японии, Китае, Франции, в ряде стран юго-восточной Азии и бурным развитием прогрессивных методов культивирования устриц в США, где используются современные биотехнические достижения и различные дополнительные способы получения товарных устриц. На тихоокеанское побережье США и Канады в массовых количествах заводится молодь ги-

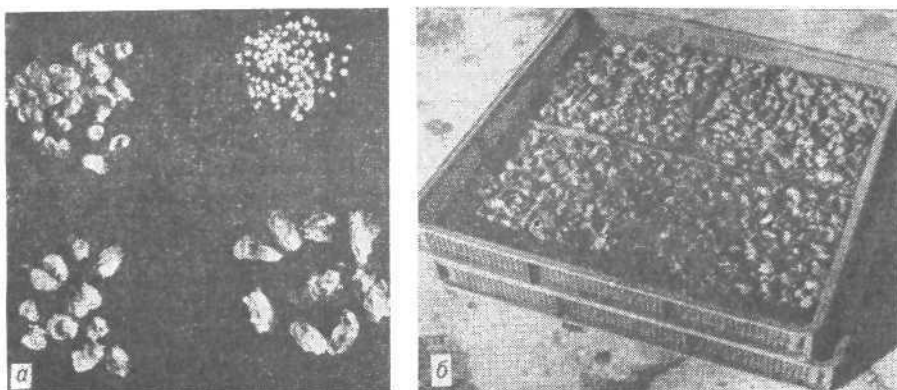


Рис. 29. Молодь гигантской устрицы *Crassostrea gigas* [202]:

а — особи размером 5, 10, 15, 25 мм, *б* — молодь, предназначенная для продажи в пластмассовых лотках

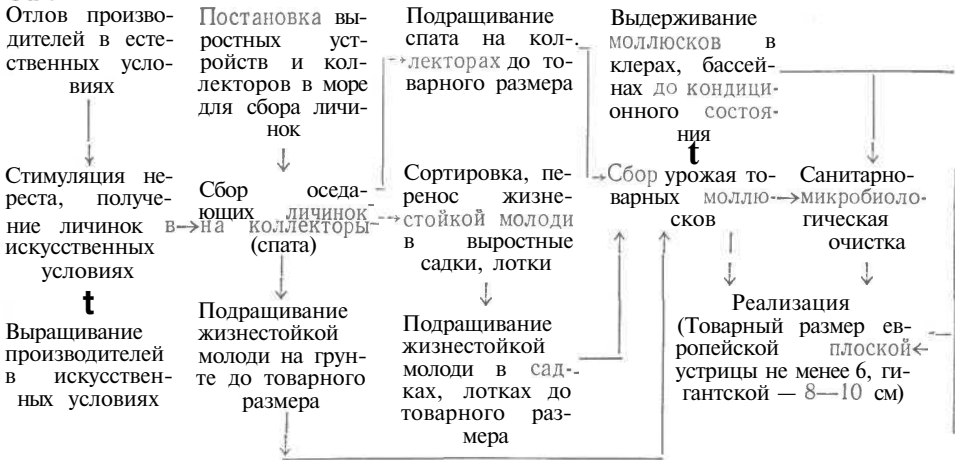
гигантской устрицы из Японии, которая хорошо растет и достигает товарных размеров (рис. 29).

Промышленное выращивание устриц осуществляется в полуциклических и полноциклических хозяйствах. В первых хозяйствах собранную молодь из естественной среды подращивают до товарных размеров в искусственных или естественных условиях; во вторых — производителей моллюсков и их потомство получают и выращивают в искусственных условиях. В настоящее время в мировом устрицеводстве преобладает полуциклический тип хозяйств, но в последние годы число устричных хозяйств полноциклического типа увеличивается (особенно в США).

Биотехника выращивания устриц в хозяйствах полуциклического типа проходит по следующим направлениям: сбор личинок устриц на искусственные субстраты (коллекторы) в естественных условиях; подращивание молоди в естественных или искусственных условиях до товарных размеров; сбор товарных моллюсков; выдерживание устриц до кондиционного состояния; очистка и реализация товарных особей. На схеме 2 приведена последовательность биотехнического процесса товарного выращивания устриц.

Выращивание устриц осуществляется на грунте (дно) и в толще воды. Выращивание моллюсков на грунте (устричные парки) менее оправдано, поскольку устрицы меньше обеспечены кормом, больше засоряются песком, илом, донными осадками и взвесями. Они больше подвержены прессу паразитов и хищников. Продуктивность устричных хозяйств в условиях выращивания моллюсков на грунте, низкая (не более $10 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ устриц в створках). На устричных парках Северной Бретани (Франция) средняя годовая продукция европейской плоской устрицы составляет $1,7 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, португальской устрицы — $7,5 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ (в створках) [3]. Процесс выращивания устриц на дне в прилово-отливной зоне сложен и требует тщательного ухода за выростными участками (парками). Необходимо постоянно отбирать хищников во время

Схема 2



отлифов, равномерно распределять выращиваемую молодь по дну парков, по мере ее подращивания производить пересадку молодых устриц на более глубокие участки, где лучше условия роста моллюсков. Устриц товарного размера необходимо вновь отсаживать на мелководье, где они окончательно приобретают товарный кондиционный вид для реализации в сыром виде.

Более прогрессивен способ выращивания устриц в толще воды. У моллюсков наблюдается более высокий темп роста по сравнению с устрицами, выращиваемыми на грунте, уменьшается пресс паразитов и хищников. В организме устриц значительно снижается содержание различных нежелательных частичек (жемчужин). Выращивание устриц в толще воды широко распространено во многих странах мира и по своим масштабам значительно превосходит донное выращивание моллюсков [148].

При выборе культивируемого вида предпочтение отдается моллюскам, обладающим высокими темпами роста и потенциальной продуктивностью, ценными пищевыми качествами, а также способностью переносить резкие колебания выростной среды (температура, соленость, содержание растворенного кислорода в воде и др.). Важно, чтобы отбираемый для выращивания вид пользовался рыночным спросом и имел национальные традиции культивирования.

При организации устричных хозяйств полуциклического типа особенно тщательно нужно относиться к выбору районов выращивания. Выростной участок не должен содержать токсичных веществ, быть чистым в санитарно-микробиологическом отношении, его гидрологические и гидрохимические режимы не должны отличаться от условий обитания устриц естественных поселений. Важно, если сбор личинок и их подращивание ведется на одних и тех же субстратах, чтобы в выростной зоне было достаточное количество пищи и оседающих личинок. Желательно приблизить места выращивания моллюсков к устричным бан-

кам. Следует учитывать защищенность участка от ветров, волновой деятельности и сбросов промышленных и бытовых стоков. При выборе выростной зоны необходимо предусматривать и возможный пресс хищников, особенно морских звезд, брюхоногих моллюсков и крабов.

Для сбора личинок в толще воды используют различные субстраты (камни, бамбуковые палки и шесты, ветки, колья и др.), которые в естественных условиях служат местом дальнейшей жизни моллюсков (молодь устриц, в отличие от молоди мидий, не отделяется от субстрата). В устрицеводстве искусственные субстраты (коллекторы) делят на традиционные (створки, шесты, колья и др.) и изготовленные из современных материалов (черепичные плитки, пластмассовые пластины, покрытые специальными составами, сетчатые цилиндры и др.). Традиционные устричные коллекторы представляют простую конструкцию из проволоки или шнура с нанизанными створками устриц, гребешков, мидий и других моллюсков. Длина коллекторов варьирует от 1,5 до 12 м. Между створками моллюсков устанавливаются деревянные, бамбуковые или пластмассовые вставки.

Коллектор для сбора устриц *S. gigas* в заливах Петра Великого и Посет (Японское море) представляет гирлянду длиной 1,5—2,5 м, состоящую из нанизанных на капроновую веревку створок раковин гребешков или устриц. Раковины разделены пенопластовыми вставками высотой 2—3 см. По мере роста устриц на коллекторах (после сбора спата) вставки заменяются на более крупные (до 20 см). Подобный тип устричного коллектора применялся для сбора молоди на Черном море, только вместо створок гребешков использовали створки мидий и устриц. В последнее время створки моллюсков заменяют черепичными пластинками диаметром 8—10 см. Еще более простые коллекторы применяются в странах юго-восточной Азии, Центральной Америки и Африки. Используются деревянные колья, бамбуковые и твердой древесины шесты, ветки, различные створки моллюсков, размещаемые в толще воды или на грунте.

При крупномасштабном выращивании устриц требуются новые типы коллекторов, изготавливаемые из современных материалов. Во Франции, и в США в качестве устричных коллекторов используются керамические плитки, собранные в специальные блоки, пластмассовые плитки, покрытые специальными растворами, цилиндрические сетные устройства, обработанные углекислым кальцием и многие разнообразные конструкции с саморазрушением пластин после определенного срока нахождения в воде, что облегчает снятие подросшей устричной молоди [151].

Для размещения коллекторов в толще воды применяют различные приспособления: плоты, стеллажи, гундеры, контейнеры, рамы и другие выростные устройства. В зависимости от типа конструкции, способы выращивания устриц можно разделить на плотовый, ярусный, стеллажный, лотковый, донный, что позволяет получать различные величины товарной продукции (табл. 26).

В Японии имеются устричные хозяйства с одно- и двухгодичным оборотом. При длительном (двухгодичном) выращивании устриц *S. gigas* получают стандартных крупных моллюсков (размер свыше 10 см),

Таблица 26. Продукция устриц при разных способах выращивания (чистая масса мяса) [183].

Вид	Способ выращивания	Ежегодная продукция, т/га	Страна
<i>Crassostrea gigas</i>	Ярусными рядами	26,0	Япония (Внутреннее море)
	На плотках	20,0	Япония (юг)
C. commercialis	То же	1,0	Япония (север)
	В лотках	5,4	Австралия
C. rhizophorae	На стеллажах	2,0	То же
	На экспериментальных	6,6	Куба
C. angulata	плотках		
	На грунте с интенсивным ведением выращивания	5,0 *	Франция
C. virginica	На грунте (государственных участках)	0,01—0,1	США (Атлантическое побережье)
<i>Ostrea edulis</i>	На грунте	0,25	Франция

* Планируемая продукция при использовании новых методов.

среди которых отдельные партии устриц, предназначенные на экспорт, подращивают в специальных выростных садках. Количество устриц, оставленных на второй год доращивания, невелико (3—10 %). Сочетание многих сезонных способов выращивания устриц *C. gigas* в Японии позволяет собирать молодь в одних районах, а подращивать ее до товарного размера (8—10 см) в других, а также круглогодично иметь товарную устричную продукцию.

Наиболее распространенными выростными устройствами во многих странах юго-восточной Азии (Япония, КНДР, Вьетнам и др.) являются плоты. По типу конструкций они могут быть подвижными (устанавливаются на глубоких местах водоемов, независимо от рельефа дна), неподвижными (размещаются в неглубоких водоемах, в основном в поверхностных водах, с незначительными колебаниями приливов и небольшим наклоном дна) [151].

В 50—70-е годы в Японии использовали плоты размером 16x25 м, изготовленные из бамбука и поддерживающиеся на плаву за счет полых цилиндров, бочек или пенопластовых наплавов. Сейчас наиболее распространенными являются плоты размером 9,1x18,2 и 5,4x9,0 м. Плоты устанавливают рядами (до 10 шт.) на расстоянии 1,6—3,0 м и связывают, а затем крепят оттяжками к донным якорям. В префектуре Хиросима (Внутреннее море) с плота размером 9,1x18,2 м средний выход товарных устриц с одного коллектора достигает 4,87 кг; а с плота размером 5,4x9,0 м в префектуре Мияге (северная часть Тихоокеанского побережья Японии) — 2,5 кг мягких тканей (мяса) [221]. Расхождение в продуктивности устричных коллекторов, видимо, связано не с размерами плотов, а с длиной используемых коллекторов. При выращивании устриц в Великобритании (*O. edulis*) и США (*C. virginica*) используют плоты более штормоустойчивых конструкций, где применяются стальные каркасы и деревянные балки.

Специалистами научно-технического объединения промысловства Дальневосточного филиала Минрыбхоза СССР разработана установка для выращивания устриц *S. gigas*. Она представляет собой плот размером $7,2 \times 3,2$ м, состоящий из стального каркаса и четырех выростных секций. На поверхности воды плот поддерживают 16 плавучестей. На осенне-зимний период его можно приглублять на 2—3 м от поверхности воды. Плот закрепляется оттяжками к бетонным якорям, размещенным на грунте. На 20 перекладинах плота подвешивается 140 устричных коллекторов. На плоту может быть выращено 1,5 т устриц товарного размера (масса 60 г) [100, 151].

Ярусные линии, предназначенные для выращивания устриц в Японии, представляют систему плавучестей, скрепленных канатами (длина до 75 м). Концы линий закрепляют оттяжками к донным грузам. Плавучести располагают на расстоянии 8 м, но по мере роста моллюсков оно сокращается до 3 м за счет подвязки дополнительных наплавов. Коллекторы подвешивают к канатам на расстоянии 0,3 м. Коллектор изготовлен из гальванической проволоки, на которую через 0,2—0,3 м вставляются пластмассовые или бамбуковые трубочки, а на них одеваются створки гребешков. Длина коллектора 5—8 м, но в зависимости от глубины размещения линий она может меняться.

Стеллажи, используемые для выращивания устриц, образуют ряд параллельных столбов, на которых крепят деревянные стойки или жерди. На них размещают устричные коллекторы в вертикальном или горизонтальном положениях. В разных странах конструкции стеллажей неодинаковы. В Японии стеллажи изготавливают из деревянных или бамбуковых стоек размером $5,0 \times 2,0$ м. На высоте 1,5—2,0 м от дна к верхним горизонтальным стойкам крепятся 1-метровые или 1,5-метровые коллекторы (при вертикальном подвешивании), состоящие из гальванической проволоки, створок гребешков и пенопластовых трубочек (вставок), отделяющих друг от друга створки (расстояние 15 см).

Для выращивания устрицы *O. edulis* в заливе Помер (Югославия) используют стойки *m*-образной конструкции, изготовленные из деревянных столбов. Колья забивают в грунт, а их концы выступают над поверхностью воды на 1 м. От крайних столбов каждого ряда конструкции под углом 30° отходят дополнительные крепежные кольца. К концам выступающих кольев крепят жерди, от которых свисают в воду устричные коллекторы [151, 224].

Выращивание устриц *S. commercialis* в Австралии производится на деревянных шестах, которые используют в качестве коллектора. Шесты с молодью устриц размещают в горизонтальном положении на стойках, установленных параллельными рядами. Расстояние между рядами стоек 15 м. На западном побережье Франции устрицу *S. angulata* выращивают на металлических стойках. Устриц *O. edulis* выращивают в Великобритании в контейнерах, установленных на дне. Контейнер состоит из 4 стальных рам, в которые вставляются 40 лотков с молодью устриц. В северо-западной части Черного моря для выращивания устриц *O. edulis* также использовали металлические контейнеры (2,1x1,0x1,0 м), покрытые защитной краской и содержащие по

3 устричных садка размером $1,0 \times 1,0$ м, расположенные на расстоянии 0,5 м [72, 151].

В настоящее время в СССР разработан способ промышленного выращивания гигантской устрицы (*S. gigas*) в толще воды. Биотехника культивирования устриц предусматривает ряд последовательных этапов: подготовка установки для сбора личинок устриц и выставление ее в море (апрель—июнь), сбор и подращивание осевших личинок на коллекторы (спата) в июле—октябре; зимнее содержание (ноябрь—апрель); выращивание товарных устриц (май—октябрь); сбор товарных устриц (октябрь—май) [124, 154]. Сбор личинок *S. gigas* производится на коллекторы (длина 1,5—2,5 м), опускаемые в толщу воды на глубину 0,5—3,0 м от поверхности. Расстояние между коллекторами 0,5—0,8 м (из расчета 4—5 коллекторов на 1 м² водной поверхности). Оптимальная плотность осевших личинок устриц на одну створку гребешка коллектора — 50—70 экз. При большей плотности оседания необходимо производить прореживание коллекторов. Оптимальная плотность подрощенного спата размером 1—2 см к концу августа — 20—30 экз.

Смертность спата зависит от условий выростной среды и может превышать 50 %. К концу октября спат устриц достигает средних размеров 3—7 см и массы до 50 г. В начале ноября (при температуре воды 7—8 °С) выростные установки с сеголетками устриц притапливают на глубину 1—2 м от поверхности воды. В этот период моллюски не растут. В конце апреля—начале мая установки поднимают в поверхностный слой. Коллекторы размещают более редко для улучшения трофических условий перезимовавшим моллюскам. При необходимости годовиков устриц транспортируют в районы с более богатой пищей. Наиболее интенсивный рост годовиков устриц наблюдается в мае. В июле—августе (период нереста моллюсков) темп роста снижается, наблюдается повышенная смертность моллюсков. Отход двухлеток за летний период (к концу сентября) достигает 20%. Во время нагуливания (сентябрь—октябрь) у двухлеток наблюдается резкое увеличение массы тканей (1,5—2,0 раза). Сбор урожая *S. gigas* происходит с конца октября до конца мая следующего года, через 15—22 мес выращивания от момента оседания личинок на коллекторы. Размеры товарных устриц 12—15 см, масса 100—200 г. Выход сырого мяса (мягкие ткани) — 15—18%. Масса одной гирлянды длиной 1 м в среднем составляет 20—30 кг (80—150 шт. товарных устриц) [124].

Выращивание устриц в хозяйствах полуциклического типа носит экстенсивный характер, поскольку сбор личинок на субстраты происходит в естественных условиях. Личинкам устриц, как и личинкам многих видов двустворчатых моллюсков, свойственна межгодовая изменчивость численности и выживаемости. В отдельные годы в заливе Посьета (Японское море) при высокой численности личинок устриц *S. gigas* в планктоне их оседания на коллекторы не наблюдалось [15]. Если учесть, что на устричные коллекторы еще оседают личинки морских звезд и по мере роста они уничтожают молодь устриц, то нестабильность естественного сбора устричной молоди может сорвать работу

устричного хозяйства. Одним из решений постоянного обеспечения промышленных хозяйств молодь является ее получение в искусственных условиях.

Молодь получают в специальных питомниках или в цехах искусственного разведения при промышленных хозяйствах за счет стимулирования созревания гонад и нереста или искусственного оплодотворения производителей моллюсков. Для стимулирования нереста устриц используют физические, химические и биологические методы. К физическим методам относят температурную, электрическую и механическую стимуляцию; к химическим — внесение химических препаратов, изменение рН среды; к биологическим — добавление гонад или суспензий зрелых половых продуктов [151]. Наиболее распространена температурная стимуляция. Постепенное повышение температуры воды (до 18—21 °С) или снижение (до 5 °С) ускоряет или задерживает нерест устриц *O. edulis*. При температуре 18 °С развитие устриц от эмбриона до личинки велигер происходит за 10 сут, при увеличении температуры воды до 20,3 °С — за 7 сут, при 21,5 °С — за 6 сут. Производители устриц *O. edulis*, выдержанные при температуре воды 5 °С в течение 16 сут, сохраняют способность к нересту. Их содержание в течение 2,5 мес при этой же температуре не вызывает дегенерацию сформированных ооцитов [103].

В 1983 г. в результате температурной стимуляции созревания гонад и нереста устриц *O. edulis*, взятых на природных банках кавказского побережья Черного моря, было получено 30 млн личинок-велигеров. Личинок выращивали в бетонных бассейнах (объем 200 м³) и пластмассовых рыбоводных лотках (объем 4 м³). Начальная концентрация велигеров колебалась от 60 до 340 тыс. экз. на 1 м³ воды. В процессе развития стадии великонхи достигло от 15 до 66 % личинок, а выход спата (прикрепившаяся молодь на субстрате) составил 6,1—11,0 %. При температуре воды 21—25 °С развитие плавающих личинок до завершения метаморфоза длится 12—18 сут. В дальнейшем устричный спат подращивается в бассейнах с проточной морской водой (18 ‰). Процесс выращивания личинок и спата устриц *O. edulis* в бассейнах (до переноса выращивания в море) в среднем длится около 1 мес. В условиях устричного хозяйства в районе мыса Большой Утриш (около г. Анапы, Черное море) за сезон можно получать до трех партий молоди: апрель — май, май — июнь, июнь — июль, или 1,5 млн сеголетков устриц *O. edulis* за один цикл [104].

Для промышленного выращивания молоди устриц в искусственных условиях прежде всего требуются водорослевые корма. В устричных хозяйствах Великобритании, выращивающих молодь *O. edulis* в искусственных условиях, используются водоросли, представленные на рис. 30.

По мере развития личинок необходим тщательный контроль их размера, чтобы исключить аномальные явления их дальнейшего роста (табл. 27). Данные таблицы показывают, что размеры личинок на разных стадиях развития не отличаются от подобных показателей личи-

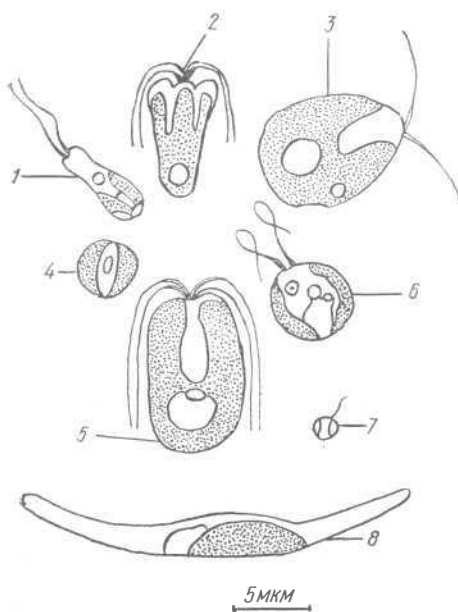


Рис. 30. Водоросли, используемые для культивирования устриц [267]:

1 — *Isochrysis galbana*, 2 — *Pyramimonas grossii*, 3 — *Dunaliella tertiolecta*, 4 — *Chlorocystis stigmatophora*, 5 — *Tetraselmis suecica*, 6 — *Dicrateria inornata*, 7 — *Micromonas pusilla*, 8 — *Phaeodactylum tricornutum* (хроматофоры показаны затемненно)

женных сетками от хищников, или размещают в деревянных или пластмассовых лотках в специальных бассейнах. Специфический вкус мягких тканей (мяса) устриц достигается кормлением их определенными видами водорослей. Мягкие ткани (мясо) устриц приобретают голубой цвет, если кормить их диатомовой водорослью *Navicula fusiformis ostrearia*.

Особое значение в биотехнике выращивания устриц занимает их очистка. Моллюски, фильтруя воду, могут накапливать в организме токсичные вещества, вызывающие различные отравления. Очистка устриц стала обязательным этапом работы хозяйства полуциклического типа. При выращивании моллюсков наблюдаются случаи загрязнения выростных акваторий (сброс бытовых и сточных вод, аварии нефтетанкеров и др.), и если учесть, что определенная часть товарных устриц употребляется в пищу в сыром (живом) виде без термической обработки, то есть определенная вероятность отравления ими людей. Устрицы, как и другие двусторчатые моллюски, способны аккумулировать значительное число патогенных микроорганизмов или химических загрязнений, что резко снижает их качество, приводит к гибели самих МОЛЛЮСКОВ.

Для очистки устриц используются очистительные (санитарные)

нок устриц, развивающихся в естественной среде обитания (см. табл. 20).

Видимо, при создании устричных хозяйств необходимо предусматривать содержание производителей устриц в искусственных условиях, стимуляцию их нереста, получение личинок и дальнейшее их подращивание в специальных бассейнах или емкостях, выращивание жизнестойкой молоди на коллекторах в естественных условиях до товарного размера, придание товарным моллюскам кондиционных качеств, проведение их очистки и подготовки к реализации. Подобный способ выращивания товарных устриц, возможно, окажется приемлемым для промышленных устричных хозяйств.

В странах (Франция, США, Япония и др.), где устрицы пользуются повышенным спросом, выполняется дополнительный комплекс работ по приданию моллюскам кондиционных качеств. Товарных устриц содержат на чистом дне специальных парков (клеры), отгоро-

Таблица 27. Размеры личинок устриц при температуре воды 24—24,5 °С в зависимости от стадии развития [104]

Стадия развития	Размер створок, мкм			Продолжительность, стадии сут
	средний	максимальный	минимальный	
<i>Ostrea edulis</i>				
Ранний велигер (продиссоконх I)	153	165	150	5
	172,2	180	165	
Переходная (продиссоконх II)	190,5	210	180	4
	216,9	232,5	210	
Великонхи	218,4	240	195	3
	259,0	285	240	
Педивелигер	283,4	300	270	4
	319,3	330	300	
<i>Crassostrea gigas</i>				
Трохофора	55	57,5	51	1
	79,0	97,5	52,5	
Велигер	86,4	112	57,5	2
	130,7	142,5	120,5	
Переходная	138,8	150	135	6
	198,0	225	180	
Великонхи	190,2	217	180	2
	297,2	322,5	255	
Педивелигер	308,6	337,5	270	7

Примечание. Над чертой высота; под чертой — длина.

бассейны. В странах, где осуществляется крупномасштабное выращивание устриц (США, Франция, Япония), работают очистительные заводы. Процесс очистки устриц осуществляется за счет хлорирования (ограничено), озонирования, облучения ультрафиолетом воды. Продолжительность нахождения устриц в очистительных бассейнах зависит от частоты смены воды, способов ее обработки, степени загрязненности моллюсков. Вода, используемая для очистки устриц, должна соответствовать определенным требованиям. Она должна содержать не более 1×10^3 кл. · дм⁻³ бактерий группы кишечной палочки и не более 1×10^4 кл. · см⁻³ мезофильных аэробных и факультативно-анаэробных микроорганизмов. Соленость и температура воды должны соответствовать оптимальным параметрам естественного обитания устриц. Нарушение этих показателей отрицательно влияет на физиологическое состояние моллюсков и снижает эффективность процесса очистки. Количество кислорода, растворенного в морской воде, используемой для очистки, должно быть не менее 5 мг · л⁻¹. Скорость потока морской воды регулируют из расчета 2—3 л · мин⁻¹ на 15—20 кг моллюсков (при работе бактерицидной установки). В очистительных системах с

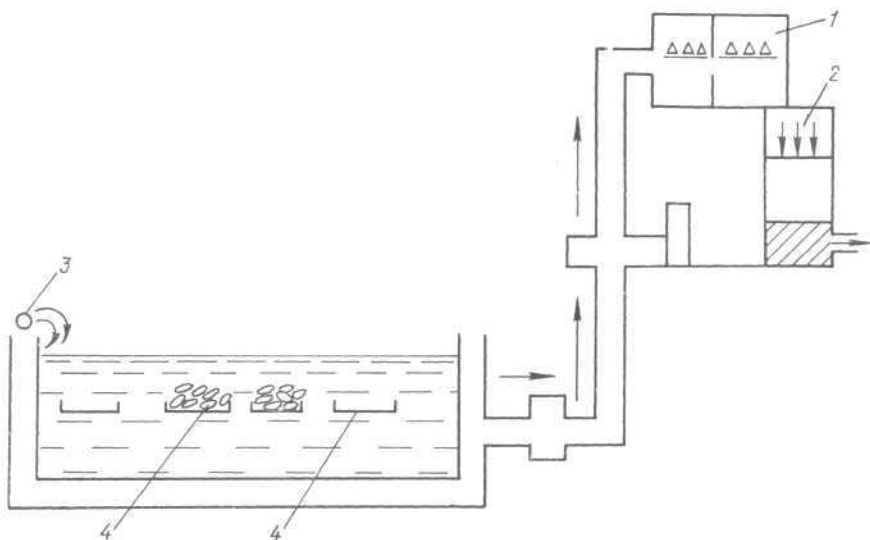


Рис. 31. Схема очистительного устричного танка с рециркуляционной системой водо> подачи [208]:

1— ультрафиолетовая установка, 2— водный танк, 3— насосная труба, 4— сетчатое приспособление для укладки устриц. Стрелками показано направление движения воды

замкнутой системой водоподачи смену воды производят через 14 сут зимой и 5—7 сут —летом [121].

Очистка устриц осуществляется проточной и рециркуляционной очистительными системами. Проточная система состоит из водозабора, ультрафиолетовой установки, очистительной емкости для моллюсков и предназначена для обработки незначительного количества устриц. При использовании проточной системы отпадает необходимость в дополнительной аэрации воды, оборудование располагается более компактно. В рециркуляционной системе предусматриваются водозабор, емкость отстойника, ультрафиолетовый облучатель или сосуд, наполненный дезинфицирующим средством, аэратор, один или несколько бассейнов для выдерживания моллюсков и соединительные трубопроводы. Циркуляция морской воды между стерилизующими устройствами (бактерицидная лампа, дезинфицирующая емкость и др.) и очистительным резервуаром осуществляется насосами [121]. Упрощенная схема рециркуляционной системы очистки устриц представлена на рис. 31. Объем очистительного резервуара более 12 м^3 ($6,0 \times 3,0 \times 0,7$). Мощность очистительной емкости 5000 шт. устриц в день [208].

Очистку моллюсков можно проводить непосредственно на береговой базе устричного хозяйства с помощью очистительного устройства, использующего воду выростной акватории [245]. Устройство представляет систему с проточной водой, которая накачивается насосом в бассейн с ультрафиолетовой установкой. Пройдя стерилизатор, вода через систему труб четырехгранной формы поступает в бассейн с загрязнен-

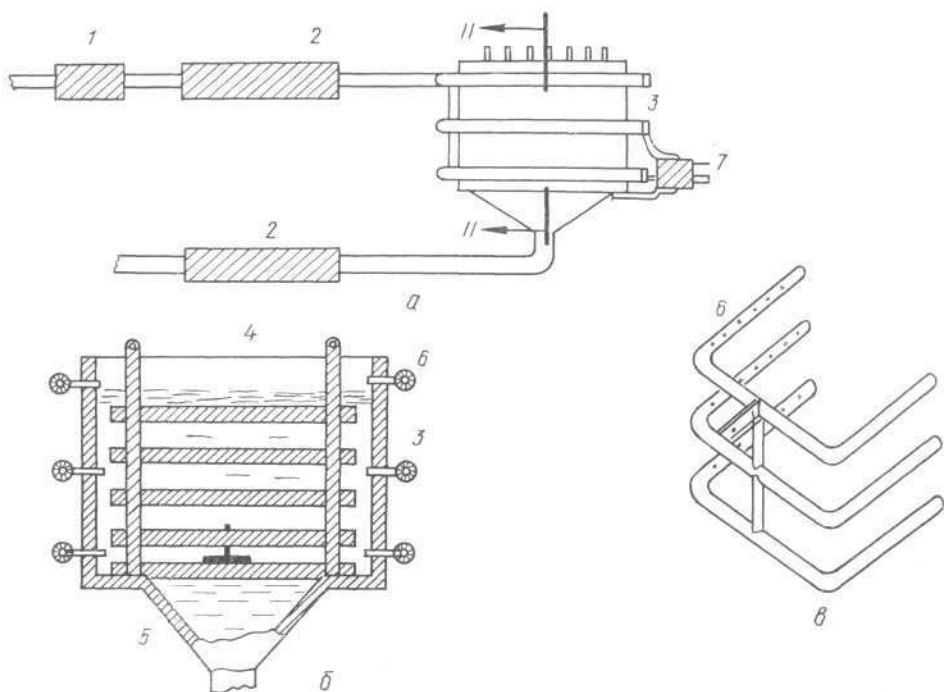


Рис. 32. Устройство для очистки устриц [245]:

а — общий вид, *б* — участок устройства системы очистки по линии //—//, *в* — система труб для подачи воды; 1 — насос, 2 — стерилизатор, 3 — бассейн, 4 — полка для устриц, 5 — мотор с лопастями, 6 — система труб, 7 — дополнительное устройство для отстоя и выхода воды

ными устрицами, размещенными на подвесных полках. В бассейне имеется дополнительное приспособление для отстоя, выхода и перемешивания воды, связанное с мотором и лопастями. Стерильная вода проходит через фильтрационную систему устриц и уходит через дно бассейна во второй стерилизатор, где очищается, а затем возвращается в водоем (рис. 32). Использование различных способов очистки устриц позволяет расширить районы их выращивания, а главное; исключить возможность заболеваний людей, употребляющих устриц. Создание крупномасштабных устричных хозяйств в стране, в первую очередь на Дальнем Востоке и Черном море, позволит дополнительно получать высокоценную пищевую продукцию.

Хозяйственное значение. В 1895 г. в России (г. Севастополь) начало работать первое промышленное устричное хозяйство и через год оно вырастило 0,8 млн шт. устричной молоди, но из-за сильных штормов устрицы погибли. Позднее в стране работало еще пять устричных хозяйств, однако они прекратили свою деятельность к 1914 г. В 1929 г. одно из них было восстановлено [51]. В 1972—1975 гг. на Кинбурнской косе Егорлыцкого залива (северо-западная часть Черного моря) Министерством рыбного хозяйства СССР было построено промышленное

Таблица 28. Технохимические показатели устриц *Ostrea edulis* в Егорлыцком заливе в середине декабря [72]

Показатель	Устрицы	
	естественных поселений	выращиваемые (экспериментальные садки)
Средняя масса 1 экз., г	40,0	41,6
Масса мягких тканей (мяса), % общей массы	17,5	17,0
Отношение массы створок к общей массе устриц, %	76,5	72,0
Межстворчатая жидкость и потери при разделке, %	6,0	11,0
Содержание в мягких тканях (мясе), % массы тела		
влаги	81,2	80,7
белков	7,1	7,4
жира	1,3	1,2
минеральных веществ	1,2	1,2
углеводов и других веществ	9,2	9,5
Калорийность 100 г мягких тканей (мяса), условно, ккал	79,0	80,0
Общее содержание летучих оснований, % азота	16,7	16,7
В том числе:		
аммиака	16,2	16,2
триметиламина	0,5	0,5
Титруемая кислотность мягких тканей (мяса), % уксусной кислоты	0,35	0,35
Водоудерживающая способность мягких тканей		
% связанной воды	61,9	61,9
буферность, град	82,0	99,0
Нежность мягких тканей (мяса) по пресметоду	4787	4280

устричное хозяйство бассейно-садкового типа. В биотехническом процессе работы хозяйства предусматривался сбор личинок устриц на коллекторы, но в связи с резким снижением естественных поселений моллюсков в северо-западной части Черного моря (более 15 раз) работа хозяйства стала невозможной [73]. В настоящее время в районе мыса Большой Утриш (Кавказское побережье Черного моря), бухте Ласпи (южная часть Крыма), заливах Посыета, Петра Великого (Японское море) производятся работы по опытному выращиванию устриц *O. edulis*, *S. gigas*.

На мировом рынке устрицы употребляются в живом (сыром), консервированном, сушеном видах. По питательной ценности устрицы принадлежат к деликатесным продуктам. В них находится значительное количество белков, углеводов, липидов, микроэлементов. Так, в мягких тканях *S. gigas* содержатся следующие микроэлементы (мг%): Ca — 60—350, P — 100—420, Fe — 2,8—8,8, Cu — 1,2—15,0, Zn — 2,5—34,5, Mg — 0,12—12,3, Co — $1,5 \cdot 10^{-2}$, J — 0,03—0,12 и витамины (мг%): B₁ — 60—140, B₂ — 10—290, B₁₂ — 0,0012, C — 15—22, провитамины D₃ — 5—6¹ [48]. Мясо устриц легко усваивается организмом (табл. 28).

¹ Для провитамина D₃ данные приведены в процентах общего количества стероидов.

Таблица 29. Аминокислотный состав органов устриц *Ostrea edulis* [61], % сырой массы

Аминокислота	Мантия	Печень	Мыску- лы-замы- катели	Гонады	Жабры	Мантия	Печень	Мыску- лы-замы- катели	Гонады	Же брз
	Свободные					Связанные				
Цистин + цистеин	0,014	0,021	0,012	0,012	0,007	0,360	0,280	0,265	0,245	0,330
Лизин	0,032	0,018	0,035	0,023	0,009	0,280	0,200	0,420	0,225	0,207
Гистидин	0,006	0,004	0,019	0,003	0,003	0,097	0,265	0,206	0,229	0,082
Аргинин	0,049	0,049	0,057	0,49	0,014	0,270	0,230	0,400	0,212	0,230
Аспарагиновая к-та	0,009	0,063	0,005	0,062	0,007	0,750	0,286	0,812	0,286	0,412
Серин	0,008	0,048	0,004	0,031	0,006	0,590	0,698	0,910	0,652	0,620
Глицин	0,042	0,070	0,079	0,067	0,054	0,432	0,420	0,860	0,420	0,356
Глутаминовая к-та	0,081	0,099	0,064	0,090	0,036	1,050	0,867	1,352	0,910	0,780
Треонин	0,012	0,022	0,012	0,028	0,005	0,500	0,340	0,662	0,490	0,348
Аланин	0,097	0,107	0,103	0,108	0,055	0,617	0,470	0,955	0,462	0,366
Пролин	0,019	0,041	0,022	0,029	0,009	0,376	0,462	0,625	0,350	0,325
Тирозин	0,040	0,043	0,070	0,039	0,018	0,342	0,263	0,258	0,234	0,303
Триптофан	0,019	0,033	0,011	0,031	0,005	Следы	Следы	Следы	Следы	Следы
Метионин	0,012	0,039	0,012	0,032	0,007	»	»	»	»	»
Валин	0,014	0,040	0,013	0,031	0,006	0,405	0,583	0,720	0,452	0,405
Фенилаланин	0,002	0,009	0,005	0,006	Следы	0,334	0,334	0,585	0,278	0,252
Лейцины	0,013	0,040	0,013	0,034	0,005	0,765	0,635	1,110	0,635	0,630
Итого	0,469	0,746	0,536	0,675	0,246	7,168	6,333	10,140	6,080	5,646
Незаменимые ами- нокислоты белка, %						41,5	41,0	45,0	38,0	38,0

Распределение свободных и связанных аминокислот в органах устриц неодинаковое. В печени, мускуле-замыкателе, гонадах преобладают глутаминовая кислота, глицин, аланин, цистин; среди свободных незаменимых — лизин, аргинин, валин, лейцин (табл. 29). По сравнению с мидиями, в органах устриц больше триптофана и метионина [61]. Обилие в мягких тканях аминокислот обуславливает высокие вкусовые качества устриц.

В связи с наблюдающимся загрязнением окружающей среды, а также учитывая, что большинство устриц употребляются в живом виде, моллюски должны находиться под строгим санитарно-микробиологическим контролем. В СССР разработаны технические условия для устриц, которые предусматривают содержание 5 кл. бактерий группы кишечной палочки в 1 мл ткани устриц [155]. Устрицы, направляемые для реализации в живом виде, должны соответствовать определенным требованиям (табл. 30).

В настоящее время в производстве устричной продукции все больше используется консервирование. Использование сушеных и соленых устриц ограничено. Из створок устриц готовят кормовую муку для кормления домашней птицы.

Таким образом, развитие крупномасштабного культивирования устриц в СССР, развитие традиции отечественного устрицеводства,

Таблица 30. Микробиологические показатели контроля устриц, направляемых для реализации в живом виде [41]

Показатель	Допустимый показатель	Периодичность контроля
Общая бактериальная обсемененность	Не более 2×10^4 в 1 см^3	Постоянно
Бактерии группы кишечной палочки	Отсутствие в 1 см^3	»
Сальмонеллы	Отсутствие в 25 см^3	Периодически *
Парагемолитические вибрионы	Отсутствие в 25 см^3	»

* Анализ на сальмонеллы и другую патогенную микрофлору производится по эпидемиологическим показателям по требованию органов саннадзора в указанных ими лабораториях.

расширит рацион питания населения за счет дополнительной белковой устричной продукции, даст возможность использовать створки моллюсков в качестве дополнительного корма скота и птицы.

Ниже приведен список наиболее массовых культивируемых видов устриц и их характеристики, составленные с учетом каталога ФАО [216] и других литературных источников [72, 99, 104, 124, 131, 139, 151, 217, 223, 224, 229] ¹.

Ostrea denselamellosa Lischke, 1868 — листоватая устрица (рис. 33)

Распространение. Прибрежные воды Японии, Китая.

Среда обитания. Морские и солоноватые воды с температурой 10—26 °С, соленостью 9—30‰. Встречаются на глубинах 15—40 м. Оптимальная температура воды для роста и развития устриц 18—22 °С, соленость 17—25‰.

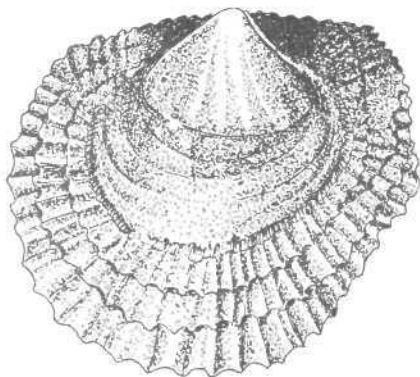


Рис. 33. *Ostrea denselamellosa* Lischke, 1868 — листоватая устрица

Биологическая характеристика. Максимальная высота раковины 80 мм. Половозрелость наступает на втором году жизни. Плодовитость устриц до 200—300 тыс. личинок. Развитие эмбрионов из яиц происходит в мантийной полости устриц. Личинки в планктоне находятся 10—18 сут.

Хозяйственное значение. Промышленное выращивание производится в Японии. Товарного размера (высота раковины 60 мм) устрицы достигают в конце второго — начале третьего года выращивания.

¹ Отличительные особенности внешнего строения устриц, встречающихся в дальневосточных водах СССР, приводятся по работе А. О. Скарлато [139].

***Ostrea edulis* Linné, 1758 —
европейская плоская устрица (рис. 34)**

Распространение. Атлантическое побережье Европы и Северной Америки, Средиземное, Эгейское, Мраморное и Черное моря.

Среда обитания. Морские и солоноватые воды с температурой 1—26 °С, соленостью 16—30‰. Встречаются на глубинах до 85 м. В Черном море устрицы обнаружены на глубинах от 3 до 65 м. Предпочитают участки дна с песчаными, песчано-ракушечными грунтами. В зонах с повышенной мутностью воды устрицы не встречаются. Оптимальная температура воды для роста и развития устриц 15—21 °С, соленость 18—30‰.

Биологическая характеристика. Отличительная особенность — раковина неправильно-округлая. Левая створка более выпуклая, правая — почти плоская. Макушки слабо выступающие, резко загнутые. Лигаментная ямка короткая, быстро расширяющаяся, очень сильно крючковидно изогнутая. Максимальная высота раковины 110 мм. Половозрелыми устрицы становятся на втором — третьем году жизни. Развитие эмбрионов из яиц происходит в мантийной полости. Плодовитость 3—4-летних устриц — 800—900 тыс. личинок. Развитие личинки из яйца происходит в среднем за 8 сут. Личинки находятся в планктоне 12—14 сут. Размеры личинок-велигеров (начало пелагического периода) составляют 160—190, личинок-великонхи (перед оседанием на субстрат) — 260—290 мкм. В течение первого года жизни в водоемах Испании устрицы вырастают до 60 (высота раковины), в водоемах Франции, СССР — до 30—40 мм.

Хозяйственное значение. Вылавливаются в незначительных количествах у побережья Европы. Один из наиболее ценных культивируемых видов устриц в европейских странах. Товарное выращивание производится во Франции (свыше 17 тыс. т), Испании, Италии, Греции, Югославии, Великобритании и в ряде стран Южной Африки. Экспериментальное культивирование осуществляется в СССР и в Болгарии. В СССР разработан метод промышленного культивирования моллюсков. Товарных размеров (60—70 мм) устрицы достигают за 9—40 мес выращивания (в зависимости от температуры и солености воды, района выращивания, кормовой базы). В СССР в северо-западной части Черного моря устрицы вырастают до 60 мм за 36, а у Кавказских берегов — за 18 мес выращивания.



Рис. 34. *Ostrea edulis* Linné, 1758 — европейская плоская устрица

***Ostrea lamellosa* Brocchi, 1814 — пластинчатая устрица (рис. 35)**

Распространение. Средиземное и Черное моря, прибрежные воды Португалии.

Среда обитания. Морские и солоноватые воды. У северных и западных берегов Черного моря встречаются на глубинах 8—10 м. Предпочитают участки дна с песчаными, илесто-песчаными грунтами и незначительными течениями воды. Устрицы способны длительное время находиться в анаэробных условиях. В Каркинитском, Егорлыцком заливах Черного моря устрицы живут при солености 9—16 ‰. Оптимальная температура воды для роста и развития устриц 16—22 °С, соленость — 15—26 ‰

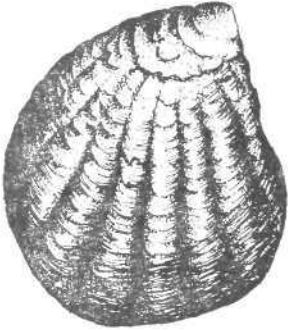


Рис. 35. *Ostrea lamellosa* Brocchi, 1814 — пластинчатая устрица

Биологическая характеристика. Отличительная особенность. Раковина неправильно-грушевидная. Макушки притупленные, выступающие, несколько изогнутые. Лигаментная ямка в виде высокого треугольника или трапеции, плавно расширяющаяся, мало изогнутая. Максимальная высота раковины ПО мм. Половозрелыми устрицы становятся на вто-

ром — третьем году жизни. В Черном море нерест устриц наблюдается в мае — августе при температуре воды 16—19 °С. Плодовитость устриц — до 300 тыс. личинок. Развитие эмбрионов из яиц происходит в мантийной полости устриц. Личинки находятся в планктоне 13—27 сут. При температуре воды 21—24 °С продолжительность пелагического периода развития личинок сокращается до 8—12 сут.

Хозяйственное значение. В СССР производится экспериментальное выращивание устриц. Товарного размера (60 мм) устрицы достигают за 30—36 мес выращивания.

***Crassostrea angulata* (Lamarck), 1828 — португальская устрица (рис. 36)**

Распространение. Воды Атлантики (побережья Европы и Африки). Интродуцирована во Францию и в Тунис.

Среда обитания. Морские и солоноватые воды с соленостью ГО—43 ‰. Встречаются на глубинах до 100 м, максимальные скопления на глубине 5—40 м. Предпочитают приливо-отливные зоны, эстуарии с сильными течениями воды. Обитают на различных твердых субстратах. Оптимальная температура воды для роста и развития устриц 20—25 °С, соленость 20—30 ‰.

Биологическая характеристика. Максимальная высота раковины 140 мм. Гермафродитные особи с чередованием полов в течение жизни. Половозрелыми становятся на втором году жизни. Нерест в основном

происходит летом при температуре воды 20 °С и выше. Личинки находятся в планктоне 15—20 сут. Максимальная выживаемость личинок наблюдается при температуре воды 22—26 °С. Начальные размеры личинок-велигер 70—100, личинок-великонхи (перед оседанием на субстрат) — 350—400 мкм. У личинок отрицательный фототаксис, и их оседание происходит в более глубоких слоях воды.

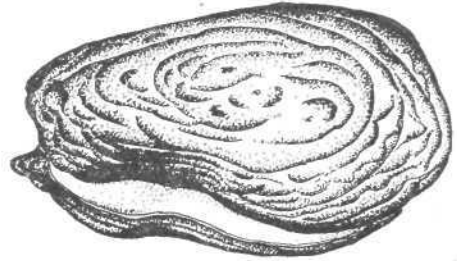


Рис. 36. *Crassostrea angulata* (Lamarck), 1828 — португальская устрица

Хозяйственное значение. Вылавливаются в незначительных количествах у берегов Европы. Промышленное выращивание производится во Франции. В небольших объемах устриц выращивают в Португалии, Испании. Экспериментальное выращивание производится в Японии, США (Калифорния), Тунисе (солончатые озера), а также в Южной Африке. Товарного размера (60 г, включая массу раковины) устрицы достигают к концу третьего года выращивания.

***Crassostrea commercialis* Iredale and Roughley, 1819 —**
сиднейская устрица (рис. 37)

Распространение. Прибрежные акватории Австралии, Новой Зеландии, Гавайских островов.

Среда обитания. Морские и солончатые воды с температурой 12—25 °С и соленостью 25—35 ‰. Встречаются на глубинах до 100 м. Обитают в приливо-отливных зонах на различных твердых субстратах (ракушка, камни и др.) и участках с затемненным дном.

Биологическая характеристика. Максимальная высота раковины 150 мм. Половозрелыми устрицы становятся во втором году жизни. Вымет яиц происходит 2—4 раза в летний и осенний периоды при температуре воды 20 °С. Личинки находятся в планктоне 14—21 сут.

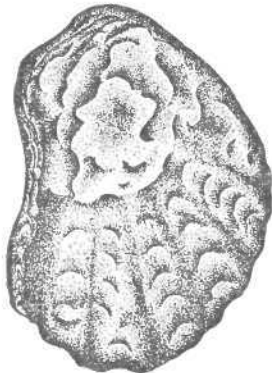


Рис. 37. *Crassostrea commercialis* Iredale and Roughley, 1819 — сиднейская устрица

Хозяйственное значение. Вылавливаются в незначительных количествах в водах Австралии. Промышленное выращивание производится в Австралии (свыше 9 тыс. т), экспериментальное — в Новой Зеландии и в некоторых странах Южной Африки. Выращивание моллюсков осуществляется в толще воды и на грунте. Продуктивность хозяйств, занятых выращиванием устриц в толще воды, составляет 5,4, на грунте — 0,9—1,0 т·га⁻¹ (масса мяса устриц без створок). Товарных размеров (80—100 мм, масса 55—70 г, включая створки) устрицы достигают за 3—4 года выращивания,

В настоящее время сроки выращивания сокращены до 2—3 лет и товарными считаются моллюски с высотой раковины 50—65 мм.

***Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) — гигантская устрица (рис. 38)**

Распространение. Южно-Китайское, Желтое, Японское, Охотское моря, Южно-Курильское мелководье. Интродуцирована на Тихоокеанское и Атлантическое побережья Северной Америки, в прибрежные акватории Франции, Великобритании, Австралии, Тасмании, Новой Зеландии. В СССР сделана попытка акклиматизации в Черном море (Кавказское побережье).

Среда обитания. Морские и солоноватые воды с температурой воды 1—28 °С и соленостью 10—35 ‰. Отдельные устрицы обнаружены на глубинах до 350 м. В основном моллюски обитают на глубинах 1,5—7 м. Предпочитают различные твердые субстраты (камни, ракушки и др.), но встречаются и на песчаных, песчано-илистых грунтах. В мелководных и хорошо прогреваемых морских бухтах и заливах, защищенных от штормов, устрицы образуют массовые скопления (устричные банки). Оптимальная температура воды для роста и развития устриц 15—22 °С, соленость 20—25 ‰. Линейный рост моллюсков прекращается при температуре 8—10 °С. Устрицы длительное время способны выносить опреснение морской воды.

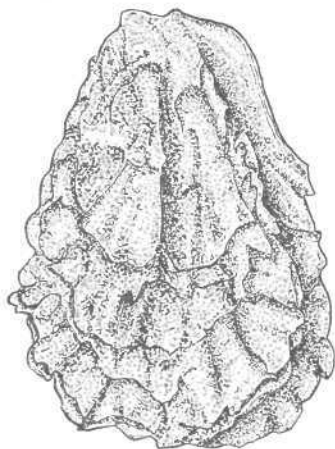


Рис. 38. *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) — гигантская устрица

Биологическая характеристика. Отличительная особенность — раковина клиновидная, расширяющаяся книзу, высота ее превышает длину. Макушка левой створки всегда выше и более заострена, чем правой. Максимальная высота раковины 450 мм. Гигантская устрица — раздельнополый моллюск. Функциональный гермафродитизм наблюдается у единичных особей. Половозрелость наступает на первом году жизни. Плодовитость может достигать 100 млн яиц. Нерест происходит в мае — сентябре при температуре воды 18—20 °С. Устрица выметывает яйца в воду. Личинки находятся в планктоне 10—30 сут. Максимальная плотность личинок наблюдается в верхних горизонтах воды (0,5—3,0 м). Размеры оседающих личинок колеблются от 300 до 380 мкм.

Хозяйственное значение. Вылавливаются в незначительных количествах в водах Юго-Восточной Азии. Наиболее массовый культивируемый вид устриц в мире. Общий объем выращиваемых устриц превышает 400 тыс. т. Крупномасштабное культивирование производится в Японии (до 300 тыс. т). Моллюсков выращивают на Корейском полу-

острове, в Новой Зеландии, во Франции, в ФРГ, США, в странах Юго-Восточной Азии. Экспериментальное и полупромышленное выращивание осуществляется на Филиппинах, в СССР (залив Петра Великого, Японское море) и во многих странах мира. В СССР отработан метод промышленного выращивания устриц. При культивировании во Внутреннем Японском море с июня (момент оседания личинок) до ноября — декабря (сбор товарных устриц) масса устриц достигает 30 г, а при дальнейшем подращивании (12 мес) увеличивается до 60 г и более. В северной части Японии 60-граммовых устриц получают за 18 мес выращивания. Товарных размеров (100—150 мм) устрицы достигают за 18—24 мес выращивания.

Crassostrea rhizopharae Guilding, 1828 — мангровая кубинская устрица (рис. 39)

Распространение. Прибрежные воды Кубы, Ямайки, Пуэрто-Рико, Венесуэлы.

Среда обитания. Морские и солоноватые воды с температурой воды 18—35 °С, соленостью 22—40 ‰. Встречаются на глубинах до 10 м. Максимальные скопления сосредоточены на глубине 0,2—0,6 м. В качестве субстрата предпочитают корни и ветки мангровых деревьев. Моллюски переносят значительную мутность воды. Оптимальная температура воды для роста и развития устриц 22—30 °С, соленость 26—35 ‰.

Биологическая характеристика. Максимальная высота раковины ПО мм. Раздельнополые особи, но встречаются и гермафродитные моллюски. Половозрелыми устрицы становятся на первом году жизни. Размножение устриц в прибрежных водах Кубы происходит круглогодично с пиками нереста в марте — июне и сентябре — ноябре или в марте — мае и августе — ноябре в зависимости от температуры воды и мест обитания. Плодовитость устриц — 10—100 млн яиц. Максимальное количество планктонных личинок наблюдается в июне, минимальное — в декабре. Высокий темп линейного роста устриц прослеживается в первые месяцы из жизни. Суточный прирост раковин осевшей молоди 0,25, а 30-миллиметровых устриц — 0,12 мм. У устриц с высотой раковины 50 мм наблюдается уменьшение темпа роста.

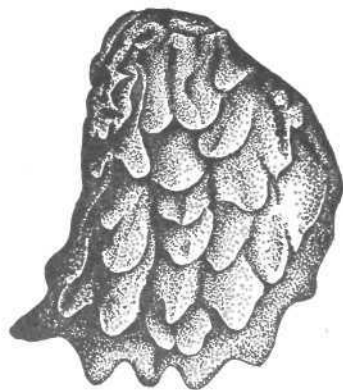


Рис. 39. *Crassostrea rhizopharae* Guilding, 1828 — мангровая кубинская устрица

Хозяйственное значение. Вылавливаются в незначительных количествах в водах Кубы. Промышленное выращивание производится в Колумбии (10—12 тыс. т), на Кубе (4 тыс. т), в Бразилии и Венесуэле. Выращивание устриц осуществляется в подвижных и неподвижных сад-

ках, размещенных в верхних слоях воды. Товарных размеров (50 мм) устрицы достигают за 5—7 мес выращивания. В Колумбии устриц подращивают до 70 мм за 7 мес.

***Crassostrea tulipa* Lamarck, 1828 — мангровая тропическая устрица (рис. 40)**

Распространение. Прибрежные воды Гвинеи, Нигерии, Сьерра-Леоне.

Среда обитания. Морские и солоноватые воды с температурой 26—30 °С и соленостью 1—30 ‰ (оптимальная 15—25 ‰). Встречаются на глубинах до 30 м. Предпочитают участки с небольшими течениями воды и корнями мангровых деревьев.

Биологическая характеристика. Максимальная высота раковины 100 мм. Половозрелыми устрицы становятся на первом — втором году жизни. Размножение происходит круглогодично. Выделяются два периода нереста: в период отсутствия дождей и в конце сезона дождей. Продолжительность сроков нереста не превышает 14 сут. Линейный рост устриц неравномерный. В период дождей, когда наблюдается резкое распреснение воды до 3—6 ‰, рост моллюсков прекращается, поэтому моллюски естественных поселений в 2-летнем возрасте имеют высоту раковины 25 мм и массу 1,5 г (без створок).

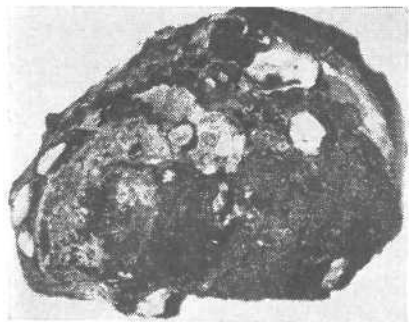


Рис. 40. *Crassostrea tulipa* Lamarck, 1828 — мангровая тропическая устрица

Хозяйственное значение. Экспериментальное культивирование производится в Нигерии, Сьерра-Леоне, Гвинее. Выращивание осуществляется на плотках. В качестве пластин коллекторов используются створки мангровых устриц из естественных поселений. Биотехнический процесс разделяют на два этапа: сбор молоди (сентябрь — ноябрь), подращивание ее до товарного размера (декабрь — май). Моллюски вырастают до 70 мм и массы 7 г (масса мягких тканей, без створок) за 7 мес выращивания.

***Crassostrea virginica* (Gmelin), 1790 — американская атлантическая, или восточная устрица (рис. 41)**

Распространение. Атлантическое побережье Северной Америки, Мексиканский залив, прибрежные воды Индии. Интродуцирована в акватории Британской Колумбии.

Среда обитания. Морские и солоноватые воды. Встречаются на глубинах до 100 м. Максимальные скопления на глубине 5—30 м. Предпочитают участки дна с твердыми грунтами. Переносят резкие колеба-

ния солености воды от 5 до 32 ‰ (оптимальная 15—28 ‰). Оптимальная температура воды для роста и развития устриц 18—30 °С.

Биологическая характеристика. Максимальная высота раковины 140 мм. Гермафродитные особи. Чередование полов наступает после первого года жизни. Нерест происходит в мае — октябре при температуре воды 20 °С и выше. Плодовитость моллюска (высота раковины 80 мм) до 100 млн яиц. Личинки находятся в планктоне 10—21 сут.

Хозяйственное значение. Вылавливаются в незначительных количествах в прибрежных водах Северной Америки. Наиболее массовый культивируемый вид устриц в Америке. Выращиваются в США (до 300 тыс. т) и в Мексике. На Атлантическом побережье Северной Америки устрицы достигают товарного размера (70—75 мм) за 3—4, в Мексиканском заливе — за 2—3 года выращивания.

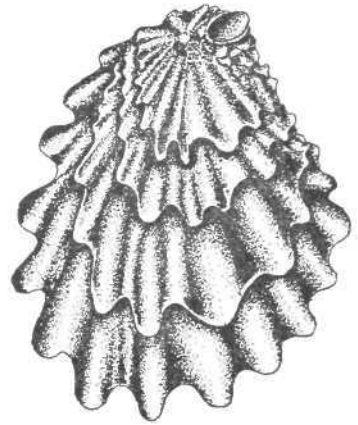


Рис. 41. *Crassostrea virginica* (Gmelin), 1790 — американская атлантическая, или восточная устрица

Гребешки (Pectinidae)

Тип Mollusca Cuvier, 1797

Класс Bivalvia Linné, 1758

Надотряд Autobranchia Grobben, 1894

Отряд Pectiniformes H. Adams et A. Adams, 1857

Подотряд Pectinoidei H. Adams et A. Adams, 1857

Надсемейство Pectinoidea Rafinesque, 1815

Семейство Pectinidae Rafinesque, 1815

Распространение. Гребешки — типичные представители съедобных морских двустворчатых моллюсков. Ареалы распространения гребешков разнообразны. Их можно встретить у берегов Северной Америки и Атлантического побережья Европы, в прибрежных тихоокеанских водах Азии, в южных морях (Средиземное, Черное и др.). Массовые скопления гребешков наблюдаются в Японском море, где помимо их промысла ведутся промышленные работы по культивированию моллюсков.

Один из наиболее ценных культивируемых съедобных моллюсков подсемейства Pectininae — приморский гребешок (*Mizuhopecten yessoensis*) — обитает в Японском море — у северных берегов Корейского полуострова, у берегов Приморья к северу до бухты Рудной, в заливе Чихачева и у западного Сахалина, у севера Хонсю и у о-ва Хоккайдо; в Охотском море в заливе Анива, в лагуне Буссе и в районе к югу от залива Терпения; на Южно-Курильском мелководье и у восточного берега о-ва Итуруп. Типовое местонахождение у Японских берегов [139]. Другим массовым культивируемым видом гребешков подсемей-

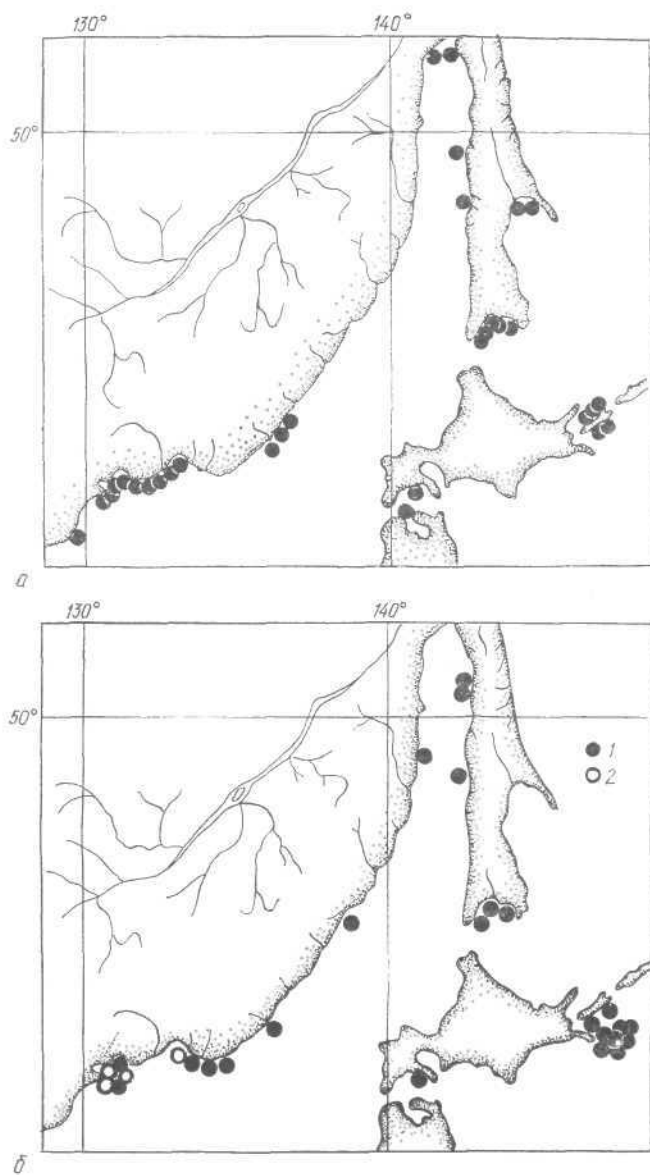


Рис. 42. Распространение гребешков (сем. Pectinidae) в дальневосточных морях СССР [138]:
a — *Mizuhopecten yessoensis*, *б* — *Swiftopecten swifti*, *Chlamys farrieri nipponensis*; 1 — *M. yessoensis*, *S. swifti*, 2 — *C. f. nipponensis*

ства Chlamydiae является японский гребешок (*Chlamys farreri nipponensis*). Он распространен у Корейского полуострова, в заливах Посьята и Петра Великого, у Японских островов. Типовое местонахождение залив Хакодате и у о-ва Хоккайдо [139].

Распространение многих видов гребешков сдерживается опреснением морских вод, отсутствием определенных рельефов дна, грунтов.

Исландский гребешок (*Chlamys islandicus*) встречается повсеместно в сублиторали Баренцева моря, гигантский гребешок (*Pecten maximus*) — от Норвежского моря до берегов Франции.

В СССР гребешки распространены в северных (Баренцево, Белое), дальневосточных (Японское, Берингово, Охотское, Чукотское) и южных (Черное) морях (рис. 42).

Среда обитания. Гребешки живут в морских водах. Моллюсков можно встретить в открытых морских акваториях, но большая часть образует мощные скопления в закрытых от штормов мелководных бухтах, заливах, лагунах. Гребешки обитают на разных грунтах. Их можно встретить на крупнопесчаном, глинисто-илистом и галечном дне с примесью створок, щебня, гравия, но главным образом моллюски предпочитают песчаные или илисто-песчаные грунты. Гребешки *Patinopecten saurinus*, обитающие на гравии и песке тихоокеанского побережья Северной Америки (о-в Кадьяк, р-н Аляски), крупные, относительная масса мягких тканей у них больше, чем у моллюсков, встречающихся на мягких грунтах у побережья Аляски (США) [211]. На илистых, каменистых, скальных грунтах и подвижных песках гребешки не встречаются. При 0,05%-ной концентрации ила в воде у молоди гребешков *M. yessoensis* размером менее 20 мм очень быстро забиваются жабры и нарушается фильтрация. У более крупных особей скорость фильтрации снижается примерно на 60 % [7].

Максимальные глубины, на которых обнаружены гребешки, 300—350 м. В прибрежных морских акваториях моллюски сосредоточены до глубин 100 м, в заливах, лагунах — до 5—30 м. Гребешки часто располагаются в направлении потока воды, способствующего их фильтрации. Приморский гребешок *M. yessoensis* обнаружен у берегов Японии на глубине 311 м, но в основном обитает на глубинах 5—80 м. Крупные моллюски (высота створки свыше 10—12 см) встречаются на глубинах 10—26, молодь — до 10 м. Максимальные скопления гребешков в заливе Петра Великого (Японское море) обнаружены на глубинах 6—30 м. Моллюски предпочитают места с быстрым течением воды и около скал и камней практически не встречаются [64].

Размерная структура естественных поселений гребешков различна. В одних районах наблюдаются мелкие и крупные особи, в других — только крупные. Так, молодые (мелкие) и взрослые (крупные) гребешки *M. yessoensis* встречаются в бухте Западная, оз. Второе (залив Петра Великого), в заливе Ольги (Японское море), а взрослые (крупные) — у острова Фуругельма. Внешний вид одноразмерных моллюсков в разных географических районах обитания может быть различен, что, прежде всего, связано с экологическими условиями районов при генетической идентичности гребешков [15].

Гребешки — свободнолежащие на дне моллюски, способные активно двигаться, углубляться в грунт, прикрепляться к субстрату (особенно молодь) и при необходимости отделяться, обрывая нити биссуса. Перемещение гребешков зависит от изменений условий их обитания. Зимой на выростных участках залива Посьета (Японское море), находящихся подо льдом, плотность гребешков *M. yessoensis* практически неизменна. Весной после наводнения и таяния льда, штормов наблюдается резкое снижение численности моллюсков на участках. В зонах, где обитали двухгодовики и годовики, их количество снизилось в 3 и 5 раз (соответственно). Перераспределение плотностей моллюсков можно объяснить их рассредоточением на большей площади [60]. На песчаных банках Ирландского моря гигантский гребешок (*P. maximus*) располагается нижней выпуклой створкой в углублениях грунта. Верхняя створка моллюска находится ниже или на одном уровне с грунтом. Зарывшиеся в грунт гребешки могут находиться в углублениях более 17, не зарывшиеся — до 6 сут. Миграции моллюсков *P. maximus* в основном связаны с нашествиями хищников (брюхоногих моллюсков, морских звезд и др.) [209, 131]. Гребешки *Amussium japonicum balloti*, *Rasorecten magellanicus* не совершают длительных миграций, и выявленные их смещения от мест выпуска в море совпадают с осью сильного приливного течения [250, 263]. Миграции наблюдаются и у гребешков *Agropecten irradians* размером 25—45 мм, отсаженных на грунт с начальной плотностью 90 экз.·м⁻². Через 2,3 мес моллюски сместились на несколько метров по направлению к берегу и рассредоточились на большей площади (плотностью до 1 экз.·м⁻²), что было связано с действием приливных течений [241]. Видимо, перемещения гребешков нерегулярны и совершаются в результате изменений гидрологического и гидрохимического режимов и при массовом нашествии хищников.

Гребешки встречаются в водоемах с соленостью 17—40 ‰. Оптимальная соленость для жизни большинства видов гребешков — 32—34 ‰. При низкой солености (17—20 ‰) резко уменьшаются зоны распространения и размеры моллюсков. Так, гребешки родов *Chlamys* (*C. varia*), *Pecten* (*P. jacobaeus*) встречаются в Черном море единично. Высота их раковин значительно меньше, чем у этих же моллюсков, обитающих при солености 30—34 ‰. Снижение солености воды приводит к нарушениям жизнедеятельности гребешков, особенно размножения.

Гребешки, как и другие двустворчатые моллюски, способны некоторое время находиться в анаэробных условиях и имеют определенную устойчивость к обсыханию. Однако, в отличие от мидий и устриц, у гребешков она не столь высока, поскольку невозможно изолировать внутренние органы раковины из-за неплотного смыкания створок в области ушек [15]. С увеличением возраста гребешков устойчивость к обсыханию снижается. Так, при температуре 10 °С для спата (молодь гребешка, закрепившаяся на субстрате), годовиков, четырехлеток и шестилеток гребешка *M. yessoensis* она составляет соответственно 20; 24; 5; 4 ч, при 25 °С — 2; 2; 0,5; 0,3 ч [30].

Гребешки могут обитать при температуре воды от -2 до 26 °С. Оптимальная температура для жизни каждого вида моллюска различна. Рост приморского гребешка (*M. yessoensis*) прослеживается при температуре от 0 до 22 , личинок — от 7 до 18 °С. Оптимальная температура для роста и развития моллюска находится в пределах $12-16$, личинок — 15 °С. Специально проведенные исследования роста гребешка *M. yessoensis* позволили уточнить минимальную (-2 °С) и оптимальную ($10-14$ °С) температуру воды [7, 136].

Благоприятное для жизни гребешков количество растворенного в воде кислорода, видимо, находится в пределах $5-9$ мл·л⁻¹, хотя для конкретного вида моллюска потребление кислорода может меняться в зависимости от его физиологического состояния, сезона года, условий среды обитания. Естественная среда заливов Петра Великого, Посьета (СССР) благоприятна для развития и роста гребешков.

Внешнее и внутреннее строение. Анатомия и морфология гребешков приведены во многих зоологических учебниках, в ряде специальных работ [51, 53, 119, 138, 140], поэтому мы кратко напомним некоторые особенности внешнего и внутреннего строения.

Гребешки — моллюски с равностворчатой и неравностворчатой раковинами, образованными двумя створками, в основном округлой или округло-треугольной формы. У моллюсков с неравностворчатой раковиной правая (нижняя) створка, которой гребешок погружен в грунт, более массивная, выпуклая; левая (верхняя) — плоская, уплощенная или вогнутая. Макушка раковины занимает среднее положение, и по степени смещения макушки раковины, гребешков можно отнести к моллюскам с равносторонними раковинами. Верхний край раковины образует боковые угловатые выросты — ушки (переднее и заднее). Обычно ушки неровные (рис. 43). Переднее ушко правой створки обычно с биссусным вырезом. След, остающийся на раковине моллюсков от последовательного зарастания старых частей биссусного выреза, называется фасциолой [138]. У отдельных видов гребешков (род *Chlamys*) имеется ряд зубчиков (ктенелиум), расположенных по краю створки под передним ушком. Раковина помимо концентрической гладкой сетчатой скульптуры в основном покрыта радиальной скульптурой, состоящей из ребер (гребней). У представителей рода *Swiftorsten* створки раковины покрыты широкими радиальными складками с утолщениями в местах пересечения с концентрическими складками. Также имеются узкие радиальные ребра. У гребешков *M. yessoensis* концы ребер, выступающие по краю одной створки, заходят в межреберные углубления края противоположной створки, что способствует более плотному смыканию створок. У гребешков рода *Chlamys* (*C. farreri nipponensis*, *C. hindsi* и др.) скульптура усложняется из-за наличия на ребрах чешук и шипов [138, 139].

Створки раковин гребешков образованы наружным конхиолиновым слоем и несколькими карбонатными слоями, которые имеют преимущественно листоватую структуру. Соединение створок происходит за счет наружного и внутреннего лигамента (эластическая связка). У гребешков наружный лигамент может отсутствовать или развит слабо. Наруж-

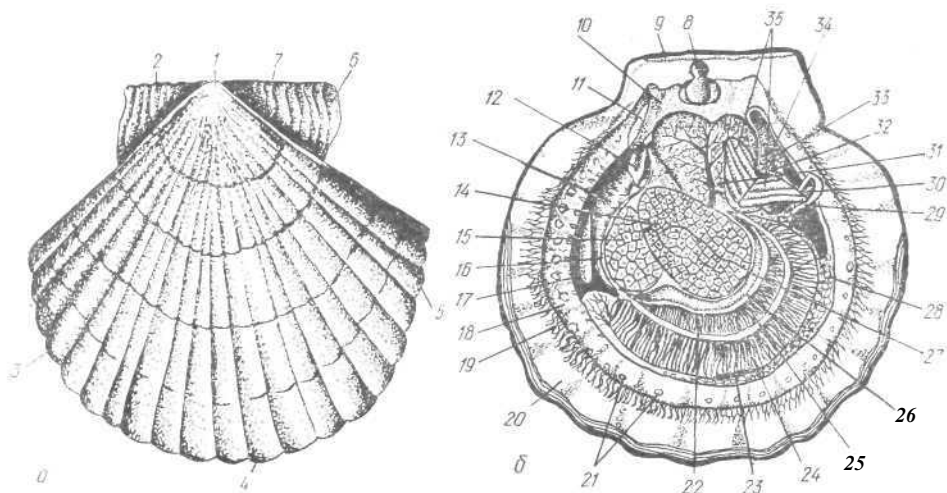


Рис. 43. Строение приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* [52]:

a — правая створка раковины, *б* — гребешок, вскрытый с правой стороны; 1 — вершина, 2 — заднее ушко, 3 — задний край, 4 — брюшной край, 5 — передний край, 6 — переднее ушко, 7 — спинной край, 8 — внутренняя роговая связка, 9 — наружная роговая связка, 10 — просвечивающий задний конец мышцы паруса, 11 — сращения мантийной складки, 12 — околосердечная сумка с сердцем, 13 — прямая (задняя) кишка, 14 — передний отдел мускула-замыкателя, 15 — задний отдел мускула-замыкателя, 16 — основание обрезанной правой мантийной складки, 17 — свободный край паруса левой мантии, 18 — парус левой мантии, 19 — щупальца левой мантии, 20 — левая створка раковины, 21 — глаза, 22 — нисходящая пластинка наружной полужабры, 23 — внутренняя полужабра, 24 — восходящая пластинка наружной полужабры, 25 — верхний край восходящей пластинки наружной полужабры, 26 — просвечивающий жаберный сосуд, 27 — жаберная ось, 28 — внутренностная масса, 29 — биссусовая бороздка ноги, 30 — нога, 31 — просвечивающая печень с ее кровеносными сосудами, 32 — нижняя губа, 33 — ротовое отверстие, 34 — верхняя губа, 35 — ротовые лопасти (наружная отогнута вверх)

ный лигамент имеет вид тонкой пластинки, соединяющей верхние края створок. Внутренний лигамент (резилиум) с треугольным сечением располагается в особом углублении — связочной ямке (резилфере).

Смыкание створок осуществляется одним мощным мускулом-замыкателем (аддуктором). У гребешков аддуктор разделен на передний (большой) и задний (меньший) отделы. Передний отдел состоит из поперечно-полосатых мышечных волокон, задний — из гладких.

Тело гребешка одето мантией, состоящей из двух лопастей (складок). Лопастей мантии делятся на два участка: тонкостенный, прилегающий к аддуктору спереди и покрывающий печень с боков, и утолщенный, выступающий периферийную зону внутренней стороны створок раковины. По структуре утолщенную мантию можно разделить на собственно мантию, складку (парус) и папилловый гребень [42]. Свободные края лопастей между собой не срастаются, так что мантийная полость может сообщаться с наружной средой. Вдоль краев мантии располагаются щупальца и мантийные глазки. На внутреннем крае каждой лопасти мантии расположены широкие складки (парусная складка), способные при открытой раковине закрывать вход в мантийную полость, оставляя только два небольших отверстия спереди и сзади в

области ушек [138]. При захлопывании створок раковин, вода, находящаяся в открытой мантии, сильным потоком выбрасывается в одну сторону, а гребешок совершает прыжок и движется (плывет) в противоположную.

Нога (мускульный вырост) у гребешков находится в рудиментарном состоянии и утратила функцию движения. У основания ноги расположена биссусная железа, выделяющая тонкие нити, с помощью которых в основном молодые моллюски прикрепляются к субстрату. У свободнодвижущихся взрослых (крупных) гребешков прикрепление к субстрату биссусными нитями не происходит.

Пищеварительная система начинается ртом, связанным непосредственно с пищеводом, который, расширяясь, переходит в желудок. Пища, попадающая в желудок, поступает в протоки пищеварительной железы (печень), где происходит ее внутриклеточное переваривание и всасывание. Кишка достигает длины 20 см (у 3-летних гребешков *M. yessoensis*) и разделяется на начальный, возвратный и задний отделы. В особой складке желудка находится кристаллический стебелек (студенистый ферментный стержень).

В мантийной полости находятся жабры, состоящие из жаберной оси и отходящих от нее двух рядов жаберных нитей. У отдельных видов гребешков срастание между нисходящими и восходящими коленами отдельных нитей происходит за счет межпластинчатых спаек. У представителей рода *Chlamys* они развиваются на главных жаберных нитях, и срастание происходит близ верхнего края восходящей пластинки жаберного листка, а концы жаберных нитей остаются свободными, образуя бахрому. Наблюдается также увеличение поверхности жабр за счет вертикальных складок, располагающихся параллельно жаберным нитям. Так, у исландского гребешка (*Chlamys islandicus*) вертикальные складки выражены на трети нисходящих пластинок [138].

Кровеносная система гребешков представлена сердцем, разветвленной сетью артериальных сосудов и системой венозных сосудообразных вен, лакун и синусов. Кровеносная система незамкнутая. Кровь бесцветная. Сердце заключено в околосоердечную сумку и состоит из желудочка в виде треугольного мешочка, правого и левого предсердий конической формы. Предсердия сдвинуты впереди от желудочка. У гребешков желудочек отдает кровь через переднюю и заднюю аорты (см. рис. 43).

Выделительная система состоит из двух почек (нефридиев), представленных трубчатыми мешками. Почка имеет два отверстия. Одним она сообщается с околосоердечной сумкой, другим (наружное выделительное отверстие) — с мантийной полостью.

Нервная система образована тремя парами нервных узлов (ганглии): головных (цереброплевральных), ножных (педальных) и внутренних (висцеропариентальных). Головные узлы находятся по бокам пищевода, ножные — немного спереди от основания ноги. Внутренние узлы сливаются в одну большую нервную массу, разделенную на несколько лопастей, и переходят в круговые нервы.

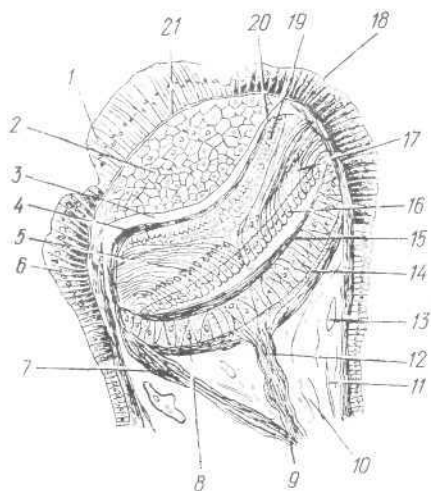


Рис. 44. Разрез мантийного глазка исландского гребешка *Chlamys islandicus* (из: Скарлато, 1960 по Иванову) [138]:

1 — роговица, 2 — хрусталик, 3 — лакунарное пространство, 4 — ресницеобразные отростки эпителиального слоя, 5 — ядра спорных клеток, 6 — наружный эпителий глаза, 7 — дистальный нерв, 8 — пигментный слой, 9 — оптический нерв, 10 — соединительная ткань, 11 — мышечное волокно, 12 — латеральный нерв, 13 — лакуна, 14 — соединительно-тканная оболочка, 15 — зеркальце-отражательная оболочка, 16 — слой светочувствительных палочек, 17 — зрительные клетки, 18 — ядра зрительных клеток, 19 — дистальный слой, 20 — глазная септа, 21 — соединительно-тканный слой

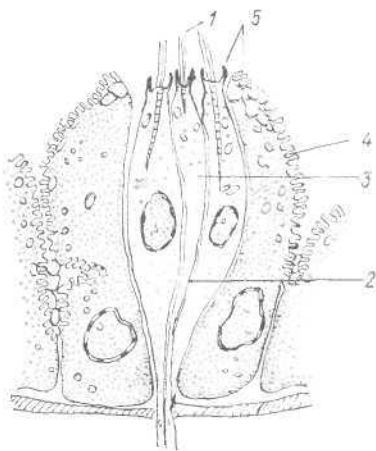


Рис. 45. Схема строения папиллы приморского гребешка (*Mizuhopecten yessoensis* [45]:
1 — реснички, 2 — корешки ресничек, 3 — реснитчатые клетки, 4 — микровиллярные клетки, 5 — микровиллы

У гребешков по сравнению с другими двустворчатыми моллюсками органы чувств наиболее развиты. На глазных щупальцах мантии располагаются глазки (полусферические фоторецепторные органы). Глазки гребешков имеют роговицу, хрусталик, двойную сетчатку, отражающий (аргентеум) и пигментный слой (рис. 44). Проксимальную сетчатку глазков образуют фоточувствительные клетки типа палочек, которые у других двустворчатых моллюсков отсутствуют и характерны только для гребешков сем. Pectinidae. Мантийные щупальца (короткие, средние, длинные) лежат по периметру края мантии гребешков. Короткие щупальца немногочисленны, средние — более многочисленны. Длинные щупальца, которые встречаются в промежутках между глазными, частично (одна треть длины у гребешка *M. yessoensis*) покрыты папиллами (сосочкообразными выростами) длиной 80—140 и диаметром 15—20 мкм. На апикальной вершине папилл располагается пучок коротких ресничек длиной 3—5 мкм. Папиллы образованы двумя типами клеток: микровиллярными (длина 30—35, диаметр 5—7 мкм), формирующими капсулу папиллы, и реснитчатыми (длина 25—30, диаметр до 5 мкм), находящимися внутри капсулы папиллы (рис. 45). Поверхность края мантии, включая все виды щупалец, обладает высокой чувствительностью к механическим и химическим воздействиям [45].

Органы равновесия (статоцисты) контролируют положение тела гребешка в пространстве относительно силы тяжести, и их строение подобно статоцистам других двустворчатых моллюсков. Осфрадий у гребешков расположен у основания жабр, продольно бранхиальному нерву и является хеморецепторным органом, принимающим участие в регуляции обмена.

Абдоминальный сенсорный орган (непарный) находится в мантийной полости справа от анального отверстия на соединительнотканном валике, образованном складкой правой мантии, и прикреплен к ней тканевой полоской. По форме абдоминальный сенсорный орган подобен банану. У гребешка *M. yessoensis* высотой 15—18 см длина органа достигает 3,5—4,0, ширина — 1,0—1,5 мм. Его поверхность покрыта ресничками длиной до 120 мкм [45]. Абдоминальный орган

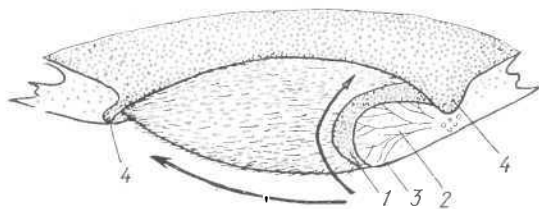


Рис. 46. Схематическое изображение абдоминального сенсорного органа гребешка *Mizuhopecten yessoensis* [45]: 1 — сенсорный эпителий, 2 — ядро органа, 3 — ветвления нерва абдоминального органа, 4 — тканевая полоска

иннервируется двумя ветвями заднего мантийного нерва. Сенсорный эпителий органа многоядный и отделен базальной мембраной от ядра, которое заполнено рыхлой соединительной тканью (рис. 46). В эпителии абдоминального органа встречаются различные типы клеток (сенсорные, секреторные, слизистые и др.). Основная функция абдоминального сенсорного органа гребешков — восприятие вибрационных колебаний в водной среде и, видимо, контроль скорости тока воды в мантийной полости и таким образом участие в регуляции интенсивности питания и дыхания моллюска [44, 45].

Половые железы (гонады) парные. Анатомическое строение характерно для двустворчатых моллюсков. Вывод половых продуктов (овоциты, закончившие рост; спермин) из гонад происходит через почки и наружные почечные отверстия, являющиеся одновременно и половыми.

Размножение и развитие. Гребешки раздельнополые и гермафродитные моллюски, у которых наблюдается чередование полов: сначала особь функционирует как самец, затем как самка. Среди раздельнополых гребешков отмечаются и редкие случаи функционального гермафродитизма, при котором рядом с мужскими половыми продуктами можно встретить и немногочисленные женские. Так, в естественных популяциях раздельнополого гребешка *Placopecten magellanicus* в районе Ньюфаундленда наблюдается незначительная часть гермафродитов (1,3%), в гонадах которых преобладают женские гаметы [242]. На ранних этапах развития, в основном на первом году жизни, среди раздельнополых гребешков можно встретить особей, пол у которых еще не сформировался, поэтому среди годовиков в отечественных популяциях

гребешков доминируют самцы. Окончательное формирование пола у раздельнополых гребешков заканчивается к концу второго и на третьем году жизни. Половой зрелости приморский гребешок *M. yessoensis* в заливе Петра Великого (Японское море) достигает на третьем году жизни, когда особь имеет высоту раковины 9 см, в районе Курило-Сахалинского бассейна — на 4-м году (высота раковины 9—11 см). У годовиков гребешка *Aquiptecten irradians*, обитающих у побережья Северной Каролины, половая зрелость наступает при высоте раковины 4—5 см [38, 64, 137, 253]. Наступление половозрелости у конкретного вида гребешка зависит от географического ареала обитания, абиотических и биотических факторов среды, среди которых наиболее существенными являются температура и питание, физиологическое состояние моллюска.

Соотношение полов в естественных популяциях гребешков выравнивается, когда половозрелые особи достигают 3—4-летнего возраста, и становится близким 1 : 1. В изолированных бухтах залива Петра Великого количество гребешков *M. yessoensis*, достигших половой зрелости, составляло 59—88, а в открытых акваториях залива — 93—99 % [И]. Пол у гребешков можно различить по цвету гонад в период их половой зрелости. У гребешка Свифта (*Swiftopecten swifti*) гонады самцов желтые, у самок — розовые [64]. У гребешка *M. yessoensis* цвет гонад, по которому можно установить пол гребешка, зависит от стадий репродуктивного цикла. На стадии остановки развития гонады у самцов окрашены в кремовый цвет, у самок — в желтый или оранжевый (декабрь — январь). На стадии активного гаметогенеза гонады самцов молочно-белые, самок — желтые (февраль — март). На преднерестовой стадии гонады самцов молочно-белые или кремовые, самок — ярко оранжевые или розовые (апрель) [38].

Плодовитость гребешков может достигать сотен миллионов яиц. У отдельных видов, в зависимости от размеров, средняя величина плодовитости значительно ниже. Самка средних размеров (7—8 см) гребешка *M. yessoensis* продуцирует 25—30 млн яиц, и их диаметр составляет 60X70 мкм [38, 64]. Расчет плодовитости приморского гребешка из оз. Сарома (Хоккайдо, Япония), в зависимости от объемов яиц и гонад, показал, что плодовитость двухлетнего моллюска может достигать 100, в 5—6 лет — 170 млн яиц [261].

В репродуктивном цикле гребешков можно выделить ряд стадий: преднерестовую, нерест, посленерестовую, роста и созревания. Сроки наступления стадий репродуктивного цикла гребешков зависят в основном от их видовой принадлежности, температурных и трофологических условий среды. Каждому виду моллюска свойственны свои особенности протекания репродуктивного цикла. У гребешка *M. yessoensis* залива Петра Великого с учетом шкалы зрелости гонады выделено семь стадий развития репродуктивного цикла: восстановление, репродуктивной инертности, начала развития, остановки развития, активного гаметогенеза, преднерестовую, нерест. В процессе репродуктивного цикла гребешков в их гонадах происходит формирование половых продуктов. Перед нерестом гонады самок *M. yessoensis* в основном представлены

свободнолежащими овоцитами, закончившими рост (овоциты IV стадии) и в меньшем количестве овоцитами III стадии (рис. 47). В гонадах самцов присутствуют в основном сперматиды и сперматозоиды [38]. В лабораторных условиях изучено влияние температуры воды (10, 15, 20, 25, 30 °С) на созревание гамет гребешка *Aquiptecten irradians*. Отмечено, что при низких температурах (10, 15 °С) наблюдалось начало гаметогенеза, но массовое развитие гамет происходит при 20 °С и достаточном обеспечении моллюсков кормами. У гребешков *A. irradians*, содержащихся при температурах воды 25 и 30 °С, наблюдается ускоренное протекание гаметогенеза, возрастает интенсивность вымета гамет, и он происходит раньше, чем у моллюсков естественных поселений. При недостатке корма нормальное протекание процессов гаметогенеза у гребешков *A. irradians* замедляется [254].

Сроки нереста гребешков в течение года могут сдвигаться, и у многих моллюсков, обитающих в разных географических и климатических зонах, они различны (табл. 31). Нерест у гребешков может быть единовременный или порционный. Единовременный нерест наблюдается в большинстве случаев у раздельнополых гребешков, порционный — у гермафродитов. Четких различий в единовременности и порционности вымета гамет разных видов гребешков естественных поселений установить трудно.

Оплодотворение яиц гребешков наружное и происходит во внешней среде спермиями, имеющими простое строение. Сперматозоид гребешка *M. yessoensis* состоит из головки, шейки и хвоста. Головка включает ядро и акросому, расположенную на передней ее поверхности. Жгутик (хвост), образованный из дистальной центриоли, представляет нить, в которой имеются две центральные и девять периферических фибрилл [38].

Оплодотворенное яйцо делится неравномерно. Дробление спиральное, гетероквадрантное. В процессе дробления формируется стерробластула, из которой путем инвагинации образуется гастрюла. После возникновения рта и выворачивания раковинной железы гастрюла преобразуется в трохофору, которая через короткое время переходит в личинку-велигер [65].

В личиночном развитии гребешков прослеживается ряд стадий: трохофора, велигер, великонхи, педивелигер, спат (прикрепившаяся к субстрату личинка). Развитие личинок трохофор и велигеров подобно развитию личинок других двустворчатых моллюсков (рис. 48). По описанию К. Меру [235], раковина велигера (продиссоконс I) образо-

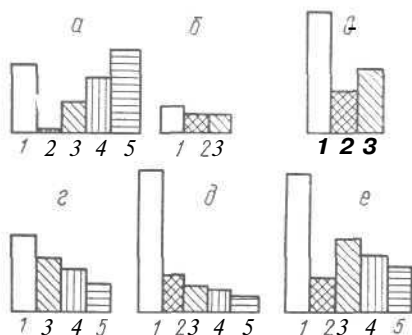


Рис. 47. Динамика клеточного состава в гонадах самок приморского гребешка в разные сезоны [38]:

a — май, *б* — июль, *в* — октябрь, *г* — январь, *д* — февраль, *е* — март; 1 — овогоний, 2 — овоцит I, 3 — овоцит II, 4 — овоцит III, 5 — овоцит IV

Таблица 31. Сроки нереста гребешков в различных акваториях [64]

Вид	Сезон, месяц	Температура нереста, °С	Акватория
<i>Mizuphoecten yessoensis</i>	Середина июля — середина октября	—	Залив Анива, Охотское море
	Начало июля — начало сентября	—	Южно-Курильское побережье Охотского моря
	Третья декада марта — первая декада июня	9	оз. Сарона, Охотское побережье о. Хоккайдо
	Третья декада мая — первая декада июля	7—11	Залив Восток (залив Петра Великого)
	Третья декада мая — вторая декада июля	8—10	Уссурийский залив (залив Петра Великого)
	Середина июня — июль	8—9	Залив Посьета (залив Петра Великого)
<i>Swiftopecten swift</i>	Март — середина июня	8—12	о. Хонсю, залив Муцу
	Третья декада августа — первая декада ноября	21—22	Залив Восток (залив Петра Великого)
	Август — первая половина сентября	21—22	Залив Петра Великого
<i>Pecten maximus</i>	Весна, конец лета	7,2—13,5	Бискайский залив (побережье Франции)
<i>Aquipecten irradians</i>	Конец августа — декабрь пик: сентябрь — ноябрь	20—25	Побережье Северной Каролины
<i>Placopecten magellanicus</i>	Апрель — сентябрь	—	Банка Джорджес

вана за счет выделений секреторных клеток раковинной железы. Размеры продиссоконха I у велигера *M. yessoensis* — 107 мкм в длину и 82,3 мкм в высоту. Створки имеют D-образную форму и обызвествлены и прозрачны. Замковый край раковины прямой, без зубчиков. В процессе развития продиссоконха I за счет выделения клеток наружной складки мантии моллюска образуется новый участок раковины — продиссоконх II. У личиночной раковины (продиссоконха II) по сравнению с продиссоконхом I лучше развита замковая система, макушка, поверхностные линии. У велигера *M. yessoensis* с длиной раковины 130—140 мкм имеется два зуба, расположенные по краям провинкулума каждой створки (рис. 49), а при длине раковины свыше 180 мкм количество зубов возрастает до трех [235]. Стадия педивелигер играет существенную роль в метаморфозе гребешков, поскольку педивелигеры обладают удлинённой, хорошо развитой ногой, способствующей ползанию личинок при выборе субстрата для оседания и их креплению биссусными нитями. У раковины педивелигера хорошо развита замковая система, увеличивается длина провинкулума, число зубов становится больше, чем у личинок-велигеров (см. рис. 48, 49). Задний аддуктор хорошо развит. Раковина педивелигера *M. yessoensis* треугольно-яйцевидная. Ее длина перед оседанием 260—285, замковой

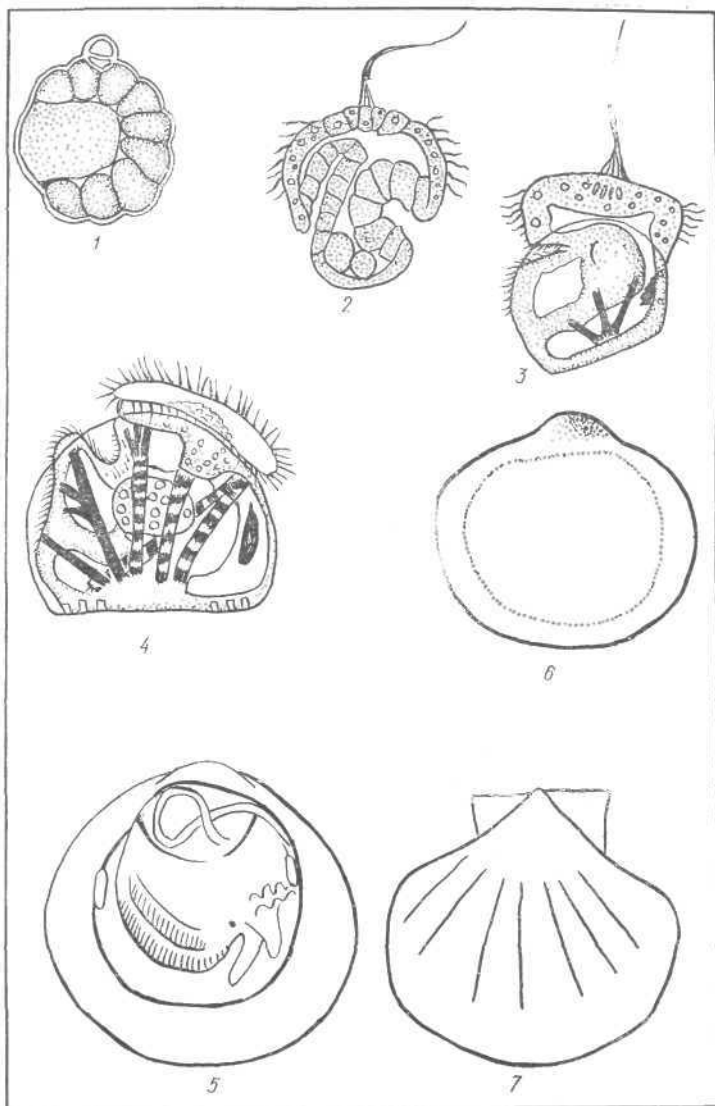


Рис. 48. Развитие приморского гребешка [65, 13]:
 1 — стерробластула, 2 — гастрюла, 3 — ранний велигер, 4 — более поздний
 велигер, 5 — педивелигер, 6 — продиссоконх, 7 — спат

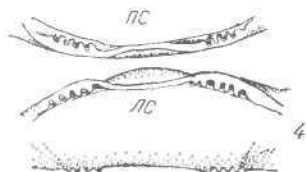
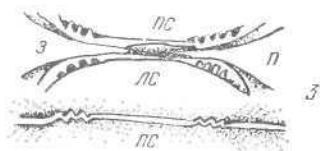
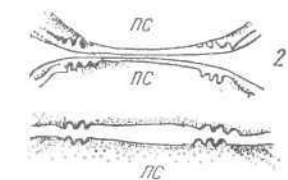
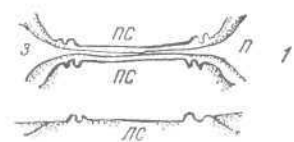


Рис. 49. Замковая система створок гребешка *Mizuhopecten yessoensis* с внутренней и наружной сторон [235]: / — длина раковины 140 мкм, высота 115 мкм, 2—180, 152, 3—215, 193, 4—264, 244 мкм соответственно; з — задний край, лс — левая створка, п — передний край, лс — передняя створка

линии — 100—110 мкм. С каждой стороны замкового ряда расположены пять зубов [65].

Продолжительность пелагического периода личинок гребешков зависит от многих абиотических и биотических факторов, среди которых особое место занимают течение, температура, соленость воды, обеспеченность пищей, поиск подходящего субстрата. На горизонтальное распределение личинок гребешков существенное влияние оказывают постоянные и переменные течения, их вертикальные расположения в толще воды. В оз. Сарома (Хоккайдо, Япония) личинки *M. yessoensis* концентрируются в верхних горизонтах во время прилива и в нижних — во время отлива. Днем личинки располагаются на глубине 6—12 м от поверхности воды, перед заходом солнца они поднимаются в поверхностный слой 0—3 м, а ночью находятся в приповерхностных слоях [236]. У гребешков *M. yessoensis* залива Муцу (северное побережье о-ва Хонсю, Япония) через 4 сут после оплодотворения формируется трохофора, через 5—6 — велигер, 15—20 — появляется дефинитивная раковина педивелигера (диссоконх), через 40 — личинка готова к оседанию [271]. У приморских гребешков залива Посьета (Японское море) через 1—3 сут после нереста появляется трохофора, а оседание личинок на коллекторы (искусственный субстрат) происходит через 22—30 (в среднем 25) сут [7].

Длительность пелагического периода личинок гребешков, полученных в искусственных условиях при высоких температурах воды, значительно короче, чем у личинок моллюсков естественных поселений. Личинки гребешка *Aquiropecten irradias*, выращиваемые в лабораторных условиях при температуре воды 20—28 °С, достигли стадии велигер (размер 73x27 мкм) через 18—28 ч, и их оседание на субстрат в основном происходило через 10—14 сут [190].

Личинки-педивелигеры в поисках подходящего (окончательного) субстрата для оседания способны задерживать протекание метаморфоза и более длительное время находиться в толще воды. Так, педивелигеры гребешка *Placopecten magellanus* могут задерживать метаморфоз и оседание на 1 мес [200]. По мере нахождения личинок гребешков в толще воды происходит их естественная убыль, причины которой мно-

гообразны (болезни, голодание и др.). Установить конкретные величины отхода пелагических личинок каждого вида гребешков трудно.

Плотность личинок *M. yessoensis* в заливе Муцу (северное побережье о-ва Хонсю, Япония) в благоприятные годы составляет 2700—4600, неблагоприятные— 170—750 экз. · м⁻³ [270]. Пелагический период личинок гребешков завершается их оседанием на субстрат, при котором у молоди должны быть сформированы и функционировать новые органы. Изменяется строение двигательного и прикрепительного аппаратов, раковины и ее замка, аддуктора (например, у гребешков родов *Pecten* и *Mizuhopecten* передний аддуктор раковины замещается задним), наблюдается перераспределение функций основных систем организма, а также происходит образование новых систем (например, кровеносной), несвойственных пелагическим личинкам. У молоди гребешка *M. yessoensis* происходит образование ушек с обеих сторон макушки, фасциолы и биссусного выреза на переднем конце створки. Фасциола и биссусный вырез имеют зубовидные выросты, и при увеличении размеров раковин до 6—7 мм на переднем ушке правой створки раковины образуется 1—3 дополнительных ряда зубчиков. На нижней стороне биссусного выреза образуется до 6 зубчиков, которые являются продолжением ряда зубообразных выростов фасциолы. У гребешков *M. yessoensis*, перешедших к свободному донному способу жизни, зубчики на биссусном вырезе и фасциоле редуцируют. Можно предположить, что образование и редукция зубчиков на фасциоле и биссусном выросте функционально связаны с распределением биссусных нитей на субстрате и прочностью прикрепления моллюска [36].

При выборе мест для оседания личинки гребешков обладают избирательной способностью к биологическим, химическим и физическим параметрам субстрата. Им характерна стайность (роение), выбор створки раковин своего вида, оседание на водоросли, но не в качестве основного (окончательного), а промежуточного (временного) субстрата, выделяющего специфические вещества и стимулирующего оседание личинок. Личинки гребешка *M. yessoensis* предпочитают оседать на водоросли *Ceramium Kondoi*, *Laminaria cichorioides*, *Desmarestia viridis*, *Polysiphonia* sp., *Heteromorpha* sp., *Sargassum pallidum*, *S. kjellmanium*, траву *Zostera marina*, гидроиды *Obelia plana*, домики полихет [65].

Крепление оседающих личинок гребешков к субстрату осуществляется за счет секретов, выделяемых железами биссусного комплекса, которые специфичны у каждого вида моллюсков. У оседающих личинок-педивелигеров *Pecten maximum* описаны следующие типы желез биссусного комплекса: вырабатывающие тонкие биссусные нити, продуцирующие слизь на ноге для облегчения ползания личинки, выделяющие секрет, прикрепляющий биссусные нити к субстрату [199]. Прикрепляющиеся к субстрату личинки по мере развития и роста могут вновь разрывать биссусные нити и вести поиск нового подходящего субстрата. У гребешков, ведущих придонный свободный образ жизни, прикрепленный период незначителен. У спата гребешка *M. yessoensis* он длится 40—60 сут, после которого молодь открепляется от субстрата и ведет подвижный образ жизни. Дальнейшее развитие моллюска

приводит к исчезновению биссусного комплекса и ноги. При переходе к донному образу жизни у гребешков наблюдается высокая естественная убыль (85—90 %), которая в основном связана с неблагоприятными условиями на грунте. У гребешка *M. yessoensis* 90 % спата на коллекторах в заливе Посъета поедается ювенильными особями морских звезд *Asterias amurensis*. При откреплении гребешков от субстрата их смертность может достигать 80—100 % [5, 65, 271].

Рост. По мере развития и роста гребешков на поверхности створок раковин образуются концентрические линии нарастания и зоны роста. У отдельных видов гребешков *M. yessoensis*, *S. swifti* они хорошо просматриваются, что позволяет предварительно судить о возрасте моллюсков, темпах линейного роста. На поверхности верхней створки гребешка *M. yessoensis* обнаружено чередование участков с широкими и узкими слоями роста. Широкие слои (в среднем до 20) на поверхности створки образуются с ноября по апрель, узкие (160—200) — с мая по октябрь.

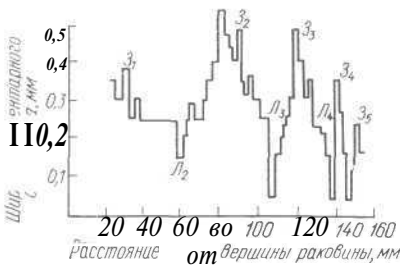


Рис. 50. Сезонные изменения ширины элементарных слоев роста верхней створки раковины приморского гребешка (*Mizuhopecten yessoensis*) из залива Посъета в о-ва Фудзигельма (Японское море)

3₁ — 3₅ — первая — пятая зима,
1/2 — 1/5 — второе — пятое лето

1/2 —

Наиболее узкие слои чешуйчатого строения появляются и сближаются в период максимальных температур воды (июль — сентябрь). Слои, образованные в холодное время года, имеют вид полос с равными краями (рис. 50). Знание особенностей чередования широких и узких слоев роста позволяет устанавливать время их образования и, следовательно, соответствующий возраст моллюска [136].

На поверхности створок гребешка *S. swifti* хорошо выражены концентрические зоны роста в виде уступов, формирование которых происходит круглогодично. В сентябре — декабре наблюдается максимальный рост раковин в высоту. В январе края раковины изменяют направление роста, отклоняясь от дорсовентральной оси тела, но в феврале — марте оно становится противоположным, и на радиальных ребрах верхней створки раковины образуются узлы. В апреле начинается формирование уступа, которое завершается в конце августа. В основном количество уступов на створках гребешков *S. swifti* соответствует их возрасту [117]. Скульптура створок многих видов гребешков разнообразна, поэтому проследить линии нарастания и зоны роста возможно только в первые годы жизни моллюсков. В дальнейшем это становится практически невозможным, поскольку темпы линейного роста гребешков с увеличением возраста снижаются и линии нарастания и зоны роста становятся трудно различимы. У моллюсков, выращиваемых в толще воды, наблюдается более правильная форма раковин.

Наиболее интенсивный рост моллюсков наблюдается в первые месяцы жизни после закрепления осевших личинок на субстрате. Спат 120

гребешка *M. yessoensis* через месяц после оседания достигает в среднем высоты 10 мм. Из-за неодновременности оседания личинок на коллекторы и неравномерности роста молоди размеры ее колеблются от 2—3 до 15—20 мм. Среднесуточный прирост спата в первые 60—90 сут составляет 100—200 мкм [6]. На темпы роста «раннего» спата гребешков особое влияние оказывают температура воды и глубина выращивания. Незначительные темпы линейного роста спата моллюсков наблюдаются в годы с низкой летней температурой воды, когда оседание личинок на коллекторы растянуто и происходит в более поздние сроки. В годы с высокой летней температурой воды, когда оседание личинок гребешка происходит в ранние сроки и протекает за короткий период времени, темпы линейного роста спата моллюсков резко возрастают

(рис. 51). Эта особенность наглядно проявляется на изменениях гонадного индекса гребешков. При высокой летней температуре воды происходит резкое снижение гонадного индекса гребешков *M. yessoensis* с 28—32 до 8—12%. Основная часть моллюсков нерестится в сжатые сроки, количество ранних личинок в планктоне больше и, следовательно, показатели их дальнейшего линейного рос-

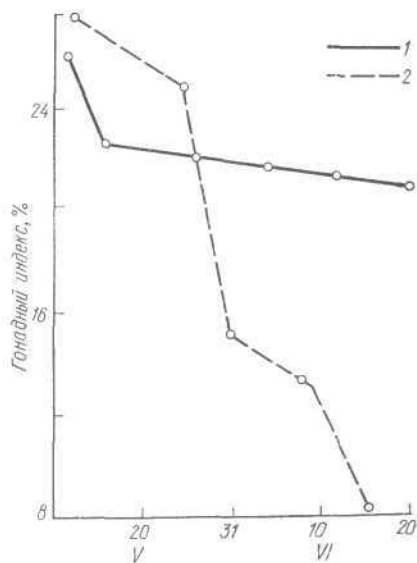
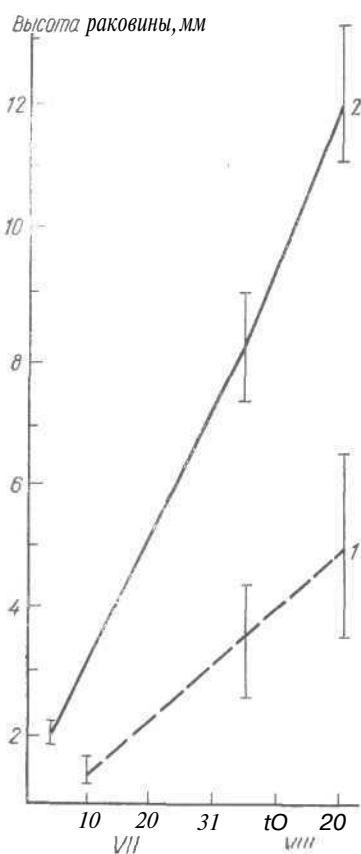


Рис. 51. Размеры спата гребешка *Mizuhopecten yessoensis* на коллекторах в бухте Миноносук (Японское море) F6]:

1 — в год с холодными летними температурами воды и поздним оседанием личинок, 2 — в год с высокими летними температурами воды и ранним оседанием личинок

Рис. 52. Динамика гонадного индекса гребешка *Mizuhopecten yessoensis* [7]:

1 — аномальный нерест, 2 — нормальный нерест

та будут выше, чем у личинок, появившихся от гребешков с аномальным нерестом (гонадный индекс 20—24 %) из-за низкой температуры в более поздние сроки (рис. 52) [7].

Молодь гребешков, размещенная в верхних горизонтах воды, растет интенсивнее и имеет большие размеры по сравнению с моллюсками, выращиваемыми на глубине. Это объясняется более поздним оседанием личинок на больших глубинах и лучшим ростом в верхних слоях воды [4, 6]. Подобные явления наблюдаются и у других двустворчатых моллюсков, в частности у мидий *Mytilus galloprovincialis*, выращиваемых на разных глубинах юго-восточной части крымского побережья Черного моря (см. раздел «Мидии»).

Температура воды оказывает постоянное влияние на рост гребешков. В прогреваемых бухтах залива Посьета (Японское море), где гребешки *M. yessoensis* нерестятся раньше, годовые приросты особенно велики в первые два года, а затем быстро снижаются. В более холодном заливе Владимир рост гребешков менее интенсивный, моллюски меньших размеров, но у взрослых (крупных) особей темп роста уменьшается медленнее [136]. Зимой при температуре воды от 4—6 до —2°C линейный рост приморского гребешка не останавливается, но замедляется и становится равномерным. В заливе Посьета (Японское море) при температуре воды ниже 4°C (ноябрь—апрель) суточные приросты сеголеток *M. yessoensis*, выращиваемых в садках, составили 0,04—0,08 мм; при 4—6°C (первая половина мая) — 0,1—0,2; при 8—16°C (конец мая—середина июня) — 0,2—0,4; при 16°C и выше — 0,02—0,05 мм [136].

Рост гребешков, помимо температуры воды, зависит от многих факторов среды обитания (течения, глубины, характера грунта, зарастаемости водорослями и др.). У моллюсков, обитающих в открытых морских акваториях, где наблюдается стабильность гидрологического и гидрохимического режимов и отсутствуют резкие колебания температуры воды зимой и летом, темп роста гребешков сравнительно высокий и стабильный. Защищенность естественных акваторий, заселяемых гребешками, с учетом специфики расположения акваторий и условий обитания моллюсков, может оказывать существенное влияние на их рост. В первые годы жизни гребешки *Patinopecten saurinus* в защищенном проливе Джорджия у о-ва Ванкувер (Северная Америка) растут в 1,5 раза быстрее, чем в открытой части Тихого океана у побережья Северной Америки. В 5-летнем возрасте гребешки *P. saurinus* достигают размеров 130 мм в заливе Джорджия у о-ва Ванкувер в относительно хорошо прогреваемой воде, богатой фосфатами, а в открытой акватории—менее 100 мм [131,211].

В защищенных участках, располагающихся в мелководных бухтах и заливах, могут встречаться валуны, скалы, места с илистыми грунтами. Здесь чаще наблюдаются резкие изменения температуры, солености, содержания растворенного в воде кислорода, повышенная мутность, что отрицательно влияет на жизнедеятельность гребешков и приводит к снижению темпов роста, а также травмированию моллюсков. Темпы роста гребешков, размещенных на выростных участках,

расположенных на небольшом расстоянии друг от друга в одном географическом районе, могут существенно отличаться. При отсадке молодых гребешка *M. yessoensis* на грунт близкого расположенных выростных участков бухты Витязь (залив Петра Великого, Японское море) установили, что на одном участке трехгодовики достигли средних размеров (высота раковины) $120,2 \pm 1,8$ мм и общей массы $201,9 \pm 9,6$ г, а на другом — $107,4 \pm 2,2$ мм и $142,0 \pm 8,2$ г соответственно. Расхождение в скорости роста моллюсков можно объяснить значительным различием биологических условий выростных участков, в частности интенсивностью водообмена [27].

Рост гребешков связан с характером грунта. На поверхности мягкого илистого грунта оз. Второго (залив Находка) встречались 11—13-летние гребешки *M. yessoensis*, размеры которых были меньше, чем у моллюсков этого возраста, обитающих на песчаном или песчано-илистом дне. На галечных и песчаных грунтах моллюски достигают возраста 16, на иле — 10—12 лет. В открытых районах Приморья высота раковины приморского гребешка, обитающего на песчаных грунтах, достигает 190—192, на заиленном песке или гальке — 171—178, на илистых или скально-песчаном грунтах — 147—156 мм. Наиболее высокие темпы роста моллюсков отмечены также в бухте Витязь, Западная, заливе Посыета, у о-ва Стенина (Японское море), где расположены песчаные грунты и наблюдается хорошая аэрация воды [135, 136].

Темпы роста гребешков снижаются при наступлении половой зрелости. Во время нереста рост задерживается, раковины моллюсков часто ломаются. Прирост за третий год жизни (период наступления половой зрелости) у гребешка *M. yessoensis* по сравнению с двумя первыми годами жизни уменьшается в среднем в 1,5—2,0 раза, и в 5-летнем возрасте приросты раковин моллюска редко превышают 5 мм [64].

Гребешок Свифта (*Swiftopecten swifti*) растет на протяжении всей жизни. Высокие темпы роста характерны для первых четырех лет. Начиная с 5-летнего возраста годовые приросты заметно снижаются [117]. Если проследить темп роста гребешка *S. swifti*, заселяющего северо-западные районы Японского моря (о-ва Петра, Клыкова, Стенина, Фуругельма, бухта Мелководная, Витязь, залив Восток), то мож-

Таблица 32. Высота раковины разновозрастных гребешков Свифта (*Swiftopecten swifti*) в северо-западной части Японского моря [118], мм

Возраст, годы	Район сбора			Возраст, годы	Район сбора		
	о. Петрова	о. Пуяттина	залив Восток		о. Петрова	о. Пуяттина	залив Восток
1	29,8±0,3	29,3±0,2	21,3±0,2	6	105,1±0,5	112,9±0,4	105,7±0,8
2	47,3±0,5	45,8±0,4	45,8±0,6	7	107,5±0,6	116,8±0,5	106,7±0,9
3	69,8±0,6	67,2±0,6	70,3±0,7	8	109,6±0,8	118,6±0,6	108,7±1,1
4	90,5±0,5	90,6±0,6	88,9±0,7	9	110,8±0,9	120,6±0,7	109,0±1,5
5	101,6±0,5	106,4±0,4	100,3±0,7	10	110,5±0,8	121,1±1,0	—

Примечание. Число исследованных гребешков в районе о-ва Петра составило 219, о-ва Пуяттина — 243, залива Восток — 160 экз. ($\pm m$) — средняя ошибка.

но отметить, что максимальный ежегодный прирост раковин в течение четырех лет составляет в среднем 20—25 мм. На пятом году жизни прирост раковин равняется в среднем 10—15 мм. Высокие показатели линейного роста моллюсков установлены в районах островов Петрова, Путятина и заливе Восток (табл. 32), что позволяет выделить эти зоны как наиболее благоприятные для интенсивного роста гребешка Свифта [118].

Интенсивный рост наблюдается и у японского гребешка (*Chlamys farreri nipponensis*), встречающегося на коллекторах в заливах Посьета, Петра Великого (Японское море). Количественные закономерности размерно-массовых показателей гребешков *C. f. nipponensis* из естественных поселений бухты Новгородская (залив Посьета) описываются уравнениями Берталанфи:

$$L_t = (3,57 - 2,838 e^{-0,394 t})^{1,787}, \quad (0)$$

$$W_t = (2,033 - 1,617 e^{-0,394 t})^{5,35}, \quad (2)$$

где L_t — средняя длина тела, г; W_t — масса тканей, г сырого вещества. Рассчитанные величины L_t и W_t для гребешков *C. f. nipponensis* в возрасте 1—5 лет приведены в табл. 33 [12]. Темп линейного роста раковины гребешка может не соответствовать нарастанию массы моллюска. Так, максимальный рост раковины гребешка *M. yessoensis* наблюдается в 1—3 года, массы — в 2—8 лет. У моллюсков южных акваторий наиболее высокий прирост массы гребешков происходит в возрасте 2—4 лет, северных — 4—8 лет [136].

Таблица 33. Расчетные размерно-массовые характеристики японского гребешка (*Chlamys farreri nipponensis*) естественных поселений бухты Новгородской (залив Посьета, Японское море) [12]

Возраст, годы	Средняя длина тела, см	Средняя масса тканей, г сырого вещества
1	2,7±0,96	0,73
2	4,3±1,5	4,03
3	5,85±0,9	9,95
4	7,0±0,96	17,0
5	7,8±0,96	23,8

Размерно-массовая характеристика гребешков специфична и представляет определенный интерес для биотехнических разработок. Зависимость линейного роста раковин и общей массы от возраста можно выразить математически. Длина раковин личинок и спата гребешков *M. yessoensis*, выращиваемых в искусственных условиях при температуре воды 15 °С, находится в экспоненциальной зависимости от их возраста и описывается формулой

$$L = 81,1 e^{0,039 t}, \quad (3)$$

где L — длина раковин личинок и спата, мкм; t — возраст, сут. У подрастающих личинок и спата гребешков размерно-массовые характеристики коррелируют, а их зависимость можно представить в виде

$$W = 0,121 L^{2,9}, \quad (4)$$

где W — масса тела, мг; L — длина раковин личинок и спата, мкм. На основании уравнений 3 и 4 зависимость массы личинок и спата от их возраста описывается формулой

$$W = 8,33 \cdot 10^{-5} e^{0,113 t}, \quad (5)$$

где W — масса тела личинок и спата, мкм; t — возраст, сут. Формулы 3—5, связанные с экспоненциальным характером роста личинок и спата гребешка *M. yessoensis*, можно использовать в разработках методов получения жизнестойкой молоди моллюсков в искусственных условиях [91]. Для определения линейного роста неполовозрелых и половозрелых гребешков *M. yessoensis* из бухты Троицы залива Посьета (Японское море), в зависимости от их возраста, можно воспользоваться формулами:

$$L_t = (7,240 - 6,683 e^{-5915})^{1,282} \text{ для неполовозрелых,} \quad (6)$$

$$L_t = (18,830 - 10,240 e^{-2450(t-2)})^{0,975} \text{ для половозрелых,} \quad (7)$$

где L — высота раковины, мм в возрасте t лет [153]¹.

Изменения размерно-массовых показателей половозрелых гребешков зависят не только от величин приростков раковины и массы тела, но и от стадий репродуктивного цикла. Максимальная масса у моллюсков отмечена в нерестовый период, минимальная — после нереста. Поэтому математические описания размерно-массовых характеристик моллюсков возможны по формуле

$$W = aH^{\sigma}, \quad (8)$$

где H — высота раковины, мм; W — общая масса, г; a и σ — коэффициенты, величины которых без внесения поправок на состояние гонад моллюсков будут ошибочны.

Рост гребешков тесно связан с фильтрацией ими воды, имеющей важное значение в жизнедеятельности моллюсков (дыхание, питание, энергетический обмен и др.). У разновозрастных гребешков скорость фильтрации зависит от физиологического состояния, сезона года, среды обитания. Скорость фильтрации личинок спата гребешка *M. yessoensis*, выращиваемых при температуре 15 °С, в зависимости от их массы, описывается уравнением

$$F = 0,586 \cdot 10^{-2} W^{0,707}, \quad (9)$$

где F — скорость фильтрации, л·ч⁻¹·экз.⁻¹; W — масса тела, мг.

Скорость фильтрации воды личинками гребешка *M. yessoensis* длиной до 120 мкм находится в интервале от 9,4 до 15,2; оседающими личинками длиной 220—300 мкм — 93—101 мкл·ч⁻¹·экз.⁻¹ [91]. При увеличении высоты раковины от 12 до 180 мм и массы от 0,337 до 855 г (температура воды 10 °С) скорость фильтрации возрастает с 0,17 до 41,3 л·ч⁻¹·экз.⁻¹, а интенсивность фильтрации уменьшается с 0,5 до 0,05 л·ч⁻¹·экз.⁻¹. Рассчитать скорость фильтрации (F , л·ч⁻¹·экз.⁻¹)² в

¹ Для расчетов формул 6 и 7 использовали уравнение Бергаланфи [153], видоизмененное Винбергом, но с различными показателями констант. Для неполовозрелых гребешков *M. yessoensis*: σ — $a = 0,78$, для половозрелых — σ — $a = 1,025$.

² Л. Г. Макарова и др. [91] скорость фильтрации (F) определяли как отношение C/\bar{q} , где C — рационы (кал·экз.⁻¹×сут⁻¹), рассчитанные по формуле $C = (P+R) \gamma^{-1}$, P — прирост массы, средние траты на обмен одной личинки за двухсуточный период, γ^{-1} — усвояемость, принятая за 0,9; q^- — среднее содержание в среде пищевых частиц (ВОВ) размером более 0,4 мкм ($q^- = 1,52 \pm 0,22$ кал·л⁻¹).

зависимости от массы (W , г) тела моллюска можно по уравнению

$$F = 0,366 W^{0,7}, \quad (10)$$

($r=0,943$) [90].

Если акклиматизировать гребешков *M. yessoensis* в течение 3 ч в воде с температурой 20 °С, то скорость фильтрации в зависимости от их массы (8,8—560,0 г) описывается уравнением

$$F = 0,416 W^{0,62}, \quad (11)$$

где F — скорость фильтрации, л·ч⁻¹·экз.⁻¹, W — масса тела, г ($r = 0,964$). Скорость фильтрации этих же моллюсков при той же температуре, но в зависимости от высоты раковины (40—162 мм), выражается формулой

$$F = 0,0021 Я^{1,8}, \quad (12)$$

где F — скорость фильтрации, л·ч⁻¹·экз.⁻¹; H — высота раковины, мм ($r=0,972$) [89]. Формулы 9—12 можно использовать в биотехнических работах и при количественных оценках роли моллюсков в очищении воды от взвешенных веществ [89, 90, 91].

Рост гребешков зависит от потребления растворенного в воде кислорода. При повышенной или пониженной температуре воды содержание кислорода резко снижается, что отрицательно влияет на процессы жизнедеятельности моллюсков. Так, при снижении содержания растворенного в воде кислорода до 1,8—1,5 мл·л⁻¹ (3/4 полного насыщения) и при температуре воды 13—16 °С спат гребешка *M. yessoensis* прекращает фильтрацию через 13—27, а более крупные особи — через 25—53 мин [7]. Скорость потребления кислорода личинками и спатом приморского гребешка, выращиваемых при температуре 15 °С, в зависимости от их массы, можно выразить уравнением

$$Q = 0,164 \cdot 10^{-2} W^{0,667}, \quad (13)$$

где Q — скорость потребления кислорода, мгО₂·ч⁻¹·экз.⁻¹; W — масса тела, мг ($r=0,953$) [91].

При увеличении массы моллюсков от 0,02 до 620 г и температуры воды до 20 °С скорость потребления кислорода гребешками *M. yessoensis* возрастает и описывается уравнением

$$Q = 0,159 W^{0,79}, \quad (14)$$

где Q — скорость потребления кислорода, мгО₂·ч⁻¹·экз.⁻¹; W — масса тела, г ($r=0,98$). Средние величины потребления кислорода годовиками (высота раковины 42,8±1,0 мм) и четырехлетними гребешками *M. yessoensis* (высота раковины 122,7±4,4 мм) при температуре 20 °С, рассчитанные по формуле (14), составляли соответственно 0,98±0,05 и 8,8±0,16 мгО₂·ч⁻¹·экз.⁻¹ [89]. Скорость потребления кислорода японскими гребешками (*Chlamys farreri nipponensis*) при температуре 20 °С, в зависимости от их массы, можно представить в виде уравнения

$$Q = 0,1543 W^{0,813}, \quad (15)$$

Таблица 34. Состав пищи гребешков [161]

Вид	Пищевой компонент	Акватория
<i>Mizuhopecten yessoensis</i>	Детрит, жгутиконосцы, в том числе перидинеи, споры, простейшие и другие беспозвоночные, их яйца и личинки	Залив Петра Великого Японского моря
<i>Pecten islandicus</i>	Детрит, мелкие ракообразные и полихеты, простейшие, диатомеи, песок	Северные моря СССР
<i>P. maximus</i>	Голые жгутиконосцы, перидинеи, диатомеи, детрит, яйца и личинки двусторчатых моллюсков	Район Плимута
<i>Chlamys opercularis</i>	Голые жгутиконосцы и их цисты, детрит, перидинеи, диатомеи, мелкие беспозвоночные, их яйца и личинки, споры Детрит, диатомеи, перидинеи, простейшие, личинки ракообразных и моллюсков, цисты и споры	Прибрежные воды Дании, район Плимута Район Плимута

где Q — скорость потребления кислорода, $\text{мгO}_2 \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{экз.}^{-1}$; W — масса тела, г. У гребешков *S. f. nipponensis* скорость потребления кислорода возрастает медленнее, чем масса метаболически активных тканей [12].

Гребешков можно отнести к быстрорастущим моллюскам, у которых в первые годы жизни наблюдается интенсивный рост, и большинство из них к 3—4-летнему возрасту достигают товарных размеров. Отдельные особи гребешка *M. yessoensis*, выявленные в Южно-Курильском мелководье, имели высоту раковины 22 см, массу свыше 1 кг (мускула-замыкателя — 0,15 кг) [7, 137].

Продолжительность жизни гребешков различна и во многом зависит от ареалов распространения и условий обитания. Гребешки *Mizuhopecten yessoensis* живут до 20 лет, *Patinopecten caurinus* — до 15—25, *Swiftopecten swifti* — до 13, *Pecten maximus* — до 11—14, *Chlamys farreri nipponensis* — до 8,3 лет [12, 117, 136, 209, 210].

Пища, питание. Гребешки — фильтрующие организмы, питающиеся в основном детритом и протистами. В пищевом рационе гребешков (табл. 34) можно обнаружить жгутиконосцев, диатомей, мелких беспозвоночных, их яйца и личинки [161]. В пищевом тракте гребешков *M. yessoensis*, обитающих возле о-ва Попова (залив Петра Великого), обнаружены детрит (30—70% пищевого комка), минеральные частицы, споры, яйца. Идентифицированы 161 форма, среди которых преобладали диатомеи (68 форм или 42,2%), простейшие (41 или 25,6), в основном *Tintinnoidea*, перидинеи (22 или 13,7), членистоногие (15 или 9,3), личинки моллюсков (5 или 3,1), хризифиты (3 или 1,8) и коловратки (3 или 1,8). Отмечен также широкий размерный спектр организмов (9—950 мкм), поедаемых *M. yessoensis* [98]. В пищевом рационе других видов гребешков (*Chlamys opercularis*, *Agropecten gibbus*, *Aquipescten irradians*) преобладали пищевые частицы размером 50—60 мкм [185].

Скорость потребления пищи у гребешков (по относительному уровню потребления пищи — C_B) ниже среднего показателя C_B у аутобран-

хий. Например, относительный уровень потребления пищи гребешка *M. yessoensis* составляет 0,34, а средний показатель C_B представителей надотряда *Autobranchia* равен 0,85. Пища гребешков мало калорийная, поскольку в ней преобладает низкокалорийный детрит, а уровни потребления пищи гребешками значительно ниже уровней потребления мидиями и устрицами [161]. Состав водорослей в пище приморского гребешка соответствует их составу в планктоне. Гребешки без выбора отфильтровывают из морской воды пищевые компоненты растительного и животного происхождения не только из тонкого природного слоя воды, но и из взвеси [97]. Следовательно, гребешков можно отнести к седиментаторам и к активным фильтраторам, потребляющим донные и планктонные организмы.

Болезни, паразиты, враги. Гребешки, как мидии и устрицы, подвержены различным заболеваниям, среди которых можно выделить инфекционные и инвазионные болезни, а также патологические изменения, вызываемые различными перфораторами раковин. Однако сведения об инфекционных заболеваниях культивируемых гребешков ограничены, что, видимо, связано с недостаточной их изученностью. Инвазионные болезни гребешков изучены более подробно, но степень изученности незначительна. Более полные сведения о болезнях гребешков имеются в работе О. Кинне [220], но, видимо, они требуют дополнения. Поэтому кратко перечислим возбудителей болезней и паразитов гребешков, зарегистрированных у берегов Приморья (р-н Дальнего Востока).

В кишечниках гребешков *M. yessoensis* обнаружены инфузории *Pectenita golikowi*, а в мантийной полости — *Trichodina pectensis*. Интенсивность инвазии гребешков инфузориями *T. pectensis* колеблется от 20 до 100 % • Заметного вреда инфузории приморским гребешкам не причиняют [80].

Копеподы *Herrmannella longicaudata* (длина 1,9—2,2 мм) обнаружены в мантийной полости гребешков *M. yessoensis* и *S. swifti*. Копеподы *H. longicaudata* у гребешков *M. yessoensis* встречаются повсеместно, но никаких признаков патологии у моллюсков не обнаружено [1].

Паразитические гастроподы *Odstomia fuitanii* — литоральные брюхоногие моллюски (высота раковины до 5 мм) — встречаются на гребешке *M. yessoensis*. Длинный хоботок паразита *O. fuitanii* вводится между створками моллюска и с его помощью осуществляется питание паразита. Перфорирование гастропод *O. fuitanii* на раковинах гребешка временное, и существенного вреда паразиты моллюску принести не могут [80].

Среди перфораторов раковин гребешков можно выделить полихет *Polydora ciliata*, *P. c. possjetica*, *Dodecaceria concharum* и др., а также губок *Cliona* sp., *C. vastifica*. Сверлильщики-перфораторы (полихеты, губки) проделывают в створках раковин гребешков множество ходов, делая их хрупкими и ломкими. Образующиеся ходы покрываются слоями извести, поверхность створок становится бугристой и утяжеляется, что затрудняет передвижение моллюска. Часто в раковинах образуются блистеры (вздутия), которые, разрастаясь за счет дополнительных слоев раковин, нарушают протекание жизненных процессов гребешков.

В отдельных прибрежных районах залива Петра Великого (Японское море) поражение раковин гребешков *M. yessoensis* сверлильщиками-перфораторами достигает 100 %, но встречаются также места с непораженными моллюсками [80].

Среди обрастателей раковин приморского гребешка в заливе Посьета (Японское море) часто встречается усоногий рачок *Solydabalanus hesperius*. Бальянсы в основном сосредоточены на верхних створках моллюсков (до 12 экз. на створку). Численность *S. hesperius* на створках гребешков зависит от его жизненного цикла. Половозрелость у рачков наступает в октябре. Диаметр основания домика размножающейся особи 5 мм. Личинки находятся в планктоне около 3 недель. Массовое оседание молоди бальянсов характеризуется двумя пиками: летним (июль — август) и осенне-зимним (ноябрь — декабрь). Молодь, осевшая летом, к осени достигает среднего размера 6—8 мм, максимального — 12—14 мм. Средняя продолжительность жизни бальянуса *S. hesperius* не превышает 6—7 мес [111]. Наличие обрастателей на раковине замедляет скорость передвижения гребешков, что отрицательно сказывается на их жизнедеятельности.

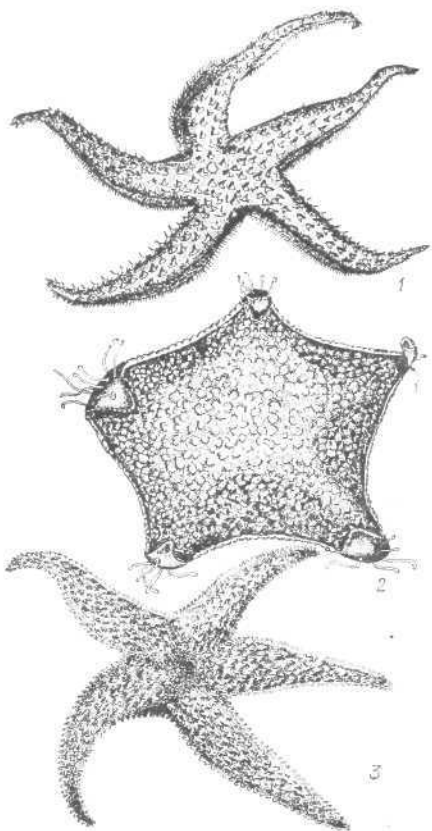
Усоногие раки *S. hesperius* и *Balanus crenatus*, заселяющие верхние створки гребешков, являются также пищевыми конкурентами моллюсков. Так, степень конкурентной способности *S. hesperius* может составлять 11 % доступной в окружающей среде пищи и 35 % потреблений гребешка *M. yessoensis*. Теоретические расчеты показали, что бальянсы, заселяющие на 100 % створки раковины гребешка высотой 10—12 см, потребляют пищи в 3 раза больше, чем сам моллюск [112].

Офиуры, поселяющиеся на створках гребешков и рядом на субстрате, могут быть конкурентами моллюсков за жизненное пространство. Офиуры *Ophiopholis aculeata* оплетают светлые раковины беринговоморских гребешков *Chlamys beringianus* сетью своих лучей и предотвращают доступ пищи к моллюскам [107].

Водоросли-обрастатели (*Laminaria* sp., *Codium* sp., *Sargassum* sp.), прорастая на створках гребешков, способны поднимать их в толщу воды или на ее поверхность, что может привести к гибели моллюсков.

К естественным врагам гребешков можно отнести многих животных, среди которых особенно выделяются рыбы (*Limanda yokohamae*, *L. schrencki*, *Platichthys* и др.), морские звезды (*Asterias amurensis*, *A. vulgaris*, *Distolasterias nipon*, *Patiria pectinifera* и др.), брюхоногие (*Boeotrophon candelabrum*, *Tritonalia* (= *Ocenebra*) *japonica* и др.) и головоногие (*Paroctopus conispadiceus*, *Ostopus dofeini* и др.) моллюски, крабы (*Paralithodes camtschatica*, *Pagurus dubius*, *Carcinides maenas* и др.).

Амурские звезды (*A. amurensis*) и дистоластарии (*D. nipon*) особенно опасны при массовых скоплениях и могут вызвать значительное выедание гребешков (рис. 53). Так, на участке дна залива Посьета площадью 0,3 га было отмечено внезапное появление звезд *D. nipon*, которые в короткий срок уничтожили около 57 % выращиваемых 4-летних гребешков *M. yessoensis*. Амурская звезда (*A. amurensis*) интенсивно поедает молодь гребешков, но для взрослых особей, по-види-



тому, она не столь опасна [83]. Активность хищничества зависит от вида, возраста, размеров, поведения, факторов среды обитания (шторм, мутность воды и др.), физиологического состояния иглокожих, моллюсков. У многих видов гребешков реакция избегания звезд различна. У приморского гребешка (*M. yessoensis*) при встрече со звездой *D. nipon* она выражена слабее, чем при приближении звезды *A. amurensis*. Наиболее сильно реакция избегания звезд проявляется у гигантского гребешка (*Pecten maximus*) [83, 264].

Особенно опасны звезды для молоди гребешков, выращиваемой на коллекторах, где моллюски становятся легкой добычей иглокожих хищников. В отдельные годы в заливе Посыета (бухта Миноносук, балка Иванов), при значительном оседании личинок звезд, отход спата гребешков *M. yessoensis* достигал 61—100 %, а при их отсутствии — 2 % [5, 83]. При проведении биотехнических работ, связанных со сбором молоди гребешков в естественных условиях, важно правильно выбрать сроки постановки и глубины размещения коллекторов,

Рис. 53. Морские звезды — наиболее

опасные враги гребешков:
1 — *Distolasterias nipon*, 2 — *Patiria pectinifera*, 3 — *Asterias amurensis*

чтобы предотвратить массовое оседание на них личинок морских звезд. Максимальные скопления личинок гребешков и морских звезд могут находиться на разных глубинах, и неодновременные их оседания значительно уменьшают плотности поселений «хищник» и «жертва» на одном выростном субстрате. Так, на коллекторах, установленных на глубине 2—7,4 м в районе о-ва Ньюфаундленд (Канада), наблюдалось незначительное количество спата гребешка *Placopecten magellanicus* и преобладание звезд *Asterias vulgaris*. При заглублении коллекторов до 12 м количество жизнестойкого спата *P. magellanicus* увеличивалось, а число звезд снижалось (рис. 54), что позволило повысить выживаемость молоди моллюсков [243].

Значительную опасность для гребешков представляют брюхоногие моллюски сем. *Muricidae* (*Boreotrophon candelabrum*, *Tritonalia japonica*), способные просверливать раковины пектинид и вызывать их гибель. Хищничество мурицид связано с условиями их обитания. Отмечено, что при расположении моллюсков на песчаном грунте агрессивность

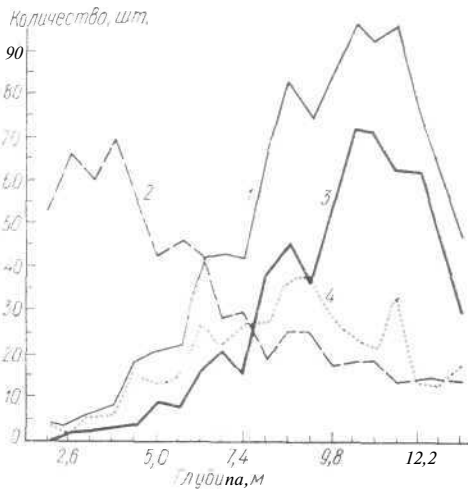


Рис. 54. Количественные показатели спата гребешка *Pecten magellanicus* и морских звезд *Asterias vulgaris* на разных глубинах [243]:

1 — общее количество звезд и спата гребешков, 2 — количество звезд, 3 — количество спата гребешков на коллекторах, 4 — количество уничтоженного (выдаваемого) спата гребешка на коллекторах

тины, отверстия, позволяющие размещаться в них головоногим моллюскам. На ровных грунтах, возле нор осьминогов, можно обнаружить гребешковые раковинные кучи. Камбала (*Limanda yokohamae*, L. schrenski), бычки (*Platichthys stellatus*), крабы королевский, или камчатский (*Paralithodes camtschatica*), зеленый (*Carcinidas maenas*), раки-отшельники (*Pagurus dubius*) способны выедать в массовых количествах молодь гребешков.

В настоящее время болезни, паразиты и враги культивируемых видов гребешков окончательно не изучены и требуют дальнейших исследований. Методы профилактики и борьбы с хищниками выращиваемых видов гребешков должны учитывать специфику географического ареала распространения, условия обитания моллюсков, их физиологическое состояние. «Бедная» паразитофауна гребешков Приморья указывает на эпизоотологическую благоприятность данной акватории для выращивания моллюсков.

Культивирование. В мире ежегодно добывается 160—240 тыс. т гребешков, из которых около 100—140 вылавливаются, а оставшиеся 60—100 тыс. т культивируются [82, 93]. Массовые промысловые скопления гребешков сосредоточены у побережья Америки, Австралии, Европы и в прибрежных акваториях Великобритании, Японии, СССР (Приморье). Здесь в основном отлавливают *Pecten maximus*, *Mizuhopecten yessoensis*, *Pecten magellanicus*, *A. gibbus*, *Aquiptecten irradians*, *Swifto-*

хищников по отношению к гребешкам снижается. У гребешков *M. yessoensis*, обитающих на песчаных грунтах о-ва Фуругельма, следов сверления мурицидами раковин моллюсков не обнаружено, хотя у гребешков, встречающихся на отдельных участках дна бухты Миносок и Хонвей, но не с песчаным грунтом, следы сверления мурицидами раковин отмечены у 27 и 14 % гребешков *M. yessoensis* соответственно [83].

Серьезную опасность для гребешков представляют осьминоги (класс Cephalopoda, сем. Ostopodidae). Песчаный осьминог (*Paroctopus conispadiceus*), осьминог Дофлейна (*OstopodUS dofleini*) обламывают раковины (ушки, замки) моллюсков, обитающих на глубоководных участках. Массовые скопления осьминогов наблюдаются на выростных гребешковых конструкциях, где возможны различные пустоты, вмя-

Таблица 35. Продуктивность гребешковых хозяйств (ферм) в Японии (с учетом массы раковин) [101]

Район, префектура	Число семейств, занятых выращиванием	Площадь хозяйства, тыс. м ²	Продукция, т	Продуктивность, кг·м ²
Хоккайдо	1810	11 350	23 925	2,12
Аомори	—	29410	29 848	1,01
Ивате	—	11 660	7501	0,65
Мияге	—	1920	1270	0,66
	8206	54 720	62 651	1,14

Примечание. Прочерк — отсутствие данных.

pecten swifti, *Chlamys patagonica*, *C. albidus*, *C. opercularis*, *C. islandicus* и др. [108].

Ежегодные мировые объемы культивирования гребешков сосредоточены в странах Юго-Восточной Азии, и в первую очередь в Японии, которая выращивает основную массу гребешков (до 63 тыс. т)¹ [101]. В СССР количество ежегодно выращиваемых гребешков пока незначительно (до 70 т). Среди гребешков в основном выращивают *M. yessoensis*, *Chlamys nipponensis*, *C. farreri nipponensis*.

Выращивание гребешков начато со середины XX столетия, поэтому многолетний опыт их культивирования во многих странах мира (за исключением Японии; табл. 35) отсутствует.

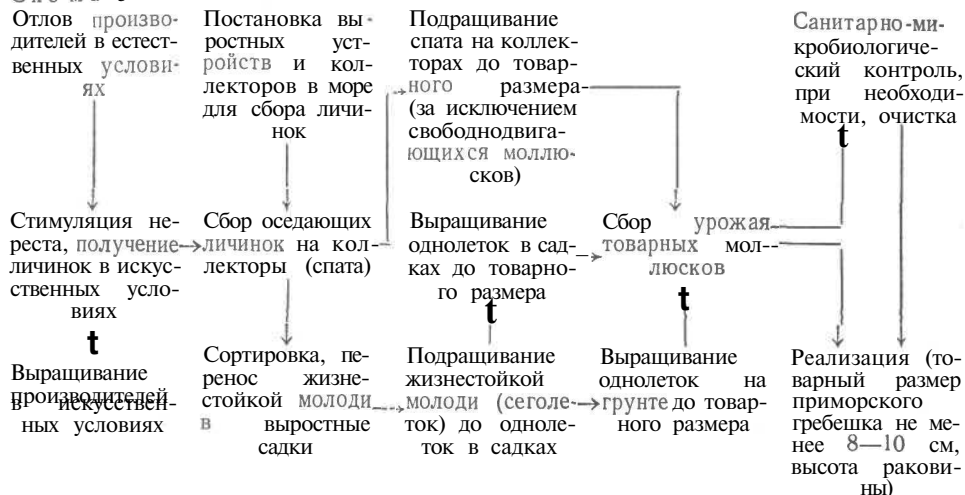
Промышленное выращивание гребешков в основном производится в хозяйствах полуциклического типа, где сбор и подращивание молоди происходит в естественных условиях. В последние годы интенсивно развиваются методы и способы получения молоди в искусственных условиях. В общем виде биотехника выращивания гребешков в хозяйствах полуциклического типа происходит по следующей схеме: сбор личинок гребешков на искусственные субстраты (коллекторы) в естественных условиях; перенос жизнестойкого спата с коллекторов на выращивание в садки или на грунт; подращивание жизнестойкой молоди до товарных размеров; сбор товарных моллюсков; санитарный контроль и реализация товарных особей. На схеме 3 приведена последовательность биотехнического процесса товарного выращивания гребешков.

В биотехнику выращивания конкретного вида гребешка, в зависимости от районов и условий выращивания, технической оснащенности оборудования, подбора специалистов и работающих, рынков сбыта, национальных традиций, могут вноситься определенные коррективы.

При организации гребешкового хозяйства полуциклического типа важно правильно выбрать выростные районы, которые могут находиться в разных географических зонах. В одном (маточном) районе производится сбор молоди, в другом — ее подращивание на грунте или в

¹ А. К. Виноградов [25] указывает, что в Японии ежегодно выращивается свыше 150 тыс. т гребешков.

Схема 3



садках. Для промышленного хозяйства лучше, чтобы сбор и подращивание молоди происходили в одном выростном районе.

Участок для сбора личинок гребешков на коллекторы (спата) должен соответствовать следующим требованиям: количество оседающих личинок на коллекторы должно быть достаточным, чтобы обеспечить дальнейшее подращивание молоди до товарного размера; район сбора личинок должен быть защищен от усиленной ветровой деятельности (штормов), сильных течений, обилия паразитов и хищников; гидрохимический и гидрологический режимы среды («маточных» участков) должны быть благоприятны для оседания личинок и их подращивания. При выборе районов для сбора личинок *M. yessoensis* в Приморье следует придерживаться этих требований, но с учетом определенной корректировки: оседающих личинок должно быть не менее 200 шт. на стандартном коллекторе: температура воды в весенние и осенние периоды года должна находиться в пределах 5—20 °С (не выше 23—25 °С), а соленость — 30—33 ‰ (кратковременное распреснение возможно до 13 ‰), конфигурация бухт, заливов должна создавать круговорот и замедление течения (оптимальная скорость течения 2—5 м·с⁻¹), что благоприятно для оседания личинок [6].

Выростной участок, предназначенный для подращивания молоди в толще воды до товарного размера, должен соответствовать следующим параметрам: глубина участка должна обеспечивать размещение гирлянд выростных садков и других приспособлений (сетчатые мешки, корзины и др.), а также позволять производить заглубления на осенне-зимний период (на 2—3 м от поверхности воды); вода должна быть чистой и соответствовать санитарно-микробиологическим требованиям. Она должна содержать достаточное количество кормовых компонентов, обеспечивающих нормальный рост и развитие моллюсков; скорости

течений, колебания температуры, солености, кислорода, рН воды должны быть в пределах допустимых величин жизнедеятельности выращиваемого гребешка; загрязненность бытовыми, сточными и промышленными видами выростной зоны должна полностью исключаться или находиться на уровне допустимых величин; бактериальные, паразитологические обстановки выростной среды должны быть благоприятными для роста гребешков и исключать возможности возникновения массовых эпизоотий или гибели моллюсков; пресс хищников должен быть минимальным.

Отсадка молоди гребешков на грунт производится на специально выбранные и подготовленные донные выростные участки с песчаным грунтом или с песчаным с небольшим количеством ракушки, с ровным без камней и подводных скал дном, с минимальными зарастаемостью участка водной растительностью и количеством паразитов и хищников.

Для сбора личинок гребешков в толще воды используют различные коллекторы, изготавливаемые из створок моллюсков или современных материалов (сетчатые мешки, цилиндры, пластмассовые пластины, покрытые специальными составами, и др.). Гребешковый коллектор представляет простую конструкцию, состоящую из шнура или проволоки с нанизанными на них створками гребешков. Длина коллекторов, применяемых в разных географических выростных районах, различна (от 1 до 12 м). Между створками гребешков вставляются деревянные, бамбуковые или пластмассовые распорки (вставки), разделяющие створки моллюсков. Сетной коллектор, применяемый в Приморье для сбора личинок гребешка, состоит из оболочки и наполнителя. Оболочка представляет мешочек размером 70х30 см, изготовленный из капроновой дели ячеей 3—5 мм или из полиэтиленовой мононити. В качестве наполнителя применяется сетной полиэтиленовый рукав с ячеей 7—12 мм и длиной 1,5 м, который для придания мешочку объемной формы складывают в виде гармошки. Коллекторы по 10 шт. последовательно подвязывают друг за другом, образуя гирлянду [7].

Для размещения и постановки коллекторов используют плоты, ярусные и плавучие установки. Выростные устройства с коллекторами выставляются в море до начала массового оседания личинок. Желательна их постановка в районах расположения гребешковых полей. Поскольку работа гребешковых хозяйств полуциклического типа связана с ежегодным сбором личинок на коллекторы в естественных условиях, то необходимо знать количественный прогноз нахождения оседающих личинок в планктоне «маточного» или выростного участков. Прогнозирование «урожайных» лет, когда можно собрать достаточное количество осевших личинок на коллекторы (спат), и «неурожайных» — минимальные количества или их отсутствие значительно бы стабилизировало работу хозяйства. На основании многолетних наблюдений за динамикой оседания личинок гребешка *M. yessoensis* отмечено, что в «урожайные» годы лед в бухте Экспедиции (залив Посыета) сходит в середине апреля, в «неурожайные» годы — раньше. «Неурожайные» годы (1980 и 1981) совпали с максимальной солнечной активностью. По-видимому, быстрое весеннее потепление приводит к не-

Таблица 36. Количество спата двусторчатых моллюсков, собранных с коллекторов в заливе Посьета (Японское море) [14], млн экз.

Вид	Годы										
	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	Итого
<i>Mizuhopecten yessoensis</i>	0,02	0,35	1,28	12,28	10,59	8,01	10,68	0,00	3,56	2,7	49,47
<i>Crassostrea gigas</i>	—	—	0,27	0,6	—	0,63	0,3	0,00	0,013	0,03	1,84
<i>Mytilus edulis</i>	—	—	—	—	—	—	2,80	1,20	7,00	2,6	13,60

устойчивой погоде, что неблагоприятно влияет на нерест гребешков [29]. При этом в более благоприятных условиях оказываются моллюски с растянутым нерестом, например мидии *Mytilus edulis* (табл. 36). В 1980 г. в заливе Посьета наблюдалось сильное цветение ночесветки (*Noctiluca miliaris*), что, возможно, повлияло на численность оседающих личинок в планктоне (при норме 250 экз. на коллектор приходилось, в среднем, 6—26 экз.) [13].

Осевшие на коллекторы личинки гребешков (спат) интенсивно растут. Показатели темпа роста зависят от плотности спата, температуры воды и глубины размещения коллекторов. Молодь свободнодвижущихся видов гребешков (например, *M. yessoensis*) при достижении определенных размеров (10—15 мм) открепляется от коллекторов и опускается на дно. Для предотвращения потери урожая молодь *M. yessoensis* на зимний период отсаживают в выростные садки. Плотность посадки молодежи гребешков в садки зависит от вида моллюсков, способов дальнейшего ее подращивания и предназначения. Так, при выращивании молодежи в толще воды ее отсаживают в садки конусовидной или пирамидальной формы площадью 0,12 м² в количестве 20—25 экз.·садок⁻¹, а при отсадке молодежи гребешков на грунт или при транспортировке — 200—250 экз.·садок⁻¹ [6].

Подращивание жизнестойкой молодежи производится на грунте и в толще воды. Выращивание гребешков на дне более распространено, поскольку, отсаживая молодь моллюсков на грунт (специально подобранные выростные участки), фермеры или хозяйства практически снимают с себя дальнейшую заботу за процессом выращивания и осуществляют только периодический контроль за состоянием дна, плотностью поселений, ростом гребешков, наличием паразитов и хищников. Вполне естественно, что выход товарной гребешковой продукции не столь высок (от 6 до 10 т·га⁻¹ гребешка в створках; см. табл. 35). Выращиваемые на дне моллюски больше «засоряются» илом и песком, донными осадками и взвесьями, а также испытывают повышенный пресс паразитов и хищников.

Донное выращивание жизнестойкой молодежи гребешков *M. yessoensis* в заливе Посьета (Японское море) предусматривает ее расселение на чистые грунты выростных участков полузакрытых и открытых акваторий. Рассеивание моллюсков производят с борта судна, движущегося

Таблица 37. Рост двухлетних приморских гребешков *Mizuhopecten yessoensis* в садках, размещенных в бухте Алексеевка Амурского залива (Японское море) [85]

Расположение садка	Сроки и продолжительность выращивания			
	Отсадка (15.06.)	3 мес (16.09.)	4 мес (16.10.)	14,5 мес (31.08. следующего года)
В толще воды	57,8	78,0	84,7	91,0
	34,8	66,6	91,6	107,0
На дне	57,0	80,6	—	90,0
	33,8	75,5		112,0

Примечание. Садки подвешивались в горизонте 8—10 м на расстоянии 0,5—2,0 м от грунта. Над чертой — высота раковины, мм, под чертой — масса, г. Прочерк — отсутствие данных.

галсами по оконтуренным выростным участкам, что обуславливает мозаичное распределение гребешков и неравномерную плотность. На открытых выростных участках при начальной расчетной плотности посадки молоди гребешков $5-10 \text{ экз.} \cdot \text{м}^{-2}$ через год выращивания на грунте она составляет $0,5 \text{ экз.} \cdot \text{м}^{-2}$. В полузакрытых и закрытых выростных участках снижение плотности гребешков значительно меньше. Замечено, что в процессе трехлетнего выращивания *M. yessoensis* наблюдается отход разноразмерных моллюсков до 30 % начальной численности заселяемых гребешков, а также повышенный отход моллюсков при высокой численности крупных морских звезд *Asterias amurensis*, *Distolasterias nipon* [60]. Выращивание жизнестойкой молоди гребешка *M. yessoensis* размером 10—20 мм на грунте из-за высокого пресса хищников (рыбы, звезды, гастроподы, крабы и др.) приводит к значительному отходу. Желательно при отсадке молоди гребешков на грунт предварительно подрастить ее в садках, размещенных в толще воды до 35—40 мм (высота раковины), а затем производить отсадку моллюсков. По мере роста гребешков на грунте пресс хищников снижается и выжившие двухлетние моллюски практически не отличаются от гребешков, выращиваемых в садках (табл. 37).

В СССР разработан способ промышленного выращивания приморского гребешка на грунте. Биотехнический процесс культивирования моллюсков предусматривает ряд последовательных операций: подготовка установки для сбора спата (март—апрель), сбор и подращивание спата на коллекторах (май—сентябрь), отсадка подращенной молоди (однолеток) на грунт (апрель—май), дорощивание однолеток на грунте (36 мес), сбор урожая (август—сентябрь) [154]. Сбор личинок *M. yessoensis* производится на коллекторы, изготовленные из капроновых делевых мешков, наполненных полиэтиленовой сеткой, нанизанной на поводцы. Размеры коллектора 60X35 см, ячея сетчатой дели мешка-коллектора $0,3 \times 0,4$ см. В одну гирлянду собираются 10 коллекторов, нанизанных на капроновый поводец через каждые 35 см. Коллекторы подвешиваются к 20 горизонтальным канатам выростной установки (100X100 м) на расстоянии 1 м друг от друга. Наиболее подходящие районы для выставления коллекторов — закрытые и полузакрытые бухты с глубинами 10—30 м.

В мае — начале июня производят постановку коллекторов в море. В июне — июле наблюдается массовое оседание личинок-великонхи гребешка. Осевших на коллекторах личинок (спат) подращивают до 10—15 мм (сентябрь). Затем коллекторы поднимают на обслуживающий понтон, оболочки коллекторов разрезают и отбирают сеголетков. Планируемый средний выход сеголетков гребешков с одного коллектора 250 экз., а с выростной установки — 5 млн экз. Молодь помещают в садки площадью 0,12 м² по 200 экз. (из расчета 1600—2000 экз.·м⁻²). Садки по 10 шт. собирают в гирлянду и подвешивают к горизонтальным канатам установки. К апрелю следующего года моллюски достигают 25—40 мм при выживаемости 95%. В апреле — мае перезимовавших однолеток помещают в 3—4 слоя в транспортные ящики для перевозки к выростным участкам. Каждый слой гребешков (толщина до 10 см) перекладывают морскими водорослями и через 0,5 ч транспортировки поливают забортной водой. Отсадка молоди на грунт производится за счет равномерного рассеивания гребешков с бортов движущегося судна на специально выбранных участках с песчано-гравийным дном и глубиной 5—30 м. Оптимальная плотность посадки гребешков 10—12 экз.·м⁻².

Выращивание однолеток *M. yessoensis* на грунте длится 36 мес при периодическом контроле численности и темпов роста. Одновременно производится очистка дна выростных участков от морских звезд. В августе — сентябре четвертого года выращивания моллюски достигают товарного размера (высота раковины 8—10 см, масса 160—200 г) при выживаемости 50%. Сбор товарных гребешков производится драгами с судов типа МРС. Из 20 млн экз. однолетней молоди, отсаженной на 36-месячное донное выращивание, планируемый выход должен составить 1,37 тыс. т товарных гребешков [154].

При выращивании молоди гребешков в садках, размещенных в толще воды, моллюски значительно меньше подвержены прессу паразитов и хищников, выше доступность корма, отсутствует загрязненность песком и илом, что положительно сказывается на их росте и развитии. В процессе выращивания плотность посадки гребешков в садках находится в обратной зависимости от возраста моллюсков. Так, на первом году выращивания молоди *M. yessoensis* в садках с площадью дна 0,12 м² плотность посадки составляет 20—25, на втором — 10, на третьем — 5—7 экз.·садок⁻¹ [7]. Разреживание гребешков в садках производится в процессе периодических чисток садков от обрастания и моллюсков от обрастателей и перфораторов раковин, морских звезд.

Выростные садки (до 10 шт.) с моллюсками связываются на расстоянии 0,2 м друг от друга и подвешиваются к канатам плавучих носителей. Один из них — выростная гребешковая установка, разработанная Дальневосточным филиалом научно-технического объединения (НТО) промрыболовства, используется в заливе Посыета для товарного выращивания моллюсков. Установка состоит из прямоугольной рамы (100x100 м), каркас которой поддерживается на плавучих пластмассовыми шарами, удерживаемыми горизонтальными канатами. К ним крепятся гирлянды садков. От каждого угла рамы отходят боковые

оттяжки для углового якоря, а от боковых сторон — для пяти якорей, что придает раме устойчивость. В зимний период, при наличии ледового покрова, установку можно заглублять до 2 м. Продуктивность установки — 40 т товарных гребешков (в створках) за цикл выращивания [100, 151]. Товарного размера (высота раковины не менее 10 см, масса 160—180 г, мускула-замыкателя — 20—25 г) гребешки *M. yessoensis*, выращиваемые в садках в толще воды, достигают за три года, и отход не превышает 15 %. В условиях южного Приморья при выращивании гребешков в садках в толще воды можно получать в среднем 26, а при выращивании на грунте — 8 т·га⁻¹ моллюсков (в створках) [7]. Подобная продуктивность гребешковых хозяйств наблюдается и в Японии. При выращивании гребешков в толще воды (район о-ва Хоккайдо) она составляет 21,2, а при донном — (префектуры Миэге и Ивате) — 6,5—6,6 т·га⁻¹.

Одним из путей расширения масштабов культивирования гребешков в хозяйствах полуциклического типа с незначительной численностью естественных поселений и нестабильностью собираемой молодежи на коллекторы является создание на выростных участках мощного маточного стада за счет вселения гребешков из других географических зон. Так, в 1973 г. в лагуне Буссе (Южный Сахалин) максимальный сбор спата гребешка *M. yessoensis* на коллекторах не превышал 1,2 тыс. экз. После трехлетнего заселения (1977—1979 гг.) лагуны половозрелыми гребешками в возрасте 5 лет и выше (13 тыс. экз.) уже в 1980 г. он достиг 40 тыс. экз., при одной и той же площади собираемого субстрата [144].

Таблица 38. Развитие гребешка *Mizuhopecten yessoensis* из половых продуктов, взятых в искусственных (I) и естественных (II) условиях (10 °C) [24]

Стадия развития	Время наступления стадии развития, ч		Выживаемость личинок на различных стадиях развития, %	
	I	II	I	II
Полярное тельце				
первое	3	2,6	95±0,3	93±0,4
второе	4	4,15	92±0,2	90±0,4
Два blastomera	6,5	6,5	90±0,2	86±0,2
Четыре blastomera	8,5	8,7	88±0,3	83±0,4
Восемь blastomeres	12,4	12,3	85±0,3	82±0,5
Шестнадцать blastomeres				
ров	16	15,9	84±0,3	81±0,2
Бластула	27	26,8	81±0,2	80±0,2
Подвижный эмбрион	37,5	37,2	79±0,2	78±0,3
Трохофора	44,5	44,2	75±0,3	75±0,1
Ранний велигер	73	72	69±0,3	70±0,3
Велигер	289	240	60±0,2	54±0,3
Великонха	436	384	6±0,2	5±0,3
Спат	960	975	2±0,5	1±0,5

Примечание. (±m) — средняя ошибка.

Таблица 39. Некоторые нормативы личиночной культуры гребешка *Mizuhopecten yessoensis* с выходом 1 млн экз. спата [91]

Стадия	Возраст, сут	Число личинок, млн экз./% ₀	Плотность, экз. X мл ⁻¹	Объем воды, л	Ежесуточная добавка корма, кл.
Оплодотворенная					
яйцеклетка	0	50/100	200	250	
Трохофора	1,4	37/74	50	740	
Велигер	2	34/68	5	6800	11,5 · 10 ¹¹
	4	25,5/51	4	6400	8,6 · 10 ¹¹
Великонхи	12—14	11/22	1,6	6880	9,3 · 10 ¹¹ ; 18,7 · 10 ⁹
Спат	30	1/2	0,25	4000	2,7 · 10 ¹¹ ; 5,6 · 10 ⁹

Примечание. В качестве корма личинок гребешка использовали зеленые микроводоросли *Pavlova lutheri* (диаметр клеток 2—3 мкм) и *Platimonas viridis* (диаметр клеток 10—12 мкм). Водоросли выращивались при температуре 24—28 °С; вода и сосуды менялись каждые 2—3 сут. Температура воды для выращивания личинок находилась в пределах 15±0,5 °С. Проточность составляла 100%.

В последние годы наиболее эффективным способом увеличения масштабов культивирования гребешков и их естественных поселений является искусственное разведение моллюсков, поскольку около 98 % естественной молодежи погибает на ранних стадиях развития (в период перехода личинок-велигер на стадию личинок-великонхи, во время оседания на субстрат, в первые 6 мес жизни) [135]. Так, в Японии около 80 % молодежи культивируемых гребешков получают в искусственных условиях. Разработка методов получения жизнестойкой молодежи в полностью контролируемых условиях позволит значительно расширить количество гребешковых хозяйств. Исследования раннего онтогенеза приморского гребешка показали, что в лабораторных условиях при температурной стимуляции половые продукты могут быть получены значительно раньше, чем в природных. Личиночное развитие *M. yessoensis* при условии получения гамет путем температурной стимуляции не отличается от развития личинок естественных поселений (табл. 38), что позволяет применять температурную стимуляцию нереста при массовом воспроизводстве молодежи [24].

Процесс выращивания жизнестойких личинок гребешка требует соблюдения биотехнических нормативов по концентрации корма, скорости его подачи, кислородному и температурному режимам, плотностям посадки личинок на разных стадиях развития, а также основных режимов работы замкнутой системы водоснабжения. Трудности массового получения молодежи гребешков в производственных условиях связаны, в первую очередь, с отступлениями от научно обоснованных нормативов на выращивание личинок и спата *M. yessoensis*. Их расчетная плотность на 1 л воды при температуре 15 °С должна составлять в возрасте 2—4 сут 4—5 тыс. экз., 38—40 сут — 250, 68—70 сут — 23 экз. [91]. Биотехнические показатели личиночной культуры гребешка *M. yessoensis* с выходом 1 млн спата представлены в табл. 39. Крупномасштабное получение жизнестойкой молодежи гребешков в искусственных условиях и дальнейшее ее подращивание в толще воды или на грун-

Таблица 40. Химический состав органов приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* [66], % сырой массы

Орган	Вода	Липиды	Белок	Гликоген	Минеральные вещества
Мускул	74,4—76,9	0,5—0,9	17,8—19,1	2,0—3,4	1,3—2,0
Мантия	83,8—87,0	0,7—1,2	9,8—12,8	0,8—1,2	2,3—2,9
Гонады самки (яичники)	80,6—89,3	0,9—2,4	6,9—8,4	—	1,9—3,0

те должно стать основой биотехнического процесса выращивания гребешков в стране.

В настоящее время в Приморье (заливы Посьета, Славянский, о-в Попова) работают три гребешковых хозяйства, ежегодная продукция которых составляет до 70 т (в створках). Согласно схеме размещения хозяйств марикультуры на Дальнем Востоке, планируется расширить существующие хозяйства и создать новые (бухта Андреева, Рифовал, заливы Восток, Ольги, Владимира), что позволит в ближайшие годы выращивать не менее 1,5 тыс. т гребешка (в створках) [7].

Хозяйственное значение. Гребешки, как объекты хозяйственной деятельности, известны давно. Мясо гребешков используется в пищу. Измельченные створки моллюсков служат кормом домашним животным.

По питательной ценности мясо (мускул-замыкатель, мантия) гребешков можно отнести к ценным белковым продуктам. В нем содержатся значительные количества белков, углеводов, липидов, микроэлементов, особенно высокими вкусовыми качествами обладает мускул-замыкатель, в котором содержится значительное количество белков (табл. 40). В мягких тканях гребешка *M. yessoensis* преобладают следующие аминокислоты (% безольных белков): глутаминовая — 14,65, арганин — 7,36, лейцин — 6,76, лизин — 5,77, фенилаланин — 4,9, аспаргиновая — 4,37, пролин — 2,28, гистидин — 2,02, тирозин — 1,95, которые и обуславливают специфический вкус мяса моллюска. Мясо *M. yessoensis* богато и минеральными веществами, среди которых встречаются (мг %): Са — 60—90, Р — 140—370, Fe — 2,9, Си — 0,1—0,5; Zn — 1,0—2,5, Mg — 1,5—3,5, Со — $1-2 \cdot 10^{-3}$, J — 0,02—0,15 и другие элементы. В нем также содержится ряд витаминов (мг %): В₁ — 90—200, В₂ — 80—120, В₁₂ — 0,002—0,003 [48]. В отличие от мускула-замыкателя, мясо мантии менее питательное, так как содержит больше воды и меньше белка, но зато в нем больше минеральных веществ [108].

Мясо гребешков в сыром и вареном видах используется в качестве лечебного питания, поскольку содержит белки, активные липиды с набором фосфолипидов, полиеновых жирных кислот, обладающие гипохолестеринемическими свойствами. При регулярном употреблении оно оказывает положительное действие в профилактике атеросклероза, нормализует содержание холестерина в крови [174]. Гребешки являются активными фильтраторами и способны накапливать определенные ко-

личества токсичных веществ, патогенных организмов. Поэтому товарные гребешки требуют постоянного санитарно-микробиологического контроля.

Створки гребешков используют в производстве минеральных добавок для кормления домашних животных. Из красивых раковин крупных моллюсков делают различные сувениры и применяют раковины в качестве орнамента для различных украшений [69].

Таким образом, развитие крупномасштабного культивирования гребешков, в первую очередь на Дальнем Востоке, позволит пополнить выращенной молодью естественные поселения гребешков в Приморье и у берегов Сахалина, расширит рационы питания людей за счет продуктов из гребешков и даст возможность использовать раковины моллюсков в качестве минеральных добавок для кормления скота и птицы.

Ниже приведен список наиболее массовых культивируемых видов гребешков и их характеристики, составленные с учетом каталога ФАО [216] и других литературных источников [12, 99, 118, 119, 131, 132]¹.

Pecten maximus (Linne, 1758) — гигантский гребешок (рис. 55)

Распространение. От Норвежского моря до берегов Франции.

Среда обитания. Морские воды. Встречаются на глубинах до 160 м. Максимальные скопления гребешков наблюдаются на глубине 20—40 м. Предпочитают участки дна с песчаными и песчано-илистыми грунтами. Обитают в водах с температурой 1—18 °С, соленостью 30—34 ‰.

Биологическая характеристика. Максимальная высота раковины 140 мм. Гермафродитные особи. Половозрелыми становятся на втором-третьем году жизни при высоте раковины 80 мм. Нерест гребешков наблюдается весной и в конце лета при температуре воды 7—14 °С. Высокий темп роста гребешков прослеживается в первые четыре года жизни.

Хозяйственное значение. Вылавливаются в незначительных количествах у берегов Великобритании (о-ва Мэн, Гебридские, Оркнейские) и Франции (Бискайский залив). Экспериментальное выращивание производится в Великобритании и во Франции. Товарного размера (высота раковины 100 мм и масса 30—35 г, без створок) гребешки достигают к концу третьего года выращивания.

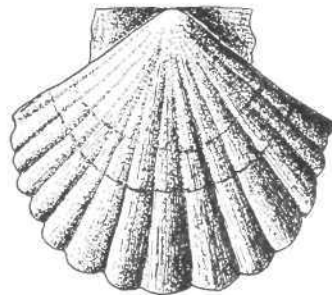


Рис. 55. *Pecten maximus* (Linne, 1758) —гигантский гребешок

¹ Отличительные особенности внешнего строения гребешков, встречающихся в водах СССР, приводятся по работе А. О. Скарлато [139].

Placopecten magellanicus Gmelin, 1819 —
морской, или гладкий гребешок (рис. 56)

Распространение. Северо-Западная Атлантика: районы банки Джорджес, залив Кейп Код, побережье Новой Шотландии.

Среда обитания. Морские воды. Встречаются на глубинах до 100 м. Значительные скопления гребешка наблюдаются на глубине 50—70 м. Обитают в водах с температурой 0—12 °С, соленостью 33—34 ‰.

Биологическая характеристика. Максимальная высота раковины 140 мм. Большинство гребешков — раздельнополые моллюски, однако встречаются и гермафродитные особи (1—2 ‰). Половозрелость наступает на третьем году жизни при высоте раковины 50 мм. Нерест моллюсков наблюдается в апреле — сентябре. Молодь (20—30 мм) закрепляется на субстрате, а крупные моллюски (100—120 мм) ведут подвижный образ жизни.

Хозяйственное значение. Вылавливаются в значительных количествах в районе банок Джорджес, в заливе Кейп Код, у берегов Новой Шотландии. Экспериментальное культивирование гребешков производится в Канаде. Товарного размера (высота раковины 60—70 мм) гребешки достигают за 4 года выращивания.

Рис. 56. *Placopecten magellanicus* Gmelin, 1819 — морской, или гладкий гребешок

Экспериментальное культивирование гребешков производится в Канаде. Товарного размера (высота раковины 60—70 мм) гребешки достигают за 4 года выращивания.

Mizuhopecten yessoensis (Jay, 1856) —
приморский гребешок (рис. 57)

Распространение. Японское, Охотское моря; на Южно-Курильском мелководье и у восточного берега о-ва Итуруп.

Среда обитания. Морские воды с температурой —2—26 °С, соленостью 32—34 ‰. Встречаются на глубинах до 311 м. В Японском, Охотском морях гребешки обнаружены на глубине 1—80 м. Предпочитают участки дна с песчаными, илесто-песчаными, крупнопесочными грунтами. Оптимальная температура воды для роста и развития гребешков 15—21 °С, соленость 33—34 ‰.

Биологическая характеристика. Отличительная особенность — диаметр диска правой нижней створки немного больше, чем левой. Правая створка равномерно покрыта радиальными ребрами, более широкими, чем на левой створке; ячеистая структура обычно отсутствует. Левая створка покрыта 21—23 невысокими радиальными ребрами, промежутки между которыми шире самих ребер; вся поверхность створки с тонкой ячеистой скульптурой. Биссусный вырез без ктенолиума. Максимальная высота раковины 220 мм. Раздельнополые моллюски. В еди-

нических случаях у самцов может наблюдаться функциональный гермафродитизм. Половозрелыми гребешки становятся на третьем-четвертом году жизни при высоте раковины 90—110 мм. Самка гребешка (70—80 мм) продуцирует 25—30 млн яиц. Более крупные самки, в возрасте 5—6 лет, способны выметывать до 170 млн яиц. Личинки находятся в планктоне залива Посьета (Японское море) в среднем 25 сут. Осевшая молодежь (спат) при достижении размера 10—15 мм открепляется от субстрата. Гребешки интенсивно растут в первые четыре года жизни.

Хозяйственное значение. Вылавливаются в небольшом количестве у берегов Японии. Основной культивируемый вид гребешков. Промышленное выращивание производится в Японии и в СССР на грунте и в толще воды (в садках). Товарных размеров (высота раковины 80—100 мм) гребешки достигают за 3—4 года выращивания.

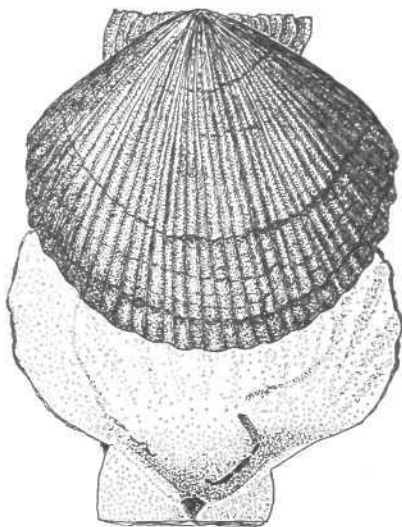


Рис. 57. *Mizuhopecten yessoensis* (Jay, 1856) — приморский гребешок

***Chlamys islandicus* (Miiller, 1776) —
исландский гребешок (рис. 58)**

Распространение. В акваториях Тихого (Японское (единично), Берингово моря, побережье Северной Америки, у Пьюджет-Саунд). Северного Ледовитого (Баренцево, Белое, Карское, Чукотское (единично) моря, у о-ва Боффинова Земля, в Гудзонском заливе, у западной и восточной Гренландии, у Исландии, о-ва Ян-Майен и Шпицбергена), Атлантического (у Северной Америки к югу до п-ва Кейп Код, у Европы к югу до Ставангера) океанов.

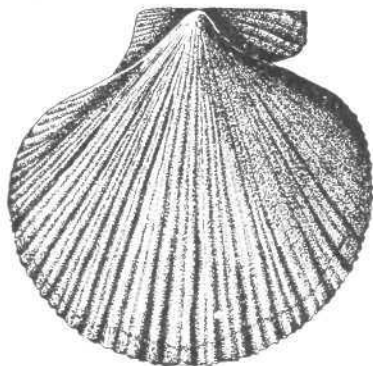


Рис. 58. *Chlamys islandicus* (Miiller, 1776) — исландский гребешок

Среда обитания. Встречаются на глубинах до 360, в основном 10—100 м. В Белом море и на Мурмане гребешки распространены на глубине 15—54 м. Расселяются на участках дна с песчаными, галечными, каменистыми грунтами.

Обитают в водах с температурой 1—15 °С, соленостью 30—34 ‰.

Биологическая характеристика. Створки С радиальными широкими (кон-

цы поделены продольной бороздкой) и узкими (вставочные) ребрами. Дистальные концы ребер с чешуйками. Передние ушки почти в 2 раза длиннее задних. Максимальная высота раковины 100—110 мм. Раздельнополье моллюски. Половозрелыми гребешки становятся на четвертом году жизни. В Баренцевом море (район о-ва Харлов, Восточный Мурман) нерест у гребешков наблюдается с конца апреля по сентябрь с двумя пиками: в конце апреля — начале мая и в конце августа. Вымет яиц происходит порционно. Гребешки обладают медленными темпами роста. В среднем, через год после оседания на субстрат, гребешки достигают 7 мм, У 6-летних гребешков высота раковины не превышает 60—65 мм.

Хозяйственное значение. Вылавливаются в незначительных количествах в прибрежных водах Тихого, Северного Ледовитого и Атлантического океанов. Экспериментальное выращивание производится в Великобритании.

***Chlamys farreri nipponensis* Kuroda, 1932 — японский гребешок Фаррера (рис. 59)**

Распространение. Японское море (у Корейского полуострова, Японских о-в, в заливах Петра Великого и Посыета).

Среда обитания. Морские воды. В заливе Петра Великого гребешки встречаются на глубинах до 24, в заливе Посыета — 1—5 м. Предпочитают участки дна с каменистыми грунтами. Обитают в водах с температурой до 19 °С, соленостью 32—34 ‰.

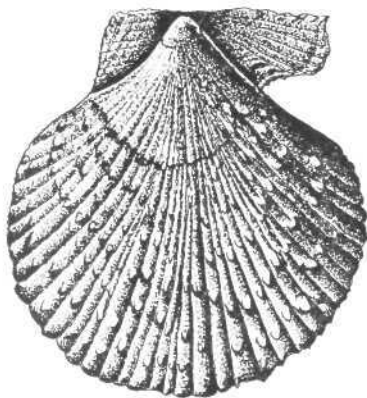


Рис. 59. *Chlamys farreri nipponensis* Kuroda, 1932 — японский гребешок Фаррера

тивизируемых видов гребешков. Промышленное выращивание производится в Японии.

Биологическая характеристика.

Створки имеют одинаковую скульптуру в виде радиальных ребер различной ширины. Ребра неравномерно покрыты крупными, редко сидящими, приподнятыми чешуйками. Максимальная высота раковины 105 мм. Половозрелыми гребешки становятся на втором-третьем году жизни. Нерест гребешков происходит при температуре воды 17—18 °С. В первые три года жизни у гребешков наблюдаются высокие темпы роста.

Хозяйственное значение. Вылавливаются в незначительных количествах в Японском море. Один из основных культурных видов гребешков.

***Swiftopecten swifti* (Bernardi, 1858) — гребешок Свифта (рис. 60)**

Распространение. Японское и Охотское моря, Южно-Курильское мелководье.

Среда обитания. Морские воды. Встречаются на глубинах до 140 м. Предпочитают участки дна с каменистыми, галечными грунтами. Обитают в водах с температурой 9—22 °С, соленостью 32—34 ‰.

Биологическая характеристика. Левая створка немного более выпуклая, чем правая. Каждая створка покрыта пятью широкими радиальными складками и многочисленными узкими ребрами. Зоны роста хорошо выражены. Максимальная высота раковины 115 мм. Половозрелыми гребешки становятся на третьем году жизни. В процессе онтогенеза часть гребешков меняет пол по направлению от самца к самке. Инверсия пола у гребешков происходит между периодами размножения. В заливе Петра Великого нерест гребешков происходит в августе — сентябре при температуре 21—22 °С на поверхности воды. В первые четыре года жизни у гребешков наблюдается высокий темп роста. В среднем ежегодный прирост раковины составляет 20—25 мм.

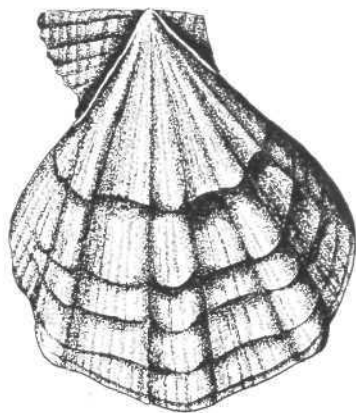


Рис. 60. *Swiftopecten swifti* (Bernardi, 1858) гребешок Свифта

Хозяйственное значение. Вылавливаются в значительных количествах в Японском море. В СССР проводятся экспериментальные работы по изучению биологических и биотехнических характеристик гребешков.

ДЕСЯТИНОГИЕ РАКООБРАЗНЫЕ (DECAPODA)

Десятиногие раки являются наиболее массовыми культивируемыми пищевыми ракообразными (кл. Crustacea). Креветок (сем. Penaeidae, Palaemonidae, Pandalidae, Crangonidae) лангустов (сем. Palinuridae, Scyllaridae), омаров (сем. Homaridae), крабов (сем. Lithodidae, Scyllidae, Xanthidae) выращивают в экспериментальных (лабораторных), полупромышленных и промышленных условиях. Биотехнические процессы выращивания высших ракообразных (подкласс Malacostraca) более сложные по сравнению с процессами культивирования двустворчатых моллюсков (надотряд Autobranchia), поскольку требуются специальные выростные устройства, корма, различные приспособления для защиты линяющих особей. Среди подрастающей молодежи ракообразных значительно развит каннибализм, поэтому при ее подращивании необходимо предусматривать оптимальную плотность посадки. Корм ракообразных должен быть сбалансирован по минеральным и витаминным премиксам, а рацион и режим кормления строго соблюдаться.

В разных странах выращивание десятиногих ракообразных осуществляется экстенсивными и интенсивными методами в естественной и искусственной средах, в монокультуре, или поликультуре с рыбами (исключая хищников). Величины получаемой товарной продукции зависят от культивируемого вида, способов и условий его выращивания, технической оснащенности выростных устройств, правильности подбора кормов, подготовленности и культуры работников. В основном выращивают креветок (до 10 тыс. т) и раков (до 5 тыс. т). Культивирование омаров, крабов, лангустов носит экспериментальный или полупромышленный характер.

Трудности выращивания многих видов десятиногих ракообразных связаны с их личиночным метаморфозом, повышенной смертностью молодежи. Выращивание личинок камчатского краба (*Paralithodes camtschatica*) в экспериментальных условиях удается произвести только до стадии глаукотоз (послеличинка), но в дальнейшем происходит их массовая гибель. Культивирование личинок десятиногих ракообразных сдерживается недостаточностью естественных и искусственных кормов. В состав искусственных кормов необходимо включать растительные и животные компоненты, витаминные и минеральные добавки в строго отрегулированных пропорциях или дозах. Повышенный отход личинок наблюдается также из-за их болезней, вызываемых замкнутостью выро-

стных сред, накоплением излишков несъедобных кормов, повышенной плотностью, нарушениями оптимальных параметров воды (температура, соленость, рН и др.) и многими другими причинами.

В СССР промышленное выращивание длиннопалых раков сем. *Astacidae* осуществляется в незначительных масштабах. Разработка биотехнических приемов выращивания креветок носит пока экспериментальный, частично полупромышленный характер, хотя имеются все предпосылки для промышленного выращивания десятиногих ракообразных.

Креветки (*Natantia*)

Тип Arthropoda
Подтип Branchiata
Класс Crustacea Lamarck, 1801
Подкласс Malacostraca Latreille, 1802—1805
Надотряд Eucarida
Отряд Decapoda Latreille, 1802
Подотряд Natantia Boas, 1880
Триба Penaeidea De Haan, 1849
Семейство Penaeidae Dana, 1852
Триба Caridea Dana, 1852
Семейство Palaemonidae Samouelle, 1813
Семейство Pandalidae Bate, 1888
Семейство Crangonidae Bate, 1888

Распространение. Креветки — наиболее массовые культивируемые десятиногие ракообразные, которых можно встретить на всех широтах Мирового океана и во многих внутренних водоемах разных стран. Районы обитания морских и океанических креветок тесно связаны с их жизненными циклами, с постоянными миграциями. Так, распространение пенеидных креветок (сем. Penaeidae) ограничено субтропическими родами с температурой не ниже 20 °С и в основном сосредоточено в Персидском и Мексиканском заливах, на шельфах Атлантического побережья Америки, в водах Африки, Австралии и стран Юго-Восточной Азии (рис. 61). Многие виды пандалид (сем. Pandalidae) встречаются на северном и северо-западном шельфах Тихого океана, у Северной и Южной Америки, виды крангонид (сем. Crangonidae) — в Северном море, палеманид (сем. Palaemonidae) — в пресных и солоноватых водоемах стран Юго-Восточной Азии.

В водоемах СССР креветки распространены во всех северных, южных и дальневосточных морях, в отдельных пресноводных и солоноватых акваториях. Так, бореальные тихоокеанские креветки *Pandalus kessleri* (= *P. latirostris*) обитают в прибрежных водах Приморья и Сахалина, у южных Курильских островов. Северный шримс (*Pandalus borealis*) распространен в Баренцевом, Белом (частично) морях, у берегов Берингова моря до залива Петра Великого (Японское море). Травяной шримс (*Palaemon adspersus*) обитает в Черном, Азовском, Каспийском, Балтийском морях; обыкновенный шримс (*Crangon crangon*) — в Белом, Баренцевом, Балтийском, Черном, Охотском морях. Креветки (сем. Palaemonidae) встречаются в пресноводных водоемах Дальнего Востока,

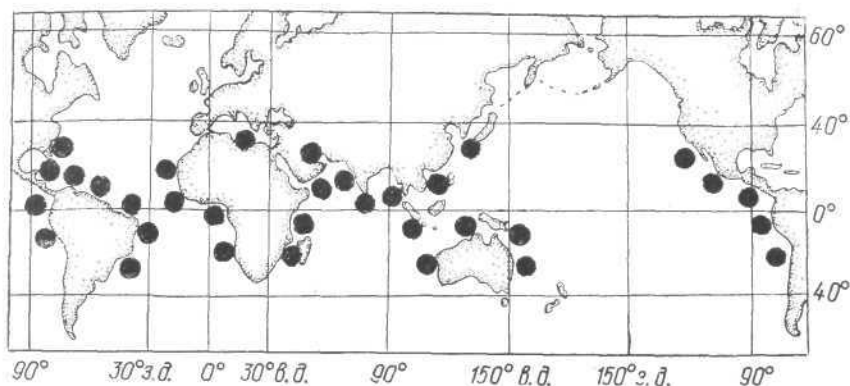


Рис. 61. Географическое распространение креветок сем. Penaeidae

европейской части СССР, в отдельных тепловодных накопителях ГРЭС, ТЭС. Так, в оз. Ханка (Дальний Восток) обитают четыре вида палемонид, относящихся к родам *Leander* (*L. paucidens*, *L. modestus*), *Palaemon* (*P. superbus*), *Palaemonetes* (*P. sinensis*) [79], а акклиматизированных креветок рода *Macrobrachium* (*M. nipponense*) можно отловить в водоемах-охладителях Березовской ГРЭС г. Электрогорска (Московская обл.).

Среда обитания. Креветки — обитатели пресных, солоноватых и морских водоемов и, даже, пещерных вод. Основная масса креветок — жители морских акваторий. Однако молодь морских видов креветок можно встретить и в эстуариях рек, где морская вода значительно опреснена. У отдельных видов палемонидных креветок, живущих в пресноводных водоемах, в период размножения появляется потребность нахождения в солоноватой воде.

Креветок ведущих пелагический и бентонический образы жизни, можно обнаружить на разных глубинах. Северный шримс (*S. stangan*) встречается на глубинах 40—900 м, а максимальные скопления в Баренцевом море наблюдаются на глубинах 200—325 м [51]. У многих креветок наблюдаются регулярные миграции. Сезонные миграции, связанные с перемещением креветок из прибрежных зон на более глубокие участки, вызваны изменениями температуры воды и физиологическим состоянием животных, их размножением. Суточные миграции креветок проявляются в основном до наступления полночи и ночью, когда ракообразные появляются в верхних слоях воды, а с рассветом — спускаются в придонные слои. Некоторые креветки поднимаются в поверхностные воды утром и днем.

Креветки обитают также на песчаных, илисто-песчаных, песчано-галечных, песчано-ракушечных, илистых и других грунтах. Отдельные виды креветок (сем. Penaeidae, Crangonidae и др.) зарываются в верхние слои грунта, служащие им временным убежищем от хищников.

Креветки переносят широкие колебания температуры воды от -2 до 40°C . Оптимальная температура воды для роста и развития креветок

Т а б л и ц а 41. Потребление кислорода **креветкой** *Pandalus kessleri* **при** **разной** **соле-**
ности **воды** [62]

Масса креветки, г	Соленость воды, ‰	Температура воды, °С	Насыщение во- ды кислородом в конце опыта, ‰	Потребление кислорода, мл на 1 г · ч ⁻¹	Среднее потреб- ление кислорода мл на 1 г · ч ⁻¹
8,9	16,3	20,5	58,2	0,243	0,243
3,87	19,6	21,7	69,8	0,204	
4,66	19,6	21,5	61,3	0,378	0,237
3,08	19,6	22,0	78,2	0,131	
7,52	21,7	21,1	65,7	0,231	
7,67	21,8	21,1	63,5	0,239	0,231
7,37	21,8	21,1	68,0	0,223	
7,45	24,2	20,0	65,9	0,229	
7,35	25,6	21,6	55,1	0,239	0,234
7,40	28,1	21,0	52,4	0,254	
4,10	29,4	20,0	70,9	0,348	0,30
9,16	34,8	20,5	50,7	0,253	0,253
8,32	39,0	21,1	53,2	0,255	0,255
11,0	40,0	22,8	65,6	0,188	0,188
7,96	41,0	21,4	66,0	0,120	
7,96	41,0	22,2	59,0	0,197	0,158
8,50	43,03	22,4	80,6	0,097	0,097

Примечание. Длительность опыта — 2,5 ч, температура воды 18—23 °С.

различна. Так, для теплолюбивых креветок (сем. Penaeidae, Palaemonidae) она находится в пределах 20—30, для холодолюбивых (сем. Stomatopodidae) — 6—10 °С.

Креветки эвригалыны. Оптимальная соленость воды для роста и развития палеонидных и пенеидных креветок 17—34 ‰. Снижение солености воды отрицательно отражается на их жизнедеятельности. Так, северный шримс не встречается в акваториях с соленостью ниже 32 ‰, а травяная креветка не размножается при солености ниже 24 ‰, а при 12 ‰ погибает [62].

Креветки требовательны к содержанию растворенного в воде кислорода. Интенсивность потребления кислорода креветками зависит от их физиологического состояния, размеров, температуры, солености воды и других факторов среды (табл. 41). У креветок сем. Palaemonidae, Pandalidae, обитающих в мелких, хорошо прогреваемых водоемах с резкими сезонными колебаниями растворенного кислорода (в лиманах северо-западной части Черного моря от 3,5 до 17 мг · л⁻¹), чувствительность к нему более выражена. Повышенная потребность креветок в кислороде проявляется летом и зимой, когда наблюдаются заморы. Молодь креветок по сравнению со взрослыми особями более чувствительна к содержанию растворенного в воде кислорода. Так, трехдневные личинки пресноводной креветки *Palaemon superbus*, содержащиеся при температуре воды 20 °С, погибают при концентрации кислорода 2,4—2,7 мг · л⁻¹.

Для креветок сем. Palaemonidae и Pandalidae, обитающих в пресноводных и солоноватых водоемах, показатель рН в основном находится

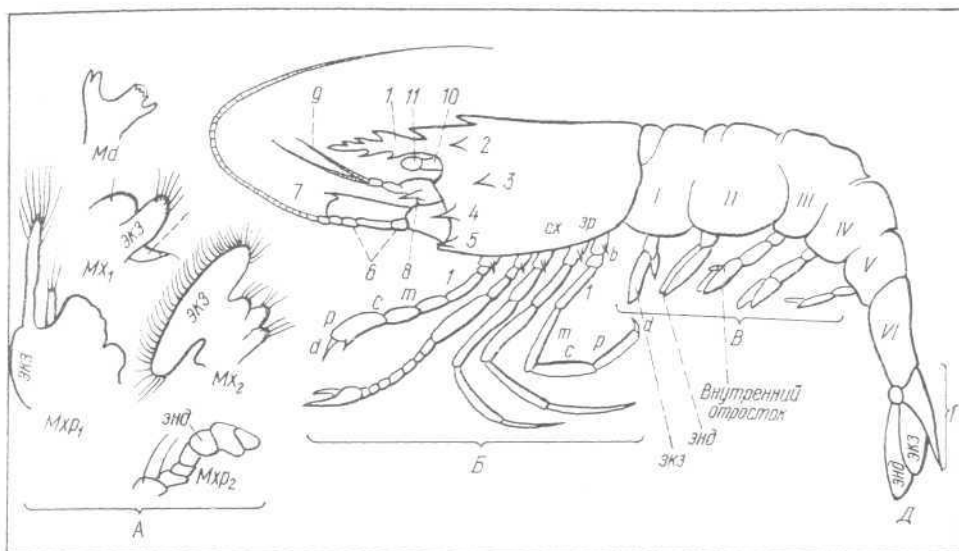


Рис. 62. Схема строения креветки:

1 — рostrum, 2 — надглазничный шип, 3 — брахиальный шип, 4 — антеннальный шип, 5 — птеригостомальный шип, 6 — антенна, 7 — антеннальная чешуйка, 8 — стилочерит, 9 — антеннула, 10 — глазной стебелек, // — роговица глаза; *d* — дактилус, *p* — проподус, *c* — карпус, *m* — мерус, *i* — исхнум, *в* — базис, *сх* — кокса, *эп* — эпиподит, *экз* — экзоподит, *энд* — эндоподит, *Md* — мандибула, *Mx*₁ — первая максиллопеда, *Mx*₂ — вторая максилла, *Mx*₁ — первая максиллопеда, *Mx*₂ — вторая максиллопеда. Третья максиллопеда не показана; *Д* — ротовые конечности, *Б* — переоподы, *В* — плеоподы, *Г* — тельсон, *Д* — уроподы; I — VI — абдоминальные сегменты

на уровне 6,5—8,5. Креветки обитают в чистых водах, в мутных и загрязненных — не встречаются [79].

В СССР естественная среда внутренних водоемов и прибрежных акваторий южных (Черное, Азовское, Каспийское), северных (Белое, Баренцево, Балтийское), дальневосточных (Японское, Охотское, Берингово, Чукотское) морей благоприятны для жизнедеятельности креветок. Многие водоемы-охладители ТЭС и ГРЭС и геотермальные воды могут быть использованы в качестве выростных участков для культивирования креветок.

Внешнее и внутреннее строение. Анатомия и морфология креветок приведены в ряде зоологических пособий и, в частности, описаны Ю. И. Полянским [116], З. И. Кобяковой и М. А. Долгопольской [67], Р. Н. Буруковским [22], поэтому напомним лишь некоторые особенности их внешнего и внутреннего строения.

Характерным признаком креветок и других десятиногих ракообразных (отряд Decapoda) является постоянное число сегментов. Всего их 21, из которых 6 входят в состав головы, 8 — груди, 7 — брюшка. У креветок отсутствует осевой скелет. Тело креветок состоит из трех отделов: головогруды, абдомена и тельсона (рис. 62). Каждый отдел снабжен придатками в виде выростов и конечностей. Панцирь креветок состоит из многослойной кутикулы.

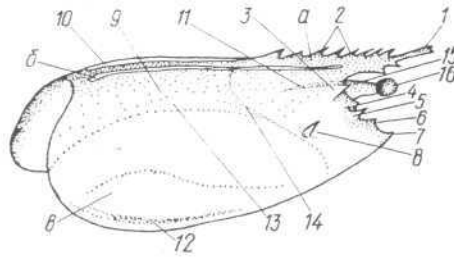


Рис. 63. Панцирь креветки (подотряд Natantia)

о — гастральная область, б — кардиальная область; в — бронхиальная область; / — рострум, 2 — дорсальные шипы рострума, 3 — супраорбитальный шип, 4 — суборбитальный шип, 5 — антеннальный шип, 6 — бронхиостегальный шип, 7 — птеригостомальный шип, 8 — бронхиальный шип, 9 — предростральная борозда, 10 — бронхиокардиальная борозда, 11 — горизонтальная борозда, 12 — птеригостомальная борозда, 13 — жаберно-кардиальная борозда, 14 — цервикальная борозда, 15 — глазной стебелек, 16 — роговица

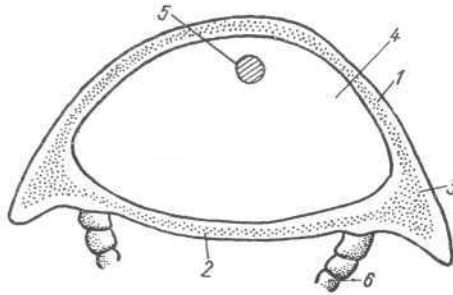


Рис. 64. Поперечный разрез через абдоминальный сегмент креветки *Palaemon serratus*: 1 — тергит, 2 — стернит, 3 — плеврон, 4 — мышца, 5 — кишечник, 6 — плеоподы

Головогрудь образуется за счет срастания головного и грудного отделов и прикрыта сверху и боков несегментированным панцирем (карапаксом). Карапакс сжат с боков, передняя часть его вытянута в длинный заостренный рострум. Карапакс защищает внутренние органы от повреждения и выполняет опорную функцию. На карапаксе разных видов креветок имеются всевозможные образования: шипы, бугорки, ямки, бороздки, поры и щетинки. В передне-боковой части головогруды располагаются суборбитальный, супраорбитальный, антеннальный, бронхиостегальный, птеригостомальный, бронхиальный шипы (рис. 63). От нижней стороны головогруды отходят конечности, между которыми находятся сегментированные хитиновые образования — стерниты. У многих креветок они недостаточно развиты, поскольку расстояние между основаниями конечностей незначительно. Передний (антеннальный) стернит заканчивается ротовой пластинкой (эпистом), расположенной между верхней губой и основанием антенн. У отдельных креветок заднебоковые края карапакса, прикрывающие жабры, образуют жаберные крышки (бронхиостегиды), края которых не срастаются с грудными сегментами.

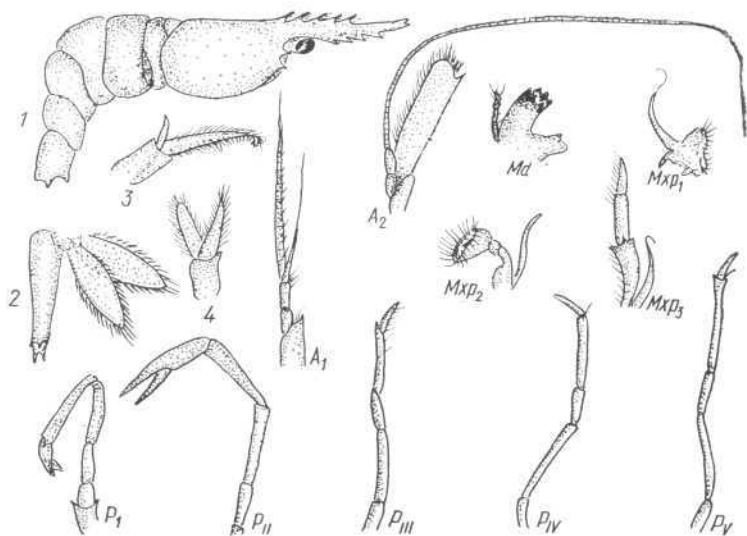


Рис. 65. Отдельные части тела креветки *Palaemon adspersus*:

1 — карапакс и abdomen, 2 — тельсон с уроподами, 3 — I пара плеопод., 4 — II—V пары плеопод: A₁ — антенна I, A₂ — антенна II (антеннула), Md — мандибула, Mxp₁—Mxp₃ — I—III пары максиллопед., P₁—P₅ — I—V пары переопод

Abdomen (брюшко) образован брюшными сегментами, которые свободно сочленены друг с другом, и сжат с боков. Сегменты покрыты хитиновыми кольцами, состоящими из верхних (тергиты) и нижних (стерниты) полуколец. Латеральные боковые части брюшных сегментов свободно свисают вниз, образуя плевры (эпимеры, рис. 64). Последний сегмент abdomen (тельсон) не несет конечностей, вытянут, вооружен шипами и различного рода щетинками. С помощью развитой мускулатуры abdomen плавающие креветки способны к толчкообразному передвижению в толще воды.

Все сегменты тела креветок, за исключением тельсона, имеют по паре придатков различного строения. Креветки имеют 19 пар конечностей: 5 головных, 8 грудных и 6 брюшных. Двухветвистые конечности креветки (кроме антеннул) разнообразны. На основной части конечности (протоподите) расположены две ветки: внешняя (экзоподит) и внутренняя (эндоподит, рис. 65),

Антеннулы (внутренние усики) находятся на втором сегменте тела прямо под глазами и состоят из трехчленного стебелька и двух, или трех (сем. *Palaemonidae*) жгутиков. Стебельки свободно сочленены с телом. Жгутики глубоководных креветок могут в несколько раз превышать длину тела, а также срастаться в дополнительную трубку — сифон (род *Solenocera*, сем. *Penaeidae*), а у самцов креветок сем. *Sergestidae* жгуты антеннул изменены в органы, удерживающие самок. Базальный членок стебелька снабжен острым чешуевидным выростом (стилlocеритом). У основания базального членка стебелька антеннул находятся органы равновесия (статоциты).

Антенны (наружные усики) состоят из пятичленного стебелька, который подразделяется на 2-членистый протоподит и 3-членистый эндоподит. Последний членик эндоподита несет жгут, который может превышать длину тела креветок. Снизу на первом членике протоподита открывается антеннальная железа, а второй членик протоподита несет еще экзоподит (скафоцерит). Пластинчатый скафоцерит, как правило, снабжен длинными щетинками с внутренней стороны, а также имеет апикальный шип на передне-боковом крае. Дистальный край скафоцерита часто расширен и закруглен, или заострен на конце.

Верхние челюсти (мандибулы) — первая пара ротовых придатков. Мандибулы представляют собой широкий хитиновый вырост, дистальный конец которого разделен на два участка: Один из них зазубрен (режущий участок), другой — бугрист (жующий участок). У ряда креветок (сем. Penaeidae, Stenopodidae) участки отделены друг от друга бороздкой, а у отдельных креветок имеется лишь один жующий участок: Мандибулы предназначены для откусывания и размельчения пищи.

Первая пара нижних челюстей (максилла I, или максиллула) состоит из верхней и нижней лопастей. Верхняя лопасть более развита и с крупными зубцами (шипамии), нижняя — менее развита. Максиллула также несет один, реже (отдельные креветки сем. Penaeidae) три-четыре пальпы: Максилла I принимает участие в откусывании и размельчении пищи.

Вторая пара нижних челюстей (максилла II) двулопастная, каждая лопасть разделена на две части: базиподит и коксоподит. Лопасть несет также 1-членистый пальп (у ряда креветок он отсутствует) и экзоподит, сросшийся с придатком коксоподита (скафогагатид), или дыхательную пластинку с длинными перистыми щетинками, колебания которых способствуют току воды через жабры.

Первая пара ногочелюстей (максиллипеды I) образована пластинчатым расширенным протоподитом (эндогагатид) и относительно широкими экзоподитом и эндоподитом. Экзоподит состоит из расширенного столба и конечного жгута. Эндоподит часто бывает с глубоко изрезанными краями, образующими своеобразные лопасти (эндоподит I и эндоподит II): Эпиподит, имеющийся на максиллипедии I, двулопастный: Максиллипеды I служат для ошупывания и удерживания пищи.

Вторая пара ногочелюстей (максиллипеды II) состоят из расширенного протоподита и 5-сегментного эндоподита: Имеется также экзоподит, который у некоторых креветок может отсутствовать: Максиллипеды II служат в основном для удержания пищи.

Третьи пары ногочелюстей (максиллипеды III) по строению схожи с максиллипедами II, но они более длинные и ногоподобные. У плавающих креветок максиллипеды III напоминают ходильные ноги и имеют удлиненную форму эндоподита, состоящего из нескольких члеников. Число члеников экзоподита может изменяться, а у креветок (сем. Sergestidae, Eryonidae и др.) экзоподит может полностью отсутствовать. Максиллипеды III участвуют в очистке жабр, глаз, антеннул и других придатков тела.

Ходильные ноги (переоподы) представлены пятью парами придатков головогруды. В отличие от верхних и нижних челюстей, ногочелюстей, переоподы у большинства креветок утрачивают эндоподиты и экзоподиты. У пелагических креветок сем. *Oplophoridae*, *Pasiphaeidae* и у некоторых сем. *Atyidae* и ряда других экзоподиты на переоподах остаются, а у креветок сем. *Penaeidae* они рудиментированы или имеются у личинок мизисных стадий [22]. Переоподы креветок состоят из семи члеников: коксы, базиса, исхиума, меруса, карпуса, проподуса, дактилуса.

Первая пара ходильных ног (переоподы I) отличается разнообразием формы проподуса, который у большинства креветок расширен и образует настоящую или ложную клешню. У настоящей клешни дистальная часть проподуса вытянута в виде пальца, а дактилус с проподусом сочленяются. У ложной клешни проподус, расширенный в дистальной части, сочленяется с дактилусом несколько сбоку, в результате чего дактилус прижимается к расширенному зубчатому переднему краю проподуса. Первая пара переопод помогает креветке в добыче пищи и защите от хищников.

Вторая пара ходильных ног (переоподы II) менее развита, чем переоподы I. У многих креветок клешня на ней отсутствует. У отдельных особей карпус переопод II сегментированный.

Третья — пятая пары ходильных ног тоньше переопод I и II, клешни отсутствуют, но у креветок сем. *Penaeidae* и *Stenopodidae* на первых трех переоподах они имеются. На дактилусах переопод располагаются щетинки. Ходильные ноги способствуют передвижению креветок по субстрату. У пелагических креветок последние пары переопод в различной степени редуцированы.

Брюшные ножки (плеоподы) двуветвистые и предназначены для плавания и вынашивания яиц (икры). Плеоподы состоят из небольшой короткой пластинки, длинного базиса, экзоподита и эндоподита. На внутренней стороне эндоподита расположено еще одно ответвление — внутренний отросток (*appendix interna*). У отдельных креветок внутренний отросток отсутствует. Эндоподит несколько укорочен, снабжен щетинками. У самок креветок имеются специальные щетинки для удержания яиц. У креветок сем. *Palaemonidae* длинные яйценосные щетинки появляются только перед откладкой яиц на плеоподы.

Вторая пара (иногда первая) плеопод самцов преобразована в половые органы (гоноподы), которые находятся между внутренним отростком и эндоподитом у каридных креветок (триба *Caridea*), а у самцов сем. *Stenopodidae* половые придатки отсутствуют. У самцов креветок сем. *Penaeidae* копулятивный орган преобразован в петазму, образованную сросшимися внутренними краями эндоподитов первой пары плеопод. Эндоподит состоит из медиальной или внутренней и латеральной лопастей, которые разделяются складкой на дорсальную, или переднюю и вентральную, или заднюю доли. Вентральная доля латеральной лопасти несет с наружной стороны три продольных выступа (рис. 66). Наружный половой орган самок пенеидных креветок (теликум) открытого (у большинства креветок сем. *Penaeidae*) и закрытого (в основном у креветок рода *Penaeus*) типов (см. рис. 66). Теликум состоит из различ-

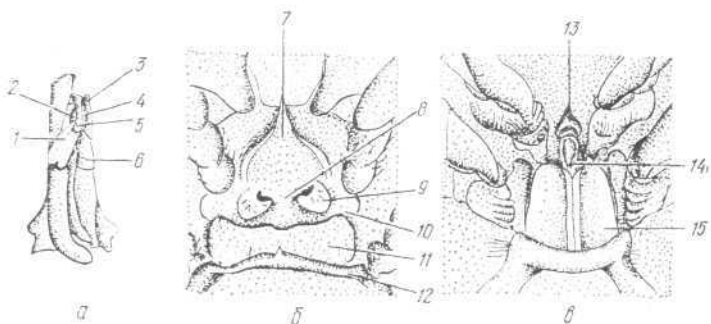


Рис. 66. Строение внешних половых органов пенеидных креветок:

a — петазма самца, *б, в* — теликумы самок открытого и закрытого типов (соответственно); 1 — левая дистодорсальная доля, 2 — наружная промежуточная полоска, 3 — правый дистовентральный выступ, 4 — дистомедиальная доля, 5 — внутренняя промежуточная полоска, 6 — левая дистодорсальная доля, 7 — передняя часть теликума, 8 — средний мост, 9 — шишка, 10 — выступ, 11 — поперечная площадка, 12 — задний гребень, 13 — передний отросток, 14 — средний киль, 15 — латеральная площадка (клапан)

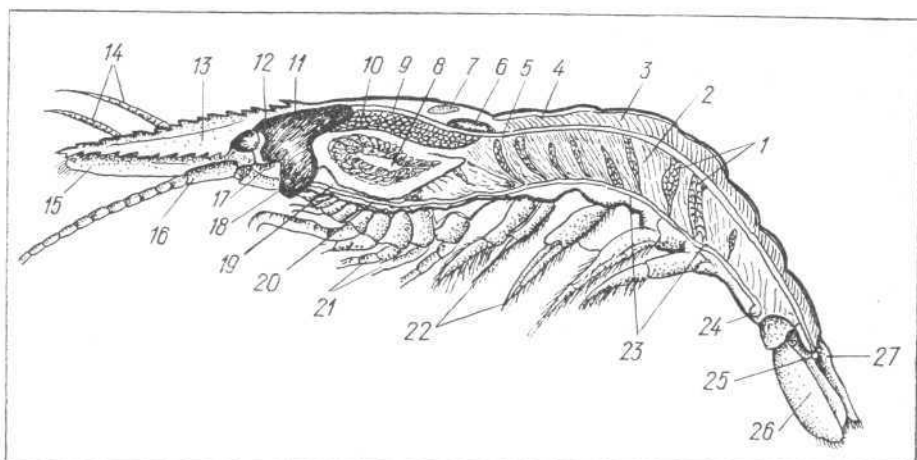


Рис. 67. Внутреннее строение креветки *Pandalus latirostris* [53]:

1 — поперечные мышцы брюшка, 2 — косые мышцы брюшка, 3 — поверхностные мышцы брюшка, 4 — спинная артерия брюшка, 5 — задняя клешня, 6 — сердце, 7 — спинной грудобрюшной мускул, 8 — печень (гепатопанкреас), 9 — женская половая железа, 10 — глазная артерия, 11 — желудок, 12 — выделительная железа, 13 — рострум, 14 — антенна I, 15 — экзоподит антенны II, 16 — эндоподит антенны II, 17 — надглоточный ганглий центральной нервной системы, 18 — ротовое отверстие и пищевод, 19 — подглоточная нервная масса, 20 — грудные ганглии брюшной нервной цепочки, 21 — грудные ножки, 22 — брюшные ножки, 23 — брюшные ганглии нервной цепочки, 24 — концевой ганглий брюшной нервной цепочки, 25 — заднепроходное отверстие, 26 — лопасти плавника, 27 — концевой членик брюшка (тельсон)

ных заглаблений, площадок, выступов, шишек. У креветок рода *Penaeus* теликум имеет две латеральные площадки и средний выступ [22].

Хвостовые, или рулевые ноги (уроподы) являются придатками последнего абдоминального сегмента и служат для сохранения равновесия тела и управления им при перемещениях (плавание, движение по грунту и др.). Уроподы состоят из двух широких тонких пластинок (экзопод-

дита и эндоподита), латеральные края которых обильно снабжены длинными пористыми щетинками. Вместе с тельсоном они образуют хвостовой плавник (веер).

Пищеварительная система представлена кишечным каналом, состоящим из передней, средней и задней кишек. Переднюю кишку образуют пищевод и желудок (рис. 67). Из ротового аппарата, через пищевод, частично раздробленная пища поступает к желудку, представленному кардинальным и пилорическим отделами (рис. 68). Внутренняя часть желудка выстлана кутикулой, которая утолщается на спинной и боковой

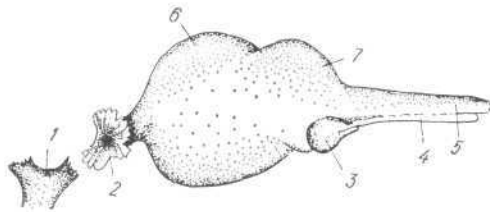


Рис. 68. Общий вид желудка креветки *Scrangon scrangon*:

1 — мандибула, 2 — пищевод, 3 — пилорические ампулы, 4 — придаток гепатопанкреаса, 5 — средняя кишка, 6 — кардинальная часть желудка, 7 — пилорическая часть желудка

стенках кардинального отдела, образует три мощные жевательные пластинки, сильно зазубренные на свободном конце. Пластинки предназначены для размалывания пищи, уже частично размельченной ротовым аппаратом. В пилорическом отделе кутикулярные выросты образуют «фильтр», через который проходит измельченная пища [39]. В среднюю кишку открывается пищеварительная железа. Задняя кишка заканчивается анальным отверстием на нижней

стороне тельсона. Задняя кишка и желудок энтодермального происхождения, а средняя кишка — эктодермального.

Органами дыхания креветок являются жабры, расположенные у основания ногочелюстей и ходильных ног в специальных жаберных камерах. Жабры образованы кожистыми выростами боковой стенки тела и с наружной стороны покрыты бранхиостегитами. По степени расположения жабры подразделяются на три типа: подобранхия, артробранхия и плевробранхия. Подобранхия находится на коксах максиллипод и плеопод, артробранхия прикрепляется к сочлененной поверхности мембраны базоподита (между телом и коксой), плевробранхия лежит непосредственно на боковой стенке туловища. Плевробранхия отсутствует на правой максиллипед и артробранхия на пятой паре переопод. Независимо от структуры жабр, они располагаются рядами и соединяются с конечностями. По особенностям строения жабры можно разделить на филлобранхия, трихобранхия и дендробранхия. Филлобранхия подобна стебельку, на котором двумя рядами расположены плоские листочки. От стебелька трихобранхий отходят многочисленные трубочки разной длины, утолщенные у основания. У дендробранхий стебелек с двумя рядами трубочек, образующих кустовое разветвление (рис. 69). Менее распространенными являются дендробранхия, встречающиеся только у креветок сем. *Penaeidae*. У закапывающихся в грунт креветок *Scrangon scrangon* вода к жабрам поступает через специальные образования, находящиеся у основания антеннальной чешуйки. Она может поступать и через щель передней части карапакса, а направление потока регулируется положением второй и третьей пар максиллипод [22]. Прокачива-



Рис. 69. Типы жабр, встречающихся у креветок [22]:

a — филлобранхия (общий вид), *б* — трихобранхия (общий вид), *в* — дендробранхия (поперечный срез)

нию воды через жаберные полости способствует постоянное движение особого отростка второй пары максиллипод (скафогнатид). В жабрах осуществляется газообмен и насыщение крови кислородом.

Кровеносная система не замкнута. Сердце, расположенное в полости перикардиальной (околосердечной) сумки, находится на уровне цервикальной борозды и восьмого грудного сегмента (задний отдел головогруды). Сердце представляет собой небольшой мешочек, в стенках которого имеются три пары отверстий (остий): дорсальные, латеральные и вентральные. Кровь креветок (гемолимфа) бесцветна и при соприкосновении с воздухом синееет, что связано с присутствием в гемолимфе гемоцианина (дыхательный пигмент) [39].

Органами выделения являются антеннальные железы — парные образования, расположенные в переднем отделе головогруды, позади базального членика антенн. Каждая железа состоит из целомического мешка, лабиринта и мочевого пузырька. Лабиринт является главным отделом экскреторной системы. Он состоит из лакун и каналов, с помощью которых полость целома соединяется с окружающей средой. Моча образуется путем фильтрации и абсорбции в лабиринте. Она собирается в небольшом мочевом пузыре и выводится с помощью выводного протока через выделительную пору, открывающейся на нижней стороне коксоподита антенны.

Нервная система креветок состоит из ряда нервных клеток (ганглиев), составляющих нервную цепочку. Она представлена головным мозгом (надглоточный ганглий), окологлоточными коннективами, подглоточным ганглием, брюшными нервными стволами с ганглиями в каждом сегменте. Головной мозг, располагающийся впереди пищевода, образуется за счет слияния ганглиев, иннервирующих ротовые сегменты и ногочелюсти, глаза, антеннулы, антенны, мускулатуру передней части тела. Нервные волокна (аксоны) головного мозга связываются с отдельными органами и конечностями тела креветок также через систему сенсорных органов, окологлоточных коннектив, брюшных нервных стволов и различных разветвлений. Непосредственно через головной мозг проходит и обратная связь — ответ на тот или иной раздражитель. От головного мозга отходят оптические, глазодвигательные, антеннулярные,

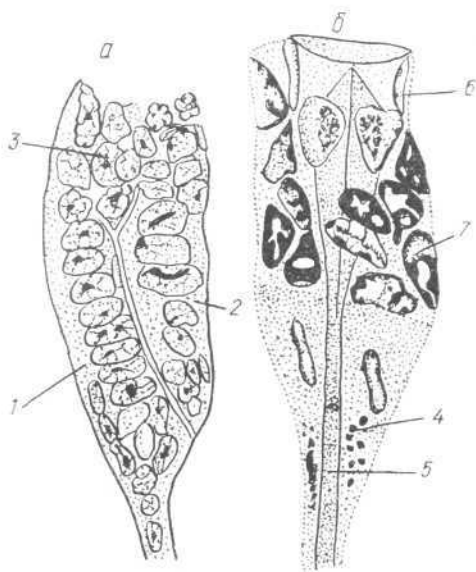


Рис. 70. Развитие сложных глаз у креветок рода *Palaemon* [58]:

a — зачаток глаза и мозга на продольном разрезе, *b* — формирование омматидия; 1 — зачаток глаза, 2 — зрительный ганглий, 3 — зачаток мозга, 4 — пигмент, 5 — раблом, 6 — хрустальный конус, 7 — ядра ретинальных клеток

ными клетками) частей. Роговица глаза представлена тремя слоями хитина (покровный, пигментный, основной) без известкового основания. Кристаллический конус образуется из четырех конических клеток. Дистальные концы ретинальных клеток вздутые и содержат темный пигмент, а отростки клеток входят в состав оптического нерва. У основания ретинальных клеток располагается ряд дополнительных клеток, заполненных желтоватым пигментирующим веществом, и образующих отражательную поверхность (рис. 70).

Органы равновесия и ориентации (статоциты) расположены в области сочленения основания антеннулы. Статоциты — полые образования сферической формы, стенки которых покрыты хитиновой кутикулой. С окружающей средой статоцит соединяется узкой удлинённой щелью с двумя рядами щетинок на дорсальной поверхности членика антеннулы. Внутри статоцита находятся статолиты — посторонние предметы (мелкие песчинки и др.), заполняющиеся после каждой линьки. Песчинки (статолиты) закрепляются на волосках статоцитов или располагаются свободно. При пространственном перемещении креветок статолиты перемещаются в статоците и воздействуют на волоски, заставляя животное перемещаться. При линьке вся внутренняя сторона статоцита, имеющая эктодермальное происхождение, сбрасывается и заменяется новой.

Органы химического чувства (хеморецепторы), характеризующиеся

антенные, покровные нервы. Окологлоточные коннективы соединяют головной мозг с подглоточным ганглием, расположенным позади пищевода. От подглоточного ганглия отходят нервы, иннервирующие сегменты груди, брюшка, конечностей. У разных видов креветок парные и непарные нервы, образующие подглоточный ганглий, претерпевают изменения и их количество непостоянно.

Органами зрения креветок являются сложные (фасеточные) глаза, расположенные на подвижных глазных стебельках. Глаза состоят из многочисленных мелких глазков (омматидиев), количество и размеры которых возрастают в процессе роста и развития животных. Каждый омматидий состоит из светопреломляющей (хитиновая роговица, корнеагенные клетки, хрустальный конус) и световоспринимающей (ретинула с восьмью ретиналь-

особой проницаемостью, расположены на антеннулах. С помощью хеморецепторов креветки ощущают запахи и вкус. **Вкусовые рецепторы** в основном сосредоточены в ротовом аппарате, антеннулах, частично и на внутренней поверхности клешни. Органами восприятия **механических раздражителей** являются многочисленные чувствительные волоски и поры, расположенные по всему телу креветок. Волоски у креветок строго дифференцированы и реагируют на определенные виды раздражений (химические, механические, температурные и др.).

Отдельные глубоководные виды креветок сем. *Sergestidae* способны светиться за счет специальных люминисцентных органов, расположенных на всей поверхности, а их деятельность, видимо, регулируется нервной системой. У рта глубоководных креветок *Acantheruga purpurea*, помимо люминисцентных органов, имеются специальные железы. При возникновении опасности для креветок *A. purpurea* из желез сильным потоком выбрасывается светящееся вещество, помогающее животному уйти от нападающих хищников.

Половая система представлена мужскими (семенник) и женскими (яичник) органами и отходящими от них семяпроводами и яйцеводами, открывающимися наружу половыми отверстиями.

Размножение и развитие. Креветки — раздельнополые десятиногие ракообразные, но у отдельных особей (*Pandalus kessleri*, *P. borealis* и др.) наблюдается протендрический гермафродитизм со сменой пола. Молодые креветки на втором году жизни становятся самцами, на третьем — самками. Соотношение полов креветок *Palaemon adspersus*, обитающих в заливах северо-западной части Черного моря, летом практически равное (1:1). Преобладание самцов или самок в естественных популяциях креветок связано с размножением, линьками, питанием, условиями среды обитания. Так, в апреле — июне встречается самок *P. adspersus* в Егорлыцком заливе Черного моря не превышает 30—40, а в августе — сентябре — 50—55 % общего количества в уловах. Уменьшение количества самок в весенне-летний период в Егорлыцком заливе связано с их размножением, вынашиванием икры на плеоподах, с менее подвижным образом жизни. У многих разновозрастных глубоководных креветок наблюдаются суточные миграции в толще воды, одновременные подъемы трофической активности, что вызывает различия в ритмах питания самцов и самок, и в их количественных соотношениях в уловах.

Половозрелость у многих видов креветок наступает в первые три года жизни. Половозрелыми теплолюбивые креветки (род *Penaeus*, *Metapenaeus*, *Macrobrachium* и др.) становятся на первом году жизни, холодолюбивые креветки (*Pandalus borealis*, *Sclerocrangon salebrose* и др.) — на третьем. Многие виды креветок достигают половозрелости при длине тела (рострум — тельсон) 30—200 мм. Так, самки *Macrobrachium rosenbergii* становятся половозрелыми на первом году жизни при длине тела 100—120 мм и температуре воды 26—29 °С. Среди половозрелых креветок встречаются самки, не участвующие в размножении (яловые самки). Повышенное их количество в водоеме часто связано с нарушениями условий среды обитания, различными заболеваниями креветок.

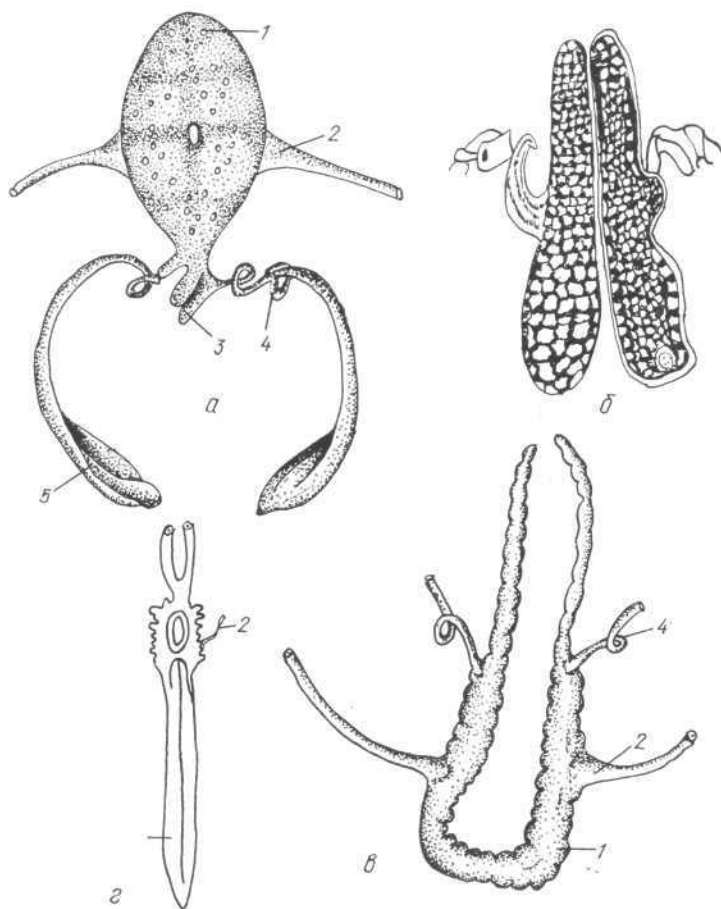


Рис. 71. Яичники самок креветок [180]:

a — *Lysmata seticaudata* (гермафродитная особь), *б* — *Penaeus* sp. (с наполненными яйцеклетками), *в* — *Crangon crangon*, *г* — *Penaeus* sp. (пустой яичник, после вымета яйцеклеток); 1 — яичник, 2 — яйцевод, 3 — семенник, 4 — кровеносный сосуд, 5 — мышцы

Половые органы креветок (яичник, семенник) имеют различное строение. У пенеидных креветок яичники самок состоят из ряда передних, латеральных лопастей. Правая и левая передние лопасти симметричны и проходят по обоим сторонам желудка. Три первые латеральные лопасти распространяются в область гепатопанкреаса, а остальные три — в область сердца. У самки обыкновенного шримса (*Crangon crangon*) яичник имеет U-образную форму. У гермафродитной креветки *Lysmata seticaudata*, травяной креветки *P. kessleri*, северного шримса *P. borealis* половая железа непарная, состоящая из двух боковых вытянутых лопастей, связанных посредине перемычкой. От половой железы отходят две пары женских протоков, которые до 3 лет не функциониру-

ют. Задние протоки (семяпроводы) хорошо развиты у гермафродитных креветок в возрасте до 2 лет, когда особь функционирует как **самец** (рис.71).

Половое созревание самок пенеидных креветок визуально **можно** проследить по изменениям их яичников, которые у неполовозрелых **самок** имеют вид небольших прозрачных клеточных образований без пигментных веществ. Яичники половозрелых самок светло-желтые с зеленоватым оттенком и по сравнению с яичниками неполовозрелых самок увеличены за счет развития передних и латеральных лопастей. Перед выметом яиц яичники самок становятся темно-зелеными, яйцеклетки хорошо выражены [251].

Спаривание креветок наблюдается в разное время года и в основном происходит после линек (кроме креветок сем. Penaeidae). Спаривание *Palaemon adspersus* в северо-западной части Черного моря осуществляется в начале апреля при температуре воды 7—9 °С, а у креветок

P. kessleri в заливе Петра Великого (Японское море) — в середине августа при 20—22 °С [43]. Спаривание креветок наружное. Процесс спаривания кратковременен. Самцы прикрепляют сперматозоиды около половых отверстий самок, а у креветок сем. Penaeidae — на теликумы самок. Форма сперматозоидов креветок разнообразна (рис. 72).

Процесс откладки яиц у самок креветок различен. У пенеидных креветок (сем. Penaeidae) оплодотворенные яйца выметываются в толщу воды, а у каридных (триба Caridea) — прикрепляются к плеоподам самок. Многие виды теплолюбивых каридных креветок размножаются круглогодично, образуя периодические кладки на плеоподах самок. Холодолобивые каридные креветки (сем. Pandalidae Crangonidae и др.) в основном откладывают икру на плеоподы в весенне-летний и осенний периоды, но количество кладок у них значительно меньше, чем у теплолюбивых видов каридных креветок.

Плодовитость креветок достигает 100 млн яиц. Максимальные величины плодовитости наблюдаются у пенеидных креветок, минимальные — у каридных (табл. 42). Количество яиц у самок каридных креветок варьирует в период выхода их на плеоподы и перед выклевом личинок и в основном зависит от возраста и размеров животного. На количество яиц (икры) на самках влияют условия среды обитания, географическое положение водоемов, их кормовые базы, плотности и численности естественных популяций [151].

Продолжительность нахождения яиц на плеоподах самок каридных креветок различна и во многом зависит от вида десятиногого **ракооб-**

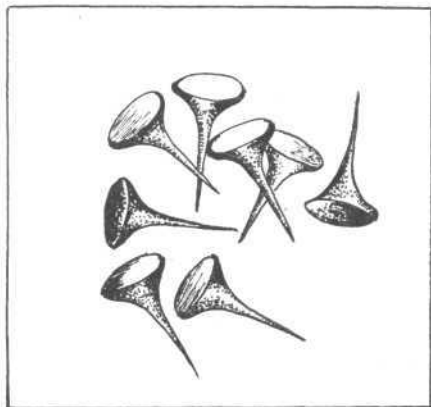


Рис. 72. Сперматозоиды креветки *Palaemon elegans*

Таблица 42. Плодовитость и размеры яиц каридных креветок прибрежных акваторий северо-западной части Черного моря

Вид	Длина самки, мм	Плодовитость, шт. яиц	Диаметр яйца, мм
<i>Palaemon adspersus</i>	60(47—75)	1298(160—3603)	0,55(0,51—0,60)
<i>P. elegans</i>	42(37—48)	1818(159—7000)	0,60(0,49—0,71)
<i>Crangon crangon</i>	70(59—79)	1328(151—3703)	0,61(0,53—0,71)

Примечание. В скобках приведены минимальные и максимальные величины.

разного и условий среды, в первую очередь температуры воды. У самок травяной креветки, встречающихся в заливе Петра Великого (Японское море), икра на плеоподах находится 9 мес — с середины сентября по май. В осенне-зимний период при температуре воды 7 °С эмбриональное развитие яиц приостанавливается и возобновляется весной (конец апреля), когда температура воды достигает 8—10 °С. В течение 9 мес с плеопод самок *P. kessleri* теряется 4,2—8,1 % яиц от первоначально откладываемого количества (масса одной кладки 8 % общей массы самки). Диаметр яиц (икры), закрепленных на плеоподах *P. kessleri*, колеблется от 1,7 до 2,0 мм, масса — от 2,8 до 3,9 мг, а к концу инкубационного периода (перед выклевом личинок из яиц) диаметр достигает 2,4—3,4 мм, масса 3,5—6,0 мг [43]. У самок северного шримса, обитающих в Баренцевом море, яйца (икра) на плеоподах находятся в течение 9 мес (январь—сентябрь) при температуре воды 5—6 °С, а у самок *Palaemon adspersus*, живущих в прибрежных заливах северо-западной части Черного моря, — 1,5—2,0 мес (начало или середина апреля — конец мая или начало июня) при температуре воды 9—16 °С [51].

Внутри яиц, находящихся на плеоподах самок, происходит эмбриональное развитие. Средняя масса яйца гигантской креветки (*Macrobrachium gosenbergii*) в начале эмбрионального развития составляет 0,0748 мг, энергетический эквивалент 0,206 кал, а в конце, через 17—18 сут при температуре воды 29 °С, — 0,105 мг и 0,103 кал соответственно. Эффективность утилизации энергии желтка яиц за время эмбрионеза достигает 50 % [128]. Яйца пенеидных креветок небольшие, содержание желтка в них не столь велико, как у каридных креветок. Обилие желтка в яйцах каридных креветок позволяет развивающимся эмбрионам проходить ряд ранних стадий личиночного развития внутри яиц, и выклюнувшиеся личинки (у многих каридных креветок на стадии зоэа) более крупные (3—9 мм) и жизнестойкие (выживаемость 70—80 % яиц) по сравнению с выклюнувшимися личинками (на стадии науплиус) пенеидных креветок.

Сроки выклева личинок из яиц (икры) зависят от условий обитания самок креветок: в годы с высокой температурой воды в весенне-летний период личинки из икры выклевываются значительно раньше, чем в годы с низкой температурой [151]. Выклев личинок креветок в основном наблюдается ночью и происходит за счет разрыва яйцевых

Таблица 43. Количество линек на основных стадиях метаморфоза пенеидных креветок (сем. Penaeidae) [226]

Вид	Науплиус	Протозоа	Зоа	Мизис	Послеличинка
<i>Penaeus aztecus</i>	5	3	—	3	1
<i>P. duorarum</i>	5	3	—	3—4	1
<i>P. japonicus</i>	6	—	3	3	1
<i>P. setiferus</i>	5	—	3	2	1
<i>Metapenaeus burkeroadi</i>	6	—	3	3	1
<i>M. monoceros</i>	6	—	3	3	1

наружных оболочек, происходящего в течение 1—3 ч. У отдельных креветок, например, у обыкновенного шримса (*Crangon crangon*), обитающего в прибрежных акваториях северо-западной части Черного моря, отмечен порционный выклев личинок на протяжении 2—3 сут. Чаще первыми появляются личинки из яиц, находящихся на последней паре плеопод самок *C. crangon*.

В развитии пелагических личинок низших (сем. Penaeidae, Sergestidae) и высших (триба Caridea) креветок имеется ряд характерных отличий. В метаморфозе личинок пенеидных креветок прослеживается ряд стадий: науплиус, метанауплиус, протозоа, зоа, мизис, послеличинка. В личиночном развитии каридных креветок наблюдаются < стадии: зоа, мизис. Каждой стадии развития личинки свойственны определенные количества линек, после которых происходят изменения в размерах и в строении тела креветок (табл. 43).

Личинкам низших креветок (сем. Penaeidae, Sergestidae) на стадии науплиус присущи три пары конечностей, непарный науплиальный глазок, зоны роста, где формируются сегменты тела с их конечностями (рис. 73). На стадии метанауплиус происходит обособление нижнечелюстных и части грудных сегментов; на стадии протозоа формируются фасеточные (сложные) глаза, ногочелюсти и тело разделяются на головогрудь и брюшко; на стадии зоа появляются зачатки грудных двуветвистых конечностей, головогрудь больше обособляется от брюшка; на стадии мизис образуются брюшные конечности, хотя сохраняются и грудные; на стадии послеличинки метаморфоз заканчивается и формируется молодая креветка [151].

Личинки высших креветок (триба Caridea) выклевываются из яиц на стадии зоа. У выклюнувшихся личинок имеются полный набор сегментов, развитые головные конечности. Грудные конечности отличаются примитивностью, они двуветвисты, брюшные — отсутствуют [51]. Для личинок каридных креветок на стадии зоа характерны многократные линьки, вызывающие значительные анатомические и морфологические изменения придатков тела. Так, у личинок на стадии зоа после первой линьки (зоа I) чаще наблюдается появление антенн, антеннул, верхних и нижних челюстей, ногочелюстей. Тельсон лопастевидный, не расчленен; глаза сросшиеся с карапаксом. У личинок на

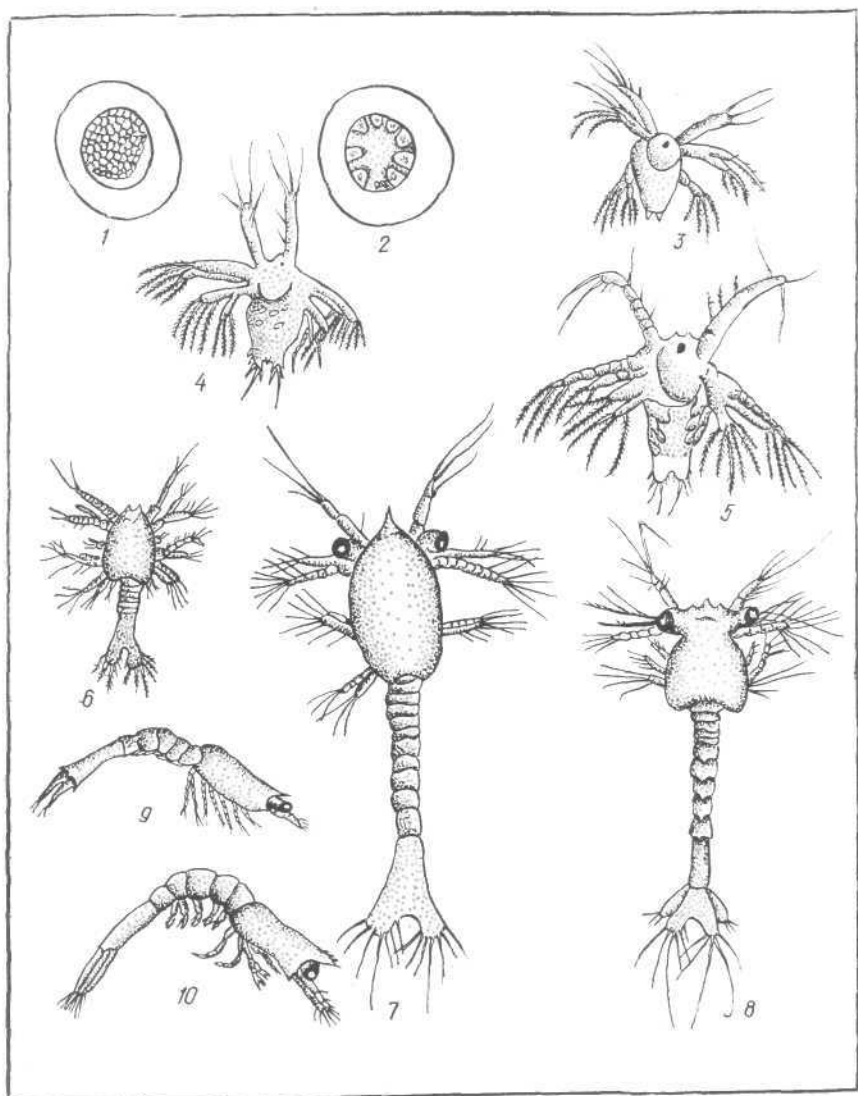


Рис. 73. Развитие пенеидных креветок (на примере *Metapenaeus dobsoni*):
 1 — яйцо (ранняя стадия), 2 — яйцо (поздняя стадия), 3 — науплиус I, 4 — науплиус II, 5 — науплиус III, 6 — протозоа I, 7 — протозоа II, 8 — протозоа III, 9 — мизис I, 10 — послеличинка

стадии зоа II¹ намечается расчленение тельсона, глаза отделяются от карапакса и располагаются на коротком стебельке, увеличивается количество щетинок на ногочелюстях. На стадии зоа III появляются

¹ Личинки на стадии зоа II после второй линьки; личинки на стадии зоа III — V — после третьей, четвертой и пятой линек.

зачатки брюшных ног, выделяются уropоды, глаза располагаются на более удлинённых стебельках. На стадии зоэа IV наблюдается удлинённые брюшные ножек. На стадии зоэа V хорошо развиты ходильные ноги, тельсон заужен к заднему краю. На стадии мизис завершается формирование карапакса и его форма подобна карапаку взрослых креветок, ходильные ноги утрачивают экзоподиты, одноветвистые, брюшные ноги двуветвистые с хорошо выраженными экзоподитами и эндоподитами (рис, 74),

Вполне естественно, что однообразия в личиночном метаморфозе различных видов креветок не прослеживается и многие группы креветок (в пределах семейства, подсемейства, рода) или отдельные особи (в пределах вида) имеют свои специфические особенности. Так, для личинок сем. Pandalidae характерны шиловидные выросты на головогрудном щите, облегчающие передвижение (плавание) пандалидных личинок в толще воды [51]. У травяной креветки (*P. kessleri*) пелагическая фаза жизненного цикла проходит в период эмбриогенеза и в личиночном развитии прослеживается 7 характерных стадий¹ [43], а у гигантской креветки (*M. rosenbergii*) установлено 11 морфологически отличительных стадий в течение 35—38 сут и при температуре воды 28,5—29,5 °C [128].

Длительность личиночного метаморфоза многих креветок различна и зависит от вида животного, географического расположения водоема, условий обитания, кормовой базы и температуры воды. Развитие личинок каридных креветок (*Palaemon adspersus*, *P. elegans*, *Crangon crangon* и др.), обитающих в прибрежных акваториях северо-западной части Черного моря, происходит в течение 14—20 сут, а у личинок креветок *P. jordanis*, живущих в водах Северной Америки, и у личинок *P. kessleri* (залив Петра Великого, Японское море) — около 80 и 32—39 сут соответственно. В экваториальных условиях процесс личиночного развития *P. kessleri* при температуре воды 14—20 °C длится 24 сут (до пятой стадии, которую считают ювенильной) [43, 240].

В период личиночного метаморфоза происходит нарастание длины и массы тела креветок. Так, от момента выклева из яиц до завершения личиночного развития личинки *P. adspersus* вырастают от 3 до 8, а личинки *P. kessleri* и *C. crangon* от 9 до 19 и от 2,5 до 4,7 мм соответственно [43, 51]. После завершения метаморфоза большая часть личинок переходит в более глубокие слои воды, опускается на дно, где продолжается их рост за счет периодических линек, но уже без анатомических и морфологических изменений.

Рост креветок, как и других десятиногих ракообразных, происходит во время линьки. У разных видов креветок количество линек непостоянно, причем молодь линяет чаще, чем взрослые особи. Процесс линьки у креветок можно разделить на ряд периодов: предлинночный, линьки, послелиночный и межлинночный. Сроки наступления и продолжитель-

¹ Под личиночной стадией понимаются отличительные размерные, анатомические и морфологические изменения тела личинок *P. kessleri*, *M. rosenbergii*, возникшие в процессе линек.

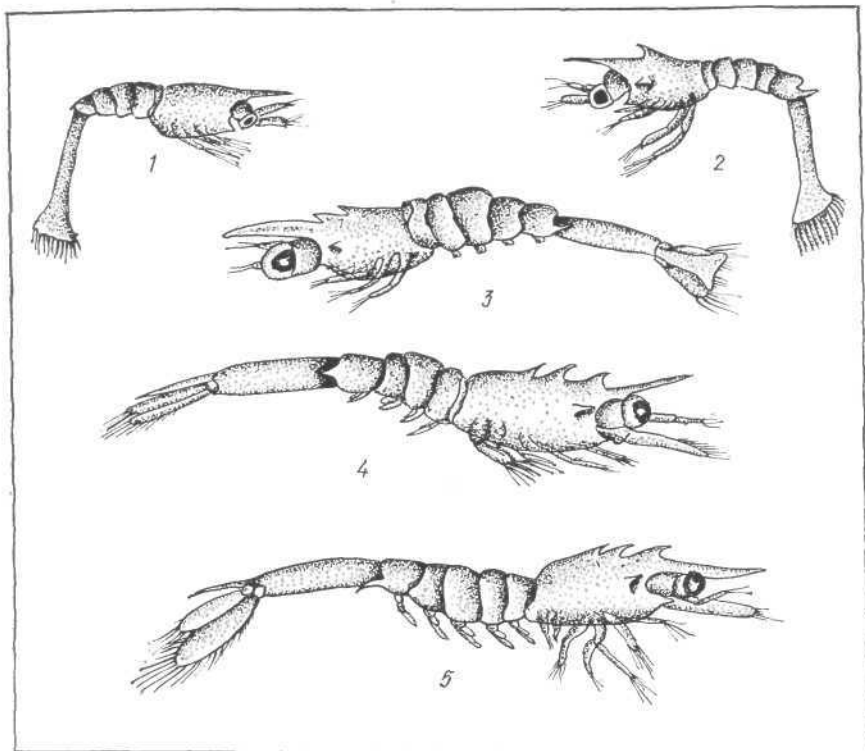


Рис. 74. Развитие каридных креветок (на примере *Palaemon adspersus*):
1—5 — зоэа 1—V стадий

ность линек у креветок различны и во многом зависят от вида животного, географического района обитания, многообразия условий и факторов среды, среди которых особую роль играют питание и температура воды. Линьки у самцов и самок креветок часто происходят в разное время, поскольку расхождения в сроках наступления линек самок связаны с размножением и вынашиванием яиц (икры) на плеоподах в течение длительного периода (до 9—10 мес у каридных креветок).

У разновозрастных креветок величины приростов длины и массы тела в каждую линьку различны. Наиболее высокие темпы роста наблюдаются среди молодых креветок, незначительные — у взрослых особей. Креветок можно отнести к быстрорастущим ракообразным, у которых в первые три года жизни наблюдается интенсивный рост. Теплолюбивые креветки сем. *Palaemonidae*, *Penaeidae* за 4 мес достигают длины 50—60 мм, а длина (роstrум—тельсон) и масса отдельных двухлетних или трехлетних креветок родов *Macrobrachium* (*M. gosenbergii*) и *Penaeus* (*P. monodon*) составляют соответственно 300—400 мм и 120—200 г. У креветок сем. *Pandalidae*, *Crangonidae* темп

роста ниже, чем пенеидных и пале-мониидных быстрорастущих креветок, что в первую очередь связано с ареалами их распространения и условиями среды обитания. Так, длина и масса креветок *Palaemon adspersus*, *P. elegans*, *S. crangon*, обитающих в заливах и лиманах северо-западной части Черного моря, не превышают 80 мм и 5 г.

В разные сезоны года в размерно-массовой структуре естественных поселений пандалидных и крабонидных креветок Черного моря существенных различий не наблюдается (рис. 75). Средние длина и масса самцов и самок креветок *Palaemon adspersus* в Хаджибейском лимане составляют 44,0 и 0,63; в Тендровском и Егорлыцком заливах — 42,1 и 0,6 и 49,0 мм и 1,0 г соответственно. В Григорьевском лимане креветки *P. adspersus* значительно крупнее. Максимальная их длина достигает 80 мм и среди разноразмерных особей преобладают креветки длиной 41—50 мм. Длина и масса самцов и самок *P. adspersus*, как у большинства креветок, различны. Средняя длина самок *P. adspersus*, обитающих в Егорлыцком заливе, 54,0 и средняя масса 1,9, а самцов — 44 мм и 0,7 г соответственно. Размерно-массовые показатели самок выше, чем у самцов, поскольку abdomen (брюшко самок значительно крупней, чем у самцов, что связано с вынашиванием икры на плеоподах самок *P. adspersus* (табл. 44). Знание особенностей

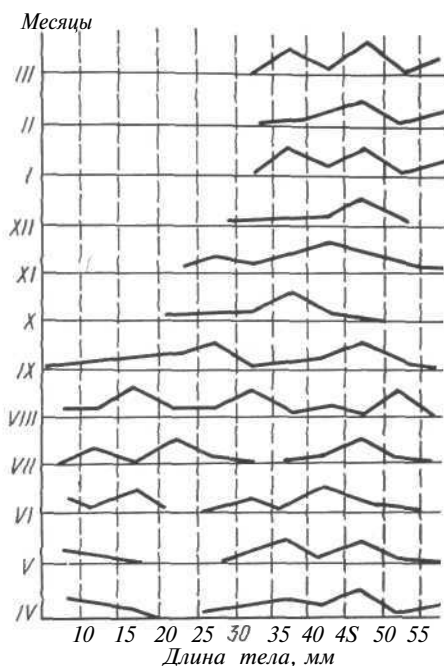


Рис. 75. Кривые размерных групп креветок *Palaemon adspersus* Хаджибейского лимана (северо-западная часть Черного моря)

Средняя длина самок *P. adspersus*, обитающих в Егорлыцком заливе, 54,0 и средняя масса 1,9, а самцов — 44 мм и 0,7 г соответственно. Размерно-массовые показатели самок выше, чем у самцов, поскольку abdomen (брюшко самок значительно крупней, чем у самцов, что связано с вынашиванием икры на плеоподах самок *P. adspersus* (табл. 44). Знание особенностей

Таблица 44. Длина каридных креветок (триба Caridea), обитающих в моря СССР [51]

Вид	Длина тела (роstrum — тельсон), мм		Море
	самок	самцов	
<i>Crangon crangon</i>	76	60	Северное
<i>Palaemon adspersus</i>	80	61	Балтийское
<i>P. adspersus</i>	71	50	Черное
<i>Pandalus borealis</i>	160	120	Баренцево
<i>Pandalus kessleri</i> (= <i>P. latirostris</i>)	150	125	Японское

роста самцов и самок креветок имеет важное значение в биотехнических разработках, поскольку для массового выращивания в основном отбираются самки. Так, самки гигантской креветки *M. rosenbergii* могут достигать длины 350—400, а самцы 130—150 мм.

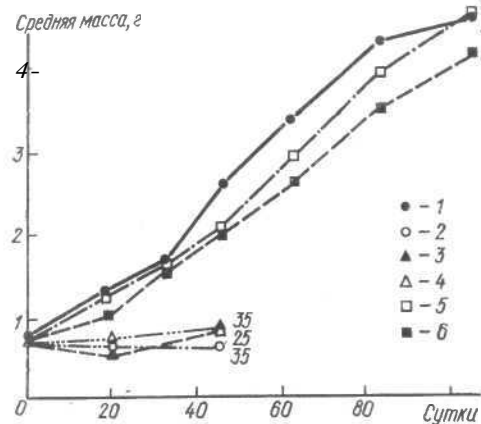


Рис. 76. Масса выращиваемых креветок *Penaeus aztecus*, питающихся кормами с различным содержанием протеина [273]: 1 — контроль, 29,6%, 2 — 23,9, 3 — 33,8, 4 — 43,4, 5 — 51,5, 6 — 62,9%. Цифры возле кривых — выживаемость креветок (%)

приросты линейного роста и выживаемости (85 %) наблюдались при поедании молодь кормов с содержанием протеина 51,5 %. При увеличении количества протеина в кормах до 62,9 % темпы роста и выживаемости креветок снижались (рис. 76). Использование промышленных креветочных кормов, сбалансированных по аминокислотному составу с содержанием протеина 55,6 и 57,8 % (табл. 46) позволяет получать товар-

Рост креветок непосредственно связан с их кормлением. Правильный подбор кормов, сбалансированных по аминокислотному составу, витаминным и минеральным компонентам, рационам кормления позволяет значительно увеличить темпы роста креветок. Так, личинок креветок *Penaeus aztecus* массой 0,71 г (0,44—1,33 г) подращивали в течение 106 сут [273]. Использовали различные экспериментальные корма, содержащие 29,6—62,9 % протеина (табл. 45). К концу выращивания молодь *P. aztecus* достигла массы 5,21 г (2,56—9,28 г). Высокие приросты линейного роста и выживаемости (85 %) наблюдались при поедании

Таблица 45. Состав экспериментальных креветочных кормов [273], %

Компоненты	Шифр и номер корма					
	Контроль 5-5/70Б	1	2	3	4	5
Мука из менхэдена	8	5	5	5	5	5
Мука из креветок (высушенная)	31,5	3	3	3	3	3
Растворимый рыбный корм	2	2	2	2	2	2
Лецитин	1	1	1	1	1	1
Витаминный премикс	2	2	2	2	2	2
Келгин	2,5	2,5	2,5	2,5	2,5	2,5
Натрий гексаметафосфат	1	1	1	1	1	1
Рисовые отруби (обезжиренные)	49*	83,5	64,5	45	25	5,5
соевый клейстер	3	0	19	38,5	58,5	78
Протеин (рассчитанный на основании анализа)	29,6	23,9	33,8	43,4	51,5	62,9

* В составе этого корма рисовые отруби обезжиренные.

Таблица 46. Аминокислотный состав экспериментальных кормов [273], % общей массы корма

Составная часть	Шифр корма		
	5-5/70Б	1	К-25
Лизин	1,676	3,678	4,240
Нистидин	0,726	1,011	1,203
Аргинин	2,207	2,932	4,097
Таурин	Не установлено	0,464	0,223
Асиарагиновая кислота	3,653	6,442	7,310
Треонин	1,052	2,166	2,576
Серии	1,197	2,379	2,464
Глютаминовая кислота	4,083	8,259	8,613
Пролин	1,262	2,693	2,431
Глицин	1,792	3,919	3,035
Аланин	1,612	3,674	3,337
Валин	1,280	2,860	2,779
Метионин	0,518	1,356	1,336
Изолейцин	1,003	2,372	2,545
Лейцин	1,895	4,865	4,569
Тирозин	1,470	1,930	1,978
Фенилаланин	1,208	2,300	2,425
Аммиак	0,728	0,910	0,956
Общий белок	29,51	55,58	57,93

ных особей в короткие сроки. Наиболее высокие показатели линейного роста креветок *P. aztecus* (средняя масса 7,2 г и выживаемость 70 %) наблюдаются при кормлении их промышленным кормом, содержащим 57,8 % протеина. Темп роста креветок, питающихся промышленным кормом с 55,6 % -ным содержанием протеина, уменьшается (средняя масса 5,2 г), но их выживаемость увеличивается до 85 % (рис. 77).

Таким образом, рост креветок зависит и от количества и от качества корма, состава его компонентов, содержания в нем белков и аминокислот.

Пища и питание. Креветки питаются растительной и животной пищей, среди которой можно встретить мелких червей, моллюсков, различных ракообразных, яйца рыб, остатки небольших животных, водных растений и водорослей. В пищевых комках креветок также находится детрит, жидкий ил, песок. Количественный и качественный состав пищи креветок во многом зависит от географического района распространения, его кормовой базы, условий обитания ракообразных. Компоненты пищи каридных креветок, обитающих в различных морях СССР, часто повторяются, что указывает на однообразие их питания. В желудках северного шримса можно встретить радиолярий, фораминифер, мелких червей, копепоид, диатомовые водоросли, детрит, мелкий ил; обыкновенного шримса — мизид, гаммарусов, nereусов, ульв, энтероморф, детрит; травяной креветки *Palaemon adspersus* — копепоид мизид, яйца рыб, мелких червей, диатомовые водоросли, детрит [51]

Соотношение потребляемой растительной и животной пищи разновозрастными креветками различно. Так, у сеголетков креветки *Pandanus kessleri*, встречающихся в заливе Петра Великого (Японское море), растительная пища, включая растительный детрит, составляет 70, животная — 30%. Самцы и годовики питаются равномерно растительной

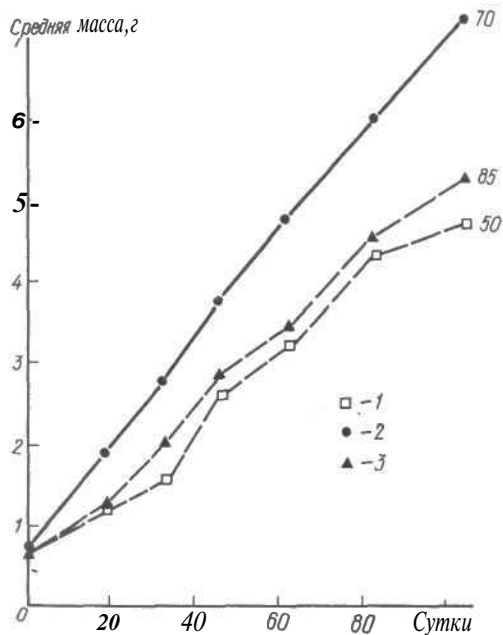


Рис. 77. Масса выращиваемых креветок *Repaeus aztecus*, питающихся промышленными кормами, содержащими более 50 % протеина [273]:
1 — контроль, 29,6 %, 2 — 57,8, 3 — 55,6%. Цифры возле кривых — выживаемость креветок (%).

У креветок, совершающих суточные миграции в толще воды, подъемы трофической активности чаще наблюдаются вечером, ночью и утром.

Таким образом, креветок по способу питания можно отнести к полифагам, среди которых имеются и особи, питающиеся только растительной или животной (незначительное количество) пищей.

Болезни, паразиты, враги. Креветки подвержены различным заболеваниям вирусной, бактериальной, грибковой природы и поражаются микроспоридиями, нематодами, трематодами, цестодами, некоторыми видами инфузорий и ракообразных. Высокая плотность посадки, неблагоприятные абиотические факторы внешней среды, несбалансированность компонентов в составах кормов при искусственном выращивании креветок создают дополнительные предпосылки для возникновения и развития различных инфекционных и паразитарных заболеваний.

(50 %) и животной (50 %) пищей (табл. 47). Самки предпочитают животную пищу (70%) растительной (30%). Индекс наполнения желудков сеголетков *P. kessleri* на суточной станции находится на уровне 83,7, годовиков — 63,4, самцов и самок — 21,1 ‰. Суточный рацион питания сеголетков составляет 5,7, для годовиков, самцов и самок — 6,9, 3,2 и 1,4 % соответственно [43]. Характер питания креветок тесно связан с их линьками. В предлиночный период потребность в пище, содержащей кальций, резко возрастает, поэтому креветки предпочитают растительность с высоким содержанием минеральных компонентов. Процесс питания креветок в течение суток происходит неравномерно, и суточный ритм трофической активности разновозрастных и разнополовых особей может быть различным.

Таблица 47. Состав пищи травяной креветки (*Pandalus kessleri*) на суточной станции [96]

Компонент пищи	Соотношение компонентов, % массы пищевого комка				Частота встречаемости, %			
	Сего-летки	Годо-вики	Самцы	Самки	Сего-летки	Годо-вики	Самцы	Самки
Животные	15,7	36,8	43,5	60,4				
Foraminifera	1,2	0,9	0,3	0,3	15,0	9,0	3,8	2,5
Polychaeta	8,1	1,3	0,7	1,4	11,7	2,9	8,6	4,6
Mollusca								
Thapsiella plicosa	0,9	7,0	4,9	21,7	8,0	31,6	24,5	55,0
Epheria turrita	0,2	0,3	0,2	3,0	1,1	3,6	1,9	11,8
Alvenius ojanus	0,4	2,9	4,2	1,4	4,0	11,7	10,8	7,2
Caprellidea	3,6	8,2	3,0	3,7	12,9	22,1	10,2	7,1
Pandalus kessleri	3,8	11,6	23,1	22,9	10,5	28,2	40,2	20,8
Mysidacea	0,1	4,6	2,0	1,3	1,1	10,7	4,0	5,5
Isopoda	0,4	—	5,0	3,2	1,1	—	11,2	4,6
Narptacicoidea	0,8	—	—	—	2,9	—	—	—
Ostracoda	0,4	0,1	0,1	—	2,6	1,0	2,6	—
Pisces (кости, чешуя)	0,8	—	—	1,5	3,8	—	—	1,5
Растения	47,3	40,4	38,7	24,3				
Zostera marina	38,5	31,3	36,6	20,0	73,1	69,1	75,2	50,8
Ulva pertusa	1,5	—	0,8	1,4	3,1	—	6,2	4,1
Нитчатые водоросли	7,3	9,1	1,3	2,9	14,2	22,8	2,5	5,8
Детрит	31,7	17,6	11,0	8,0	60,9	46,3	35,5	24,6
Песок	5,3	4,6	4,5	2,8	46,0	39,6	46,7	29,1
Ил	—	0,5	2,3	4,5	—	1,1	4,6	8,5

Микрофлора креветок во многом сходна с микрофлорой окружающей их водной среды и донных отложений и зависит от вида организма, района обитания, сезона года. В состав естественной микрофлоры креветок обычно входят бактерии родов *Vibrio*, *Pseudomonas*, *Moraxella*, *Flavobacterium* *Cytophaga*; дрожжи родов *Candida*, *Rhodotorulla*, *Saccharomyces* и грибы *Aspergillus* [152; 265]. Микрофлора креветок представлена в основном микроорганизмами, широко распространенными в морских и солоноватых водах, в первую очередь грамотрицательными бактериями (табл. 48). Микробная обсемененность креветок колеблется от $8,7 \cdot 10^2$ до $1,3 \cdot 10^6$ клеток на 1 г массы тела [171]. Значительную часть микрофлоры креветок составляют аэробные психрофильные бактерии. Бактерии способны вызвать многочисленные заболевания креветок. Многие из потенциально патогенных для креветок бактерий являются частью их естественной бактериофлоры, и при неблагоприятных условиях среды возможны бактериальные заболевания креветок. В ряде случаев бактерии отягощают ход болезни, вызванной другим возбудителем и ускоряют гибель креветок.

Одним из наиболее характерных заболеваний креветок бактериальной этиологии являются некротические поражения хитинового покрова, вызываемые различными видами хитинолитических бактерий. Такие заболевания сопровождаются образованием черных пятен на

Таблица 48. Микроорганизмы, встречающиеся у креветок (подотряд Natantia)

Вид креветок, район исследования	Выделенные микроорганизмы	Литературный источник
Palaemon adspersus, P. elegans (северо-западная часть Черного моря)	Achromobacter, Bacillus, Bacterium, Pseudobacterium, Micrococcus, Pseudomonas, Chromobacterium, Mycobacterium	[152]
Penaeus aztecus (Мексиканский залив)	Corynebacterium, Pseudomonas, Moraxella, Micrococcus, Alcaligenes	[265]
Penaeus aztecus (пруды США)	Vibrio, Flavobacterium, Moraxella, Bacillus Незначительное количество Pseudomonas	[266]
Penaeus indicus, Metapenaeus affinis (прибрежные акватории и пруды, Индия)	Aeromonas, Vibrio, Achromobacter, Micrococcus, Bacillus	[218]

панцире креветок и в некоторых случаях заканчиваются массовой гибелью.

Из некротических поражений панциря различных видов креветок *Penaeus setiferus*, *P. duorarum*, *P. aztecus*, возникающих на местах механических повреждений, был выделен ряд культур хитинолитических бактерий, принадлежащих к родам: *Beneckea*, *Vibrio*, *Pseudomonas*. Заболевание креветок связано с одним из представителей *Veneckea* sp., который регулярно обнаруживался у больных и здоровых креветок.

Среди бактерий, вызывающих заболевания креветок, особо опасны галофильные парагемолитические вибрионы *Vibrio parahaemolyticus*, экологически тесно связанные с морской средой и различными гидробионтами (ракообразными, моллюсками, рыбами, иглокожими и др.). Являясь частью аутохтонной морской микрофлоры, эти бактерии обладают широким спектром патогенности и при «определенных условиях» могут вызывать заболевания креветок, а некоторые штаммы *V. parahaemolyticus* патогенны и для человека. Эти микроорганизмы имеют ярко выраженный сезонный цикл развития и наиболее многочисленны в мелководных прибрежных акваториях летом и осенью при температуре воды выше 19 °С.

Парагемолитические вибрионы выделены из погибших креветок *Penaeus setiferus*, содержащихся в аквариуме. Искусственное заражение креветок *P. aztecus* парагемолитическими вибрионами показало, что внесение культуры этих бактерий в воду аквариумов в количестве 10^4 — 10^5 кг·мл⁻¹ вызвало гибель креветок уже через 3 ч [244]. Отмечены случаи заболеваний и гибели у креветок *Penaeus japonicus*, вызываемые *V. parahaemolyticus* и *V. alginolyticus* при попытках ускорить рост и развитие креветок путем повышения температуры воды. Особенно высокая смертность креветок *P. japonicus* отмечалась во время линьки [256]. Причиной гибели креветок может служить силь-

ный токсин, продуцируемый некоторыми штаммами парагемолитических вибрионов. Поражения жабр и уropод креветок связывают также с нитчатыми бактериями рода *Leucothrix*, широко распространенными в выростных креветочных прудах.

Среди возбудителей заболеваний креветок и их личинок встречается и ряд грибов родов *Pythium*, *Fusarium*, *Lagenidium*, *Haliphoros*, *Aphanomyces*, *Achlva*, *Sirolopidium*. Грибы обладают широким спектром патогенности. Так, гриб *Lagenidium callinectes* вызывает заболевания креветок *Penaeus setiferus*, *P. aztecus* [227]. Большинство грибов (роды *Lagenidium*, *Aphanomyces*, *Achlva*, *Sirolopidium*), патогенных для креветок и распространенных в морских и солоноватых акваториях, могут встречаться и в выростных личиночных емкостях, где они способны вызвать микрозы яиц (икры) и личинок креветок, часто заканчивающиеся их гибелью. При поражении грибами рода *Lagenidium* личинок креветок *P. aztecus* на стадиях протозоа происходит потеря подвижности из-за разрушений тканей тела. Летальный исход от заболевания достигает 12 % за 2—3 сут. Грибы рода *Pythium* также поражают соединительные ткани и мышцы креветки *Palaeomon serratus*, а отдельные виды этих грибов (*P. aferitile*) способны поражать половые органы креветок *P. serratus*. Средства лечения и профилактики заболевания личинок и взрослых креветок от грибов родов *Lagenidium* и *Pythium* окончательно не разработаны [151, 204, 227].

Заболевания креветок могут вызывать различные простейшие — микроспоридии, некоторые инфузории, грегарины. Одним из наиболее распространенных протозойных заболеваний креветок является «хлопковая», или «молочная» болезнь, сопровождающаяся появлением пигментных пятен на различных органах. Возбудителем «хлопковой» болезни креветок *P. aztecus* может быть микроспоридия *Nasema nelsoni*. Из мышц креветки *P. setiferus* выделена микроспоридия *Thelohania penaei*, встречающаяся у 90 % этих креветок в прибрежных водах штата Луизиана (США). В креветках *P. duorarum*, обитающих в Мексиканском заливе, обнаружена микроспоридия *Thelohania duorara*. Микроспоридии рода *Thelohania* являются паразитами креветок *P. brasiliensis* и *P. vannamei* [215]. Меры борьбы с микроспоридиями пока не разработаны.

Грегарины *Nematopsis penaeus*, *N. duorari*, *N. vannamei*, *N. sano-loensis*, *N. brasiliensis*, *Cephalolobus penaeus* встречаются в пенеидных креветках Мексиканского залива, а грегарина *C. petiti* в креветках Средиземноморского побережья Франции [225].

Инфузории, поселяющиеся на карапаксах, глазных стебельках, жабрах креветок, способны вызвать у них различные заболевания. Инфузория *Lagenophrys lunatus*, обнаруженная у креветки *Leander squilla*, и эктопаразит *Terebrospira lenticularis*, отмеченный у креветки *Palaeomon varians*, повреждают также их экзоскелеты [225].

Паразитами креветок являются личинки различных нематод, трематод и цестод. Метациркарии трематоды *Orecoiloides fimbriatus* обнаружены у креветок с побережья Флориды. Личинки трематод *Thyn-nascaris* sp., *Ascarophis* sp., *Spirocamallanus pereirai* выделены при

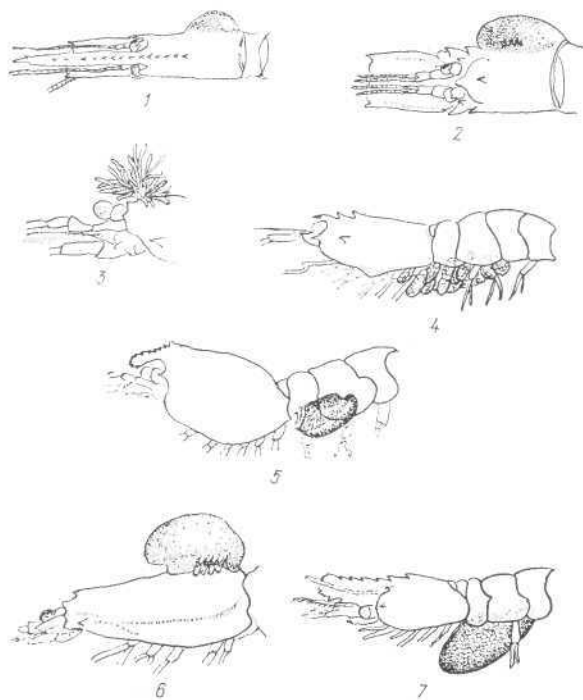


Рис. 78. Паразиты креветок [228]:

1 — *Ворыroides hippolytes*, паразитирующий на *Pandalus jordani*, 2 — *Argeia pugettensis* на *Crangon nigricanda*, 3 — *Thalassomyces capillosus* на *Pasiphaea pacifica*, 4 — *Mycetomorpha vanequverensis* на *Crangon communis*, 5 — *Hemiarthus abdominalis* на *Eualus berkeleyorum*, 6 — *Holophryxus alaskensis* на *Pasiphaea pacifica*, 7 — *Sylon hippolytes* на *Spirontacaris holmesi*

паразитологическом исследовании креветок *P. vannamei*, *P. gasilienensis* у берегов Мексики [206]. У креветок, выловленных на Атлантическом побережье США (Флорида), отмечены личинки нематод рода *Contracaecum*, а нематода *C. aduncum* обнаружена у креветки *Pandalus borealis*, обитающей в прибрежных водах Канады [225].

Плероцеркоиды трипанотрихов *Prochristiana*

nella penaei (личинки цестод) являются обычными паразитами креветок *P. aztecus*, *P. setiferus*, вылавливаемых в прибрежных акваториях США. Экстенсивность инвазии креветок паразитом *P. penaei* колеблется от 18 до 88 %. Предполагаемый дифинитивный хозяин паразита — скат *Dasyatis sabina* [177, 225, 258]. Личинки *P. penaei* паразитируют и у креветок *P. vannamei*, *P. brasiliensis*, а личинки *Eutetrarhynchus ruficollis* — у креветок *P. trisulcatus*, обитающих в водах Северной Африки [225].

Паразитические ракообразные могут вызвать гибель креветок. Так, у креветок *Crango nigricauda* выделены *Argeia pugettensis*, а у креветок *Leander serrifer* и *Palaemon serratus* — *Ворыrus squillarum*, *B. fougereuxi* соответственно [225]. Равноногие раки *B. squillarum* (*Isopoda*) обитают в жаберной полости креветки и вызывают вздутия на головогруди, в которых находятся самки *B. squillarum*.

Многообразие паразитов креветок и степень наносимого ими вреда связаны с жизненными циклами «паразита» и «жертвы», условиями их обитания. Поэтому у определенных видов креветок часто наблюдаются свои специфичные паразиты (рис. 78).

Многие заболевания у креветок возникают из-за нарушений благоприятных условий среды обитания или выращивания. Так, газовая, или «пузырьковая» болезнь часто встречается у выращиваемых личинок креветок из-за перенасыщения воды кислородом и азотом. При

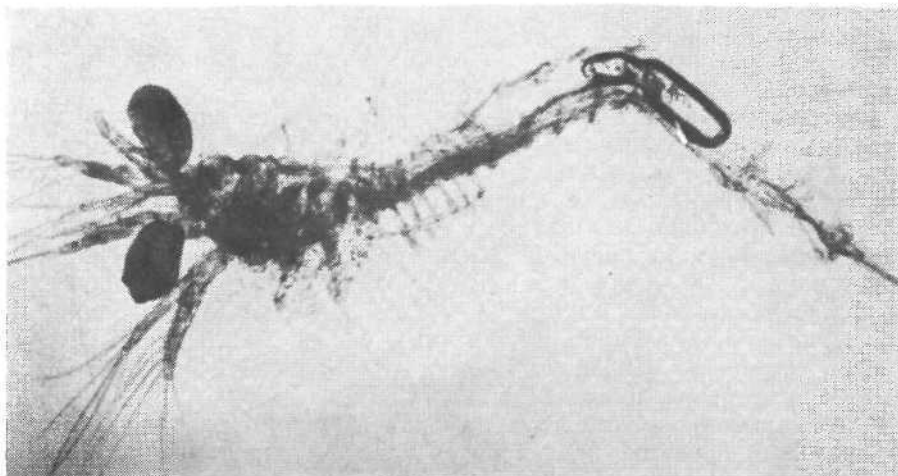


Рис. 79. Газовая болезнь у личинки (протозоа П) коричневой креветки *Penaeus aztecus* [187]

заболевании личинок креветок *Penaeus californiensis* пузырьки скапливаются в жаберных полостях, личинки начинают беспорядочно и быстро плавать по поверхности воды в необычном состоянии. У заболевших личинок креветок *Penaeus aztecus* пузырьки могут распространяться и во внутрь тела (рис. 79). Отход среди пораженных личинок незначителен. При переносе в нормальную воду пузырьковая болезнь у личинок исчезает [151, 259].

К врагам креветок можно отнести рыб (*Gobius gymnauchen*, *Psetta maxima*, *P. chombus*, *P. maotica*, *Pleuronectes platessa*, *Morone saxatilis*, *Dicentrarchus labrax*, *Lateolabrax japonicus*, *Seriola quinqueradiata* и др.), брюхоногих моллюсков (*Niotha livescens* и др.), ракообразных (*Pagurus dubius* и др.). Особую опасность для креветок представляют рыбы (бычок, камбала, скат и др.), уничтожающие в массовых количествах креветок на ранних стадиях их развития и в периоды линек. Обобщенных мер борьбы с врагами креветок нет.

В настоящее время болезни, паразиты, враги креветок окончательно не изучены. В качестве мероприятий, направленных на предупреждение большинства инфекционных и паразитарных болезней культивируемых креветок, являются постоянный контроль за качеством воды и применением высококалорийных кормов, санитарная обработка взрослых емкостей. Для предотвращения грибковых и бактериальных заболеваний личинок креветок эффективны фильтрация и ультрафиолетовая стерилизация воды. Необходим также контроль гидрохимических показателей воды.

Для предотвращения и лечения бактериальных заболеваний креветок широкое применение нашли химиотерапевтические средства — различные антибиотики (пенициллин, стрептомицин, тетрациклин, нистатин, фуранас, азаломицин и др.), формалин, малахитовый зеленый,

метиленовая синь. Антибиотики вводятся либо в корм, либо непосредственно в воду. Продолжительность обработки креветок и их личинок химическими препаратами зависит от концентрации препарата и устойчивости к нему выращиваемых животных.

Культивирование. В последние годы креветки являются основными объектами среди промысловых ракообразных. К 1980 г. их добывалось свыше 1,3 млн т., что составило 66—70 % общемирового вылова ракообразных. В Тихом океане добывается свыше 50 % мирового улова креветок. В Мексиканском заливе и Карибском море зарегистрированы самые высокие уловы креветок. Интенсивным промыслом креветок занимаются США, Мексика, Куба (Мексиканский залив, Карибское море), Норвегия, Канада, Япония (Северная Атлантика), Бразилия, Колумбия (юго-западная часть Атлантики), Китай, КНДР, СРВ, Япония, Таиланд, Индонезия, Сингапур (берега Юго-Восточной Азии). В Беринговом море креветок добывают также США и Япония [46]. СССР вылавливает креветок в открытых районах Мирового океана. Прибрежный промысел креветок производится в Белом, Балтийском, Баранцевом, Японском, Охотском, Черном (частично) морях.

Однако несмотря на то что мировой вылов креветок в последние 10—15 лет увеличился за счет обнаруженных новых скоплений глубоководных видов креветок, в прибрежных акваториях многих стран прослеживается тенденция к снижению уловов креветок. Создавшееся положение, в первую очередь, объясняется увеличивающимся загрязнением береговых морских и солоноватых вод.

Одним из путей пополнения естественных запасов креветок в прибрежных водах и получения дополнительной пищевой продукции является крупномасштабное выращивание перспективных видов креветок. В последние 20—30 лет в Японии, США, Индии, Мексике, Индонезии, Таиланде и других странах ведутся интенсивные разработки по выращиванию креветок. В настоящее время в мире культивируется около 10 тыс. т¹ креветок, но с каждым годом масштабы биотехнических работ все возрастают [113, 151].

Выращивать креветок значительно сложнее, чем двустворчатых моллюсков, так как ракообразным свойственен активный образ жизни (закапывание, плавание, передвижение по дну) и хищнический способ питания. Необходимы также специальные устройства, сбалансированные по витаминным и минеральным добавкам корма, квалифицированный персонал. Отобранные для культивирования креветки должны обладать хорошими вкусовыми качествами, переносить высокую плотность посадки, достигать товарных размеров за короткий промежуток времени (6—12 мес), быть устойчивыми к заболеваниям, иметь незначительный отход во время личиночного метаморфоза и в процессе линек [151].

Культивирование креветок осуществляется экстенсивными и интенсивными методами в хозяйствах полу- и полноциклического типов. Ин-

¹ А. К. Виноградов [25] указывает, что в мире выращивается 60—65 тыс. т креветок.

тенсивный метод более прогрессивен и применяется в странах (США, Япония и др.), где культивирование креветок выполняется на высоком научном и техническом уровнях с использованием выростных сред с замкнутой системой водоснабжения. При экстенсивном методе выращивания креветок контроль за выростной средой и поступающим посадочным материалом из естественных водоемов, плотностями посадки, конкурентами и хищниками минимальный. Процесс культивирования сводится к запуску креветок на выростные площади (рисовые чеки, мелкие пруды, огороженные естественные участки и моря и др.) и к их вылову через определенное время. Подращивание креветок происходит на естественной кормовой базе выростного участка, поэтому величины получаемой продукции низкие по сравнению с продуктивностью креветочных хозяйств, работающих интенсивными методами. В Японии практикуется и смешанный тип креветочных хозяйств, когда в искусственных условиях получают молодь креветок *Penaeus japonicus*, а ее дальнейшее подращивание производят в мелководных, хорошо прогреваемых и защищенных бухтах и заливах, а также на специально подготовленных литоральных зонах [151].

В общем виде процесс выращивания креветок интенсивным методом можно представить в виде последовательных этапов работ: получение кормовых организмов для питания личинок; подбор искусственных кормов для разновозрастных креветок; подготовка устройств для спаривания и защиты линяющих особей (при необходимости); подращивание личинок до жизнестойкой молоди; выращивание молоди до товарных размеров. Биотехнические процессы культивирования пенеидных и каридных креветок различны и зависят от биологических характеристик выращиваемых ракообразных. У креветок сем. Penaeidae яйца выметываются в воду (наружу), а у каридных креветок (триба Caridea) яйца закрепляются на плеоподах самок и вынашиваются ими в течение длительного периода (у холодолюбивых креветок до 10 мес), поэтому в биотехнологии их выращивания наблюдаются существенные изменения и дополнения¹.

Выращивание пенеидных креветок рассчитано на высокий уровень выполнения биотехнического процесса и может производиться специально обученными и подготовленными специалистами и работниками. Особую трудность в биотехнических разработках представляет подбор оптимальных режимов выростной среды, подращивание личинок на разных стадиях метаморфоза, выбор составов естественных и искусственных кормов, режимов и рационов кормления. Многочисленные линьки личинок на основных стадиях метаморфоза (науплиус, протозоа, зоа, мизис, послеличинка) требуют тщательного соблюдения норм плотности посадки, поскольку в процессе метаморфоза наблюдается естественная убыль молоди во время линек, болезней, за счет каннибализма.

¹ Процессы культивирования высших ракообразных рассмотрены Дж. Бардачем и др. [3], П. Х. Милном [99], А. В. Супруновичем [151] и другими исследователями, поэтому в данной главе они подробно не анализируются.

Схема 4

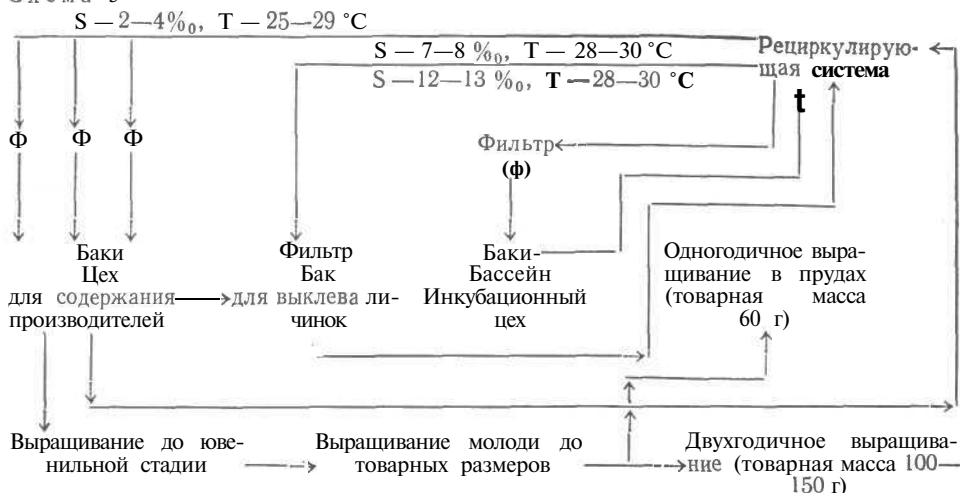


Биотехнический процесс культивирования пенеидных креветок складывается из следующих этапов: отлов производителей или выращивание их в самих хозяйствах; спаривание производителей; содержание оплодотворенных самок в «нерестовых» емкостях (до вымета яиц); вымет яиц самками; отбор «отнерестившихся» самок из «нерестовых» емкостей; подращивание личинок в специальных танках до жизнестойкой молодежи; выращивание молодежи до товарных размеров в прудах, бассейнах, специально отобранных естественных выростных участках; отлов креветок; реализация. На схеме 4 приведен биотехнический процесс выращивания пенеидных креветок.

Биотехника выращивания каридных креветок обладает специфическими особенностями. Личинки выклеваются на стадии зоза, а на стадии мизис они являются ювенильными особями, похожими на взрослых креветок. В биотехническом процессе культивирования креветок необходимо учитывать сроки и период выхода яиц (икры) на плеоподы самок, плодовитость, длительность инкубационного периода (с момента откладки яиц на плеоподы самки до выклева эмбрионов), величины потерь яиц (икры) за этот период, интенсивность и периодичность выклева личинок, сроки и продолжительность их линек, переход на самостоятельное питание, а также специфику выростной среды для разных стадий личиночного метаморфоза и созревания производителей. Так, самок гигантской креветки *Macrobrachium rosenbergii* с созревшей икрой до момента выклева личинок содержат при 28—30 °С, рН — 7,5—8,0 и солености 7—8 ‰, а выклюнувшихся личинок — при той же температуре, но при солености воды 12—14 ‰. По мере роста молодежи соленость воды снижают и доводят до слабосоленой (2 ‰) или пресной [151]. Биотехника выращивания каридных креветок, на примере *M. rosenbergii*, представлена на схеме 5.

Массовое культивирование креветок сдерживается недостаточной изученностью ранних циклов развития креветок, неправильным подбором компонентов кормов для личинок. Именно в период личиночного метаморфоза происходит максимальный отход молодых особей, поскольку им, помимо специальной животной пищи, требуются также определенные виды водорослей. В Японии промышленное культивирование креветок *P. japonicus* стало возможным, лишь когда личинок стали кормить на стадии зоза чистой культурой диатомовой водорос-

Схема 5



ли *Skeletonema costatum*, а у личинок *M. rosenbergii* наблюдался значительный линейный рост при кормлении их смесью водорослей *Isochrysis galbana* и *Chlamydomonas coccooides* и рачками *Artemia calina* [252]. У подрастающих креветок проявляется каннибализм, и их выращивание требует значительного количества растительных и животных кормов. Необходим постоянный контроль выростной среды и профилактические меры борьбы с заболеваниями креветок.

Знание биологических характеристик креветок позволяет значительно ускорить процессы их культивирования. Так, при отработке биотехники выращивания травяной креветки (*Pandalus kessleri*) был разработан метод температурной стимуляции эмбриогенеза и получения личинок в более ранние сроки для выпуска в море с целью пополнения естественных популяций [43]. Одновременно была сделана попытка выращивать креветок *P. kessleri* совместно с молодь лососей в садках. На схеме 6 приведено культивирование травяной креветки в Приморье (СССР) [43].

Выращивание креветок интенсивными методами в специально подготовленных бассейнах с замкнутой системой водоснабжения и кормами, сбалансированными по витаминным и минеральным премиксам, позволяет получать товарных креветок до $20 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ водной площади. В среднем продуктивность креветочных хозяйств Японии, занятых культивированием *P. japonicus*, составляет $2-3 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$.

В настоящее время культивированием креветок занимаются многие страны мира, у которых прослеживаются общие трудности в организации и увеличении масштабов выращивания ракообразных: подбор кормов, борьба с паразитами и болезнями, создание замкнутых систем водоснабжения.

Хозяйственное значение. Креветки являются распространенным продуктом питания, содержащим необходимые для человека белки, жиры,

С х е м а 6

Водоснабжение и контроль за режимом среды культивирования (температура, °С; содержание в воде растворенного кислорода, O₂; соленость, ‰ и др.)



углеводы, минеральные вещества. В составе мягких тканей креветок (% сырой массы) можно обнаружить: воду — 77,0, белок — 19,0, углеводы — 1,4, липиды — 1,3, минеральные вещества — 1,3 [ПО]. Съедобные части (мясо) в основном сосредоточены в брюшке тела креветок и составляют до 30 % общей массы. Мясо креветок обладает специфическими вкусовыми качествами и по питательной ценности может быть отнесено к деликатесным продуктам питания. В нем содержится (мг%) ряд витаминов (В₁ — 130—140), В₂ — 8—55, В₆ — 8, 6, В₁₂ — 0,004—0,009), пантотеновая кислота — 120—370, минеральные вещества (Са — 20—300, Р — 140—420, Fe — 2,2—4,0, Си — 0,2—1,5, Zn — 2,5—10,5, Mg — 0,2—1,0, J — 0,02—0,04) и многие другие полезные компоненты [48]. Белки креветок хорошо усваиваются, а высушенное мясо представляет собой питательный пищевой продукт, содержащий 73,3 % белков, 2,6 жиров и 2,1 % углеводов (для *Stangon stangon*) [51].

Употребление в пищу плохо приготовленных креветок недопустимо, поскольку они могут вызвать пищевые отравления, в основном бактериальной и вирусной этиологии. Наиболее часто среди пищевых отравлений креветками отмечаются гастроэнтериты, связанные с их

Таблица 49. Бактериологические нормативы качества мороженых и охлажденных креветок [171]

Показатель	Креветки					
	Целые обезглавленные		Мягкие ткани		Вареные	
	I сорт	II сорт	I сорт	II сорт	I сорт	II сорт
Общее количество бактерий в 1 г продукта	1 · 10 ⁵	5 · 10 ⁵	2 · 10 ⁵	1 · 10 ⁶	2,5 · 10 ⁴	2 · 10 ⁵
В том числе:						
колиформ	0	20	0	20	0	0
энтерококков	0	10 ²	0	10 ²	0	10 ²

обсеменением парагемолитическими вибрионами. Отдельные заболевания людей наблюдаются в странах Юго-Восточной Азии, США, Мексике, Польше и в ряде других стран. Учитывая случаи отравления, связанные с употреблением в пищу креветок, во многих странах (СССР, Индия, ГДР и др.) разработаны допустимые санитарно-микробиологические стандарты на креветочную продукцию (табл. 49).

Количество аэробных бактерий в вареных, очищенных и замороженных креветках должно быть не более $5 \cdot 10^5$ в 1 г продукта, а колиформ — не более $12 \text{ кл.} \cdot \text{г}^{-1}$.

Для креветок, выловленных в тропических водах, рекомендованы следующие нормативы [189]:

Общая обсемененность при температуре 35 °С	$1 \cdot 10^5 \text{ кл.} \cdot \text{г}^{-1}$
Бактерии группы кишечной палочки (<i>E. coli</i>)	отсутствие
Наиболее вероятное число (НВЧ на 100 г)	»
Энтерококки (клеток на 100 г)	»
Общие летучие основания, мг на 100 г (метод Кон-вея)	»

Кулинарные изделия из креветок — скоропортящиеся продукты. От правильности осуществления технологического процесса приготовления креветок зависит качество пищевой продукции.

Из креветок готовят различные сорта пищевых креветочных паст, которые можно длительное время хранить. Пастообразные креветочные продукты используются в качестве дополнительных наполнителей в пищевых продуктах.

Определенное количество мелких креветок используется в качестве наживки в любительском рыболовстве. Из хитинового покрова креветок готовят высоко ценную кормовую муку, применяемую в качестве добавок при кормлении сельскохозяйственных животных (свиней, коров, птиц и др.).

Таким образом, развитие промышленного культивирования креветок расширит рационы питания населения, позволит лучше сбалансировать составы кормов сельскохозяйственных животных. В СССР культивирование креветок должно стать важным биотехническим направлением. В ближайшие годы необходимо создать экспериментальные хозяйства по выращиванию перспективных местных или привозных быстрорастущих видов креветок.

Ниже приведен список наиболее массовых культивируемых видов креветок, их характеристики, составленные с учетом материалов каталогов ФАО [213, 216] и других литературных источников [3, 22, 26, 43, 51, 67, 187]. Распространение креветок и их промысел даются по каталогу ФАО [213] за исключением креветок, встречающихся в акваториях СССР¹.

Penaeus aztecus Ives, 1891 —

северная коричневая креветка (рис. 80)

Распространение. Мексиканский залив и восточное побережье США и Мексики.

¹ Отличительные особенности внешнего строения креветок приведены по работе Р. Н. Буруковского [22].

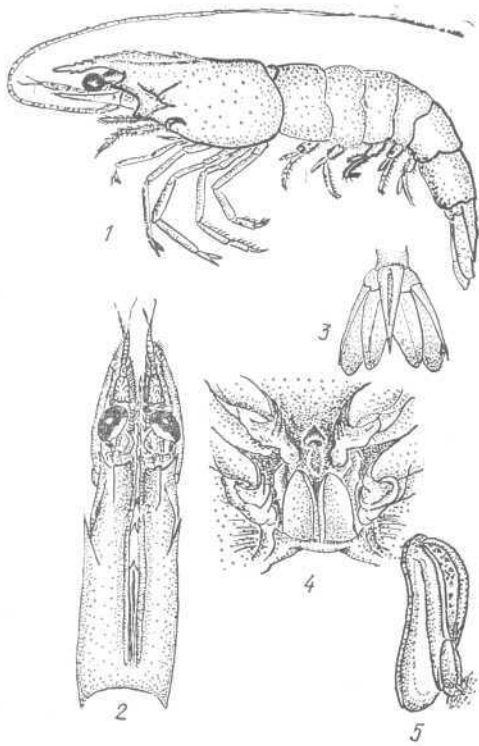


Рис. 80. *Penaeus aztecus* Ives, 1891—северная коричневая креветка (по цит. [22]): 1 — общий вид, 2 — головогрудь, 3 — тельсон, 4 — теликум, 5 — петазма

разрабатывается во Франции и Англии. Товарных размеров (длины 10 см и массы 9 г) креветки достигают за 5 мес выращивания.

***Penaeus chinensis* (Osbeck, 1765)**

(= *P. orientalis* Kishinouye, 1896) — мясистая **креветка** (рис. 81)

Распространение. На шельфах, примыкающих к Китаю, Японии, Корейскому полуострову и Гонконгу.

Среда обитания. Морские и солоноватые воды. Встречаются на глубинах 90—180 м.

Биологическая характеристика. Отличительная особенность — третья пара ходильных ног короткая, не достигает дистального края скафоцерита. Максимальная длина самцов 150, самок — 180 мм. Длительность личиночного метаморфоза не превышает 24 сут при кормлении личинок диатомовыми водорослями. Личинки в процессе метаморфоза

Среда обитания. Половозрелые особи живут в морской воде, ювенильные — в морской и солоноватой водах. Встречаются на глубинах до 150 м, максимальные скопления — на 20—30 м. Обитают при солености воды 16—35 ‰ и температуре 8—37 °С (оптимальная 20—30 °С).

Биологическая характеристика. Характерно наличие относительно коротких (никогда не приближающихся к заднему краю карапакса) адростальных борозд, сужающихся к заднему краю. Максимальная длина самцов 200, самок — 230 мм. В естественной среде личиночный метаморфоз протекает за 12 сут, в течение которого наблюдается ряд линек на стадиях науплиус — 5, протозоа — 3, мизис — 3, послеличка — 1.

Хозяйственное значение. Вылавливаются в промышленных масштабах у берегов США (Северная Каролина), у северного и восточного побережья Мексиканского залива. Экспериментальное культивирование осуществляется в США, биотехника выращивания

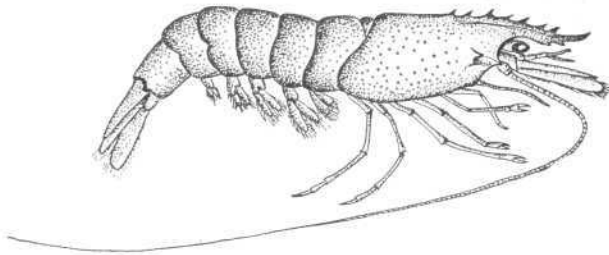


Рис. 81. *Penaeus chinensis* (Osbeck, 1765) (= *P. orientalis* Kishinouye, 1896) — мясистая креветка

не переносят низкую соленость воды. Нижний предел для науплиальных стадий личинок составляет 22, а для зоеа — 17 ‰.

Хозяйственное значение. Вылавливаются в акваториях Юго-Восточной Азии (Желтое, Восточно-Китайское моря, прибрежные зоны Корейского полуострова и др.). Выращивание в промышленных масштабах производится в Корее, незначительных — в Японии (совместно с креветками *Penaeus japonicus*).

***Penaeus dourarum* Burkenroad, 1939 — северная розовая креветка (рис. 82)**

Распространение. В Западной Атлантике, у Бермудских островов, на Атлантическом шельфе США (от Мариленда до Техаса), у восточного побережья Мексики, в водах Бразилии, Западной Африки.

Среда обитания. Половозрелые особи живут в морской воде, молодь — в солоноватой. Встречаются на глубинах до 200—230 м, максимальные скопления — на 10—40 м. Оптимальная температура воды для роста и развития креветок 20—30 °С при широком диапазоне колебаний солености.

Биологическая характеристика. Вид *Penaeus dourarum* подразделяется на 2 подвида: *P. dourarum* Burkenroad, 1939 и *P. dourarum* по-

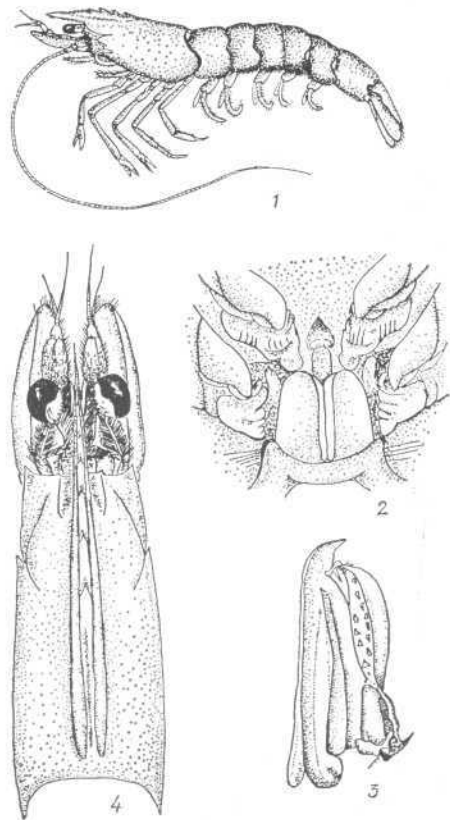


Рис. 82. *Penaeus dourarum* Burkenroad, 1939 — северная розовая креветка (по цит. [22]):

1 — общий вид, 2 — теликум, 3 — петазма, 4 — головогрудь

tialis Perez Farfante, 1967. Для креветок *P. douarum* характерны узкие, часто почти закрытые, дорсолатеральные борозды на шестом абдоминальном сомите; отношение высоты его кия к ширине борозды более 3 : 1. У креветок *P. douarum notialis* дорсолатеральные борозды на шестом абдоминальном сомите широкие; отношение высоты его кия к ширине борозды менее 3:1. Максимальная длина самцов 260, самок — 280 мм. Самки креветок выметывают около 130 тыс. яиц. Длительность личиночного метаморфоза около 15 сут, в течение которого прослеживается ряд линек на стадиях: науплиус — 5, протозоа — 3, мизис — 3—4, постличинка — 1.

Хозяйственное значение. Вылавливаются в промышленных масштабах в Мексиканском заливе и на шельфах, примыкающих к Флориде и Техасу (США). Экспериментальное культивирование проводится в США и Африке. Товарных размеров (20—25 г) креветки достигают за 5—6 мес выращивания.

***Penaeus indicus* Milne-Edward, 1837 — индийская белая креветка (рис. 83)**

Распространение. Индийский и Тихий океаны: от Восточной и Северо-Восточной Африки до Китая, Новая Гвинея и Северная Австралия.

Среда обитания. Половозрелые особи живут в морской воде, молодь — в эстуариях. Встречаются на глубинах до 90 м, предпочитают дно с илистыми или песчаными грунтами. Оптимальная температура воды для роста и развития креветок 23—33 °С.

Биологическая характеристика. Отличительная особенность — рostrальный гребень умеренной высоты, а гастроробитальный киль занимает задние $\frac{2}{3}$ расстояния между печеночным щитом и орбитальным углом. Максимальная длина самцов 180, самок — 230 мм. Плодовитость креветок 1,0—1,2 млн яиц (диаметр — 0,25—0,27 мм). Длительность инкубационного периода яиц 16—17 ч при температуре 24—27 °С и солености воды 33—34 ‰. Продолжительность личиночного метаморфоза 10—15 сут, в течение которого прослеживается ряд линек на стадиях: науплиус — 6

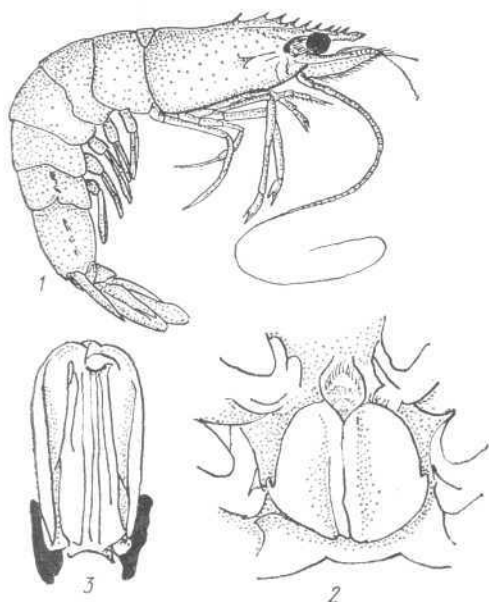


Рис. 83. *Penaeus indicus* Milne-Edward, 1837 — индийская белая креветка (по цит. [22]):

1 — общий вид, 2 — теликум, 3 — петазма

(2—3 сут), протозоа — 3 (4—6 сут) мизис — 3 (4—7 сут). За период метаморфоза личинки вырастают от 0,3 до 5,0 мм.

Хозяйственное значение. Вылавливаются в промышленных масштабах в Индо-Тихоокеанском районе (акватории Кении, Мозамбика, Сомали, Пакистана, Индии, Таиланда, Бангладеш и др.). Промышленное выращивание производится в Индонезии, Индии, Пакистане, Таиланде, Вьетнаме, Сингапуре, Малайзии. Выращивание осуществляется в солоноватых прудах, где за 6 мес креветки достигают массы 20 г. Товарных размеров (длина 19,5—20 см, масса 80—100 г) достигают за 15—20 мес выращивания.

Penaeus japonicus Bate, 1888 — японская креветка (рис. 84)

Распространение. Индо-Тихоокеанский район: от Красного моря, Восточной и Северо-Восточной Африки до Корейского полуострова, Японии, Малайского архипелага и о-ва Фиджи. Встречаются также в Восточной Атлантике: восток Средиземноморья, включая Суэцкий канал и южное побережье Турции.

Среда обитания. Морские и солоноватые воды. Встречаются на глубинах до 100 м. Предпочитают участки дна с песчаными, песчано-илистыми грунтами. Оптимальная температура воды для роста и развития креветок 24—30 °С, соленость 24—30 ‰.

Биологическая характеристика. Отличительная особенность — вершина медиальной пластинки теликума заокруглена, семяприемник цилиндрический, а адростральные борозды уже пострострального кия. Максимальная длина самца 190, самки — 200 мм. Плодовитость креветок более 50 тыс. яиц. Продолжительность личиночного метаморфоза 7—10 сут, в течение которого прослеживается ряд линек на стадиях: науплиус — 6 (1,5 сут), зоза — 3 (3—4 сут), мизис — 3 (3 сут), постличинка — 1. Стадия протозоа у креветок отсутствует. Питаются растительной (в основном) и животной пищей.

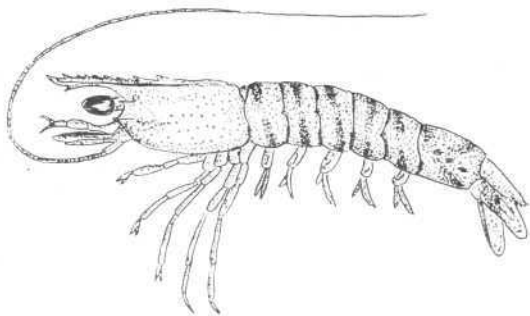


Рис. 84. *Penaeus japonicus* Bate, 1888 — японская креветка

Хозяйственное значение. Промысел креветок осуществляется у берегов Японии, частично в районах Восточной и Юго-Восточной Африки и Средиземноморья. Японская креветка — наиболее массовый культивируемый вид пенеидных креветок. Промышленное выращивание осуществляется в Японии (свыше 1500 т), экспериментальное — в Южной Корее, на о-ве Тайвань, во Франции, Италии, США и других странах. В 1977—1978 гг. впервые в СССР были проведены экспериментальные работы по выращиванию жизнестойкой молоди креветок, привезенной из Японии. В настоящее время экспериментальные работы с кревет-

ками проводятся в г. Батуми (восточное побережье Черного моря). Крупномасштабное выращивание креветок в Японии производится экстенсивными (в прудах) и интенсивными (в бассейнах) методами. В основном жизнестойкую молодь креветок получают в искусственных условиях, а ее подращиванием занимаются различные фермы, кооперативы, частные лица. Продуктивность прудов, где выращиваются креветки, составляет от 2 до 12, бассейнов — от 20 до 26 т·га⁻¹. Подращивание креветок производится также на специальных искусственных литоральных зонах. Коэффициент возврата (вылова) креветок из выростных зон моря невелик (до 20%). Товарных размеров (длины 200—210 мм, массы 90—100 г) креветки достигают за 1,5 года выращивания. В промышленных хозяйствах Японии креветок (20—25 г) выращивают за 6 мес.

***Penaeus kerathurus* (Forskål), 1775 —
восточно-атлантическая креветка (рис. 85)**

Распространение. Восточная Атлантика: от южного побережья Англии до Анголы, Средиземное море.

Среда обитания. Морские и солоноватые воды. Встречаются на глубинах до 80, в основном — 5—40 м. Предпочитают илистые и песчаные грунты. Чаше наблюдаются в акваториях с температурой 15—30 °С.

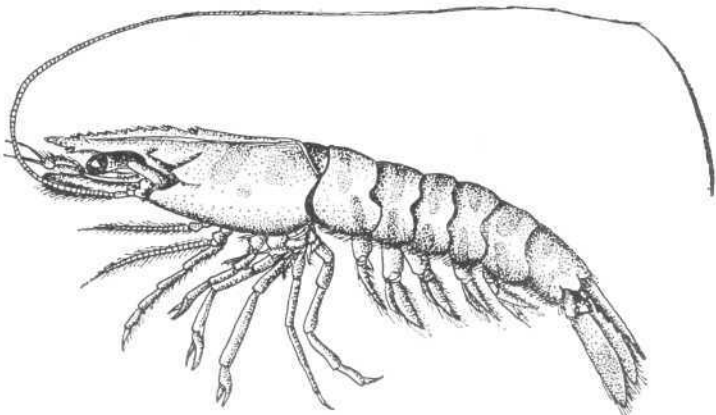


Рис. 85. *Penaeus kerathurus* (Forskål), 1775 — восточно-атлантическая (caramote) креветка

Биологическая характеристика. Отличительная особенность — на коксах первых трех пар переопод имеются шипы. Теликум самки с продольным килем посередине стернита пятой пары переопод. Максимальная длина самцов 180, самок — 200 мм. Плодовитость — 800 тыс.— 1,3 млн яиц. Выклев личинок происходит через 12 ч после вымета яиц при температуре воды 25—29 °С и солёности 35 ‰. Продолжительность личиночного метаморфоза 14 сут. Личинки на разных стадиях развития питаются одноклеточными водорослями, на более поздних — сме-

шанными кормами. Среди креветок наблюдается повышенный каннибализм.

Хозяйственное значение. В промышленных масштабах вылавливаются в Средиземном море, в незначительных — у берегов Африки, Нигерии. Экспериментальное выращивание осуществляется в Испании, Португалии и США.

***Penaeus latisulcatus* Kishinouye, 1896 — западная королевская креветка (рис. 86)**

Распространение. Индийский и Тихий океаны: от Красного моря и Юго-Восточной Африки до Южной Кореи, Японии и Малайского архипелага.

Среда обитания. Морские воды с глубинами до 80 м. Заселяют илисто-песчаные или с каменистыми россыпями грунты.

Биологическая характеристика. Отличительная особенность — адростральные борозды карапакса такой же ширины, как постростральный киль. Вершина медиальной пластинки теликума раздвоенная; семяприемник состоит из двух латеральных пластинок. Максимальная длина самцов 130—140, самок — 180—190 мм.

Хозяйственное значение. Вылавливаются в промышленных масштабах у берегов Австралии, в незначительных — на юге Красного моря, у побережья Сомали, Мозамбика, Индии, в Аденском и Персидском заливах. Экспериментальное выращивание проводится на Таиланде. К товарным креветкам относят особей массой 12—15 г, но подращивание производят до длины 180 мм.

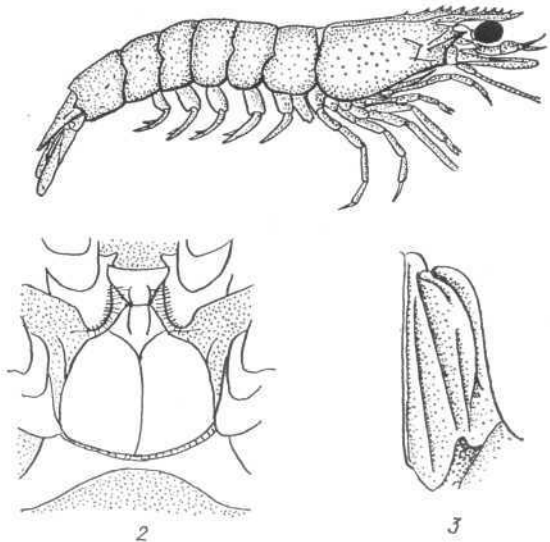


Рис. 86. *Penaeus latisulcatus* Kishinouye, 1896 — западная королевская креветка (по цит. [22])
1 — общий вид, 2 — теликум, 3 — петазма

***Panaeus merguiensis* De Man, 1888 — банановая креветка (рис. 87)**

Распространение. Индо-Тихоокеанский район: от Персидского залива до Таиланда, Гонконга и Филиппин. Встречаются в водах Индонезии, Новой Гвинеи, Новой Каледонии и на северном шельфе Австралии.

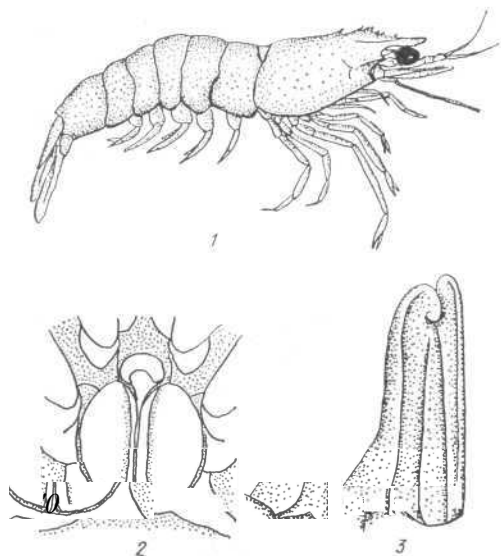


Рис. 87. *Penaeus merguensis* De Man, 1888 — банановая креветка (цит. по [22]):

1 — общий вид, 2 — теликум, 3 — петазма

Среда обитания. Морские и солоноватые воды. Обитают на глубинах 10—50 м, предпочитают илистые грунты. Оптимальная температура воды для роста и развития креветок 26—30 °С, соленость — 26—35 ‰.

Биологическая характеристика. Отличительная особенность — ростральный гребень, треугольный адростральный киль не достигает эпигастрального зубца. Максимальная длина самок — 250 мм. Половозрелые самки размножаются один раз в жизни, их плодовитость — 100 тыс. яиц. Длительность личиночного метаморфоза варьирует до 20 сут и более, в течение которого личинки проходят стадии науплиус, зоза и послеличинки.

Хозяйственное значение. Вылавливаются в промышленных масштабах в Персидском заливе и у берегов Пакистана, в незначительных — у берегов Индии, Филиппин

и на западном шельфе Таиланда: Промышленное выращивание производится в солоноватых прудах Индонезии, Таиланда, Сингапура; экспериментальное — на островах Фиджи: Послеличинки (2 см), выращиваемые в прудах с личинками рыб (*Chanos chanos*) в течение 3 мес, достигают средней массы 11—27 г: При более длительном подращивании креветки могут вырасти до длины 250 мм и массы 110—140 г:

***Penaeus monodon* Fabricius, 1798 — большая тигровая креветка (рис. 88)**

Распространение. Индо-Тихоокеанский район: у северного побережья Австралии, в водах Малайского архипелага, у берегов Юго-Восточной Африки, Индии, Пакистана, у островов Японии.

Среда обитания. Половозрелые особи живут в морской, молодь — в солоноватой водах. Встречаются до глубин 100—110 м. Предпочитают илистые и песчаные грунты. Обитают при температурах 15—33 °С. Оптимальная температура воды при выращивании 21—35 °С, соленость — 24—30 ‰.

Биологическая характеристика. Отличительная особенность — отсутствие экзоподита на пятой паре переопод, на карапаксе выражен субгепатический гребень. Раздельнополые особи, достигающие длины 330 мм, питаются дном. Средняя плодовитость самки — более 10 тыс. яиц (диаметр 0,25—0,27 мм). Вымет яиц происходит ночью. Через

16—17 ч при температуре воды 29—33 °С из оплодотворенных яиц выклеиваются личинки. Длительность личиночного метаморфоза 9—12 сут, в течение которых молодь вырастает до 4—5 мм. К донному образу жизни креветки переходят на пятой послеличиночной стадии.

Хозяйственное значение. Вылавливаются в промышленных масштабах в акваториях Сингапура, Индонезии, Таиланда, Филиппин, Австралии, у западного и восточного побережья Индии, в прибрежных водах Пакистана. Товарное выращивание осуществляется в Индонезии, Индии, Малайзии, Таиланде, на о-ве Тайвань; крупномасштабное — на Филиппинах. Креветок выращивают в прудах в монокультуре и поликультуре с рыбами (исключая хищников). Плотность посадки молоди в выростном пруду составляет 300—500 тыс. экз. · га⁻¹, в нагульном, через 3—8 недель подращивания, — 10—13 экз. · га⁻¹. Выживаемость выращиваемых креветок за счет естественной кормовой базы прудов составляет 20, с дополнительным кормлением — 60 %. При выращивании креветок в монокультуре продуктивность прудов составляет 0,25, в поликультуре — 0,1 т · га⁻¹. Продуктивность специально оборудованных креветочных прудов на Филиппинах 0,25—0,90, на о-ве Тайвань — 0,75—1,5 т · га⁻¹. Товарных размеров (длины 120—140 мм) креветки достигают за 4—6 мес выращивания, а за 12 мес — длины 230 мм и массы 95—120 г.

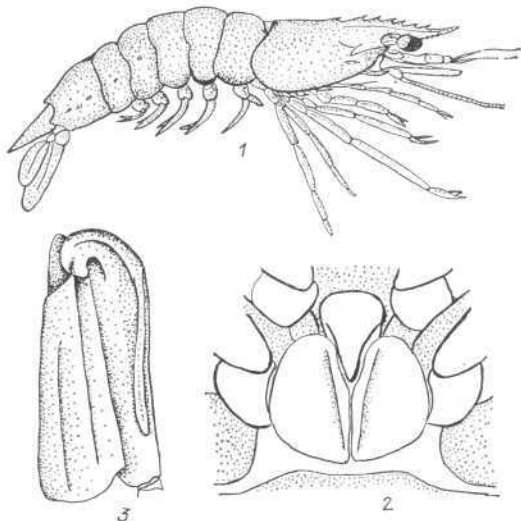


Рис. 88. *Penaeus monodon* Fabricius, 1798 — большая тигровая креветка (цит. по [22]): 1 — общий вид, 2 — теликум, 3 — петазма

***Penaeus semisulcatus* De Naan, 1844 — зеленая тигровая креветка (рис. 89)**

Распространение. В Красном море, на восточном и юго-восточном шельфах Африки, у берегов Японии, Корейского полуострова. Через Суэцкий канал креветки проникают к берегам Египта, Израиля, Ливана, Сирии и Южной Турции.

Среда обитания. Морские и солоноватые воды. Встречаются на глубинах до 120—130 м. Предпочитают донные участки с илистыми и песчаными грунтами. Обитают в водах с широкими диапазонами солености (до 35 ‰) и температуры (до 31 °С).

Биологическая характеристика. Отличительная особенность — наличие бороздки на постростральном киле. Максимальная длина самцов

180, самок — 280 мм. Плодовитость креветок — до 100 тыс. яиц (диаметр 0,27—0,29 мм). Личинки выклеваются через 12—13 ч после вымета яиц. В естественных условиях длительность личиночного метаморфоза 12—14 сут, в течение которого наблюдается ряд линек на стадиях: науплиус — 6 (1,8 сут), протозоа — 3 (6,4 сут), мизис —

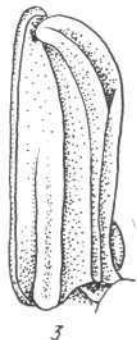
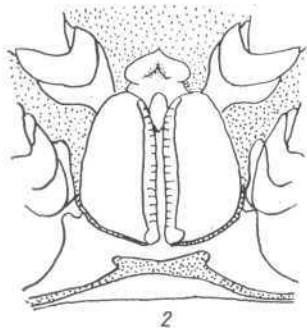
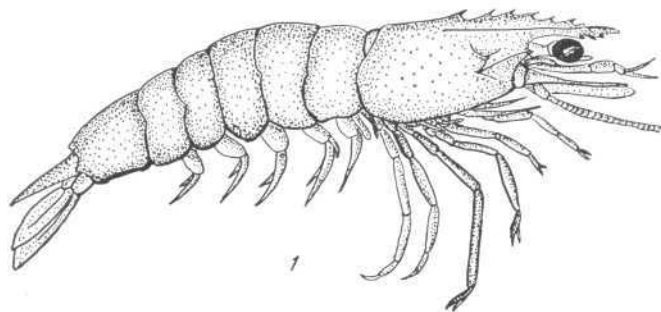


Рис. 89. *Penaeus semi-sulcatus* De Haan, 1844 — зеленая тигровая креветка (по цит. [22]):

1 — общий вид, 2 — телькум, 3 — петазма

3 (4 сут), послеличинка — 1. За время метаморфоза личинки достигают длины 4,2—4,3 мм.

Хозяйственное значение. Вылавливаются в промышленных масштабах в Аденском и Персидском заливах, у берегов Египта, Израиля, Турции, в менее значительных — у берегов Японии, Южной Кореи, Филиппин, Сингапура, Шри-Ланки. Промышленное культивирование производится в прудах на Филиппинах, в Индонезии, Сингапуре, Малайзии, экспериментальное — на о-ве Тайвань. В Индии (дельта Ганга) креветок подращивают на рисовых полях и специальных фермах.

Penaeus setiferus (Linnaeus), 1761 — северная белая креветка (рис. 90)

Распространение. У восточного побережья США (от Нью-Джерси до Техаса), в северо-восточной части Мексиканского залива.

Среда обитания. Морские и солоноватые воды. Встречаются на глубинах до 90—100 м. Предпочитают участки дна с песчаными, песчано-

илистыми грунтами. Обитают при температуре воды 18—30 °С и солености 17—37 ‰.

Биологическая характеристика. Отличительная особенность — телюм самки с антралатеральными краями, повернутыми навстречу друг другу, и парой мясистых выступов на стерните пятой пары переопод.

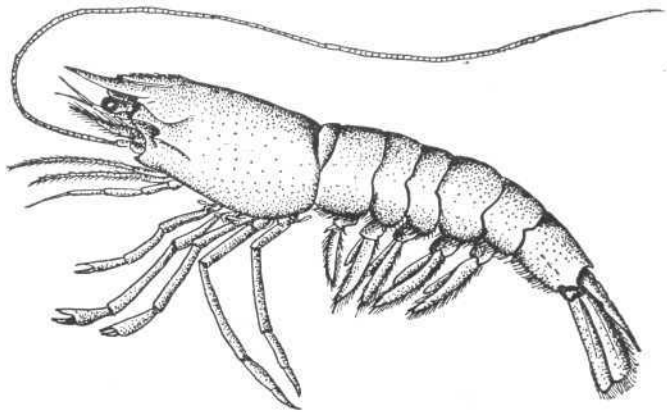


Рис. 90. *Penaeus setiferus* (Linnaeus), 1761 — северная белая креветка

Петазма самца снабжена диагональным гребнем на внутренней поверхности дистальной части латеральной доли, а дистальный вентромедиальный угол закруглен. Максимальная длина самцов 160—170, самок — 200 мм. Плодовитость самок — 0,5—1,0 млн яиц. Длительность личиночного метаморфоза 10—12 сут при температуре воды 28—30 °С и солености 27—35 ‰. Оптимальная температура воды для выращивания креветок постличиночных стадий — 20—30 °С, соленость — 27—33 ‰.

Хозяйственное значение. Вылавливаются в промышленных масштабах на Атлантическом побережье США (от Северной Каролины до Флориды) и в Мексиканском заливе. Один из наиболее ценных культивируемых видов креветок на южном Атлантическом и Мексиканском побережье США. Выращиваются также в солоноватых прудах США. Товарных креветок (длина 20 г и более) получают за 5—6 мес. Продуктивность креветочных прудов (без внесения кормов) 0,18, с дополнительным кормлением — 1,3 т·га⁻¹.

Metapenaeus affinis (H. Milne — Edwards), 1837

(=*M. mutatus* Lanchester) — **бомбейская креветка (рис. 91)**

Распространение. Индо-Тихоокеанский район: Аравийское море, у Малайского архипелага и Гонконга.

Среда обитания. Морские и солоноватые воды. Встречаются на глубинах до 100 м. Предпочитают участки дна с илистыми грунтами. Оптимальная температура воды для роста и развития креветок — 20—30 °С при широком диапазоне колебаний солености.

Биологическая характеристика. Отличительная особенность — бранхиокардинальный киль, располагающийся от заднего края карапакса почти до печеночного шипа, хорошо выражен. Передняя площадка теликума самца с продольной бороздкой, сзади более широкой, чем впереди. Петазма самца с дистомедиальными выступами в виде полумесяца. Растительная криветка. Максимальная длина самцов 170, самок — 200 мм. Плодовитость самок 100—150 тыс. яиц (диаметр

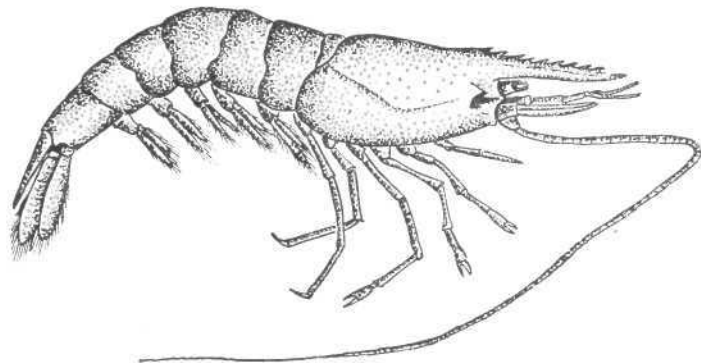


Рис. 91. *Metapenaeus affinis* (H. Milne-Edwards), 1837 (*-M. mutatus* Lanchester) — бомбейская креветка

0,25—0,27 мм). Продолжительность инкубационного периода яиц 15—17 ч при температуре 25—27 °С и солености 33—35 ‰. Длительность личиночного метаморфоза 14—23 сут, в течение которого прослеживается ряд линек на стадиях: науплиус — 6, протозоа — 3, мизис — 5, послеличинка — 1.

Хозяйственное значение. Вылавливаются в промышленных масштабах в Персидском заливе, на шельфах западного побережья Индии, у берегов Пакистана, Гонконга, Бангладеш. Промышленное выращивание производится в прудах на Филиппинах. В прибрежных зонах Индии (р-н Керала) креветок подрощивают на рисовых полях.

***Metapenaeus bennettiae* Pasek et Dall, 1965 —
зеленохвостая креветка (рис. 92)**

Распространение. Восточное побережье Австралии, эстуарные районы западной части Австралии.

Среда обитания. Морские и солоноватые воды. Встречаются на глубинах до 30 м. Ювенильные особи концентрируются в озерах и реках, взрослые креветки перемещаются в эстуарии (частично и морские зоны). Переносят широкий диапазон колебаний температуры и солености воды.

Биологическая характеристика. Отличительная особенность — передний край передней площадки теликума самки снабжен более вы-

пуклым (по сравнению с крайним) бугорком, дистальный край отчетливо треугольный. Петазма самца с параллельными трубчатыми дистомедиальными выступами, которые искривлены в дистальной части. Максимальная длина самцов до 90, самок — 130 мм. От вымета яиц до стадии послеличинок проходит от 3 до 3,3 недель.

Хозяйственное значение. Вылавливаются у восточного побережья Австралии. Экспериментальное выращивание производится в Австралии. За 8—9 мес выращивания самцы креветки достигают 80, а самки — 105—130 мм. При дальнейшем подращивания креветки достигают до 130 мм (масса 46 г).

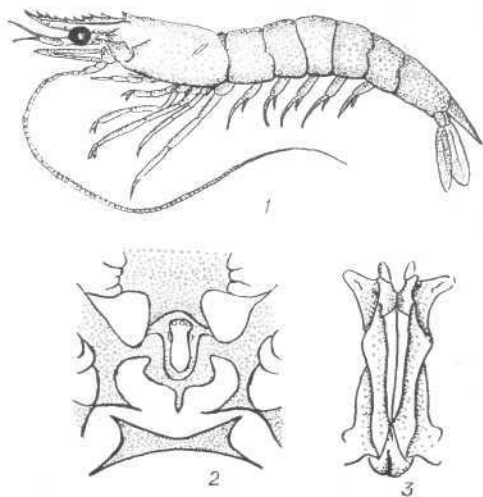


Рис. 92. *Metapenaeus bennettiae* Racek et Dall, 1965 — зеленохвостая креветка (по цит. [22]): / — общий вид, 2 — теликум, 3 — петазма

***Metapenaeus brevicornis* (H. Milne-Edwards), 1837 — желтая креветка (рис. 93)**

Распространение. Индийский и Тихий океаны: Аравийское море (от Пакистана до Малайского архипелага), прибрежные акватории Индонезии и Таиланда.

Среда обитания. Морские и солоноватые воды. Половозрелые особи обитают в морской воде, молодь — почти пресной. Встречаются на глу-

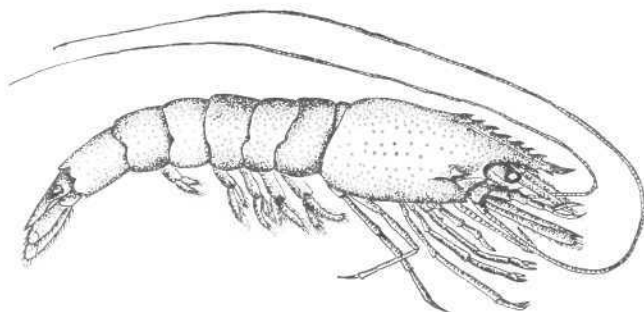


Рис. 93. *Metapenaeus brevicornis* (H. Milne-Edwards), 1837 — желтая креветка

бинах до 90 м. Оптимальная температура для роста и развития креветок — 20—33 °С при широком диапазоне колебаний солености.

Биологическая характеристика. Отличительная особенность — шипы на базе и иксиуме первой пары переопод почти одинаковых разме-

ров. Тельсон с одной парой дистальных шипов. Дистолатеральные выступы петазмы направлены наружу. Апикальные нити дистомедиальных выступов тонкие, слегка сходящиеся. Теликум с большой передней и маленькими боковыми площадками. Максимальная длина растительной кривотки 150 мм. Размножаются половозрелые особи при температуре воды 29—31 °С и солености 30—31 ‰. Через 10 ч после вымета яиц (диаметр 0,28—0,29 мм) выклеваются личинки. Продолжительность личиночного метаморфоза незначительна. За период метаморфоза происходит ряд линек на стадиях: науплиус — 6 (2 сут), протозоа — 3 (5 ч), и личинки вырастают до 2,0 мм.

Хозяйственное значение. Вылавливаются в промышленных масштабах на шельфе Пакистана, у северо-западного побережья Индии, Таиланда, Бангладеш, в водах Малайского архипелага. Товарное выращивание производится в Индонезии, Сингапуре, Малайзии, Таиланде, Индии, Филиппинах, Вьетнаме, Пакистане.

***Metapenaeus dobsoni* (Miers), 1878 — индо-западно-тихоокеанская креветка (рис. 94)**

Распространение. От западного побережья Индии до Индонезии и Филиппин.

Среда обитания. Морские и солоноватые воды. Встречаются на глубинах до 40 м. Предпочитают участки дна с илистыми грунтами. Оптимальная температура воды для роста и развития креветок — 20—30 °С при широком диапазоне колебаний солености (до 45 ‰).

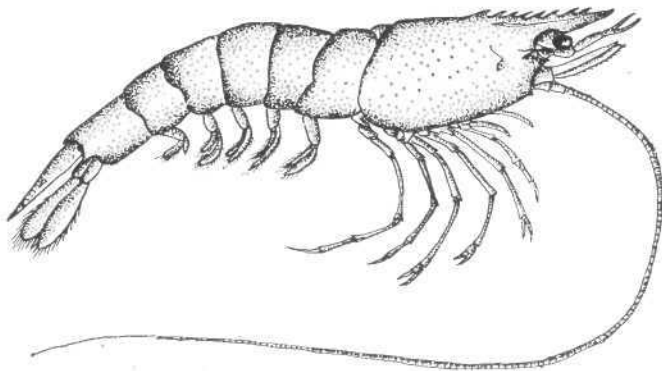


Рис. 94. *Metapenaeus dobsoni* (Miers), 1878 — индо-западно-тихоокеанская креветка

Биологическая характеристика. Отличительная особенность — передняя площадка теликума по форме напоминает язык; апикальные нити петазмы плохо выражены. Питаются кормовыми ракообразными, червями, водорослями. Максимальная длина самцов 120, самок — 130 мм. Длительность инкубационного периода яиц (диаметр 0,20—0,22 мм) 16—17 ч при температуре воды 25—27 °С и солености 30—35 ‰. Продолжительность личиночного метаморфоза 13—19 сут, в те-

чение которого прослеживается ряд линек на стадиях: науплиус — 6 (2—3 сут), протозоа — 6 (5—7 сут), зоэа — 5 (6—9 сут). За период метаморфоза личинки вырастают до 2,6—2,7 мм.

Хозяйственное значение. Вылавливаются в промышленных масштабах вдоль западного и юго-западного побережья Индии, у восточного побережья о-ва Шри-Ланка, в Персидском заливе. Крупномасштабное выращивание производится в Таиланде. В прибрежных зонах Индии (р-н Керала) креветок выращивают на рисовых полях. Товарного размера (длина 60—65 мм) креветки достигают за 4—5 мес выращивания.

***Metapenaeus ensis* (De Haan), 1850 — толстоспинная креветка (рис. 95).**

Распространение. Индо-Западный Тихоокеанский район: от Шри-Ланки до юго-восточного Китая и Японии. Шельфы Малайского архипелага, Новой Гвинеи и Австралии (исключая южную часть).

Среда обитания. Морские и солоноватые воды. Встречаются на глубинах до 60, максимальные скопления 20—60 м. Предпочитают участки дна с илистыми грунтами. Оптимальная температура воды для роста и развития креветок 20—30 °С при широком диапазоне колебаний солености (от 0 до 34 ‰).

Биологическая характеристика. Отличительная особенность — карапакс с развитыми орбитальными, антеннулярными и гепатическими шипами. В средней части тельсона имеется дорсальный желобок, латеральные шипы тельсона отсутствуют. Окраска светло-серая, имеются пятнистые темно-коричневые пигменты, ходильные и плавательные конечности окрашены в светло-желтые или красные тона. Максимальная длина самцов 130, самок — 150 мм. В основном креветки предпочитают животную пищу (черви, личинки насекомых).

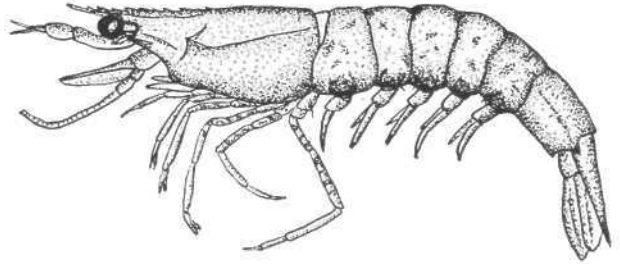


Рис. 95. *Metapenaeus ensis* (De Haan), 1850 — толстоспинная креветка

Хозяйственное значение. Вылавливаются у восточного побережья Индии, на шельфах, примыкающих к Сингапуру, Индонезии, Филиппин, Малайзии, Сингапура, Таиланда, о-ва Тайвань.

***Metapenaeus monoceros* (Fabricius), 1798 — крапчатая креветка (рис. 96)**

Распространение. Индо-Тихоокеанский район: на шельфах Восточной и Юго-Восточной Африки, в Красном море, в восточном Средиземноморье.

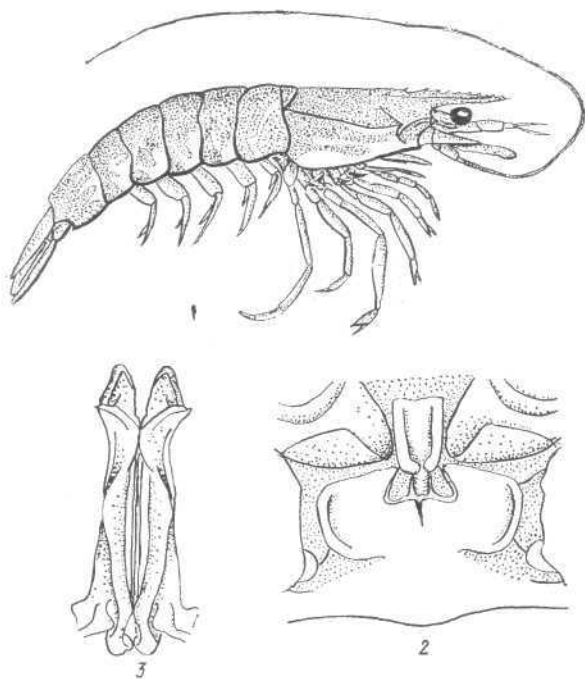


Рис. 96. *Metapenaeus monoceros* (Fabricius), 1798 — крапчатая креветка (цит. по [22]):
1 — общий вид, 2 — теликум, 3 — петазма

ральных гребнями. Максимальная длина самцов 150, самок — 190 мм. Длительность инкубационного периода яиц (диаметр 0,3—0,8 мм) при температуре воды 25—27 °С и солености 33—35 ‰ — 15—17 ч. Продолжительность личиночного метаморфоза 16—22 сут, в течение которого наблюдается ряд линек на стадиях: науплиус — 6 (2—3 сут), протозоа — 3 (5—7 сут), мизис — 6 (9—12 сут). За период метаморфоза личинки вырастают до 2,4—3,0 мм.

Хозяйственное значение. Вылавливаются в промышленных масштабах на шельфах Восточной и Юго-Восточной Африки (Мозамбик), у берегов Турции, Сирии, Израиля, Египта. Крупномасштабное выращивание креветок производится на рисовых полях Индии, в солоноватых прудах на Филиппинах, в Индонезии, Таиланде, Пакистане, на о-ве Тайвань. Во Вьетнаме производится выращивание креветок в прудах в поликультуре с молочной рыбой (*Chanos chanos*).

Среда обитания. Морские и солоноватые воды. Встречаются на глубинах до 60, максимальные скопления — на 10—30 м. Предпочитают участки дна с песчаными или илистыми грунтами. Оптимальная температура воды для роста и развития креветок 20—30 °С при широком диапазоне солености (5—35 ‰). Незначительное время креветки могут обитать в пресной воде.

Биологическая характеристика. Отличительная особенность — наличие относительно крупного шипа на базисе (меньшего, чем на исхиуме) первой пары ходильных ног. Дистомедиальные выступы петазма направлены антеролатерально. Латеральные пластинки теликума самки с выпуклыми и параллельными лате-

***Xiphopenaeus kroyeri* Heller, 1862 —
атлантический морской боб (рис. 97)**

Распространение. Западная Атлантика: от Северной Каролины (США) до Бразилии.

Среда обитания. Морские, солоноватые и пресные (частично) воды. Встречаются на глубинах до 70 м; предпочитают устья рек и участка дна с илистыми и песчаными грунтами. Оптимальная температура во-

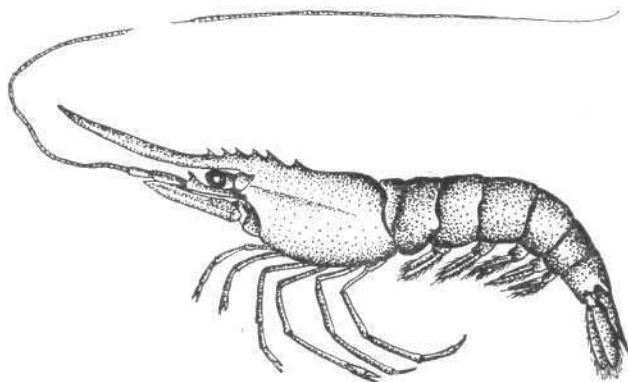


Рис. 97. *Xiphopenaeus kroyeri* Heller, 1862 — атлантический морской боб

ды для роста и развития креветки 20—30 °С при широком диапазоне солености (от 0 до 34 ‰).

Биологическая характеристика. Отличительная особенность — длинный приподнятый вверх рострум, дистальная часть которого лишена шипов. Дактилусы двух последних пар ходильных ног заметно удлинены, нитевидные и разделены на вторичные членики. Максимальная длина самцов ПО, самок — 140 мм. Личинки креветки на науплиальной стадии развития проходят 5 линек.

Хозяйственное значение. Вылавливаются в промышленных масштабах у Атлантического побережья США, а также у берегов Бразилии, Мексики и на шельфах Венесуэлы, Колумбии, Коста-Рики, Никарагуа, Гондураса. Экспериментальное выращивание креветок производится в прудах Сингапура.

***Parapenaeopsis tenella* (Bate, 1888) —
гладкопанциревая креветка (рис. 98)**

Распространение. От Японии и Южной Кореи до Северной Австралии, Новой Гвинеи, Индонезии, Малайзии, Бангладеш, Индии, Шри-Ланки и Пакистана.

Среда обитания. Морские и солоноватые воды. Встречаются на глубинах до 10—15 м.

Биологическая характеристика. Отличительная особенность — задний край передней площадки теликума самки Z-образный; на

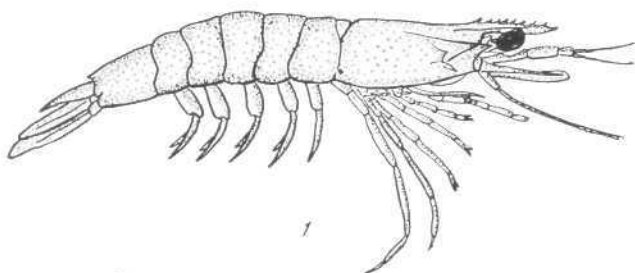


Рис. 98. *Parapenaeopsis tenella* (Bate, 1888) — гладкопанциревая креветка (цит. по [22]):

1 — общий вид, 2 — теликум, 3 — петазма

переднем крае задней площадки имеется два дополнительных гребня. Ротрум приподнят в проксимальной части. Антеннулярные жгуты по длине равны стебельку антеннул. Максимальная длина самцов 40, самок — 70 мм.

Хозяйственное значение. Вылавливаются в незначительных количествах в акваториях, примыкающих к Южной Корее, Китаю, Пакистану, Индии, Японии. Экспериментальное выращивание осуществляется в прудах Сингапура.

***Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann, 1836) — светло-коричневая пресноводная креветка (рис. 99)**

Распространение. Атлантическое побережье Америки (от Северной Каролины до Южной Бразилии), западное побережье Индии.

Среда обитания. Пресные и солоноватые воды. Встречаются на глубинах до 10 м. Предпочитают участки дна с илистыми грунтами. Оптимальная температура воды для роста и размножения личинок креветок 26—30 °С, соленость 14—18 ‰.

Биологическая характеристика. Максимальная длина самцов 160, самок — 120 мм. Питаются организмами растительного и животного происхождения. Креветки способны поедать остатки погибших животных. Среди подрастающих особей проявляется повышенный каннибализм. Незначительное время способны находиться без воды, чувствительны к низким температурам. Половозрелыми креветки становятся при длине 100—110 мм, массе — 17—25 г. Самки вынашивают икру на плеоподах, их плодовитость — 2—15 тыс. икринок. Длительность личиночного метаморфоза 36—50 сут.

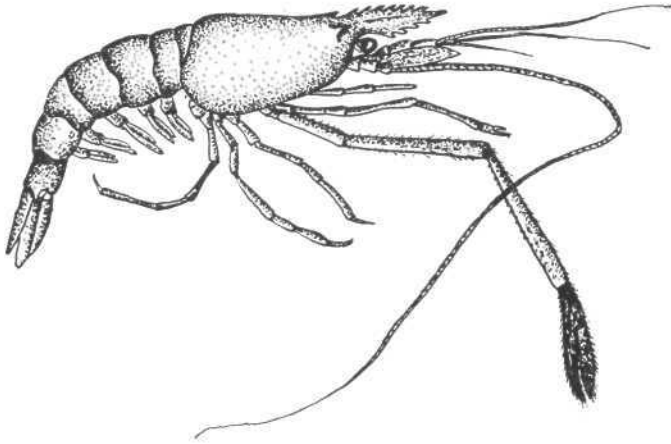


Рис. 99. *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann, 1836) — светло-коричневая пресноводная креветка

Хозяйственное значение. Вылавливаются в незначительных количествах в прибрежных водах Мексики, Венесуэлы, Бразилии. Экспериментальное культивирование проводится во Флориде (США), Мексике и Перу. В США экспериментальное выращивание осуществляется в конических стекловолкнистых танках и небольших бетонных бассейнах с замкнутой системой водоснабжения.

***Macrobrachium nipponense* (De Haan, 1849) — восточная пресноводная креветка (рис. 100)**

Распространение. Индо-Восточный Тихоокеанский район: Япония и юг Китая, о-в Тайвань, север Вьетнама, оз. Ханка, СССР; водоемы-охладители электростанций Московской обл. (район акклиматизации креветки).

Среда обитания. Пресные и солоноватые воды. Встречаются на глубинах до 10 м. Обитают на дне с илесто-песчаными грунтами. Креветки скапливаются в зонах с обильной растительностью и небольшими течениями. Половозрелые самки в водоемах-охладителях ГРЭС или ТЭС могут размножаться и при 23—33 °С. Оптимальная температура для роста и развития креветок и их личинок 25—28 °С, концентрация растворенного в воде кислорода — 7—8 мг·л⁻¹.

Биологическая характеристика. Максимальная длина самцов 120, самок — 80 мм. Плодовитость до 5000 яиц (диаметр 0,50—0,65 мм). Продолжительность между двумя последующими кладками яиц на плеоподы самок до 20 сут (при температуре 24—28 °С). Длительность эмбрионального развития 10—15, личиночного — 20—35 сут (температура 25—30 °С).

Хозяйственное значение. Вылавливаются в незначительных количествах в прибрежных водах Китая и Японии. Экспериментальное куль-

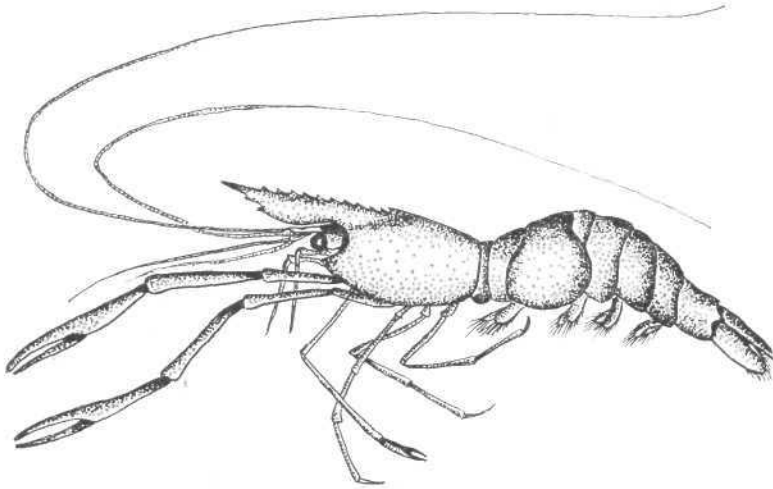


Рис. 100. *Macrobrachium nipponense* (De Haan, 1849) — восточная пресноводная креветка

тивирование проводится в Японии и СССР. Для изучения биологии и отработки биотехнических приемов выращивания в СССР используются креветки, акклиматизированные в водоемах-охладителях электростанций (Березовская ГРЭС г. Электрогорск, Московская обл.).

***Macrobrachium rosenbergii* (De Man, 1879) — гигантская пресноводная креветка (рис. 101)**

Распространение. Индо-Тихоокеанский район: от Индии до Вьетнама, Филиппин, Новой Гвинеи и Северной Австралии.

Среда обитания. Пресные и солоноватые воды. Половозрелые особи и личинки живут в эстуариях, молодь — в реках. Встречаются на глубинах до 10 м. Обитают на участках дна с песчаными, песчано-илистыми, илистыми грунтами. Оптимальная температура воды для роста и развития креветок 26—30 °С, соленость для созревания икры — 6—12 ‰. Личиночный метаморфоз протекает при солености 12—14 ‰.

Биологическая характеристика. Максимальная длина самцов 150—200, самок — 350—400 мм. Плодовитость самок 10—100 тыс. яиц. В естественных условиях самки могут откладывать яйца на плеоподы 3—4 раза в год. Продолжительность инкубационного периода яиц на плеоподах самок 20 сут (температура 26—28 °С, соленость — 6—12 ‰). Длительность личиночного метаморфоза 24—40 сут, в течение которого происходят 12 линек. На стадиях зоза и послеличинки молодь переходит к донному образу жизни. Молодые особи мигрируют в сторону рек, иногда передвигаясь вверх по течению на 60 км. При благоприятных условиях среды половая зрелость креветок наступает через 9 мес, после чего происходит обратная миграция в сторону моря,

Хозяйственное значение. Вылавливаются в промышленных масштабах в водах Индии, Новой Гвинеи, Филиппин, Таиланда. **Товарное** выращивание осуществляется в Малайзии, Таиланде и на Гавайских островах. Экспериментальное выращивание креветок проводится в США, Франции, Англии и многих странах мира. С 1977 г. в СССР начали проводить экспериментальное выращивание креветок. Товарных размеров (160—200 мм, масса 60—80 г) креветки достигают за 7—

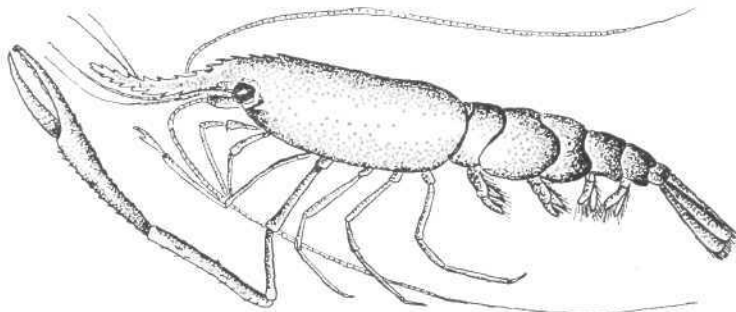


Рис. 101. *Macrbrachium rosenbergii* (De Man, 1879) — гигантская пресноводная креветка

10 мес выращивания (в зависимости от температуры и кормления). Креветки длиной 300 мм могут быть получены к концу второго года выращивания.

***Palaemon adspersus* Rathke, 1837 —
балтийская (травяная) креветка (рис. 102)**

Распространение. От юго-западной Норвегии, Балтики, Швеции и Британских островов на юг до Средиземного, Черного, Каспийского, Аральского морей.

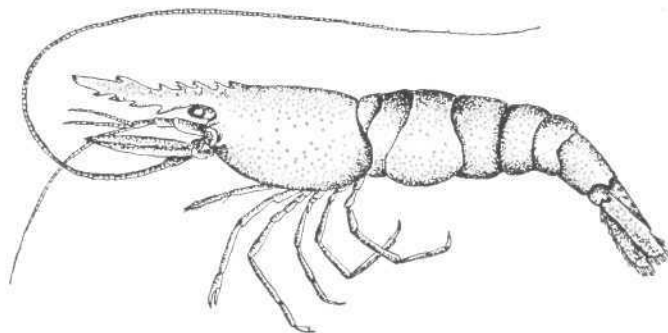


Рис. 102. *Palaemon adspersus* Rathke, 1837 — балтийская (травяная) креветка

Среда обитания. Морские и солоноватые воды. Встречаются на глубинах до 100, в основном — 1—40 м. Предпочитают участки дна с песчаными и песчано-илистыми грунтами, а также места с обильной

водной растительностью. Оптимальная температура для роста и развития креветок — 22 °С, соленость — 12—30 ‰. В акваториях с соленостью ниже 7 ‰ креветки не встречаются. У креветок наблюдаются суточные и сезонные миграции.

Биологическая характеристика. Отличительная особенность — рострум прямой и слегка приподнят в дистальной части и вооружен 5—6 шипами с верхней стороны. Максимальная длина самок 70, самцов — 60 мм. Плодовитость самок 160—3600 яиц. В процессе личиночного метаморфоза наблюдается ряд линек на стадиях: зоэа — 5, мизис — 1. В планктоне Черного моря личинки встречаются с июля по сентябрь.

Хозяйственное значение. Вылавливаются в небольших количествах многими странами, примыкающими к Атлантическому и Средиземноморскому побережью Европы. Незначительный промысел производится на Черном море. В СССР экспериментальное выращивание осуществляется только для отработки биотехнических приемов культивирования десятиногих ракообразных.

Palaemon elegans Rathke, 1837 — каменная креветка (рис. 103)

Распространение. Восточная Атлантика: от юго-западной Норвегии до Западной Африки. В Средиземном, Черном, Азовском, Каспийском, Аральском морях.

Среда обитания. Морские и солоноватые воды. Встречаются на глубинах до 20, в основном 1—5 м. Поселяются на дне сублиторальных зон с песчаными и песчано-илистыми грунтами среди скал и водной растительности. Зимой креветки мигрируют на глубины. Оптимальная

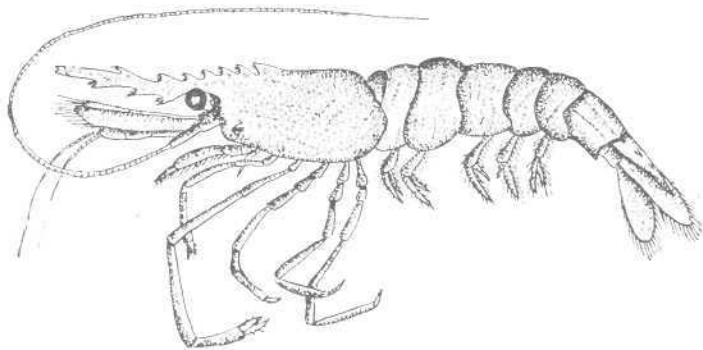


Рис. 103. *Palaemon elegans* Rathke, 1837 — каменная креветка

температура для роста и развития креветок 16—22 °С, соленость — 10—30 ‰. Опреснение воды ниже 4 ‰ креветки не переносят.

Биологическая характеристика. Отличительная особенность — на верхней части рострума 7—9 шипов, из которых три позади глазной орбиты. Ламела мандибулы состоит из двух члеников. Максимальная

длина креветок 60 мм (самки крупнее самцов). Плодовитость самок 160—7000 яиц. Массовый выклев личинок в Черном море — июль — август. В личиночном метаморфозе креветок наблюдается ряд линек на стадиях: зоэа — 6, мизис — 1. Характерны суточные вертикальные миграции личинок.

Хозяйственное значение. Вылавливаются в промышленных масштабах у берегов Греции, в незначительных — в лагунах и лиманах Черного моря. В СССР проводится экспериментальное выращивание только для отработки биотехнических приемов культивирования десятиногих ракообразных.

***Palaemon serratus* Pennant, 1777 —
обыкновенная креветка (рис. 104)**

Распространение. Восточная Атлантика (от Британских островов до Западной Африки), Средиземное, Адриатическое и Черное моря.

Среда обитания. Морские и солоноватые воды. Встречаются в прибрежных зонах на глубинах до 40 м. Оптимальная температура воды для роста и развития креветок 18—27 °С (личинок — 22—26 °С), соленость — 16—34 ‰. Температуру ниже 4 °С личинки переносят не более 5 сут.

Биологическая характеристика. Отличительная особенность — рострум вооружен шипами на верхнем крае; два шипа расположены позади глазной орбиты. Карпус второго переопода короче меруса. Максимальная длина самок 110, самцов — 80 мм. Плодовитость самок 1500—4000 яиц. Длительность личиночного метаморфоза 19—30 сут, в течение

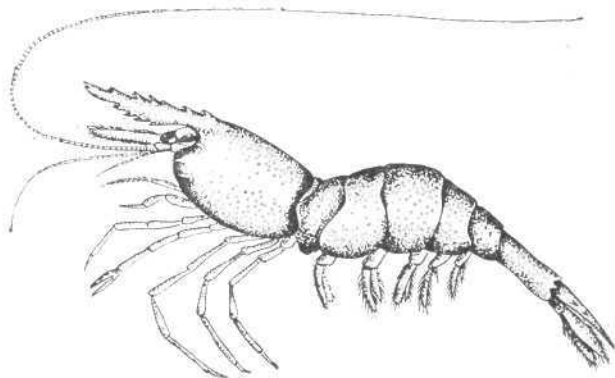


Рис. 104. *Palaemon serratus* Pennant, 1777 — обыкновенная креветка

которого наблюдается ряд линек на стадиях: зоэа — 6, мизис — 1. За период метаморфоза личинки вырастают до 3—4 мм.

Хозяйственное значение. Вылавливаются в промышленных масштабах на Атлантическом шельфе Франции, в незначительных — в прибрежных водах Испании, Португалии, Туниса, Алжира. Экспериментальное выращивание производится в Англии и Франции.

Pandalus borealis Kroyer, 1838 — северная креветка (рис. 105)

Распространение. Северная часть Атлантического и Тихого океанов. От Шпицбергена и Гренландии на юг Северного моря и побережья США.

В Беринговом и Японском морях.

Среда обитания. Морские воды. Встречаются на глубинах до 1400 м. В прибрежных зонах предпочитают участки дна с глинистыми или илистыми грунтами. Креветки обитают при температуре 1—10 °С, солености 33—34 ‰. Для креветок характерны суточные миграции.

Биологическая характеристика. Отличительная особенность — длина рострума превышает длину головогруды; сверху рострум несет 12—16, снизу — 7 зубцов. Количество жабр 13 пар. Максимальная длина самок 160, самцов — 120 мм. Северная креветка — протерадрический

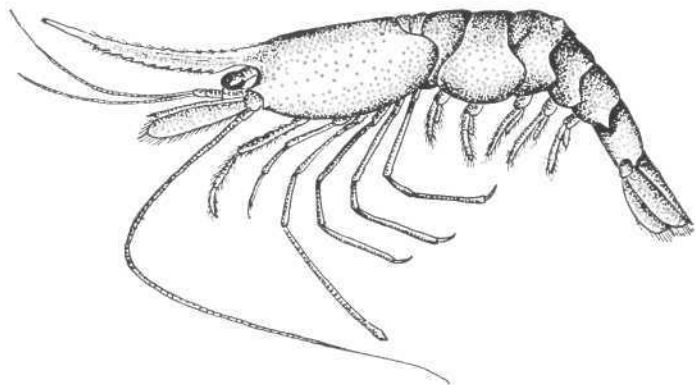


Рис. 105. *Pandalus borealis* Kroyer, 1838 — северная креветка (северный шримс)

гермафродит со сменой пола (самцы на третьем году жизни становятся самками). В личиночном метаморфозе прослеживается ряд линек на стадиях: зоэа — 8, мизис — 1. После которых молодые особи становятся похожими на взрослых креветок. За период метаморфоза личинки вырастают от 3 до 17—18 мм.

Хозяйственное значение. Вылавливаются в промышленных масштабах в водах Атлантического и Тихого океанов, а также в Северном, Баренцевом морях у берегов Исландии, Норвегии, у западного побережья Камчатки. Наибольшие величины вылова креветок приходятся на залив Аляска. Экспериментальное выращивание было предпринято в Англии. Искусственно полученных личинок удалось вырастить до жизнестойкой молоди.

Pandalus kessleri Czerniavsky, 1878 —
хоккайдская креветка (*травяной шримс*) (рис. 106)

Распространение. Северо-западная часть Тихого океана: прибрежные акватории Приморья до Сахалина, Японии и КНДР.

Среда обитания. Морские воды. Встречаются на глубинах до 300, в основном 5—12 м. Концентрируются в местах с обильной водной растительностью, особенно zostеры. Оптимальная температура воды для

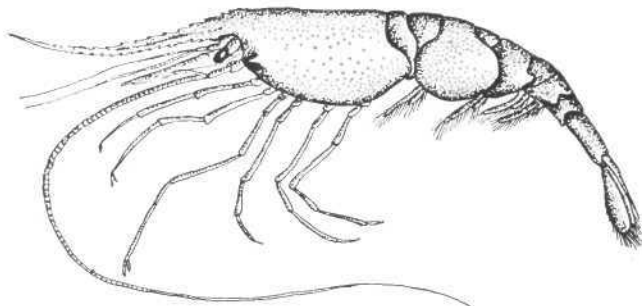


Рис. 106. *Pandalus kessleri* Czerniavsky, 1878 — хоккайдская креветка (*травяной шримс*)

роста и развития 13—22 °С, соленость — 30—34 ‰. При солености воды 24 ‰ креветки не размножаются, а при 13 ‰ — погибают.

Биологическая характеристика. Отличительная особенность — наличие длинного саблевидного рострума, значительно превышающего длину карапакса. Максимальная длина креветок зоза — 180 мм. Травяной шримс — протерандрический гермафродит со сменой пола (самцы на третьем году жизни становятся самками). В заливе Петра Великого (Японское море) спаривание и откладка яиц на плеоподы самок происходит в августе — сентябре. Плодовитость самок 230—250 яиц (диаметр 1,9 мм). Длительность инкубационного периода 9 мес. Выклев личинок наблюдается в мае — июне следующего года. В личиночном метаморфозе прослеживается ряд линек на стадиях: зоза — 6, мизис — 1, после которых молодая (ювенильная) особь похожа на взрослую креветку. За период метаморфоза личинки вырастают от 9 до 19 мм.

Хозяйственное значение. Вылавливаются в промышленных масштабах у берегов КНДР, Японии, Сахалина, Курильских островов. Экспериментальное выращивание производится в СССР (Дальний Восток). Отработан биотехнический процесс получения жизнестойкой молоди для пополнения естественных популяций и для ее дальнейшего подращивания в садках в полукультуре с молодьёю лососевых рыб.

Pandalus platyceros Brandt, 1851 — пятнистая креветка (рис. 107)

Распространение. Северная часть Тихого океана: Берингов пролив, юг Северной Калифорнии (США), Япония, КНДР.

Среда обитания. Морские воды. Встречаются на глубинах до 500 м. Предпочитают скалистые участки дна. Половозрелые особи, личинки, обитают преимущественно в открытых акваториях, подрастающая молодь — в прибрежных районах. Креветки расселяются в акваториях

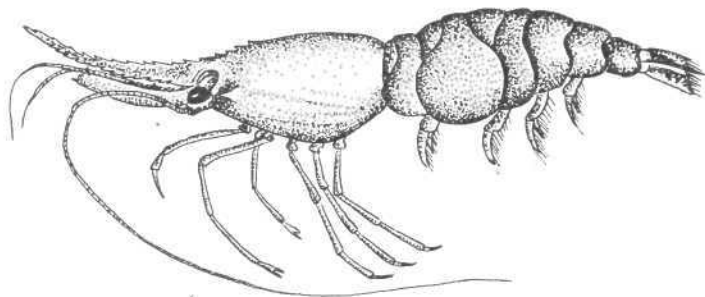


Рис. 107. *Pandalus platyceros* Brandt, 1851 — пятнистая креветка

с температурой воды 2—20 °С. Оптимальная температура воды для роста и развития личинок 10—19 °С, соленость — 28—32 ‰.

Биологическая характеристика. Отличительная особенность — длина роострума почти равна длине карапакса. Максимальная длина креветок 250 мм. Плодовитость самок 1400—3200 яиц (за одну генерацию). Длительность личиночного метаморфоза 15—29 сут, в течение которого личинки достигают длины 8 мм.

Хозяйственное значение. Вылавливаются в промышленных масштабах в водах Британской Колумбии, в незначительных количествах — вдоль Тихоокеанского побережья Америки, в Беринговом море и заливе Аляска. Экспериментальное выращивание креветок проводится в Великобритании. Наблюдается повышенный отход личинок (до 70 %) во время линек личинок. За 6 мес выращивания креветки достигли 5 г при товарной массе 20—30 г.

Crangon crangon Linnaeus, 1758 —
обыкновенная песчаная креветка (рис. 108)

Распространение. Атлантическое побережье Европы (от Белого моря до Португалии), Балтийское, Средиземное и Черное моря.

Среда обитания. Морские воды. Встречаются на глубинах до 100, максимальные скопления креветок — на глубине 1—35 м. Обитают на участках дна с илистыми и песчаными грунтами. Оптимальная температура воды для роста и развития креветок 15—22 °С, соленость — 17—30 ‰.

Биологическая характеристика. Отличительная особенность — тело креветки несколько уплощено дорзально, рострум менее заметен. Максимальная длина креветки 90 мм. Плодовитость самок 150—4000 яиц (диаметр 0,5—0,7 мм). В Черном море самки с икрой на плеоподах встречаются круглогодично. Массовый выклев личинок наблюдается в августе — сентябре. В личиночном метаморфозе прослеживается ряд линек на стадиях: зоэа — 5, мизис — 1. Развивающиеся личинки концентрируются в верхних горизонтах воды. Максимальные скопления

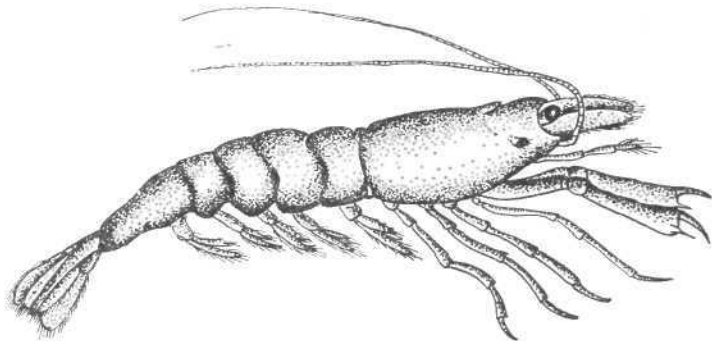


Рис. 108. *Scrangon crangon* Linnaeus, 1758 — обыкновенная (песчаная) креветка

молоди наблюдаются в приустьевых зонах. Зимой креветки мигрируют на глубины.

Хозяйственное значение. Вылавливаются в небольших количествах у северного побережья ФРГ, Нидерландов, Бельгии. В Черном море вылов креветок периодический и незначителен. Экспериментальное выращивание проводится во Франции и ФРГ.

Раки (Astacidae)

Тип Arthropoda
 Подтип Branchiata
 Класс Crustacea, Lamarck, 1801
 Подкласс Malacostraca Latreille, 1802—1805
 Надотряд Eucarida
 Отряд Decapoda Latreille, 1802
 Подотряд Reptantia Boas, 1880
 Раздел Astacura Borradaile, 1907
 Надсемейство Astacoidea Ortmann, 1896
 Семейство Astacidae Latreille, 1802—1803

Распространение. Раки — типичные представители высших десятиногих ракообразных (отр. Decapoda), встречающиеся в различных водоемах многих стран мира. Современный ареал распространения раков (надсемейство Astacoidea) разделяется на два отдельных и географически различных самостоятельных ареала, в которых обитают раки двух семейств. Раки сем. Astacidae распространены в Европе,

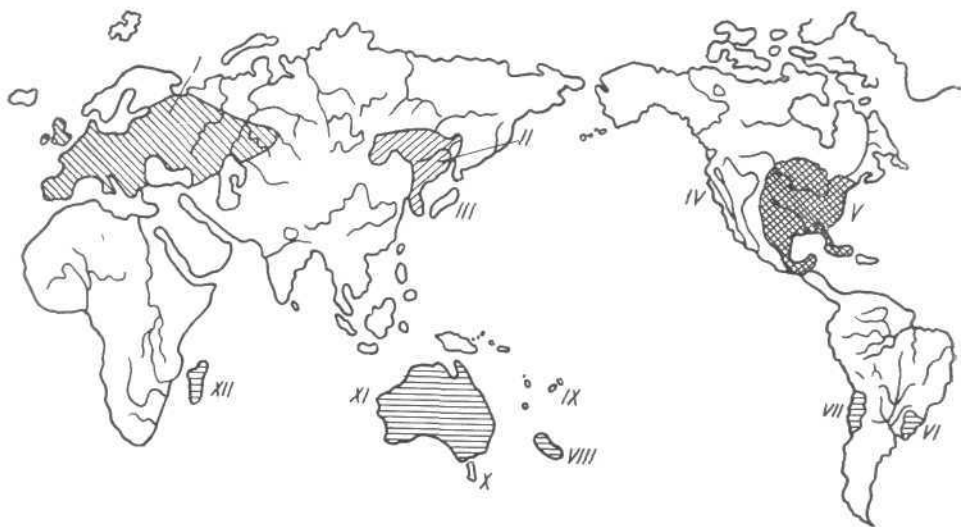


Рис. 109. Географическое распространение раков [19]:

I — европейско-азиатские раки, II — амурские, III — японские, IV — северо-западные американские, V — северо-восточные американские, VI — бразильские, VII — чилийские, VIII — ново-зеландские, IX — раки о-ва Фиджи, X — тасманские, XI — австралийские, XII — мадагаскарские

Понто-Азово-Аральско-Каспийском бассейне, Западной Сибири, западной и восточной частях Америки; раки сем. Parastacidae — в Бразилии, Чили, Новой Зеландии, Тасмании, Австралии, на Мадагаскаре, островах Фиджи (рис. 109). В Европе и Азии распространены раки, которые принадлежат к 1 семейству, 3 подсемействам, 6 родам, 18 видам, 24 подвидам, 8 расам и 1 морфе [19].

В водоемах СССР распределение раков носит неравномерный, прерывистый, а чаще пятнистый характер, вследствие чего установить строго территориальные границы ареала распространения определенного вида рака затруднительно. В водоемах Прибалтики в основном распространены широкопалые раки (*Astacus astacus*), но наряду с ними в отдельных водоемах встречаются и длиннопалые раки (*Ponstacus leptodactylus*)¹. В водоемах Украины доминируют длиннопалые раки (*P. leptodactylus*), но среди них наблюдаются раки сухопалые (*P. leptodactylus salinus*) угловатые (*P. leptodactylus leptodactylus morpha angulosus*) и многие другие.

В настоящее время среди исследователей отсутствует единое мнение о распространении и расселении раков, их систематической принадлежности. Более полные сведения по распределению раков можно найти в работах Я. М. Цукерзиса и С. Я. Бродского [19, 163].

¹ Систематические названия раков сем. Astacidae изменены С. Я. Бродским. Однако во многих работах отечественных и зарубежных исследователей видовые названия раков остались не измененными. Поэтому, чтобы исключить путаницу в изложении материалов, систематика раков дается по классификации С. Я. Бродского [18, 19].

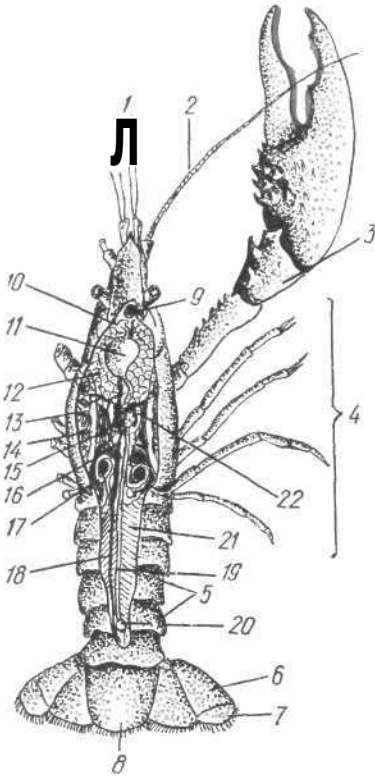
Среда обитания. Раки обитают в пресных и солоноватых водоемах. Отдельные виды раков (толстопалый — *Pontastacus pachyrus*, каспийский — *P. eichwaldi*, кубанский — *P. cubanicus*) распространены также в прибрежных акваториях Каспийского и Азовского морей. Дно водоемов, в которых поселяются раки, не должно быть заиленным. Для строительства нор пригодны торфяные, глинистые, песчаные, мергелевые грунты. Глубина водоемов не влияет на заселяемость раков, но чаще их можно встретить на глубинах до 10 м. В водоемах, где встречаются раки, температура воды колеблется от 0,5 до 25 °С. Летом благоприятной температурой воды для широкопалых раков в водоемах Прибалтики следует считать 14—22 °С, для длиннопалых раков в водоемах Украины — 17—18 °С, для раков (роды *Procambarus*, *Orconectes*), заселяющих рисовые поля Юго-Восточной Азии и Америки — 21—24 °С. Раки очень чувствительны к снижению растворенного в воде кислорода. При температуре воды 15—18 °С широкопалый рак гибнет при насыщении воды кислородом в среднем 1,07, а длиннопалый рак — при 0,59 мг·л⁻¹. Толстопалый рак, обитающий в морской воде (температура 11 °С), погибает при содержании кислорода в среднем 2,23 мг·л⁻¹ или 30%-ной концентрации [129]. Нехватка кислорода в воде зимой может вызывать массовые заморы раков и их гибель. Водоемы, где рН воды близок к 7,0—8,5, благоприятны для жизни раков. Кормность водоемов должна быть высокой, с преобладанием планктона. Обязательно наличие подводной растительности (рдеста, валлиснерии, роголистника, хары, урути и др.), содержащей значительное количества известковых веществ. Длиннопалые раки больше приспособлены к различным аномальным изменениям гидрологического и гидрохимического режимов водоемов, а широкопалые раки — меньше. Загрязненность водоемов, где живут раки, ядохимикатами, сточными и бытовыми водами, недопустима. Наличие в водоеме раков может служить индикатором его чистоты.

Внешнее и внутреннее строение. Анатомия и морфология рака приведена в учебниках зоологии и, в частности, подробно описаны Ю. И. Полянским [116], Я. М. Цукерзисом [163], С. Я. Бродским [19], поэтому мы в общем виде напомним некоторые особенности внешнего и внутреннего строения.

Тело рака состоит из первичной головы, челюстегруды, груди, брюшка и тельсона. Голова, челюстегрудь и грудь образуют головогрудь, покрытую хитиновым щитом (карапаксом). Передняя часть головогруды вытянута в острый конец (рострум). По бокам основания рострума расположены глаза. Под рострумом между глазами прикрепляются антеннулы. Антенны расположены с наружной стороны глаз. Брюшко состоит из шести сегментов и тельсона. Каждый сегмент со спинной стороны покрыт тергитом (выпуклая пластинка), а по бокам располагаются плевры. Тельсон вместе с последней парой уроподов образует хвостовой плавник. Рак имеет 19 пар конечностей: 5 головных, 8 грудных и 6 брюшных. У самцов I и II пара плеопод (брюшные ножки) превращены в совокупительный орган. На брюшных ножках самок вынашивается икра (рис. 110).

Рис. ПО. Строение самца рака (род *Procambarus*):

1 — антеннулы, 2 — антенны, 3 — клешневая нога (перепода I), 4 — ходильные ноги (переподы II — V), 5 — абдоминальные сегменты, 6 — уропода, 7 — диэррезис, 8 — тельсон, 9 — антеннальная железа, 10 — пищевод, 11 — желудок, 12 — гепатопанкреас (печень), 13 — жабры, 14 — жаберная полость, 15 — сердце, 16 — семенник, 17 — семяпровод, 18 — задняя аорта, 19 — задняя кишка, 20 — анальное отверстие, 21 — мышцы абдомена, 22 — печеночная артерия



Пищеварительная система рака образована передней, средней и задней кишкой. Передняя кишка разделяется на пищевод и желудок. Средняя кишка короткая, и от нее отходит небольшая слепая кишка. Задняя кишка представляет собой длинную прямую кишку. В предличинный период в желудке рака (передней части кардинального отдела) откладываются известковые жерновки (гастролиты). Выделительные функции рака выполняют антеннальные (зеленые) железы. Внутренние половые органы у самцов представлены семенником и двумя семяпроводами, у самок — яичником и яйцеводами. У рака имеются центральная и симпатическая нервная система. Органами равновесия рака служат статоцисты; органами химического чувства

(органы Лейдига) — щетинки на наружной ветви антеннул, а также внутренняя поверхность бранхиостегита. Органами зрения являются глаза (рис. 111). Кровь у рака бесцветна и состоит из прозрачной жидкости и амебовидных кровяных телец. Вместо гемоглобина кровь рака содержит гемоцианин, в состав которого входит медь.

Размножение и развитие. Раки — раздельнополые животные. Соотношения полов в естественных популяциях практически равное (1 : 1), и количественные сдвиги в сторону самцов или самок связаны с условиями их обитания, питания, размножения. В разное время года соотношение самцов и самок непостоянно. Весной преобладают самцы (3 : 1), так как икряные самки в период, предшествующий выклеву эмбрионов, ведут малоподвижный образ жизни, концентрируясь на мелководных участках лимана. Осенью количество самок увеличивается, и соотношение полов становится близким 1:1. Самки ведут подвижный образ жизни [149]. Соотношение самцов и самок естественных поселений раков *P. leptodactylus* в оз. Катлабух изменялось от 1,26 : 1 до 2,49 : 1. У разноразмерных раков соотношение полов варьирует. Среди раков длиной 3,1—4,0 см преобладали самки, а у раков длиной 8,1—9,0 см соотношение изменилось в пользу самцов, но среди особей размером 9,1—17,0 см вновь преобладали самцы. У раков длиной 17,1—

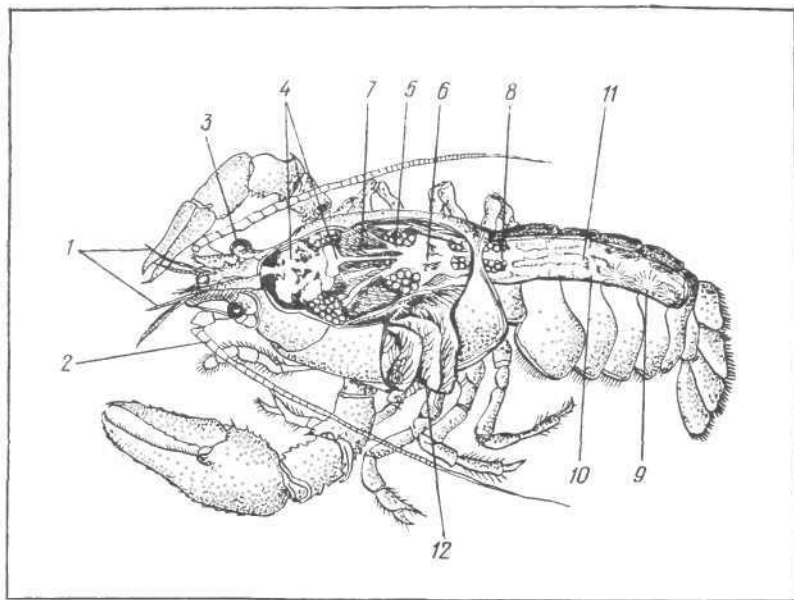


Рис. 111. Вскрытая самка рака (род *Astacus*):

1 — антеннулы, 2 — антенны, 3 — глаз, 4 — желудок, 5 — артерии, 6 — сердце, 7 — гепатопанкреас (печень), 8 — яичник, 9 — брюшная нервная цепочка, 10 — мышцы брюшка, 11 — задняя кишка, 12 — жабры

18,0 см отмечены только самки [147]. Главной причиной вариабельности данных в соотношениях самцов и самок является их различная локализация в водоеме. Проявляется тенденция к обособленному распределению: самцы держатся на приглубленных местах, самки и молодь предпочитают мелководные, хорошо прогреваемые участки водоема. Особенно хорошо пространственная дифференциация самцов и самок выражена весной, что связано с размножением самок. На оценку данных могут влиять и орудия лова. Весной лучше применять раколовки, осенью — тралы и ручной лов. В целом у раков каспийского (*P. eichwaldi*) и номинативного длиннопалого (*Pontastacus leptodactylus leptodactylus*) соотношение полов достигает 1:1. У толстопалого рака (*P. pachurus*) наблюдается резкая диспропорция полов. Даже на мелководных участках водоема количество самок *P. pachurus* составляет только $\frac{1}{3}$ часть учитываемых раков [129].

Половой зрелости раки достигают на первых годах жизни, и ее наступление связано со многими естественными условиями их обитания. В водоемах Литовской ССР самцы широкопалых раков становятся половозрелыми в конце третьего года жизни, самки — в конце четвертого. Длина тела самцов рака *A. astacus* при наступлении половой зрелости равна 7, а самки — около 8 см, при этом в водоемах с низкой кормностью половозрелость у раков наступает раньше [163]. В водоемах Урала половозрелые самки длиннопалого рака начинают встре-

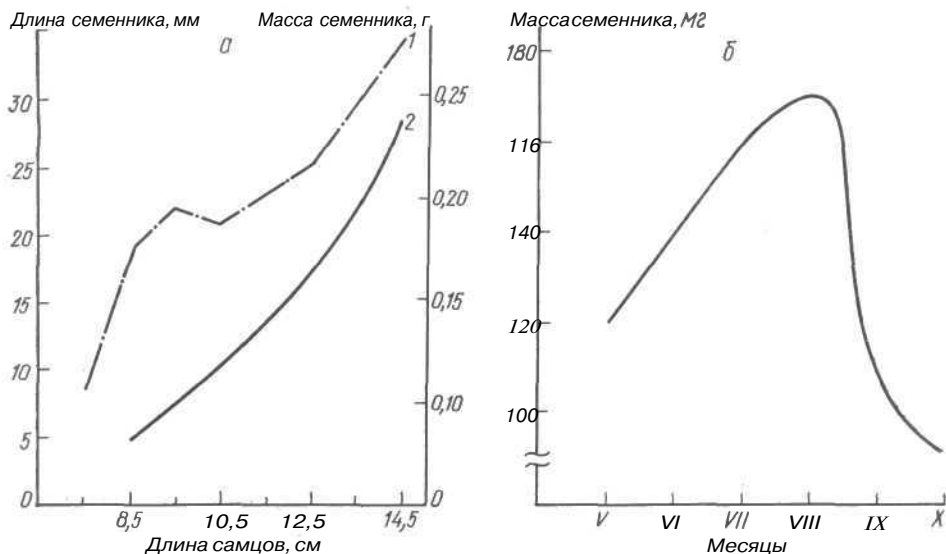


Рис. 112. Изменение семенников у длиннопалых раков (*Pontastacus leptodactylus*) [20]:

а — возрастные изменения массы и длины семенника, б — сезонные изменения массы семенника (средняя длина 11,5 см); 1 — длина семенника, 2 — масса семенника

чаться при длине тела 6,1—7,0 см, и среди раков размером 8,0 см около 70% составляют половозрелые самки [143]. Половая зрелость толстопалого рака (*P. pachurus*) в водоемах Волго-Каспия наступает при длине тела 5—6 см, а у каспийского рака (*P. eichwaldi*) — при длине 7—8 см [129]. Наступление половой зрелости у разноразмерных самок толстопалого рака в Каспийском море неодинаково. Среди выловленных самок размером 5,1—6,0 см самки с икрой составляли 11,0%; размером 6,1—7,0 см — 66,6; размером 7,1—8,0 см — 92,3% [166]. У американских раков *Cambarus tenebrosus* и *Orconectes rusticus* половозрелость наступает в 15—22 мес [249].

У многих видов раков среди половозрелых самок часто встречаются особи, не участвующие в размножении (яловые самки). Весной среди половозрелых самок (длина тела свыше 8,0 см) длиннопалого рака, обитающих в Днестровском лимане, процент самок, не участвующих в размножении, колебался от 19,7 до 37. Среди них доминировали самки размером 8,1—11,0 см, а процент неразмножающихся самок в данной размерной группе колебался от 6,9 до 23,4. Среди самок больших размеров (11,1—15,0 см) половозрелых встречается около 70%, среди которых половозрелые самки, не участвующие в размножении, составляют 11,8—13,2% [149].

Спаривание раков происходит в разные сезоны года. Широкопалые раки спариваются в водоемах Литвы в октябре — ноябре в течение 2—3 недель; толстопалые раки Волго-Каспия — в марте; длиннопалые раки Днестровского лимана — в конце февраля — начале марта [129,

149, 163]. В оз. Катлабух (Украинская ССР) первые спарившиеся самки *P. leptodactylus* (4 %) были отмечены 30 октября (при температуре воды 9,6 °С), пик спаривания (82 %) — 2 ноября и его окончание — 5—6 ноября. В водоемах Украины длиннопалые раки (*P. leptodactylus*) и сухопалые раки (*P. l. salinus*) начинают спариваться осенью (температура воды 10—11 °С) и весной (температура воды 5—6 °С) [19].

В период спаривания у раков наблюдаются временные изменения половых органов. Семенник самца белеет и набухает, его масса резко возрастает (рис. 112), семяпроводы несколько удлиняются и становятся молочно-белыми. Семенник длиннопалого рака состоит из округленных разноразмерных мешочков, образованных в среднем 48 фолликулами в одном мешочке. От фолликулов отходят выводные каналы, которые сливаются в протоки, объединяющиеся в семяпроводы. Сверху семенник покрыт оболочкой из соединительной ткани, пронизанной тяжами. Просвет фолликула затянут внеклеточным веществом, в котором располагаются слоями герминативный эпителий, опорные и питательные клетки. От функциональной активности герминативного эпителия в фолликулах зависит образование сперматогоний и сперматоцитов. В семяпроводах сперматозоиды обтекаются сперматофорной массой, образующейся за счет выделений секреторного эпителия, выстилающего семяпровод. У сперматозоида рака отсутствует жгутик (орган движения), и он не способен самостоятельно двигаться (рис. 113) [20].

В яичниках самок также происходят изменения. Они увеличиваются, завершается созревание яйцеклеток, которые приобретают более темную окраску. Масса яичника зависит от размера половозрелой самки и в среднем составляет 5 % общей массы самки. В днестровской популяции длиннопалых раков встречались половозрелые самки (чаще размером 8,1—11,0 см) с недоразвитыми яичниками. В яичниках некоторых самок обнаружены мертвые яйцеклетки черного, желтого, белого цветов в отличие от нормальных темно- или светло-коричневых живых яйцеклеток. Их количество в среднем не превышало 2 % общего количества яйцеклеток в яичнике. Максимальное количество мертвых яйцеклеток в яичнике наблюдалось у самок размером 8,1—10,0 и 17,1—20,0 см. В яичниках самок размером 10,1—15,0 см они не встречались, за исключением единичных экземпляров [150].

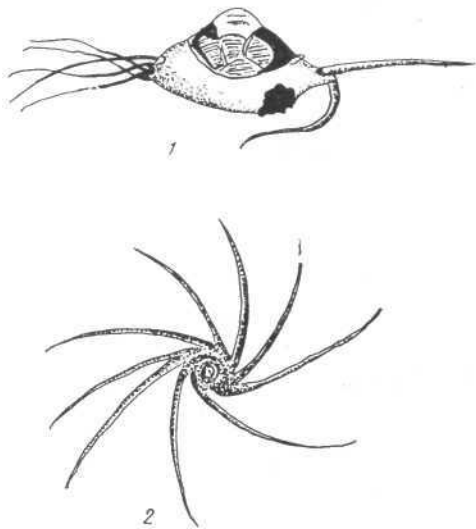


Рис. 113. Сперматозоид широкопалого рака (*Astacus astacus*) [180]:
(Ast — вид сбоку, 2 — сверху.
1 — в

В период спаривания наблюдается повышенная активность самцов к половозрелым самкам. Спаривание у раков наружное. Процесс его кратковременен. Во время спаривания сперматофорная масса вытекает из семяпроводов самца и через половые отверстия заполняет желобки I пары гоноподов, которые загибаются назад, а ложкообразные концы II пары гоноподов, двигаясь вперед и назад по желобам первой пары гоноподов, выталкивают сперматофорную массу на брюшко самки, вблизи ее половых отверстий (между III и V парами ходильных ног). После соприкосновения с водой сперматофорная масса твердеет, образуя сперматофоры удлинненной цилиндрической формы молочно-белого цвета. Наиболее успешно процесс спаривания происходит тогда, когда самец на 1,0—1,5 см больше самки [163]. Самки раков носят сперматофоры от нескольких суток до нескольких месяцев, а в отдельных случаях они лишаются сперматофоров в процессе линьки [19]. Длительность промежутка времени между спариванием и откладкой яиц самками широкопалого рака зависит от сроков спаривания и температуры воды: при поздних сроках спаривания и низкой температуре воды длительность незначительна (2—3 сут), при ранних сроках спаривания и высоких температурах воды — значительна (до 14 сут) [163].

В озерах Юодис и Вайсетис (Литовская ССР) у самок широкопалого рака процесс выхода яиц на плеоподы самок (икрометание) происходит ночью и днем при температуре воды 3,7—6,5 °C [87]. Перед откладкой яиц самка рака очищает вентральную часть брюшка и подгибает его заднюю часть, образуя замкнутую полость. За несколько часов до откладки яиц из кожных (цементных) желез самки выделяется слизистая жидкость, заполняющая полость. В процессе откладки яиц (в течение 2—3 ч) в образовавшуюся полость также выделяется секрет половых желез самки. Осуществляя ритмические движения брюшными ножками, размножающаяся самка смешивает слизистую жидкость с секретом половых желез, которые попадают на оболочки прикрепленных сперматофоров и растворяют их. Освободившиеся от оболочки сперматозоиды вместе со слизистой жидкостью и секретом половых желез обволакивают отложенные яйца [233]. За счет секрета цементных желез образуется оболочка яиц, из которой впоследствии формируется гиалиновая нить, с помощью которой яйца прикрепляются к брюшным ножкам [163]. А. А. Ярвекюльг [175], изучая широкопалых раков (*A. astacus*) в водоемах Эстонской ССР, отмечал, что яйца самок прикрепляются не только к плеоподам, но и к панцирю. Однако, исследуя плодовитость длиннопалых раков Украинской ССР (Днестровский лиман, оз. Катлабух, Каховское водохранилище), в течение многих лет нами не была встречена прикрепившаяся икра на панцирях раков.

Неоплодотворенные сперматозоидами яйца на брюшных ножках самки не закрепляются. В среднем 78 % отложенных самками яиц длиннопалого рака оплодотворяются сперматозоидами [19]. Зрелое яйцо (икринка) широкопалого рака покрыто тонкой прозрачной оболочкой. По характеру распределения желтка яйцо рака является центростремительным. На 3—4-е сутки после откладки на плеоподы самки масса яиц составляет 11—17 мг, а диаметр колеблется от 2,3 до 3,2 мм.

Свежеотложенные яйца имеют различную окраску: от фиолетово-коричневой до черной. Неоплодотворенные и мертвые яйца желтые [87]. Размер икринок на плеоподах самок варьирует. Их масса и диаметр у самок размером 8,1—12,0 см меньше, чем у самок размером более 12,1 см. В среднем диаметр икринки колеблется от 2,9 до 3,6 мм, а масса от 17,2 до 19 мг. Средняя масса икры зависит от длины самки. Она возрастает у самок размером 12,1—16,0 см от 6,4 до 9,8 г и составляет 8—10 % общей массы самок [150].

У многих видов раков длительность инкубационного периода (от момента откладки яиц на плеоподы самок до выклева из них эмбрионов) колеблется в значительных пределах (у широкопалых раков Литвы — 7—8 мес). У длиннопалых раков, спарившихся и отложивших икру на плеоподы самок осенью (Каховское водохранилище), инкубационный период длится 7—8 мес, а у южных форм раков (Днестровский лиман) — 1,5—2,0 мес. У американских раков сроки инкубационного периода еще меньше: у белого рака (*Procambarus blandingii*) — 17—29, у красного болотного рака (*P. clarkii*) — 14—21 сут [207].

Длительность эмбрионального развития раков зависит от температуры воды. При повышенной температуре (21—24 °С) продолжительность эмбрионального развития раков резко сокращается, при низкой (5—10 °С) — увеличивается. Если выразить длительность эмбрионального развития широкопалого рака в градусо-днях, то она в течение нескольких лет оказывалась стабильной и составляла 1300 градусо-дней [87]. Для днестровского длиннопалого рака сумма среднесуточных температур воды, в течение которой происходит эмбриональное развитие рака составляет 818—838 градусо-дней. Эмбриональное развитие раков каменистого (*Austropotamobius torrentium*) и широкопалого подробно описано [272].

С точки зрения биотехнических разработок культивирования раков, целесообразно придерживаться описания стадий развития зародышей, где указывается количество градусо-дней [87]. Это позволяет в искусственных условиях, за счет оптимального подбора температурного режима воды, значительно сократить сроки эмбрионального развития (с 7—8 до 3—4 мес). Например, в естественном развитии зародыша рака *A. astacus* после оплодотворения яйца, выхода ядер на поверхность желтка, образования бластодермы, первичных пирамид желтка и до появления энтомезодермального зачатка наступает 3—4-месячное «затишье», при котором не наблюдается внешних изменений икринок, а происходят структурные изменения желтка. После «затишья» с началом гастрюляции наблюдается интенсивное развитие зародыша (рис. 114—116, табл. 50).

Икраемые самки в период, предшествующий выклеву эмбрионов, концентрируются на определенных участках водоемов. Один из таких участков — урочище «Гандзя» Днестровского лимана — представляет собой полосу суглинка шириной от 15 до 40 м, расположенную вдоль коренного берега на расстоянии 250—300 м вглубь от уреза воды. Глубина воды на участке составляла 1,1—1,6 м, температура — 21—24 °С, минерализация — 300—360 мг·л⁻¹, прозрачность — 0,4—0,6 м.

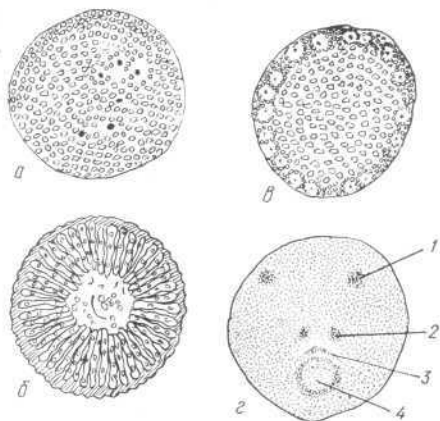


Рис. 114. Поверхностное дробление *Astacus* [59]:

A — первая стадия с ядрами внутри желтка, *B* — выход ядер на поверхность желтка, *B'* — разделение желтка на пирамиды и образование blastодермы в яйце, *Г* — ранняя стадия дифференциации зародышевого пятна рака; 1 — головная лопасть, 2 — торакоабдоминальный зачаток, 3 — мезодерма, 4 — эндодерма

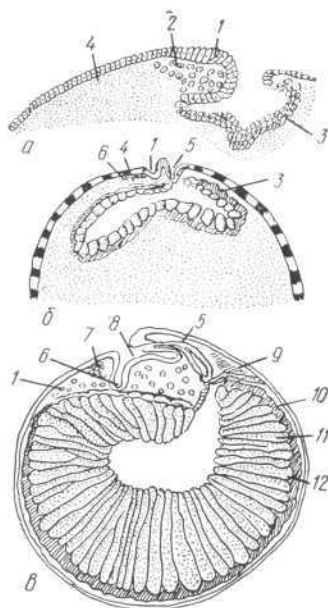


Рис. 115. Гастрюляция *Astacus* на продольном срезе [59]:

A — начало гастрюляции, *B* — развитие энтодермы после закрытия blastопора (на стадии науплиальных конечностей), *B'* — продольный разрез зародыша рака на стадии закладки ходильных конечностей; 1 — мезодерма, 2 — вторичная мезодерма, 3 — эктодерма, 4 — эктодерма, 5 — проктодеум, 6 — стомадеум, 7 — надлоточный ганглий, 8 — брюшной нервный ствол, 9 — сердце, 10 — энтодермальная пластинка, // — вторичные желточные пирамиды, 12 — печеночная энтодерма

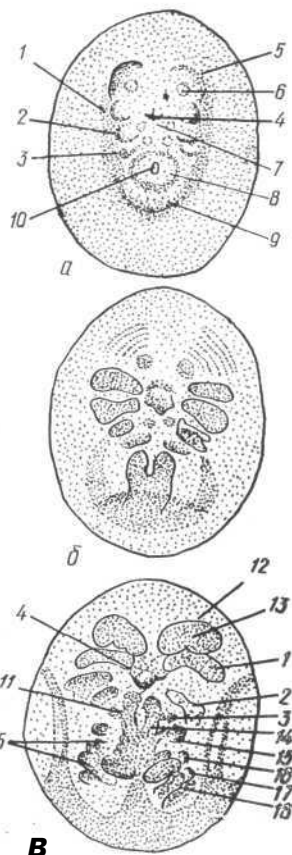
Участок на 70—75 % зарос рдестами, валлиснерсией, урутью, роголистником. Самки с икрой заселяли полосу неравномерно, пятнами и обитали в норах с диаметром входного отверстия 8—11 см и глубиной от

Таблица 50. Развитие зародыша широкопалого рака (*Astacus astacus*) в естественных условиях [87]

Стадия развития	Сроки развития		Градусо-дни
Яйцо без признаков оплодотворения	25.XI	10.XI	0
Выход ядер на поверхность желтка	—	20.XI	70
Bластодерма	—	20.XII	140
Первичные пирамиды желтка	—	30.XII	150
Зачаток энтодермы, головных лопастей, туловища	14.IV	20.IV	340
Начало гастрюляции	25.IV	30.IV	410
Кольцеобразная гастрюла	28.IV	3.V	440
Науплиальная стадия	9.V	15.V	560
Зародыш с пульсирующим сердцем	20.V	30.V	790
Начало пигментации глаз	3.VI	15.VI	1030
Начало пигментации покровов зародыша	12.VI	25.VI	1180
Выклюнувшийся зародыш	18.VI	1.VII	1300

Рис. 116. Дифференциация зародышевого диска *Astacus* [59]:

a — науплиальная стадия, *б* — начало развития торракоабдоминального зачатка, *в* — развитие абдоминальных сегментов: 1 — антеннулы, 2 — антенны, 3 — мандибулы, 4 — верхняя губа, 5 — головные лопасти, 6 — головной мозг, 7 — ротовое отверстие, 8 — торракоабдоминальный зачаток, 9 — зачаток грудного щита, 10 — анальное отверстие, 11 — abdomen, 12 — наглоточный ганглий, 13 — глаз, 14, 15 — максиллы, 16—18 — переоподы

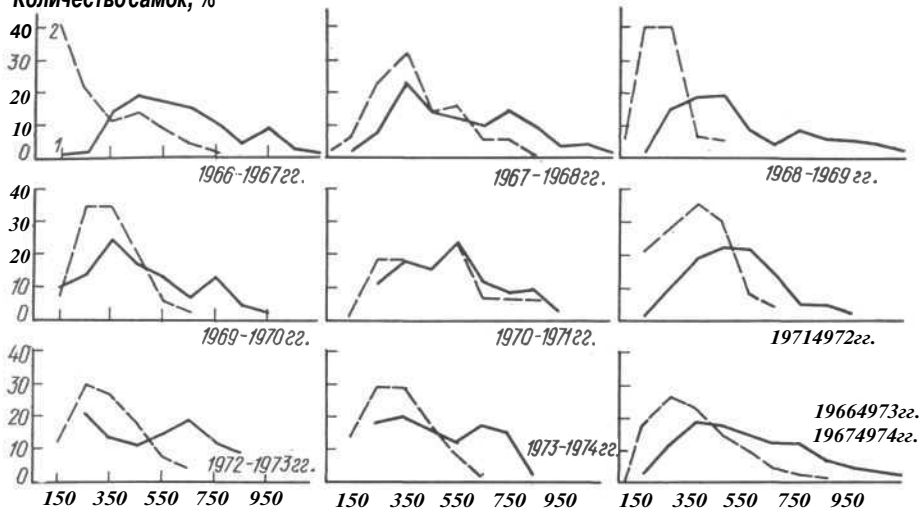


10 до 50 см. Угол наклона нор по отношению к поверхности дна — 30—65°. Общая площадь, на которой расположены норы, — 8 га, плотность ее заселения самками — 2 шт. · м⁻². Самки обитали на этом участке с середины апреля до середины июня, наибольшая плотность их обитания — во второй половине мая [17, 149]. Предположение о том, что в период вынашивания яиц самки широкопалого рака не питаются и не покидают нор [163], для самок длиннопалого рака Днестровского лимана не подтверждается.

Количество икры на плеоподах самок постоянно. Максимальное количество икры наблюдается в начале прикрепления на плеоподы, минимальное — перед выклевом эмбрионов из икры. Количество икры на плеоподах самок зависит от возраста, размеров рака, абиотических и биотических факторов, географического положения водоемов, их кормовой базы, плотности и численности естественных популяций.

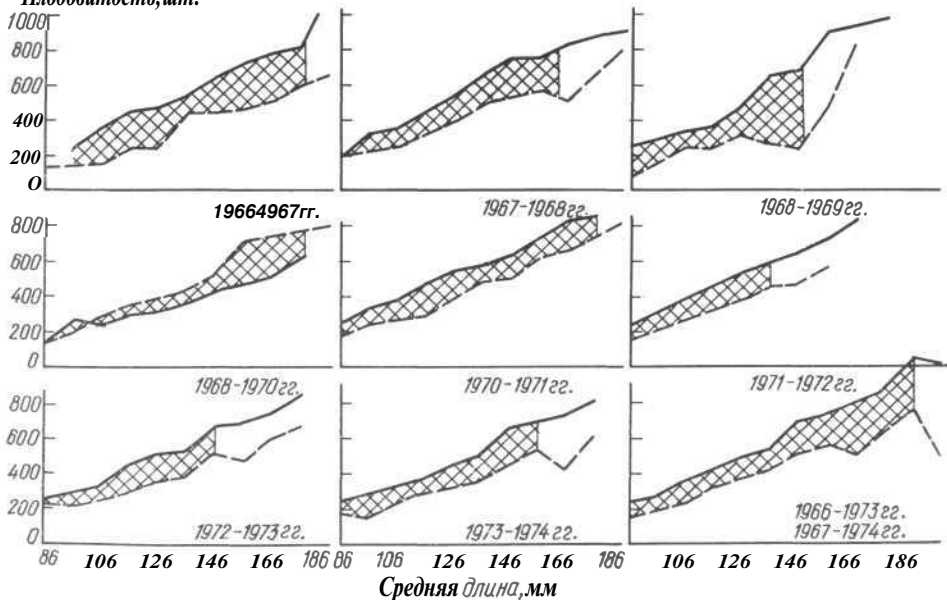
Плодовитость раков следует определять не только в период, когда икринки находятся на плеоподах самок (рабочая плодовитость), но и по количеству яйцеклеток в яичниках самок (абсолютная плодовитость). Плодовитость раков колеблется по годам, что связано с влиянием абиотических, биотических и антропогенных факторов на воспроизводительную способность самок. Средняя абсолютная плодовитость белого днестровского рака (*Pontastacus eichwaldi bessarabicus*) составляет 540 яйцеклеток, а рабочая плодовитость — 340 икринок. В годы массовой гибели раков за счет эпизоотий или нарушений условий среды обитания (заморы и др.) плодовитость самок сильно варьирует (средние величины: от 454 до 637 яйцеклеток и от 238 до 459 икринок) [151]. Когда же популяция раков не подвержена «стрессовым ситуациям», средние величины плодовитости (абсолютная — 514 яйцеклеток, рабочая — 353 икринки) находятся практически на одном уровне (рис. 117). Величины средней индивидуальной абсолютной плодовитости самок размером 81 мм при увеличении их длины на 10 мм до 180 мм равномерно нарастают в среднем на 67 яйцеклеток; величины

Количество самок, %



а

Плодовитость, шт.



Средняя длина, мм

б

Рис. 117. Плодовитость самок белого днестровского рака (*Pontastacus eichwaldi bes-sarabicus*):

а — вариационные кривые плодовитости, б — разница средних величин плодовитости (заштриховано); 1 — абсолютная плодовитость, шт. яйцеклеток, 2 — рабочая плодовитость, шт. икринок

Таблица 51. Средняя индивидуальная (абсолютная и «рабочая») плодовитость самок рака *Pontastacus eichwaldi bessarabicus* по размерным группам

Параметр	Размерная группа, мм											Всего	
	81	91	101	111	121	131	141	151	161	171	181		190
Количество самок (<i>n</i>)	40 25	54 65	62 68	61 83	60 95	58 76	52 55	46 29	38 15	23 6	— 7	—	494 524
Средняя арифметическая (<i>M</i>)	247 173	305 221	368 257	430 310	507 339	563 416	655 478	708 543	766 566	843 678	— 683	—	514 353
Средняя ошибка (<i>m</i>)	5 12	5 7	5 6	4 7	6 8	5 12	4 12	5 19	7 31	8 31	— 86	—	8 6
Коэффициент вариации (<i>CV</i>), %	11,7 35,6	12,1 23,9	9,9 20,5	7,0 20,9	9,1 23,3	6,8 25,6	4,5 18,0	4,7 18,5	7,0 21,5	4,7 11,1	— 33,4	—	34,4 40,0
Критерий Стьюдента (<i>td</i>)													
2,2 ($P_1 = 0,05$)	8,2	8,9	9,7	10,6	7,8	14,4	8,3	6,7	7,2	—			
3,2 ($P_2 = 0,01$)	3,4	3,9	5,7	2,7	5,3	3,6	2,8	0,6	2,6	0,1			
4,4 ($P_3 = 0,001$)													

Примечание. Над чертой абсолютная плодовитость (число яйцеклеток), под чертой — «рабочая» плодовитость (число икринок).

средней индивидуальной рабочей плодовитости — на 52 икринки до размера 160 мм (табл. 51). У самок размером 91—150 мм колебания абсолютной и рабочей плодовитости меньше, а способность к размножению выше, чем у самок размером 81—90 и 151—200 мм.

Количественные различия величин абсолютной и рабочей плодовитости хорошо оцениваются по коэффициенту сохранности плодовитости (K_1 — отношение средней индивидуальной рабочей плодовитости к средней индивидуальной абсолютной плодовитости одноразмерных самок). При восстановлении численности днестровской популяции длиннопалых раков после массовой гибели коэффициенты сохранности плодовитости увеличиваются ($K_1 = 0,84—0,87$), а при ее нарушениях — уменьшаются ($K_1 = 0,59—0,74$). Если сопоставить средние величины абсолютной и рабочей плодовитости широкопалого рака, то они значительно меньше по сравнению со средними величинами плодовитости днестровского рака. В среднем количество икры на плеоподах самок размером 9—11 см перед выклевом не превышает 80 шт., и коэффициент сохранности плодовитости (K_1) низкий — 0,4—0,5 [163]. Еще более низкие величины плодовитости толстопалого рака Волго-Каспия: абсолютная плодовитость — 55 яйцеклеток, рабочая — 30 икринок [129].

Выклев эмбрионов из икры происходит путем разрыва оболочки. Выклюнувшиеся эмбрионы повисают на гиалиновой нити, которая тянется от тельсона рачка до стебелька икринки [163]. Через 2—3 сут гиалиновая нить обрывается и рачок острыми клешнями с загнутыми на концах крючками прикрепляется за стебелек или за разорванную оболочку яйца. Практически рачок находится в неподвижном состоянии.

Тело рачка окончателно не сформировано: рострум загнут вниз, головогрудь выпуклая, уropоды отсутствуют, тельсон овально-удлиненный [272]. Рачок на данном этапе развития носит название личинки I стадии. Личинка питается желтком, который находится у нее под спинным щитком головогруды. Размеры личинок I стадии у разных видов раков практически одинаковы, а выживаемость различна (табл. 52). Личинка I стадии *A. astacus* достигает длины тела 8,5—9,0 мм, а ее масса колеблется от 21 до 29 мг [163,

Таблица 52. Выживаемость личинок I стадии белого днестровского длиннопалого рака (*Pontastacus eichwaldi bessarubicus*)

Размерная группа, мм	Средняя индивидуальная «рабочая» плодовитость, шт. икринок	Количество личинок, шт.	Выживаемость личинок I стадии от икры, %
91—100	221	95	42,9
101—110	257	149	57,9
111—120	310	184	59,3
121—130	339	207	61,0
131—140	416	326	78,3
141—150	478	339	70,9
151—160	543	222	40,8
161—170	566	363	64,1

175]. Находясь на теле самки, личинки I стадии развиваются, и на 5—8-е сутки у них происходит первая линька, в результате которой образуется личинка II стадии, которая похожа на взрослого рака. На этой стадии начинается отвердевание хитинового покрова (панциря), личинка переходит на самостоятельное питание, поедает остатки своих же оболочек икринок. Головогрудь личинки II стадии изменяется, рострум вы-

прямляется, тельсон расширяется, и его окружают веерообразные щетинки. Личинки II стадии способны самостоятельно передвигаться на небольшие расстояния от самки, но в случае опасности они очень быстро прячутся под ее брюшко. Размеры тела личинки II стадии в среднем составляют 12 мм, а масса достигает 37—38 мг. Через 8—10 сут после первой линьки личинки II стадии вновь линяют и становятся личинками III стадии, или молодыми рачками, завершившими личиночный метаморфоз. Рачок переходит к самостоятельному образу жизни. Уropоды вместе с тельсоном образуют хвостовой плавник (рис. 118). Размеры тела личинки III стадии составляют 12,5 мм, а масса 50 мг [163]. В процессе развития молодых раков наблюдается высокий естественный отход, до сеголеток (молодые особи после V линьки) доживает только 12—13 % молодых раков *P. leptodactylus* от 100 % яйцеклеток в ичныхках самок.

Рост раков связан с периодическими линьками. Процесс линьки у раков сложен, и его можно разделить на ряд периодов: предлиночный, линьки, послелиночный и межлиночный. В предлиночный период у раков размягчается хитиновый панцирь, кутикула становится ломкой и хрупкой. Головогрудный щит рака легко продавливается. В желудке образуются гастролиты (жерновки) в виде твердых полукруглых горошин беловато-сероватого цвета, состоящих в основном из кальция. В гепатопанкреасе идет накопление неорганических веществ, а в эпидермальных тканях откладывается гликоген. Период линьки у раков кратковременен и происходит главным образом ночью, в скрытых

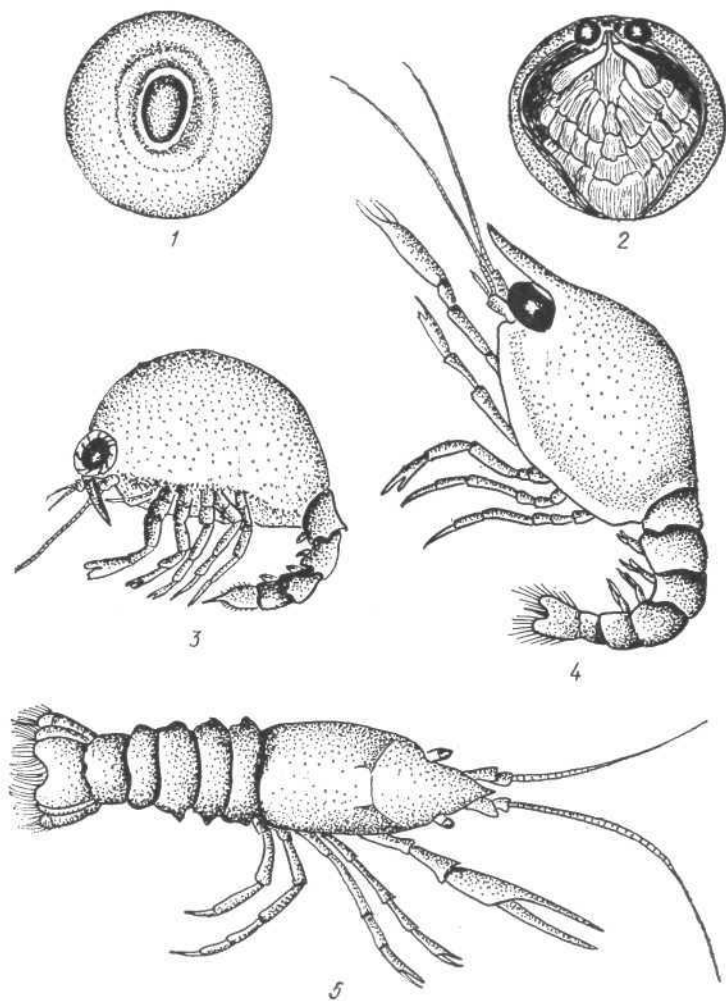


Рис. 118. Развитие рака (под *Astacus*):

1 — ранняя стадия икринки, 2 — поздняя стадия икринки (перед выклевом личинки, стадия «глазка»), 3 — личинка I стадии (на плеоподах самки), 4 — личинка II стадии (частично на плеоподах самки, в большинстве случаев свободнодвижущаяся, но держащаяся самки), 5 — личинка III стадии

местах. В месте сочленения хитинового головогрудного щита и абдомена (брюшка) лопается кутикула. Задняя часть головогрудного щита приподнимается от головогруды, и за счет резких движений брюшка и сильного рывка назад линяющее животное вытаскивает из старого хитинового покрова переднюю часть тела, ходильные ноги, клешни.

Послелиночный период длится до полного отвердения хитинового покрова рака. В организме животного протекают процессы, связанные

• с образованием нового панциря за счет откладывания хитина, полного растворения (в течение суток) гастролитов, потребления известколюбивых водорослей, растений с повышенным содержанием кальция. Поэтому, в первую очередь, у линяющего рака твердеют ротовые придатки. В послелиночный период рак наиболее уязвим. Он в течение непродолжительного времени находится в беспомощном и неподвижном состоянии и подвержен наибольшей опасности со стороны врагов, паразитов, своих же нелиняющих собратьев. Организм животного поддается заболеваниям, особенно грибкового и вирусного характера.

В межлиночный период в организме рака протекают физиологические процессы, обуславливающие нормальную жизнедеятельность животного без существенных изменений по сравнению с процессами его жизнедеятельности в периоды линьки и послелиночном. Межлиночный период характеризуется относительным покоем, хотя в отдельных органах (гепатопанкреасе) уже происходит постепенное накопление запасов органических веществ для следующей линьки [129, 163].

Ход протекания линек раков связан с гормональной регуляцией, в частности с деятельностью X-органа синусной железы, находящейся в глазных стебельках. При удалении глазных стебельков рака, следующие линьки у животного протекают значительно быстрее, что обуславливает более интенсивный рост раков. X-орган синусной железы осуществляет гормональную регуляцию линек посредством Y-органа [120]. Определенное влияние на гормональную регуляцию линек оказывают факторы внешней среды (особенно температура воды). Наблюдается резкое уменьшение липидов в гепатопанкреасе раков. В процессе линек затраты энергии у длиннопалых раков более значительны, чем у широкопалых [32].

Количество линек, сроки их наступления и продолжительность у раков различны и зависят от многих условий и факторов: географического расположения водоемов, гидрометеорологических условий года, кормовой базы, репродуктивной активности, наличия заболеваний или паразитов и т. п. Особое влияние на сроки наступлений и продолжительность линек оказывает температура воды. В теплые годы линьки раков протекают в сжатые сроки (10—15 сут), в холодные годы — в растянутые (20—35 сут). Длиннопалые раки Днестровского лимана в первый год жизни линяют 7—8 раз, во второй 3—4 раза, а при достижении половозрелости (длина 8—9 см) всего 2 раза в году (сроки первой линьки самцов и самок различаются, второй — совпадают). Половозрелые самки, не участвующие в размножении, и в первый раз линяют в те же сроки, что и самцы. Обычно первая линька половозрелых самцов происходит в первой — третьей декаде мая (от 2 до 4 недель), самок с середины второй декады июня до начала третьей декады июля (от 3 до 5 недель). Расхождение в сроках первой линьки самцов и самок связано с вынашиванием самками икры и личинок. Вторая линька половозрелых самцов и самок протекает в одни и те же сроки (с третьей декады августа до начала третьей декады сентября) [151]. ;

Линька длиннопалых раков в водоемах Урала наступает при тем-

Таблица 53. Количество и сроки линьки широкопалого рака (*Astacus astacus*)

Лето жизни	Количество линек	Порядок и дата линек	Год жизни	Количество линек
I	5	Конец июня — начало июля Середина июля — конец июля Середина августа — конец августа	I	8
II	5	Май Июнь Июль Август Сентябрь	II	4
III	3	Июнь Июль Август	III	2
IV	2	Июнь — июль Август — сентябрь	IV	2 — самцы
V	2 — самцы 1 — самки	Июнь — июль Август — сентябрь	V	1 — самки 2 — самцы
VI—VIII	2 — 1 — самцы 1 — самки	Июль — август Август — сентябрь	VI—VIII	1 — самки 2 — 1 — самцы 1 — самки

пературе воды выше 15 °С и продолжается с конца мая до середины сентября. Крупноразмерный рак (длина тела 10,0 см и более) линяет за лето 1 раз, более мелкие раки — 2 и более раз. У них наблюдается два массовых пика линек: первый — в июле, второй — в конце августа — начале сентября [143]. У раков Волго-Каспия первая линька протекает в основном с 15 по 30 июня при температуре воды 22—26 °С, вторая — с 20 августа по 10 сентября. Раки Восточного Каспия первый раз линяют в июне при температуре воды 17—19 °С, второй — в конце сентября [129]. Количество линек, сроки их наступления у широкопалого рака приведены в табл. 53.

По мере протекания линек размеры раков увеличиваются. У разноразмерных раков величины проростов и скорости роста различны. Наиболее интенсивный рост раков отмечен в раннем возрасте (табл. 54). У половозрелых особей темп роста снижается в зависимости от увеличения их размеров. У молодых особей (9—11 см) прирост

Таблица 54. Показатели роста молоди широкопалого рака (*Astacus astacus*), выращиваемой в бассейне [165]

Стадия развития	Возраст, сут	Длина, мм	Удельная скорость роста длины	Константа роста длины	Масса, мг	Удельная скорость роста массы	Константа роста массы
I	5	8,60			22,66		
II	16	11,13	0,023	0,230	37,32	0,045	0,450
III	30	13,46	0,013	0,299	59,13	0,032	1,024
IV	45	15,83	0,018	0,666	95,30	0,030	1,110
V	65	18,79	0,008	0,440	155,72	0,024	1,320
VI	85	20,04	0,003	0,225	212,00	0,015	1,125

Примечание. Средняя константа роста длины в зависимости от периода — 0,372. Средняя константа роста массы в зависимости от периода — 1,005.

более значителен, чем у взрослых (12—18 см). В целом раков можно отнести к быстрорастущим животным, у которых в первые годы жизни (1—5) наблюдается интенсивный рост (табл. 55). Зависимость массы раков от длины можно описать формулой

$$W = al^b, \quad (16)$$

где W — масса, г; l — длина, см; a и b — коэффициенты, а также уравнением параболы второго порядка:

$$y = a + bx + cx^2, \quad (17)$$

где y — масса, г; x — длина, см; a , b , c — коэффициенты. Построенные теоретические кривые и номограммы позволяют определять массы раков без дополнительного их взвешивания. Максимальная длина тела (рострум — тельсон) длиннопалого рака (*P. leptodactylus*) в Днестровском лимане — 21 см и масса — 200 г. Сроки жизни раков установить трудно. Данные исследователей противоречивы. Указывается, что раки живут до 20 лет.

Пища, питание. По способу добычи пищи раков можно отнести к полифагам, питающимся, в основном, растительной и животной пищей, среди которой можно встретить простейших, коловраток, ветвистоусых, веслоногих, ракушковых рачков, личинок ручейников, хирономид, остатки высших растений, ничтатых водорослей, также мелкие детритоподобные частицы ила и песка [129]. Чаще в желудках раков встречаются представители пресноводной и морской фауны [19]. Молодь кубанского рака (*P. subanicus*) в процессе ее выращивания в прудах питалась животной пищей (74—80 % массы пищевого комка). Сеголетки длиной 1—2 см потребляли дафний (59 %), личинок хирономид (25 %), но по мере их роста количество дафний уменьшилось до 5 %, а в составе пищи двухлеток (8—10 см) они полностью отсутствовали. Сеголетки длиной 2 см поедали насекомых и их личинок (21—27 %), но в пище двухлеток они практически отсутствовали (за исключением хирономид). При выращивании сеголеток (3 см) до двухлеток (8—10 см) в их питании резко возросла доля бокоплавов с 5 до 63 %. Растительную пищу

Таблица 55. Линейный рост раков [191]

Район исследования	Возраст, годы					
	Сеголетки	1	2	3	4	6
Длиннопалый рак (<i>Pontastacus leptodactylus</i>)						
Днепро-Бугский лиман	—	6,25	8,75	10,75	12,75	14,75
Татарская АССР	4,21	6,48	8,25	10,20	11,93	—
Белорусская ССР	4,0	6,70	9,00	10,50	11,00	—
Калининская обл.	4,50	5,70	7,75	9,25	10,50	—
Каховское водохранилище	5,81	8,61	9,36	11,25	12,35	13,61
Дельта Волги (Болдырь-Куль)	5,80	7,30	9,50	11,30	13,80	15,50
Каспийский рак (<i>P. eichwaldi</i>)						
Днестровский лиман	—	6,30	8,80	10,70	12,50	13,70
Каспийское море	—	—	—	10,10	11,10	12,20
Кубанский рак (<i>P. cubanicus</i>)						
оз. Катлабух (бассейн Ду-ная)	—	6,75	8,75	11,25	12,75	12,25
Азово-Черноморский бассейн	—	7,50	9,00	11,00	13,50	14,50

сеголетки начали поедать при длине тела 2 см. В желудках сеголеток, обитающих в р. Дон, преобладали бокоплавы (50—75%), у молоди длиной 1,2—2,0 см наблюдали дафний, остракод, личинок хирономид. В желудках раков длиной 3 см встречались моллюски, у 4-сантиметровых раков — рыбные остатки [167].

Единого мнения среди специалистов о пищевом спектре раков нет (табл. 56). Я. М. Цукерзис [163], обобщая материалы по питанию широкопалого рака в водоемах Литвы, указывает, что *A. astacus* является растительноядным животным, но в разные периоды жизненного цикла и сезоны года соотношение растительной и животной пищи в рационе питания неодинаково. В пище половозрелых особей преобладают растительные компоненты (85%), но в периоды размножения и линек доля животной пищи возрастает (до 50%). В питании личинок и молоди широкопалого рака (1-й год жизни) роль животной пищи значительно возрастает. Характер питания рака *A. astacus* тесно связан с физиологическим состоянием в тот или иной сезон года, с возрастом, полом, ареалом обитания и условиями среды. Во время линек, происходящих с большими затратами энергии, ракам помимо животной и растительной пищи требуется еще и кальций, который в больших количествах находится в харе и известколюбивой растительности (табл. 57). Суточный рацион половозрелых раков *A. astacus* (% массы тела) колеблется от 0,3 до 4,0, для молоди — от 1,0 — до 4,0 и зависит от возраста, пола, физиологического состояния, доступности и калорийности корма, сезона года, условий и температуры среды. Оптимальный

Таблица 56. Соотношение животной и растительной пищи в питании раков {19}, %

Вид	Место обитания	Пища		
		растительная	животная	смешанная или неустановленного состава
<i>Pontastacus cubanicus cubanicus</i>	р. Псекул	76,9	—	23,1
<i>P. c. daucinus</i>	оз. Катлабух	—	47,7	52,3
<i>P. eichwaldi eichwaldi</i>	Каспийское море	5,1	69,2	25,7
		27,8	71,5	0,7
<i>P. e. bessarabicus</i>	Днестровский лиман	20,2	79,8	—
		0,8	83,7	15,5
		2,8	92,0	5,2
<i>P. leptodactylus leptodactylus</i>	Искринское водохранилище	—	—	—
	Каховское водохранилище	72,4	27,6	—
<i>P. leptodactylus</i>	р. Дунай (Болгария)	8,9	63,2	27,9
	оз. Бреславское (Болгария)	30,0	65,0	5,0
<i>P. pachypus</i>	Каспийское море	—	10,0	—
		—	14,4	42,8
		6,7	92,4	0,4
<i>Astacus astacus</i>	о. Кавати (Эстонская ССР)	95,0	5,0	—
	озера Литовской ССР	59,3	21,6	19,1
<i>Cambaroides dauricus</i>	Амурский лиман	14,8	11,2	74,0
<i>C. schrenckii</i>		19,6	4,2	76,2
<i>Orconectes limosus</i>	Водоемы ГДР и ФРГ	29,8	50,9	19,3

температурный режим питания половозрелых особей является 17—21, для молодежи — 18—23 °С [163]. Высказан ряд положений о питании раков: раки добывают пищу за счет выпаса и охоты; раки могут использовать массовый доступный разнокалорийный корм, а также переключаться с питания одним кормом на другой; среди одновозрастных раков наблюдаются расхождения в спектрах питания; у разнополох половозрелых раков прослеживаются разные периоды интенсивного питания и голодания [19].

Болезни, паразиты, враги. Раки подвержены различным заболеваниям, среди которых наиболее распространенными являются рачья чума, фарфоровая болезнь, ржаво-пятнистое заболевание. В 1971—1980 гг. обнаружены новые заболевания, связанные с поражением жабр и панциря (табл. 58).

Рачья чума — одна из наиболее опасных массовых болезней практически многих видов раков сем. Astacidae. Вследствие быстрого распространения заболевание носит характер эпизоотии и вызывается эндопаразитологическим грибом *Aphonomycetes astaci*, Schikora. Грибок развивается на панцире рака и разрушает его, а также распространяется в мягких хитиновых перепонках конечностей, особенно на проксимальных суставах ходильных ног, а затем внедряется в нервную систему

Т а б л и ц а 57. Состав и количественное соотношение **пищи** длиннопалого рака (*Porostacus eichwaldi bessarabicus*) в Днестровском лимане (**октябрь**), %

Компонент пищи	Частота встречаемости, %	Массовое соотношение
Животная пища		49,7
моллюски (дрейссена, гипанис, беззубка, гидробия, тесдоксус и др.)	57	19,8
амфиподы (гаммариды, корофииды)	7	1,0
остракоды	2	0,02
длиннопалые раки (фрагменты панциря, конечностей)	18	14,8
рыбы (чешуя, позвонки, кости, лучи плавников молоди судака, бычков)	11	11,4
другие организмы (полихеты, олигохеты, личинки хирономид)	9	0,6
Остатки сильно переваренной пищи	6	2,08
Растительная пища		20,3
водоросли и другие растения (клатофора и др.)	43	8,2
растительный детрит	36	12,1
Илистые частицы	64	26,9
Песок	7	3,1

и органы животного, где мицелий гриба прорастает и через отверстия и сочленения мягких тканей тела выходит наружу, образуя налеты белого цвета.

В цикле развития гриба *A. astaci* прослеживается определенная последовательность: мицелий гриба прорастает наружу; на наружных ветвях мицелия формируются нитчатые спорангии; в спорангиях образуются зооспоры, располагающиеся в один ряд; зооспоры выходят из спорангия на его конце, образуя кучность (10—40 шт. зооспор); после периода покоя (через 8—24 ч) из зооспор выходят подвижные бродяжки эллиптической формы, снабженные двумя боковыми жгутиками; распространяясь (за счет естественной подвижности, волновой деятельности), бродяжки попадают в кровь здоровых раков, прорастают и дают начало развитию новых мицелиев гриба *A. astaci* [51]. Рак, пораженный рачьей чумой, качается на выпрямленных конечностях, часто переворачивается на спину и непрерывно двигает ими. В зависимости от степени заболевания и температуры воды в водоеме наступает гибель рака. При температуре воды 20—25 °С гибель раков наступает на 8—9-е сутки, при 7 °С — на 21—50-е сутки.

Благоприятными условиями развития гриба *A. astaci* является температура воды 20—25 °С, рН — 8,4 [163, 175]. С 1892 по 1902 г. рачья чума практически уничтожила раков в водоемах Европы, а также охватила западную часть Сибири (бассейны рек Иртыш и Тобол). В СССР заболевания раков рачьей чумой носят спорадический характер. В настоящее время эффективные способы борьбы с болезнью отсутствуют. Разработаны следующие меры профилактики заболевания: при акклиматизационных работах посадочный материал (раков) необходимо получать с заведомо благополучных водоемов и перед посадкой

Таблица 58. Наиболее распространенные болезни раков

Вид	Название болезни	Возбудитель	Акватория	Больные особи, %	Год возникновения заболевания	Литературный источник
<i>Astacus astacus</i>	Рачья чума	<i>Aphanomyces astaci</i> (гриб)	Внутренние водоемы Северо-Западной Европы (Финляндия, Швеция) и северо-запада СССР (Литовская ССР, Латвийская ССР, Эстонская ССР)	100,0	1892—1902; 1920	[88, 163]
			Водоемы Литовской ССР (31 озеро)	33,0	1967	[163]
			оз. Печужское (Латвийская ССР)	100,0	1967	[33]
<i>Pontastacus leptodactylus</i>	Рачья чума	<i>Aphanomyces astaci</i> (гриб)	Водоемы Литовской ССР (2 озера)		1967	[163]
<i>A. astacus</i>	Фарфоровая болезнь	<i>Thelohania contejani</i> (микроспоридия)	Водоемы Литовской ССР (24 % обследованных озер)	0,28	1967	[172]
			р. Долгая, оз. Долгое (Ленинградская обл.)	3,0	1967—1968	[28]
			Водоемы Литовской ССР (оз. Бака, Шемятис, Юодис, Вейсетис, Гальнис)	0,7—3,7	1971—1977	[88]
<i>Pontastacus leptodactylus</i>	Фарфоровая болезнь	<i>Thelohania contejani</i> (микроспоридия)	р. Кайбогор Целиноградской обл., р. Темир, Актюбинской обл. (водоемы Казахстана)	45,4	1972—1976	[106]
			Топарское и Темиртауское водохранилища Карагандинской обл.	0,1	1972—1976	То же
<i>A. astacus</i>	Ржаво-пятнистое заболевание	<i>Ramularia astaci</i> (гриб)	Водоемы Литовской ССР (46—50 % водоемов Литвы)	0,54—3,2	1952—1955; 1963—1965	[162, 172]
			Водоемы Эстонской ССР (75 % водоемов Эстонии)	15,0—85,0	1956—1957	[175]
			Водоемы Литовской ССР (оз. Бака, Шемятис, Юодис, Вайсетис, Гальнис)	1,0—2,0	1971—1977	[88]
<i>P. leptodactylus</i>	Ржаво-пятнистое заболевание	<i>Ramularia astaci</i> (гриб)	р. Ингулец (Украинская ССР)	40—90	1952	[16]
			Днестровский лиман (Украинская ССР)	80—90	1969	[19]
			Прибрежные воды Каспия	4,0	1967—1971	[129]
<i>P. pachypus</i>	Ржаво-пятнистое заболевание	<i>Ramularia astaci</i> (гриб)	Прибрежные воды в районе г. Шевченко (порт Актау, Каспийское море)	7,0	1967—1971	То же
<i>P. leptodactylus</i>	Ржаво-пятнистое заболевание (сентоцилиндроз)	<i>Septocylindrium astaci</i> (гриб)	р. Уил, Актюбинская обл.	100,0	1972—1976	[106]
			Топарское и Темиртауское водохранилища Карагандинской обл.	0,2—2,0	1972—1976	То же
<i>A. astacus</i>	Жаберное заболевание	<i>Branchiobdella astaci</i> (олигохета)	оз. Вевис, Дрингис (Литовская ССР)	74,0	1954	[163]
			оз. Гадейка (Литовская ССР)	100,0	1964	То же
			оз. Шемятис, Вайсетис (Литовская ССР)	30,0	1971, 1977	[88]
<i>A. astacus</i>	Панцирное заболевание	<i>Branchiobdella pentodonta</i> (олигохета)	Водоемы Эстонской ССР (33 % материковых водоемов)		1955—1956	[175]
			Водоемы Литовской ССР (оз. Бака, Шемятис, Юодис, Вайсетис, Гальнис)	120—30	1971—1977	[88]

их в новый водоем содержать в карантинных условиях не менее двух недель; проводить дезинфекцию орудий лова при перенесении с одного водоема в другой; исключить возможность неконтролируемой акклиматизации сигнального рака (*Pacifastacus leniusculus*), поскольку он является носителем гриба *A. astaci* — возбудителя рачьей чумы [88].

Фарфоровая болезнь у раков возникает при зараженности их микроспоридией *Thelohania contejeani* Henneguey. Характерным признаком поражения является изменение окраски мышц брюшка животного до ярко-белого цвета. Фарфоровая болезнь носит хронический характер. У больного животного заболевание прогрессирует и приводит к гибели за счет полного разрушения мышечной ткани. Больные раки *A. astacus* не спариваются, а половозрелые самки, пораженные микроспоридией *T. contejeani*, не могут вынашивать икру на плеоподах [88]. Нарушение процессов размножения проявляется и у больных самок длиннопалых раков Казахстана (Топорское и Темиртауское водохранилища). Формирование яйцеклеток в яичниках нарушается. Они становятся недоразвитыми. Масса яичников здоровых самок составляет 1,64—1,67, а больных 0,20—0,34 г [106]. Следовательно, распространение фарфоровой болезни среди раков не может передаваться половым путем.

Больные раки *A. astacus* распространяются не по всей акватории водоема, а концентрируются на отдельных участках, что создает локальные очаги заболевания раков. Болезнь может передаваться за счет каннибализма, когда здоровые раки поедают больных (во время линек). Эффективных способов борьбы с фарфоровой болезнью раков нет. В качестве профилактических мер погибших животных необходимо сжигать или зарывать в землю вдали от водоемов, производить тотальный отлов раков в локальных зонах и после отлова полностью уничтожать, при акклиматизационных работах тщательно отбирать раков и в течение 6 мес содержать в карантинных условиях под постоянным контролем [88].

Ржаво-пятнистое заболевание возникает при поражении раков грибом *Ramularia astaci*, в результате чего у животного нарушается хитиновый покров. У больных раков на панцире появляются черные или красно-коричневые пятна, которые хорошо различимы в межлиночный и предлиночный периоды. В послелиночный период, когда у рака образован новый хитиновый покров, признаков ржаво-пятнистого заболевания на его панцире практически нет. Во многих водоемах УССР (особенно в Одесской обл.) распространено ржаво-пятнистое заболевание длиннопалых раков (*P. leptodactylus*). Болезнь вызывает поражение хитинового покрова головогруды, брюшка, конечностей рака. Мелкие точки на пораженных местах образуют пятна, напоминающие ржавчину. На панцире появляются черные и красно-коричневые набухшие язвы размером до 1,5 см, которые лопаются образуют дырки, что снижает жизнеспособность раков и их товарный вид (рис. 119, 120). Строгой зависимости пораженности ржаво-пятнистым заболеванием отдельных участков тела раков нет. Часто пораженными участками тела рака становятся места сочленения абдомена и карапакса, а также участки травмированного тела. В Днестровском лимане встречались

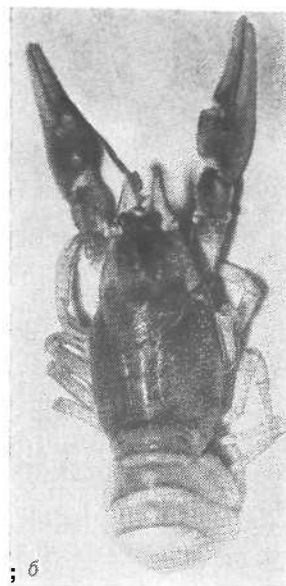
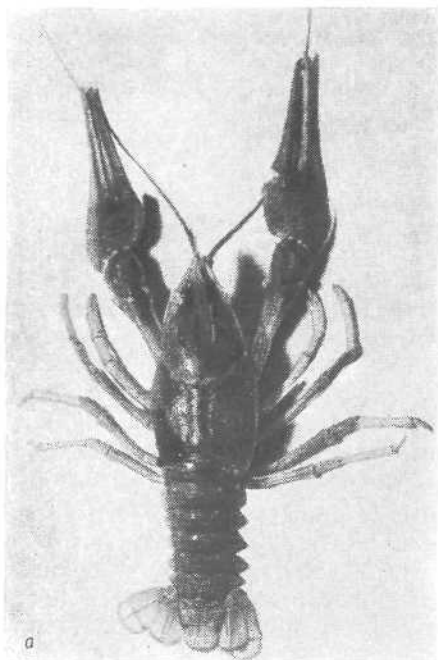


Рис. 119. Длиннопалые раки *Pontastacus eichwaldi bessarabicus*, пораженные ржаво-пятнистым заболеванием (РПЗ) в Днестровском лимане:

a — самец, область поражения РПЗ — карапакс, около IV, V пар ходильных ног, *б* — самка, область поражения РПЗ — рostrум, около глаз (поражение в виде темных пятен)

раки с оторванными клешнями (чаще одной) и на местах обрыва хорошо просматривались признаки ржаво-пятнистого заболевания. Весной (март — апрель) количество раков, пораженных заболеванием, больше, чем осенью (октябрь — ноябрь), когда раки отлиняли. На плеоподах больных самок количество икры значительно меньше, чем у здоровых самок. Однако количество пораженных раков находится в строгой зависимости от загрязненности водоемов бытовыми и промышленными стоками [151].

При обследовании широкопалых раков в озерах Литовской ССР было обнаружено два вида олигохет: *Branchiobdella astaci* Odier и *B. pentodonta* Whitman, эктопаразитирующих на разных участках тела животных. Олигохета *B. astaci* паразитирует на жабрах и жаберных полостях; олигохета *B. pentodonta* — на панцире. В оз. Вайсетис (1977 г.) *B. astaci*, паразитируя на жабрах рака, поражала до 83 % животных (интенсивность инвазии до 20 экз. на одном раке), что сильно отразилось на их жизнедеятельности. Многие раки погибли. Олигохеты *B. astaci* поражали самок широкопалого рака больше, чем самцов. Среди раков больших размеров (свыше 11,0 см) пораженность *B. astaci* достигала 35—50 %, у особей меньших размеров — 11—20 %.

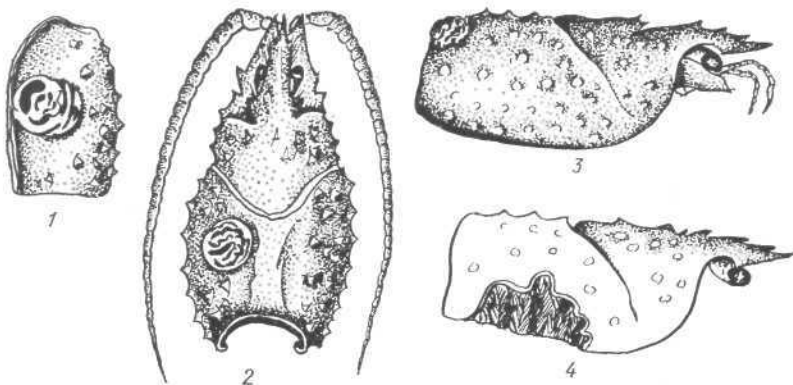


Рис. 120. Ржаво-пятнистое заболевание (РПЗ) в виде язв на отдельных участках тела рака:

1 — язва в виде бугра, 2 — язва на середине карапакса, 3 — на краю, 4 — разрушенный панцирь рака в результате язвы РПЗ

Олигохеты *V. astaci* питаются гемолимфой рака. В случае его гибели олигохеты покидают хозяина; во время линек — переползают с экзuvia на жабры [88]. *V. pentodonta* эктопаразитирует на поверхности панциря рака *A. astacus*. Пораженность раков в водоеме может достигать 30% (см. табл. 58). Распространение олигохет *V. pentodonta* происходит за счет контакта между раками. В период линек раков *V. pentodonta* покидают их и после окончания линек вновь поселяются на мягких покровах животного и размножаются. В качестве профилактических мер борьбы с бранхиобделлами в искусственных условиях используют обработку водным 5%-ным раствором NaCl в течение 5—6 мин, а также раствором $KMnO_4$ (1 : 15 000) в течение 20 мин [86].

Среди многих паразитов раков распространенными являются одноклеточный паразит *Psorospermium haeckeli*, сидящие инфузории *Vaginicola panceri*, *Opercularia microstoma*, *Conthurnopsis sieboldi*, олигохеты *Aelosoma markewitschi*, *Branchiobdella parasita*, скребни *Polymorphus minutus*, *Echinorhynchus polymorphus*, двуустки из рода *Distomum* (*Astacoderma*) *D. (A.) cirrigerum*, *D. (A.) isostomum*, *D. (A.) tuberculatum*, изредка встречается на икре раков пиявка *Helobdella stagnalis* [10, 51, 106, 129, 163].

К сожителям раков можно отнести двустворчатого моллюска *Dreissena polymorpha*. На панцирях длиннопалых раков (свыше 17,0 см), обитающих в Днестровском лимане, встречались моллюски *D. polymorpha*. Хитиновый панцирь головогруды и верхняя поверхность клешней отдельных раков *P. leptodactylus* были полностью покрыты дрейссеной *D. polymorpha*. Это подтвердило предположение, что старые раки (длина тела 17—21 см) ведут малоподвижный образ жизни, не каждый год линяют, а отдельные крупные особи и вовсе не линяют. На панцирях раков можно встретить и других сожителей раков (например, усоного рачка баянуса — *Balanus* sp.). На панцирях днестровских раков баянусы встречались единично, но среди других длин-

нопалых раков Каспия (северная, средняя, южная части) поселения баянусов на панцирях раков носили массовый характер (10 % общего количества). Нахождение баянусов на панцирях раков затрудняет передвижение, отрицательно сказывается на жизнедеятельности раков [129].

Врагами раков являются многие животные. Для одних животных раки — основной компонент пищи, для других — дополнительный ее источник, для третьих — второстепенный корм. К наиболее опасным врагам раков можно отнести рыб (угорь, белуга, сом, окунь, судак), водных млекопитающих (ондатру, водяную крысу, каспийского тюленя) (табл. 59). Птицы (балканы, мартыны, вороны, грачи) — враги раков, способны их поедать. Степень уничтожения раков различна и часто связана с жизненными циклами врагов раков. Пищевой рацион сома находится в прямой зависимости от синхронности суточной ритмики активности у рака, а частота встречаемости хищных рыб в водоеме тесно связана с количеством раков с обломанными клешнями [129]. Необходимо помнить, что в естественном водоеме, помимо популяции раков, существуют и другие многочисленные популяции гидробионтов, в том числе и потенциальных врагов раков. Однако в водоеме существует динамическое равновесие между хищниками и жертвами, и если оно будет нарушено, то последствия отразятся и на раках, и на их врагах. Вред, причиненный ракам их врагами, может полностью свести все усилия, связанные с искусственным разведением животных. Обобщенных мер по борьбе с врагами раков нет, поскольку в конкретных условиях с каждым хищником должен существовать определенный метод борьбы.

Культивирование. В настоящее время промысловые запасы раков резко сократились, что объясняется все увеличивающимся отрицательным влиянием абиотических, биотических и антропогенных факторов. Создавшееся положение с запасами раков в СССР и в других странах мира заставило многих исследователей, научные и промышленные организации приступить к восстановлению естественных популяций за счет акклиматизации новых видов, их искусственного разведения. С 1952 по 1964 г. в 51 озеро Литовской ССР было пересажено 1,5 млн самцов и самок широкопалого рака. Количественный учет раков *A. astacus* в 1965 г. показал, что в результате интродукции раки прижились в 60 % заселенных водоемов, а в промысловых количествах (пригодные для вылова) они были установлены в 26,6 % водоемах [173]. В дальнейшем (1965—1969 гг.) во внутренние водоемы страны было пересажено всего лишь 636 тыс. раков, в то же время вылов раков ежегодно уменьшался (1964 г.— 13,0; 1968 г.— 9,6; 1969 г.— 8,7 тыс. ц) [169]. Создавшееся положение показало, что интродукция раков в водоемы еще не может обеспечить роста естественного воспроизводства и планируемых лимитов вылова раков в водоемах страны. Правильным решением явилась интенсификация научных и практических разработок по искусственному разведению раков. Аналогичное положение с раками наблюдалось и в других странах (Франция, Финляндия, Швеция и др.), которые начиная с 70-х годов резко усилили разработки по культиви-

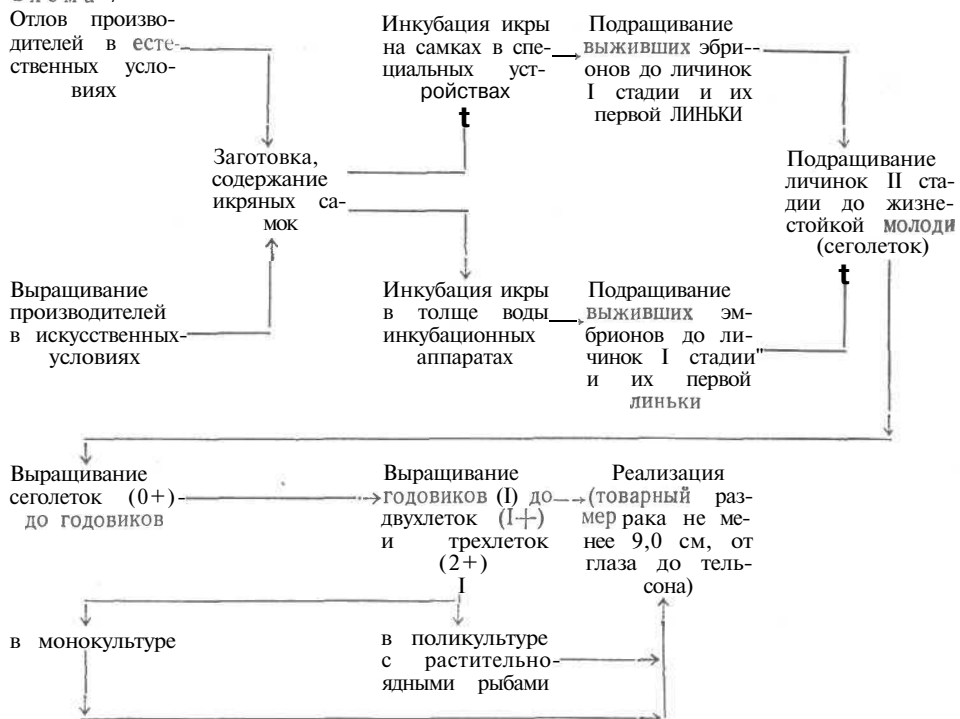
Таблица 59. Наиболее распространенные враги раков

Вид	Враг раков	Акватория	Уничтожение раков, %	Год	Литературный источник	
Astacus astacus	Anguilla anguilla (угорь)	оз. Обелис, Ведис (Литовская ССР)	100	1962	[163]	
	Ondatra zibethica (ондатра)	оз. Восточной Литвы	До 100	1963	Тот же	
Pontastacus leptodactylus	Cilurus glanis (сом обыкновенный)	Кременчугское водохранилище	30 (в желудке)	1970 (апрель)	[19]	
		Днепродзержинское водохранилище	50 (в желудке)	1965—1971 (май)	Тот же	
		Каховское водохранилище	55—80 (в желудке)	1968—1971 (июль)		
	Perca fluviatilis (окунь)	Ильмень, Кара-Булак (водосемы Волго-Каспия)	Водоемы Волго-Каспия	40 (в желудке)	1967—1971	[129]
			Ильмень, Кара-Булак (водосемы Волго-Каспия)	40,1 (в желудке)	1967—1971	Тот же
	Ondatra zibethica (ондатра)	Экспериментальные пруды в районе оз. Катлабух		66,6	1972	[19]
Arvicola terrestris amphibius (водяная крыса)	Экспериментальные пруды в районе оз. Катлабух		До 100			
Pontastacus pachypus	Huso huso (белуга)	Каспийское море	До 100 экз. (в желудке)	1967—1971	[129]	
	Stizostedion lucioperca (морской судак)	То же	Рак — основной компонент пищи	То же	Тот же	
	Puso caspica (каспийский тюлень)	»	То же	» »	» »	

рованию раков. С 1970 по 1985 г. в США резко возросли масштабы производства товарных раков в искусственных условиях (7—8 раз) и ежегодный объем выращиваемых раков превышает 500 т [151].

В общем виде биотехнический процесс выращивания раков можно представить рядом последовательных этапов: отлов производителей (икряных самок) или их выращивание в самих хозяйствах; содержание икряных самок в инкубационных устройствах; инкубация икры на самках или в толще воды в специальных устройствах и аппаратах; выклев личинок; подращивание личинок до жизнестойкой молодежи в специальных прудах или бассейнах; перенос жизнестойкой молоди в выростные пруды или бассейны и выращивание до товарных размеров. На схеме 7 приведена последовательность биотехнического процесса товарного выращивания раков.

Схема 7



В зависимости от вида раков, естественных мест и условий обитания, состояния естественной популяции, ее воспроизводства и запасов, можно конкретизировать тот или иной способ выращивания товарных раков. Для южных регионов страны, где в основном обитают длиннопалые раки с коротким инкубационным периодом (1,5—2,0 мес) и икряные самки в массовых количествах концентрируются на определенных мелководных местах, лучше использовать способ их массового

сбора и проведения инкубации яиц (икры) в искусственных условиях. При этом можно инкубировать икру, снятую с плеопод самок в толще воды, в аппаратах Вейса, Басса и Уайта, Цукерзиса или содержать самок с икрой в специальных устройствах Олссона, КрасНИИРХ (Лиферова), УкрНИИРХ (Бродского), в которых инкубация икры протекает непосредственно на самках. Для инкубации в толще воды икры, снятой с плеопод самок, лучше использовать раков с длительным инкубационным периодом (*A. astacus* из водоемов Литвы, *P. leptodactylus* из Каховского водохранилища), поскольку в течение 7—8 мес икра созревает на самках. Закладывать ее в аппараты следует перед выклевом эмбрионов (на стадиях «пульсирующего сердца» или «пигментации глаз»). Для инкубации икры раков с коротким инкубационным периодом (*P. leptodactylus* из Днестровского лимана, оз. Катлабух) лучше использовать их икраных самок и проводить инкубацию икры на самках, поскольку за короткий инкубационный период (1,5—2,0 мес) в икре происходит интенсивное развитие эмбрионов. Затем снимать икру с плеопод и вновь инкубировать ее в толще воды нецелесообразно. Тем более, что заготовить для загрузки икры в инкубационные аппараты большое количество самок с икрой на стадиях «пульсирующего сердца» или «пигментации глаз» в короткий промежуток времени практически невозможно.

При изучении эмбрионального развития широкопалого рака в водоемах Литвы было показано, что развитие эмбриона начинается сразу после оплодотворения яиц и продолжается около 30 сут, после чего наступает диапауза, которая в природных условиях длится 4—5 мес. Если сократить диапаузу развития эмбрионов путем термической реактивации самок, то можно значительно уменьшить и срок эмбрионального развития, следовательно, ускорить процесс искусственного получения молоди. Если содержать икраных самок в течение 15 сут при температуре воды 2—3 °С, а затем, после предварительной акклимации, перенести их в воду с температурой 19—20 °С на 45 сут, то выклев эмбрионов происходит на 4—5 мес раньше (в феврале — марте, а не в июне — июле). Длительность диапаузы эмбрионального развития рака *A. astacus* сокращается с 120—150 (в естественных условиях водоемов Литвы) до 15 (при ускоренном развитии в искусственных условиях) дней [164].

Использование инкубационных аппаратов, предусматривающих непродолжительное содержание икраных самок, позволяет получить значительный выход эмбрионов из икры и жизнестойких личинок, полностью исключить контакты размножающихся самок, ограничить их подвижность, следовательно, предотвратить потерю икры с плеопод. При крупномасштабном выращивании раков, эффективно применять аппараты Олссона, УкрНИИРХ, КрасНИИРХ. По нормативам «Инструкции по искусственному получению личинок длиннопалого рака заводским методом» [84] продолжительность выдерживания икраных самок в устройствах КрасНИИРХ (Лиферова) составляет 3—20 сут, кормление размножающихся самок не предусматривается, смена воды 5—7 раз · ч⁻¹, сроки наступления линек у личинок (от момента выклева

эмбрионов на плеоподах самок) — 4—6 сут (первая), 11—16 сут (вторая), выход личинок после двух линек — не менее 90 %, продолжительность выращивания личинок 12—15 сут, суточный рацион кормления личинок 3—4 %, температура воды — 18—23 °С, содержание кислорода — не менее 4 мг·л⁻¹.

Эксплуатация подобных инкубационных устройств значительно проще по сравнению с эксплуатацией аппаратов Вейса, Басса и Уайта, в которых инкубация икры происходит в толще воды. В процессе инкубации необходим постоянный контроль за потоком воды. Быстрое поступление воды в аппараты приводит к травмированию личинок за счет их механического сталкивания со стенками аппаратов и вызывает высокую смертность личинок. Медленное движение воды не поддерживает нахождения икринок в толще воды, и через несколько часов они гибнут. Необходим постоянный контроль и отбор погибших икринок. Слабый поток воды также может привести и к развитию сапролегнии. После выклева эмбрионов из икры их необходимо постоянно поддерживать в толще воды до личинок I стадии и наступления у них первой линьки, после которой личинки II стадии могут самостоятельно питаться, следовательно, в аппаратах их необходимо подкармливать. При нахождении личинок в толще воды аппаратов в «подвешенном состоянии» они часто сбиваются в комок. Нарушение плотности загрузки личинок и скорости течения воды в аппаратах может привести к гибели раков. Для кормления личинок II стадии в аппараты нужно помещать небольшое количество нитчатых водорослей или элодеи. По нормативным показателям [163] следующие параметры процесса инкубации икры в аппаратах Цукерзиса должны быть оптимальными: температура воды 17—21 °С; насыщенность воды кислородом — 8—11 мг·л⁻¹; загрузка аппарата икрой — 8—10 тыс. икринок; проточность воды — в среднем 0,8—1 л·мин⁻¹; ежедневный отход икринок — не менее 1 %; проточность воды при выклеве 8—10 тыс. эмбрионов из икры — 0,5—0,7 л·мин⁻¹; ежедневный отход личинок I стадии — не менее 1 %; отход личинок I стадии при первой линьке — 25 %; количество личинок II стадии в аппарате — 6—8 тыс. шт; проточность воды в аппаратах при загрузке 6—8 тыс. личинок II стадии — 0,4—0,5 л·мин⁻¹. Средние величины длины и массы икры, личинок I и II стадий составляют 3 мм и 17 мг, 11 и 23, 13 и 37 соответственно.

Жизнестойких рачков (личинки III стадии) отсаживать в выростные пруды нецелесообразно, поскольку в них наблюдается повышенный отход молоди раков. Их следует выпускать в специальные «мальковые» пруды или бассейны и доращивать до сеголетков, после чего производить облов и сортировку (среди молоди хорошо развит каннибализм). Отсортированных сеголетков нужно подращивать в отдельных прудах до годовиков, а затем выращивать в выростных прудах. Личинки длиннопалого рака, выращиваемые в прудах (площадь 0,01 га) Одесского обл., в среднем за 2 мес выросли до 4,2 см (масса 1,35 г). Личинок кормили дафниями, мелко нарубленной рыбой, растительностью пруда. Начальная плотность посадки — 50 личинок на 1 м² дна пруда, выживаемость сеголетков 80% [151]. При выращивании личинок

кубанского рака в Ростовской обл. в пруд выпускались рачки длиной 1,2 см (масса 34,6 мг). К концу лета сеголетки достигли средней длины 5,1 см и массы 4,3 г. У отдельных сеголетков длина тела достигала 7,7 см, а масса — 12 г. При дальнейшем подрастании годовиков в прудах двухлетки достигли средней длины 10,1 см и массы 30 г. У отдельных двухлеток длина тела достигла 12,3 см, а масса 70,5 г. Оптимальная плотность посадки сеголеток — 30 шт., двухлеток — 5 шт. на 1 м² дна пруда. Молодь кубанского рака получала достаточное количество животной и растительной пищи. Средний рацион месячных (16 % сухой массы) и двухмесячных (9 % сухой массы) сеголеток был высокий, что обеспечивало интенсивный темп их роста и выживаемость 85—90% [166].

Во многих странах Юго-Восточной Азии и Америки, где интенсивно выращивается рис, развит экстенсивный метод культивирования раков. Отлавливаемых из естественных водоемов производителей и молодь раков выпускают на рисовые поля, где они нагуливаются на естественной кормовой базе (без внесения дополнительных кормов). При таком методе выращивания раков практически полностью исключается контроль за качеством посадочного материала, плотностью посадки, средой выращивания, конкурентами, хищниками, паразитами, болезнями. Однако в последние 25 лет во многих странах мира экстенсивный метод культивирования раков еще больше развивается. В США около 1000 га рисовых полей используется для выращивания риса и раков по схеме: рис — рак — пастбище, где раку отводят второстепенное положение после риса. Плотность посадки красного болотного рака (*Procambarus clarkii*) и белого речного рака (*P. blandingii acutus*) составляет 6—12 кг·га⁻¹, а их производителей — 60 кг·га⁻¹. Средняя продуктивность раков на рисовых полях достигает 400—700 кг·га⁻¹, а иногда — 1100 кг·га⁻¹ [34, 207].

В настоящее время в развитых странах (СССР, США, Франция и др.) делается упор на интенсивный метод выращивания раков, предусматривающий сбор в естественных условиях или выращивание в искусственных средах производителей раков, получение от них потомства и дальнейшее выращивание молоди в специальных прудах или бассейнах с замкнутой системой водоподачи. Необходимо также предусматривать совместное выращивание молоди раков в поликультуре

Таблица 60. Выход мяса и химический состав мышечной ткани раков [163], %

Показатель	<i>Astacus astacus</i>		<i>Pontastacus leptodactylus</i>	
	♂	♀	♂	♀
Выход мяса	23,9	23,0	16,5	14,4
Вода	83,11	83,35	83,05	83,41
Общий белок	14,5	14,4	14,6	14,5
Основной белок	11,3	11,3	12,0	11,9
Жиры	0,64	0,57	0,63	0,55
Зола	1,25	1,21	1,22	1,17

с рыбами (исключая хищные виды) или другими ценными гидробионтами, которые не нарушают жизненных циклов раков.

Хозяйственное значение. В течение многих сотен лет раки были любимым деликатесным пищевым продуктом человека (табл. 60). Наиболее высокие вкусовые качества и пищевая ценность раков наблюдается осенью, когда они не линяют. В этот период содержание белков, жиров, углеводов, минеральных веществ значительно выше, чем весной или летом (в периоды их линек). Сезонные изменения химического состава раков связаны прежде всего с накоплением и расходом питательных и энергетических ресурсов в процессе размножения и роста животных. Общее содержание аминокислот у длиннопалого рака (*P. leptodactylus*) высокое (1370 мг/%), наблюдается также повышенное содержание глицина (20 % всех аминокислот), что указывает на его первостепенную роль в питании и метаболизме рака [168]. Высокие пищевые и вкусовые качества рака *P. leptodactylus* связаны с обилием аминокислот, среди которых встречаются все незаменимые (табл. 61). Съедобные части тела рака составляют 30 %, среди которых наиболее ценными являются мясо брюшка (шейки) и клешней. Раки в основном употребляются в пищу в свежем вареном виде.

Таблица 61. Аминокислотный состав днестровского длиннопалого рака *Pontastacus leptodactylus* [260], % сырой массы (размеры личинок и раков — в сантиметрах)

Аминокислота	Икра	Личинки		Мышцы		Икра	Личинки		Мышцы	
		0,8—1,2	♀	♂	2		0,8—1,2	♂	2	
										14,1—17,0
		Свободные				Связанные				
Цистины	0,001	0,001	0,029	0,041	0,430	1,445	0,623	0,725		
Лизин	0,017	0,031	0,046	0,053	1,030	1,430	1,420	1,380		
Гистидин	0,007	0,009	0,009	0,015	0,430	0,322	0,353	0,258		
Аргинин	0,020	0,044	0,060	0,115	0,720	0,970	1,080	1,280		
Аспарагиновая кислота	0,006	0,005	0,011	0,011	0,295	0,400	0,315	0,326		
Серии	0,007	0,005	0,012	0,015	0,300	0,305	0,320	0,300		
Глицин	0,023	0,038	0,055	0,042	0,580	0,740	0,680	0,860		
Глутаминовая кислота	0,039	0,041	0,018	0,031	1,200	0,370	1,350	1,070		
Треонин	0,007	0,012	0,019	0,032	0,642	0,850	0,600	0,700		
Аланин	0,064	0,092	0,067	0,090	0,890	1,040	1,120	1,060		
Пролин	0,043	0,049	0,096	0,090	1,370	2,800	2,800	2,800		
Тирозин	0,019	0,018	0,010	0,026	0,185	0,380	0,274	0,395		
Триптофан	0,001	0,012	следы	0,001	0,071	0,188	0,103	0,182		
Метионин	следы	следы	следы	следы	0,212	0,346	0,560	0,340		
Валин	0,025	0,039	0,022	0,048	0,890	1,020	0,910	0,925		
Фенилаланин	0,014	0,015	следы	0,017	0,450	0,635	0,735	0,700		
Лейцины	0,040	0,057	0,016	0,044	1,140	1,460	1,320	1,320		
Всего	0,333	0,468	0,470	0,671	9,835	15,681	14,676	15,922		
Процент незаменимых аминокислот в белке					52,0	46,0	50,0	49,0		

В настоящее время в СССР естественные запасы раков сильно сократились, что связано, в первую очередь, с их массовой гибелью во время эпизоотий и заморозов, загрязненностью естественных водоемов, а также мелиораций, поэтому в рационе питания населения еще не всегда можно встретить раков. Наиболее правильным решением увеличения деликатесной пищевой продукции из раков является их культивирование в промышленных масштабах.

В настоящее время в мире выращивается значительное число раков. Ниже приведен их список и характеристики, составленные с учетом собственных материалов и других литературных источников [19, 51, 129, 163, 166, 175, 212]¹.

Astacus astacus Linné, 1758 — широкопальный рак (рис. 121)

Распространение. Внутренние водоемы Финляндии, Северной Швеции, Швейцарии, Дании, Норвегии, ФРГ, ГДР, Польши, СССР (Литва, Белоруссия, Украина, отдельные районы Сибири).

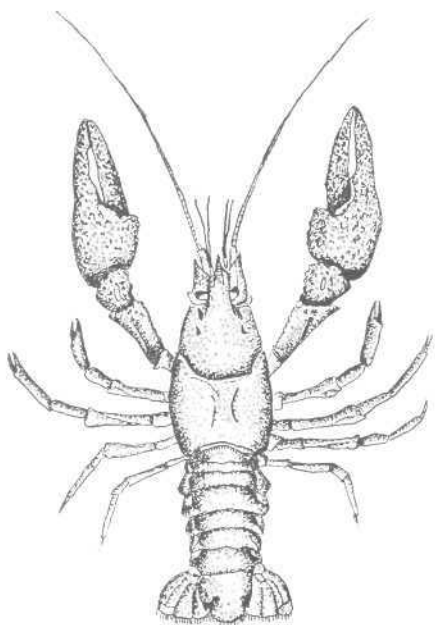


Рис. 121. *Astacus astacus* Linné, 1758 — широкопальный рак

Среда обитания. Пресные воды. Встречаются на глубинах до 30 м. Предпочитают участки дна с песчаными, песчаными с ракушечником, глиняными, песчано-глиняными грунтами. Массовые скопления наблюдаются в местах с обильной водной растительностью. Оптимальная температура воды для роста и развития раков 15—18 °С, рН — 7,0—8,5. При увеличении температуры до 24 °С у раков наблюдаются физиологические нарушения, а при 34 °С — массовая гибель. Снижение в воде растворенного кислорода до 1 мг·л⁻¹ (при 15—17 °С) вызывает гибель животных.

Биологическая характеристика. Отличительная особенность — клешни широкие с выемкой почти на середине неподвижного пальца. Край роstrума без зубцов, поверхность между ними плоская. Бока щита без шипов. Плевры абдоминальных сегментов неравносторонние. Максимальная длина раков — 145 мм.

В основном ночные организмы, питающиеся растительной и животной пищей. Половозрелость наступает при длине 7—8 см на третьем (сам-

¹ Отличительные особенности внешнего строения раков, приведены по работе С. Я. Бродского [19].

цы) и на четвертом (самки) годах жизни. Спаривание и откладка икры в водоемах Литовской ССР происходит в октябре — ноябре. Плодовитость (рабочая) самок 100—200 яиц. Длительность нахождения яиц на плеоподах самки — 7—8 мес. Длина личинок, выклюнувшихся из яиц, 8,5—8,6 мм. Первая линька наступает через 5—6 сут, и неподвижные личинки превращаются в жизнестойких подвижных личинок II стадии. В течение первого года у раков наблюдаются 5—6, второго — 5, третьего — 3, четвертого — 2, пятого — 2 (самцы) и 1 (самки) линек.

Хозяйственное значение. Вылавливаются в незначительных количествах в водоемах Финляндии, Швеции, СССР (Литовская ССР — очень ограниченно). Экспериментальное культивирование проводится в Швеции, Франции, Литовской ССР. В СССР разработан метод промышленного выращивания широкопалых раков. Товарного размера (длина 90 мм) раки достигают на 3-м году выращивания. Во Франции и Швейцарии товарный размер раков 120 мм.

***Pontastacus cubanicus* Birshtein et Winogradow, 1934 — кубанский рак (рис. 122)**

Распространение. Реки Кубань и Сал. Таганрогский залив Азовского моря; Цымлянское, Веселовское, Пролетарское водохранилища; оз. Маныч-Гудило; придунайские озера (озера Катлабух, Ялпуг, Кугурлуй и др.).

Среда обитания. Пресные и солоноватые воды. Встречаются на глубинах до 30, в основном — 2—15 м. Предпочитают участки дна с песчаными, глиняными, песчано-илистыми грунтами. Обитают при температурах 1—28 °С. Оптимальный рост и развитие раков наблюдается при температуре воды 18—23 °С, содержании в воде растворенного кислорода — 5—10 мг-л⁻¹; рН — 7,8—8,5. При концентрации кислорода менее 4 мг-л⁻¹ жизнедеятельность раков нарушается.

Биологическая характеристика. Отличительная особенность — карапакс широкий, грушевидный или яйцевидный. Боковые стороны карапакса покрыты шипиками. Позади цервикальной бороздки имеется один мощный и несколько небольших зубчиков. Эпистома с вершиной ромбовидной формы и без заметных ши-

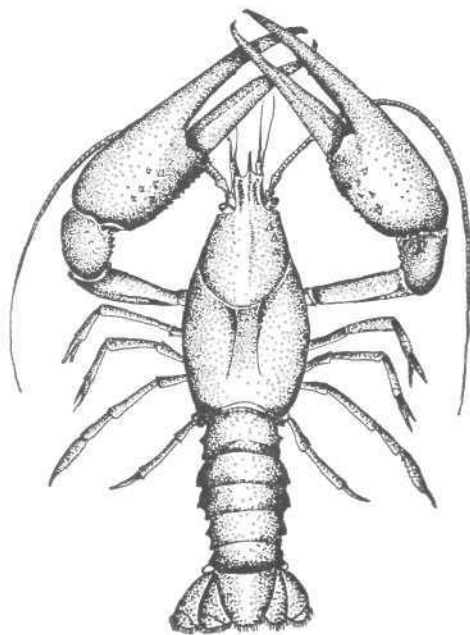


Рис. 122. *Pontastacus cubanicus* Birshtein et Winogradow, 1934 — кубанский рак

пиков на краях. Мероподит третьей пары ногочелюстей с одним мощным острым зубчиком. Максимальная длина самцов 180, самок — 170 мм. Половозрелость у самцов наступает на втором году жизни, у самок — на третьем. Спаривание происходит в октябре — декабре. Средняя величина абсолютной плодовитости 340 яйцеклеток, рабочей — 250. Кубанские раки — всеядные животные, питаются растительной и животной пищей. Суточный рацион потребляемой пищи не превышает 4—5 % общей массы тела. Выклев личинок из икры происходит в мае — июне. Личиночный метаморфоз (до перехода на самостоятельное питание) длится 3—9 сут. Сроки наступления первой линьки личинок I стадии (от момента выклева икры) 4—6, второй линьки — 11—15 сут.

Хозяйственное значение. Вылавливаются в незначительных количествах в Таганрогском заливе Азовского моря, в Цымлянском водохранилище, в оз. Маныч-Гудило, в придунайских озерах. Полупромышленное выращивание раков осуществляется в прудах Ростовской обл. и в Краснодарском крае. Отработан метод заводского получения жизнестойких личинок раков и их подращивание в прудах в монокультуре и в поликультуре с рыбами (буффало, карп, белый толстолобик и др.). Сеголетков и двухлеток раков целесообразно выращивать в рыбоводных прудах, где можно дополнительно получить до 1 ц·га⁻¹ товарных раков (длина 10 см, масса — 30 г) за 1,5—2 года.

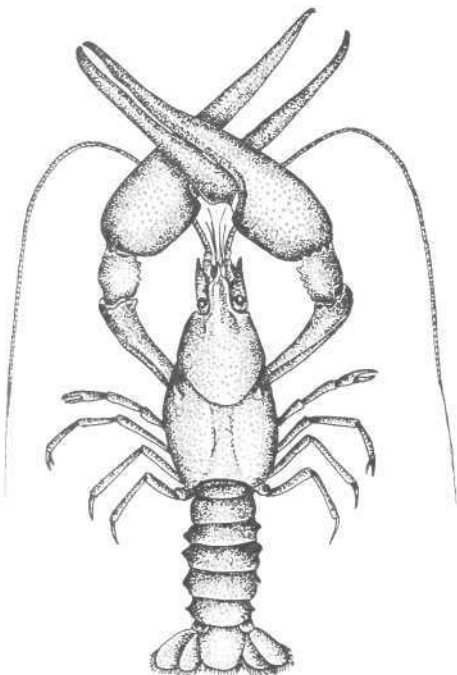


Рис. 123. *Pontastacus eichwaldi* Bott, 1950 — каспийский рак

***Pontastacus eichwaldi* Bott, 1950 — каспийский рак (рис. 123)**

Распространение. Средний и Южный Каспий. Килийская дельта Дуная, оз. Ялпуг, Кугурлуй; Днестровский и Кучурганский лиманы Черного моря.

Среда обитания. Пресные и солоноватые воды. Встречаются на глубинах до 30, в основном — 1—15 м. Предпочитают участки дна с песчаными, песчано-ракушечными, глиняными грунтами. Массовые скопления наблюдаются в местах с повышенной водной растительностью. Обитают при температурах 1—30 °С. Оптимальная температура воды для роста и развития раков 18—24 °С.

Биологическая характеристика. Отличительная особенность — наружный край неподвижного пальца у крупных самцов вогнутый. Головогрудь и бугорко вытянуты и стройны. Бугорки, покрывающие

головогрудный щит, мелкие и густо расположенные. **Максимальная** длина самцов — 200, самок — 190 мм. Раки — всеядные животные, питаются растительной и животной пищей. Половозрелость раков наступает на третьем году жизни при длине тела 75 мм. Спаривание раков происходит при температуре воды 4—5 °С (р-н Северного Каспия) и 9—11 °С (р-н Южного Каспия). Откладка яиц на плеоподы самок происходит при температуре воды 8—14 °С. Средняя величина абсолютной плодовитости 263 яйцеклетки, рабочей — 146 икринок. Выклев личинок из икры наблюдается при температуре воды 21—24 °С, а протекание линек у молоди — при 22—26 °С.

Хозяйственное значение. Вылавливаются в незначительных количествах в Среднем и Южном Каспии, в оз. Ялпуг, Кугурлуй. Экспериментальное выращивание проводится в СССР (район Каспия). Товарного размера раки достигают за 2—2,5 года выращивания.

***Pontastacus eichwaldi bessarabicus* Brodsky, 1967 — белый днестровский рак (рис. 124)**

Распространение. Днестровский и Кучурганский лиманы Черного моря. Акклиматизирован в прудах Киевской обл.

Среда обитания. Солоноватые и пресные воды. Встречаются на глубинах до 20, в основном 1—10 м. Предпочитают участки с песчаными, глиняными, песчано-илистыми грунтами. В мае — июне самки с икрой на плеоподах концентрируются в неглубоких норах на мелководных и хорошо прогреваемых участках, заросших водной растительностью (рдест, валлиснерия, уруть, роголистник, хара, элодея и др.). Обитают при температуре воды 1—28 °С. Оптимальная температура воды для роста и развития раков 18—22 °С, рН — 7,6—8,8.

Биологическая характеристика. Отличительная особенность — карапакс грушевидный, покрытый на боках шишками и выступами; сзади цервикальной бороздки расположены большой зубчик и два меньших. Эпистома с широким тривершинным апикальным выступом, несущим волоски. Мероподит третьей пары ногочелюстей вооружен 8 шипиками, среди которых 5 больших, осталь-

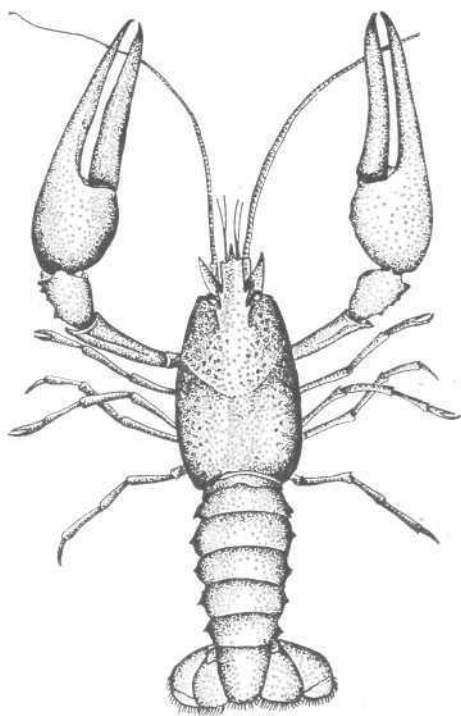


Рис. 124. *Pontastacus eichwaldi bessarabicus* Brodsky, 1967 — белый днестровский рак

ные — меньших размеров. Максимальная длина раков 200 мм. Питаются растительной и животной пищей. Половозрелыми самки становятся на третьем году жизни, самцы — на втором. Спаривание раков происходит в конце февраля — начале марта, откладка икры на плеоподы самок — конец марта — начало апреля. Средняя величина абсолютной плодовитости 514 яйцеклеток, рабочей — 353 икринки. Продолжительность инкубационного периода (время нахождения икры на плеоподах самки) 2 мес. Выклев личинок происходит в конце мая — начале июня. Половозрелые самки и самцы первый раз линяют раздельно, второй — совместно. Расхождение в сроках линьки связано с вынашиванием самками икры на плеоподах. Выживаемость личинок I стадии от икры 40,0—78,3%.

Хозяйственное значение. Вылавливаются в незначительных количествах в Днестровском лимане Черного моря. Экспериментальное культивирование проводится в СССР (Украинская ССР). В СССР разработан метод промышленного выращивания белых днестровских раков. Товарного размера (длина 100 мм) раки достигают в конце второго года выращивания.

***Pontastacus pachypus* (Rathke, 1837) — толстопалый рак (рис. 125)**

Распространение. Прибрежная часть Среднего и Южного Каспия, частично в Днепровско-Бугском лимане.

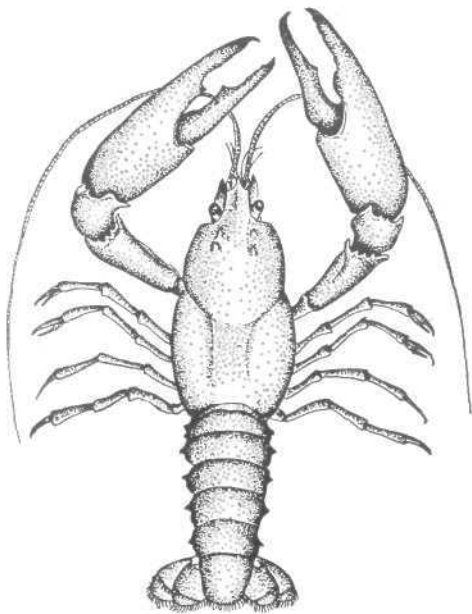


Рис. 125. *Pontastacus pachypus* (Rathke, 1837) — толстопалый рак

Среда обитания. Солоноватые и пресные воды. Встречаются на глубинах до 30 м. Предпочитают участки дна с каменистыми и ракушечными грунтами. Требовательны к содержанию кислорода. При уменьшении в воде (температура 11°C, солености 7—8‰) растворенного кислорода до 2,2 мг·л⁻¹ наблюдается гибель раков. Переносят широкие диапазоны температур воды (до 30°C). Оптимальная температура, при которой происходит выклев личинок из икры, 19—24°C.

Биологическая характеристика. Отличительная особенность — головогрудный щит усеян с боков мелкими гранулами. На внутреннем крае неподвижного пальца клешней ясно выраженная выемка, ограниченная примитивными коническими бугорками. Пальцы клешней не смыка-

ются. Задне-наружный угол приусиковой чешуйки без **острого шипика**. Максимальная длина самцов 120, самок — 100 мм. Половая зрелость наступает при длине 51—60 мм. Средняя величина абсолютной плодовитости 55 яйцеклеток, рабочей — 30 икринок. Клешни раков составляют 50—60 % общей массы тела.

Хозяйственное значение. Вылавливаются в незначительных количествах в прибрежных районах Среднего и Южного Каспия. Экспериментальное выращивание производится в СССР с целью отработки биологических и биотехнических основ культивирования ракообразных в солоноватых водах (до 10 ‰).

***Austropotomobius* (*Atlantastacus*) *pallipes*
Lereboulett, 1858 — белоногий рак (рис. 126)**

Распространение. Внутренние водоемы Ирландии, Англии, Франции, Швейцарии.

Среда обитания. Пресные воды. Встречаются в проточных водоемах с насыщенным содержанием кальция. Нижний порог кальция ($2,8 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$) в воде сдерживает поселение раков в реках, озерах, ручьях.

Биологическая характеристика. Отличительная особенность — карапакс гладкий с 4—6 хорошо развитыми острыми шипами сзади цервикальной бороздки. Ростральных зубчиков нет. Эпистома с каждого бока с 1—2 зубчиками. Мероподит третьей пары ногочелюстей имеет 3—7 шипов. Белоногие раки — дневные животные, питающиеся растительной и животной пищей. Максимальная длина раков ПО мм. Среди крупных особей преобладают самцы. Половая зрелость у раков, живущих во внутренних водоемах Ирландии, наступает на третьем году жизни при длине 60 мм. Темп роста раков незначителен. Длина тела двухлетних особей 41—60, трехлетних — 71—80, четырехлетних — 81—90 мм.

Хозяйственное значение. Вылавливаются в незначительных количествах в водоемах Ирландии. Экспериментальное культивирование проводится во Франции, Ирландии, Англии. Работы находятся на начальных стадиях и в основном сосредоточены на изучении биологических и биотехнических характеристик белоногих раков.

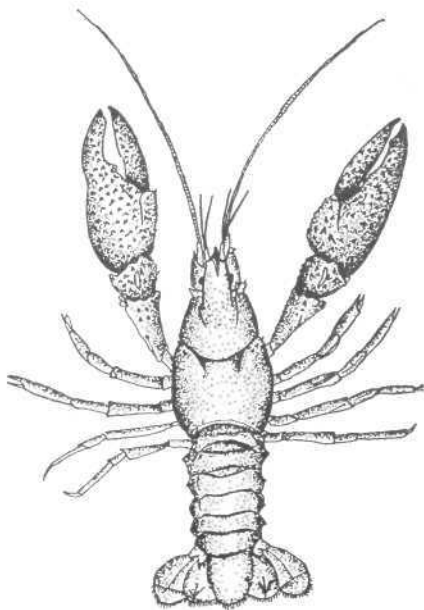


Рис. 126. *Austropotomobius* (*Atlantastacus*) *pallipes* Lereboulett, 1858 — белоногий рак

***Pacifastacus leniusculus* (Dana), 1852 —
сигнальный рак (рис. 127)**

Распространение. Северо-западная часть Тихоокеанского побережья США. Акклиматизирован в Европе: Швеция, Финляндия, Австрия, Польша, ГДР, ФРГ, СССР (Литва).

Среда обитания. Пресные воды. Распространяются в реках, озерах на глубинах до 60, в основном 18—20 м. Предпочитают места с чистой и холодной водой, и с гравийными или каменистыми грунтами. Обнаружены в зонах, заросших водной растительностью. Приспосабливаются также к жизни в теплых, хорошо прогреваемых водах. Сигнальный рак эвритермен; на рисовых полях США он обитает при температуре воды 10—21 °С и выше, а в водоемах Швеции и Литовской ССР — от 4 до 16 °С и выше. Оптимальные температуры воды для роста и развития раков 13—16 °С. При температуре воды выше 22 °С наблюдается нарушение жизнедеятельности раков.

Биологическая характеристика. Отличительная особенность — карапакс гладкий с небольшими ямочками с боков. Ротрум желобоподобный, глубокий, с толстыми краями, загнутыми вверх. Скафоцерит на внешнем крае несет один мощный и один острый зубчики. Клешни широкие с выемкой на внутреннем зазубренном крае и с небольшими

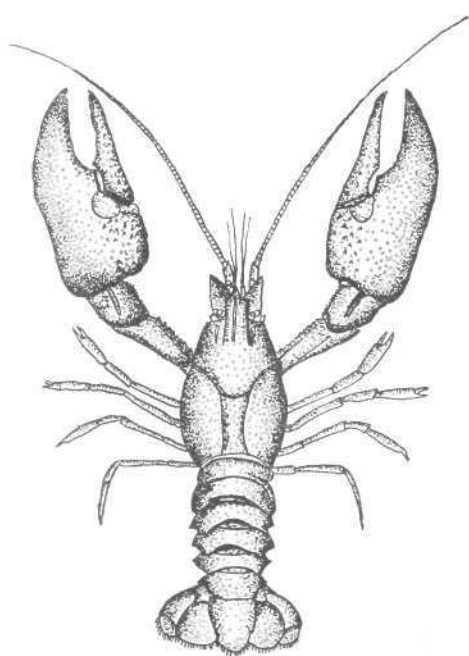


Рис. 127. *Pacifastacus leniusculus* (Dana), 1852 — сигнальный рак

выступами. Эпистома с боков несет четыре небольших шипика. Мероподит четвертой пары ногочелюстей имеет один большой мощный и до десяти мелких шипиков. Максимальная длина раков 150 мм. Сигнальные раки ведут в основном ночной образ жизни. Питаются растительной и животной пищей. Половозрелость у самок наступает на третьем году жизни, у самцов — на втором. Средняя плодовитость 200—250 яиц. Длительность инкубационного периода 3—4 мес. Темпы роста раков тесно связаны с условиями их обитания. В водоемах Швеции за первый год жизни раки достигают 30—50, второй — 60—90, третий — 90—100 мм. В реках и озерах Франции раки за первый год вырастают до 80 мм, а на втором году жизни дорастают до товарного размера (100—120 мм). Сигнальный рак резистентен к рачьей чуме, но является носителем грибка *Aphanomyces astaci* и возбудителем чумы;

его разведение и акклиматизация должны проводиться в тщательно подобранных изолированных водоемах.

Хозяйственное значение. Вылавливаются в незначительных количествах в США, Швеции, Финляндии. В промышленных масштабах раков выращивают на рисовых полях в США (штат Орегон), в хозяйствах Швеции, Финляндии, Франции. Товарных размеров (15—20 г) достигают за 7 мес. В Швеции длина раков составляет 90—100 мм (товарный размер) к концу второго года выращивания. Начиная с 1972 г. в специально подобранных водоемах Литовской ССР проводится акклиматизация сигнальных раков, которые хорошо расселились и размножились. В водах Литвы раки растут быстрее, чем в Швеции.

***Procambarus clarkii* (Girard, 1852) — американский красный болотный рак (рис. 128)**

Распространение. Внутренние водоемы Северной Америки.

Среда обитания. Пресные и солоноватые воды. Встречаются на глубинах до 5 м. Предпочитают участки с глиняными, глиняно-иловыми грунтами. Раки живут в норах глубиной 0,7—1,0 м. Адаптированы к пересыханию водоемов. При температуре 32 °С раки зарываются в грунт. Оптимальная температура для роста и развития раков 21—29 °С, а при 13 °С — рост замедляется и наблюдается нарушение жизненных процессов.

Биологическая характеристика. Жизненный цикл раков короткий — всего один год. Максимальная длина до 90 мм. Красные болотные раки — всеядные животные, однако долгое время могут питаться растительными кормами. Половозрелость у раков наступает в 6 мес. Спаривание происходит в октябре — ноябре. Плодовитость самок 100—600 икринок. Длительность инкубационного периода 14—21 сут. Личиночный метаморфоз (до перехода на самостоятельное питание) длится 4—5 сут.

Хозяйственное значение. Выращиваются в промышленных масштабах в США (штат Луизиана), на юге Испании (Сельвия), на рисовых полях и в прудах. Товарных размеров (10—15 г) американские раки достигают

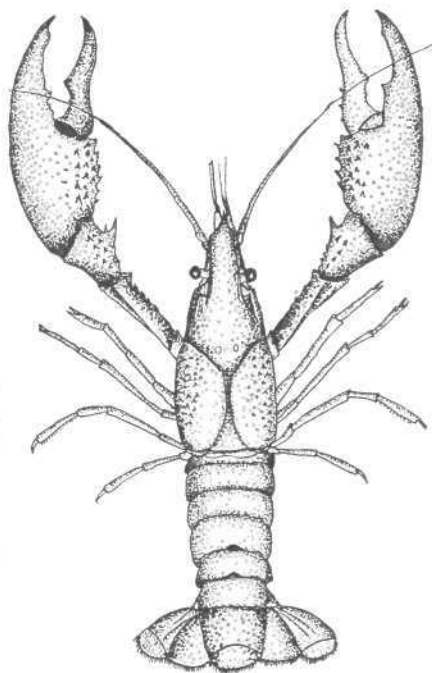


Рис. 128 *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) — американский красный болотный рак

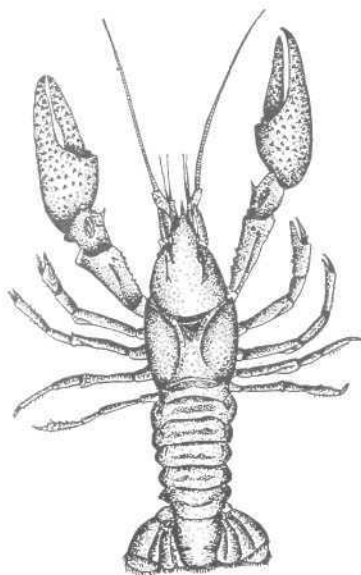


Рис. 129. *Orconectes limosus* Rafinesque, 1817 (= *Cambarus affinis*) — американский рак

за 5—6 мес выращивания. Продуктивность прудов составляет 450—570, участков рисовых полей — 400—700 кг·га⁻¹ раков.

Orconectes limosus Rafinesque, 1817 —
(= *Cambarus affinis*)
—американский рак (рис, 129)

Распространение. Восточное побережье США (от штата Мэн до Вашингтона), водоемы штата Вирджиния. Аклиматизирован в Европу, где широко распространен в Польше и во Франции.

Среда обитания. Пресные воды. Встречаются в водоемах с медленными течениями воды. Предпочитают участки дна с илистыми грунтами. Переносят широкие колебания температуры воды (до 24—25 °С). Очень чувствительны к недостаткам растворенного в воде кислорода.

Биологическая характеристика. Отличительная особенность — замыкательные крылья есть только на третьей или четвертой паре ходильных ног, или на обоих парах. Максимальная длина раков ПО мм. Половозрелость у раков наступает на втором году жизни при длине тела 51—60 мм. Средняя плодовитость самок 200—250, у более крупных особей (81—90 мм) — 350 яиц. Темп роста незначителен. В двухлетнем возрасте длина раков не превышает 60 мм.

Хозяйственное значение. Вылавливаются в незначительных количествах в США. Периодический отлов раков производится во Франции и Польше. Качество пищевой продукции (вареное мясо) не столь высокое. Товарного размера (длина 90 мм и масса 25 г) раки достигают на 3—4 году выращивания.

* * *

Современному развитию мировой аквакультуры беспозвоночных способствовали комплексные исследования экологии, биологии, биотехнологии устриц, мидий, гребешков, креветок, раков и многих других гидробионтов. Массовое их выращивание основывается на многовековом опыте, национальных традициях, высокой культуре труда, научных и технических достижениях.

В настоящее время в СССР начато создание промышленных хозяйств по выращиванию моллюсков, образуются кооперативы. Выращены первые партии товарных мидий и гребешков. Однако работы по культивированию раков пока не вышли за рамки полупромышленного выращивания, а по культивированию креветок находятся на стадии

эксперимента. Развитие научно-исследовательских работ сдерживается недостаточностью экспериментальных баз, их слабой технической оснащенностью. Изученность отдельных биологических характеристик культивируемых беспозвоночных еще недостаточна. Недостаточно полно исследованы болезни, паразиты моллюсков и ракообразных, малочисленны морфологические, физиологические и генетико-селекционные разработки. Ощущается нехватка специальных кормов, сбалансированных по витаминным и минеральным добавкам, для десятиногих ракообразных.

Выращивание беспозвоночных в СССР перспективно. Для успешного его проведения требуются глубокие знания экологии и биологии культивируемых организмов. Поэтому в дальнейшем предполагается показать биологические и биотехнические характеристики культивируемых клемов, жемчужниц, гастропод, лангустов, омаров, крабов, олигохет, полихет, иглокожих и низших ракообразных, рассмотреть их хозяйственное использование.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Авдеев Г. В.* Три новых вида комменсальных копепод рода *Herrmannella* Canu (Cyclopoidea, Sabelliphilidae) от *Bivalvia* в зал. Петра Великого.— Владивосток: Изв. ТИНРО.— 1975.— Т. 98.— С. 222—232.
2. *А. с. 1124902 СССР, МКИ АО1К 61/00.* Способ выращивания мидий / Супрунович А. В., Заграничный С. В., Переладов М. В., Стоценко А. А., Иванов В. Н.— Оpubл. 20.11.84, Бюл. № 43.
3. *Бардач Дж., Рутер Дж., Макларни У.* Аквакультура: Разведение и выращивание пресноводных и морских организмов.— М.: Пищ. пром-сть.— 1978.— 291 с.
4. *Белогрудое Е. А.* О характере оседания и особенностях роста личинок морского гребешка на различных субстратах // Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии.— Владивосток: ТИНРО, 1973.— Вып. 4.— С. 87—90.
5. *Белогрудое Е. А.* Биологические основы культивирования приморского гребешка *Ratunopecten yessoensis* (Jay) (Mollusca, Bivalvia) в заливе Посыета (Японское море): Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981.— 23 с.
6. *Белогрудое Е. А.* Культивирование // Приморский гребешок.— Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986.— С. 201—208.
7. *Белогрудое Е. А.* Биология и культивирование приморского гребешка // Культивирование тихоокеанских беспозвоночных и водорослей.— М.: Агропромиздат, 1987.— С. 66—71.
8. *Безр Т. Л.* Влияние хищничества морской звезды на популяцию промыслового моллюска мидии в Кандаляшском заливе Белого моря: Тез. докл. IX сессии Ученого совета по проблеме «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера».— Петрозаводск, 1974.— С. 243—245.
9. *Бириштейн Я. А., Виноградов Л. Г.* Пресноводные Decapoda СССР и их географическое распространение // Зоол. журн.— 1934.— 13, № 1.— С. 39—70.
10. *Бошко Е. Г., Пашкевичуте А. С.* Новый вид семейства Aelosomatidae (Oligochaeta) из жаберной полости речных раков водоемов Украины // Вестн. зоологии.— 1975.— № 6.— С. 75—77.
11. *Брегман Ю. Э.* Популяционно-генетическая структура двустворчатого моллюска *Ratunopecten yessoensis* Jay // Изв. ТИНРО.— 1979.— 103.— С. 66—78.
12. *Брегман Ю. Э.* Биология и культивирование гребешка *Chlamys farreri nipponensis* // Биология шельфовых зон Мирового океана: Тез. докл. II всесоюз. конф. по морской биологии (Владивосток, сент. 1982 г.).— Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982.— Ч. 3.— С. 58—60.
13. *Брегман Ю. Э.* Методология конхокультуры // Культивирование тихоокеанских беспозвоночных и водорослей.— М.: Агропромиздат, 1987.— С. 61—63.
14. *Брегман Ю. Э., Калашиков В. З.* Состояние, проблемы и перспективы культивирования моллюсков в Приморье: Тез. докл. IV Всесоюз. совещ. по науч.-техн. пробл. мариккультуры (Владивосток, 27 сент.— 1 окт. 1983 г.).— Владивосток: ТИНРО, 1983.— С. 144—145.
15. *Брегман Ю. Э., Белогрудое Е. А., Раков В. А., Шепель Н. А.* Культивирование двустворчатых моллюсков // Культивирование тихоокеанских беспозвоночных и водорослей.— М.: Агропромиздат, 1987.— С. 55—61.
16. *Бродский С. Я.* О причинах снижения улова речного рака и задачах дальнейшего

развития его запасов // Материалы совещ. по воспроизводству запасов речных раков.— Вильнюс, 1963.— С. 19—37.

17. Бродский С. Я., Клименко И. П., Супрунович А. В. Использование природных концентраций личинок длиннопалого рака для заводского разведения // Межведомств. конф. по пробл. комплекс. использ. водных ресурсов и охране природы нижнего Днепра и Днепроовско-Бугского лимана : Тез. докл.— Херсон, 1973.— С. 51.
18. Бродский С. Я. Речные раки (Crustacea, Astacidae) Советского Союза. Сообщ. 5. Происхождение основных ареалов современных западнопалеарктических видов сем. Astacidae // Вест. зоологии.— 1977.— № 3.— С. 48—53.
19. Бродский С. Я. Річкові раки.— К.: Наук. думка, 1981.— 212 с. (Фауна України : В 40.; Т. 26, вип. 3).
20. Брушко З. К. Половый цикл самцов длиннопалого рака в Топарском и Карагандинском водохранилищах // Гидробиол. журн.— 1977.— 13, № 2.— С. 77—83.
21. Брыков В. А. Демография, рост и продуктивность мидии съедобной *Mytilus edulis* в процессе выращивания : Тез. докл. IV Всесоюз. конф. по промысл. беспозвоночным (Севастополь, апр. 1986 г.).— М.: ВНИРО, 1986.— Ч. 2.— С. 189—190.
22. Буруковский Р. Н. Определитель креветок, langустов и омаров.— М.: Пищ. пром-сть, 1974.— 126 с.
23. Буяновский А. И. Рост мидии *Mytilus edulis* в садках Авачинской губы : Тез. докл. IV Всесоюз. конф. по промысловым беспозвоночным (Севастополь, апрель 1986).— М.: ВНИРО, 1986.— Ч. 2.— С. 193—194.
24. Викторовская Г. И., Евдокимов В. В. Экспериментальная регуляция гаметогенеза приморского гребешка // Биология и культивирование моллюсков (Сб. науч. тр. ВНИРО).— М., 1987.— С. 3—10.
25. Виноградов А. К. Как пополнить кладовые Нептуна.— 2-е изд., перераб. и доп.— М.: Агропромиздат, 1987.— 191 с.
26. Виноградов Л. Г. Определитель креветок, раков и крабов Дальнего Востока // Изв. ТИНРО.— 1950.— Т. 33.— С. 181—350.
27. Волков Ю. П., Гочаков В. М., Кубанина В. Н., Левин В. С. Экспериментальное исследование роста приморского гребешка на различающихся по биономическим условиям донных участках залива Посыета // Биология шельфовых зон Мирового океана : Тез. докл. Второй Всесоюз. конф. по морской биологии (Владивосток, сент. 1982 г.).— Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1982.— Ч. 3.— С. 64—65.
28. Воронин В. Н. Фарфоровая болезнь речного рака *Astacus astacus* // Материалы Всесоюз. совещ. по болезням и паразитам рыб и водных беспозвоночных.— Л., 1968.— С. 25—26.
29. Габаев Д. Д. Закономерности оседания на коллекторы некоторых беспозвоночных в заливе Посыета // Биология шельфовых зон Мирового океана : Тез. докл. Второй всесоюз. конф. по морской биологии (Владивосток, сент. 1982 г.).— Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1982.— Ч. 3.— С. 65—66.
30. Габаев Д. Д., Поликарпова Г. В. Об оптимальных режимах транспортировки разновозрастных групп приморского гребешка : Тез. докл. IV Всесоюз. совещ. по науч.-техн. проб. марикультуры (Владивосток, 27 сент.— 1 окт. 1983 г.).— Владивосток : ТИНРО, 1983.— С. 148—149.
31. Герасимов С. Л. Особенности поражения дальневосточной мидии Грея различными перфораторами // Биология мидии Грея.— М.: Наука,— 1983.— С. 123—129.
32. Гольберггне М. М. Динамика содержания липидов в гепатопанкреасе речных раков // Материалы XIV конф. по изуч. внутренних водоемов Прибалтики (Лимнология).— Рига, 1968.— 2, № 2.— С. 20—23.
33. Грапмане Л. К., Кайре Л. Д. Инфекционные заболевания раков *Astacus astacus* в озерах и реках Латвийской ССР // Там же.— Рига, 1968.— Т. 2, ч. 2.— С. 24—26.
34. Грибанова Г. Б. Разведение и промысел речных раков в СССР.— М., 1974.— 18 с.— (Обзор. информ. / ЦНИИТЭИРХ. Сер. 8. Рыбохоз. использ. внутр. водоемов. Вып. 7).
35. Губанов В. В. Болезни культивируемых моллюсков.— М., 1987.— 41 с.— (Обзор. информ. / ЦНИИТЭИРХ. Сер. Марикультура.— Вып. 1).
36. Гуйда Г. М. Формирование дефинитивной ракуши у приморского гребешка // Биология шельфовых зон Мирового океана : Тез. докл. Второй всесоюз. конф.

- по морской биологии (Владивосток, сент. 1982 г.).— Владивосток : ДВНЦ АН СССР,— 1982.— Ч. 3.— С. 69—70.
37. Дзюба С. М. Гаметогенез у некоторых морских двустворчатых моллюсков // Моллюски. Пути, методы и итоги их изучения.— Л.: Наука, 1971.— С. 51—52.
 38. Дзюба С. М. Половая система и гаметогенез // Приморский гребешок.— Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1986.— С. 118—130.
 39. Догель В. А. Зоология беспозвоночных / Под ред. Ю. И. Полянского.— 7-е изд., перераб. и доп.— М.: Высш. шк., 1981.— 606 с.
 40. Дроздов А. Л., Заварзина Е. Г., Куликова В. А. Эмбриональное и личиночное развитие мидии Грея // Биология мидии Грея.— М.: Наука, 1983.— С. 35—41.
 41. Дубина В. Р., Давыборщ С. Ч., Губанов В. В. Методические указания по санитарно-микробиологическому контролю черноморских мидий и устриц в порядке производственного испытания.— М.: ВНИРО.— 1983.— 26 с.
 42. Евсеев Г. А. Внутренние органы // Приморский гребешок.— Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1986.— С. 22—35.
 43. Ефимкин А. Я., Микулич Л. В. Культивирование промысловых ракообразных (Травяная креветка) // Культивирование тихоокеанских беспозвоночных и водорослей.— М.: Агропромиздат, 1987.— С. 91—100.
 44. Жадан П. М., Семеньков П. Г. Исследование функции абдоминального органа приморского гребешка *Paninopecten yessoensis* // Докл. АН СССР.— 1982.— 262, № 1.— С. 248—251.
 45. Жадан П. М., Семеньков П. Г., Чекмасова Н. Н. Органы чувств // Приморский гребешок.— Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1986.— С. 48—61.
 46. Залогин Б. С. Океан человеку.— М.: Мысль, 1982.— 206 с.
 47. Захваткина К. А. Личинки двустворчатых моллюсков — *Bivalvia* // Определитель фауны Черного и Азовского морей.— Киев : Наук. думка, 1972.— Т. 3.— С. 250—270.
 48. Зенкевич Л. А., Коробкина Г., Михайлов С., Штейман Р. Дары моря.— М.: Экономика.— 1968.— 215 с.
 49. Золотарев В. Н. Определение возраста и темпов роста мидий Граяна *Grenomytilus grayanus* (Dunker) по структуре раковин // Доклады АН СССР.— 1974.— 216, № 5.— С. 1195—1197.
 50. Золотницкий А. П., Вижевский В. И. Рост и продукция мидий Керченского пролива // Биология и культивирование моллюсков (Сб. науч., тр. ВНИРО).— М., 1987.— С. 80—87.
 51. Иванов А. В. ПрОхМысльвые водные беспозвоночные.— М.: Сов. наука, 1955.— 352 с.
 52. Иванов А. В. Морфология мидии Грея // Биология мидии Грея.— М.: Наука, 1983.— С. 7—15.
 53. Иванов А. В., Стрелков А. А. Промысловые беспозвоночные дальневосточных морей : Описание строения и атлас анатомии.— Владивосток, 1949.— 101 с.
 54. Иванов А. И. Предварительные результаты работ по культурному выращиванию мидий (*Mytilus galloprovincialis*) в Керченском заливе и некоторых районах Черного моря // Океанология.— 1971.— Вып. 5.— С. 889—898.
 55. Иванов А. И., Кракатица Т. Ф. Перспективы разведения промысловых моллюсков в Черном море // Биология морских моллюсков и иглокожих.— Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1974.— С. 58—60.
 56. Иванов А. И., Руденко В. И. Интенсивность питания рапаны в зависимости от размеров тела и сезонов года // Тр. АзЧерНИРО.— 1969.— Вып. 26.— С. 167—172.
 57. Иванов В. Н., Булатов К. В. Предварительные результаты по выращиванию мидий у южного берега Крыма : Тез. докл. IV Всесоюз. конф. по промысловым беспозвоночным (Севастополь, апр. 1986 г.).— М., 1986.— Ч. 2.— С. 228—229.
 58. Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных. Членистоногие.— М.: Наука, 1979.— 224 с.
 59. Иофф Н. А. Курс эмбриологии беспозвоночных.— М.: Высш. шк., 1962.— 263 с.
 60. Калашиников В. З. Динамика плотности одновозрастных популяций приморского гребешка на донных плантациях в заливе Посыета // Биология шельфовых зон Мирового океана: Тез. докл. Второй всесоюз. конф. по морской биологии (Владивосток, сент. 1982 г.).— Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1982.— Ч. 3.— С. 75—76.

61. *Кандюк Р. П. и др.* Биохимическая характеристика беспозвоночных северо-западного шельфа Черного моря / Р. П. Кандюк, И. А. Степанюк, Т. А. Петкевич, Л. В. Анцулова, В. И. Лисовская, В. К. Головенко, Н. З. Еремина, В. П. Полудина.— Киев : Наук. думка, 1979.— 177 с.
62. *Каревич А. Ф., Михайлов Б. Н.* Солевые и температурные требования тихоокеанской креветки (*Pandalus latirostris* Rathbun) // Тр. ВНИРО—1964— Т. 55.— С. 185—191.
63. *Касьянов В. Л., Кунин А. Ф., Медведева Л. А., Яковлев Ю. М.* Сроки размножения и состояния гонад в нерестовый период у массовых видов двусторчатых моллюсков и иглокожих залива Восток Японского моря // Биол. исследования залива Восток.— Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1976.— С. 156—167.
64. *Касьянов В. Л., Медведева Л. А., Яковлев С. Н., Яковлев Ю. М.* Размножение иглокожих и двусторчатых моллюсков.— М.: Наука.— 1980.— 205 с.
65. *Касьянов В. Л.* Развитие // Приморский гребешок.— Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1986.— С. 131—143.
66. *Кизеветтер И. В.* Биохимия сырья водного происхождения.— М.: Пищ. пром-сть, 1973.— 424 с.
67. *Кобякова З. И., Долгопольская М. А.* Отряд десятиногие — Decapoda // Определитель фауны Черного и Азовского морей.— Киев : Наук. думка, 1969.— С. 270—306.
68. *Козн Р. К., Пудовкин А. И.* О видовой принадлежности съедобной мидии, обитающей в приазиатской части Тихого океана // Биология моря.— Владивосток, 1988.— № 5.— С. 70—71.
69. *Краснов Е. В., Есеев Г. А., Татарников А. А. и др.* Морские организмы в жизни древнего человека // Биология моря.— Владивосток, 1977.— № 1.— С. 81—90.
70. *Красота Л. Л.* О зависимости процесса фильтрации воды черноморскими мидиями от экологических факторов среды : Тез. докл. IV Всесоюз. конф. по промысл. беспозвон. (Севастополь, апр. 1986 г.).— М., 1986.— Ч. 2.— С. 241—242.
71. *Кракавица Т. Ф.* Рост черноморских устриц *Ostrea taurica* Кгун. в садках опытного устричного хозяйства : Тр. АзЧерНИРО.— 1968.— Вып. 27.— С. 112—120.
72. *Кракавица Т. Ф.* Биология черноморской устрицы *Ostrea edulis* L. в связи с вопросами ее воспроизводства.— Киев : Наук. думка, 1976.— 79 с.
73. *Кракавица Т. Ф.* Сокращение ареала и уменьшение численности устриц в Егорлыцком заливе // Моллюски, основные результаты их изучения.— Л.: Наука, 1979.— № 6.— С. 112—114.
74. *Крук Л. С.* Некоторые данные о питании мидии Керченского пролива : Тез. докл. IV Всесоюз. совещ. по науч.-техн. пробл. марикультуры.— Владивосток : ТИРО, 1983.— С. 100—105.
75. *Крук Л. С.* Исследование скорости фильтрации черноморской мидии (*Mytilus galloprovincialis*) в зависимости от концентрации пищи, массы тела и температуры воды : Тез. докл. IV Всесоюз. конф. по промысл. беспозвоночным (Севастополь, апр. 1986 г.) — М., 1986.— Ч. 2.— С. 244—245.
76. *Кудинский О. Ю., Мартынова Н. В., Столетова Т. В.* Выращивание мидий в современных условиях северо-западной части Черного моря // Биологические основы аквакультуры в морях европейской части СССР.— М.: Наука, 1985.— С. 169—180.
77. *Кулаковский Э. Е., Кунин Б. Л., Львова Т. Г., Саратова О. Л.* Мидии как объект марикультуры Белого моря // Биологические основы аквакультуры в морях европейской части СССР.— М.: Наука, 1985.— С. 161—169.
78. *Куликова В. А., Переладов М. В.* Методические рекомендации по сбору, идентификации и количественному учету личинок средиземноморской мидии.— М.: ВНИРО, 1984.— С. 3—11.
79. *Куренков И. И.* К биологии дальневосточных пресноводных креветок : Тр. Амур. ихтиол. экспедиции.— 1950.— Т. 1.— С. 379—390.
80. *Курочкин Ю. В., Цимбалюк Е. М., Рыбаков А. В.* Паразиты и болезни // Приморский гребешок.— Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1986.— С. 174—182.
81. *Кутищев А. А.* Характер воздействия хищных морских звезд на поселения мидии Грея // Биология мидии Грея.— М.: Наука, 1983.— С. 119—122.
82. *Лавровская Н. Ф.* Взаимосвязь морских аквакультур с промыслом.— М., 1976.— 32 с.— (Обзор. информ. / ЦНИИТЭИРХ, Сер. 1.— Вып. 5).

53. Левин В. С., Калашиников В. З. Хищники // Приморский гребешок.— Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1986.— С. 183—189.
54. Лиферов В. И. Инструкция по искусственному получению личинок длиннопалых раков заводским методом в устройствах: (Инструкция) / КрасНИИРХ.— Краснодар : Краев. изд-во.— 1976.— С. 3—17.
55. Львов С. М., Вышковорцев Д. И. Рост гребешка приморского в шарнирных суперсадах : Тез. докл. IV Всесоюз. совещ. по науч.-техн. пробл. марикультуры (Владивосток, 27 сент.—1 окт. 1983 г.).— Владивосток : ТИНРО, 1983.— С. 182—183.
56. Мажилис Л. А. О зараженности широкопалых раков бранхиобделлами и мерах борьбы с ними : Тр. АН ЛитССР. Сер. В.—1973.— Т. 3(63).— С. 107—113.
57. Мажилис А. А. Эмбриональное развитие широкопалого рака // Биология речных раков водоемов Литвы.— Вильнюс : Мокслас, 1979.— С. 28—40.
58. Мажилис А. А., Григалис А. И. О заболеваемости широкопалого рака в некоторых озерах Литвы // Там же.— С. 121—127.
59. Макарова Л. Г. О скорости энергообмена и фильтрации у приморского гребешка *Ratinorosten yessoensis* (Jay) : Тез. докл. IV Всесоюз. совещ. по науч.-техн. пробл. марикультуры (Владивосток, 27 сент.—1 окт. 1983 г.).— Владивосток : ТИНРО, 1983.— С. 183—184.
60. Макарова Л. Г. О связи скорости фильтрации и питания с массой тела у приморского гребешка как объекта марикультуры : Тез. докл. IV Всесоюз. конф. по промысловым беспозвоночным (Севастополь, апр. 1986 г.).— М., 1986.— Ч. 2.— С. 256—257.
61. Макарова Л. Г., Брегман Ю. Э., Гуйда Г. М., Викторовская Г. И. // Биология и культивирование моллюсков (Сб. научн. тр. ВНИРО).— М. : ВНИРО, 1987.— С. 11—24.
62. Марковская Е. Б. К биологии мидии залива Петра Великого.— Владивосток : Изв. ТИНРО, 1952.— Т. 37.— С. 163—173.
63. Мартинсен Г. В. Мировые уловы рыбы и нерыбных объектов (обзор в цифрах).— М. : ЦНИИТЭИРХ, 1972.— 74 с.
64. Мачкевский В. К. Биология и экология трематоды *Proctoeces maculatus*— паразита черноморских мидий: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— М., 1984.— 24 с.
65. Мачкевский В. К., Парухин А. М. О биологии трематод семейства *Fellodistomatidae*, паразитирующих у черноморских мидий // Паразитология.— 1981.— Т. 15, вып. 2.— С. 181—185.
66. Микулич Л. В. Суточный ритм питания травяной креветки *Pandalus kessleri* (Decapoda, Pandalidae) // Зоол. журн.— 1982.— 61, № 6.— С. 861—866.
67. Микулич Л. В. Питание // Приморский гребешок.— Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1986.— С. 95—99.
68. Микулич Л. В., Цихон-Луканина Е. А. Состав пищи приморского гребешка // Океанология.— 1981.— 21, вып. 5.— С. 894—897.
69. Милл П. Х. Морские хозяйства в прибрежных водах.— М.: Пищ. пром-сть, 1978.— 198 с.
70. Мингазутдинов А. И. Гидробиологические сооружения для хозяйств марикультуры: (Обзор существующих конструкций).— Владивосток, 1983.— 31 с.
71. Моисеев П. А. Марикультура в Японии // Биология моря.— Владивосток, 1977.— № 3.— С. 86—95.
72. Моллюски Белого моря // Определитель по фауне СССР.— М., Наука, 1987.— Вып. 151.— 328 с.
73. Монин В. Л. О температурной стимуляции нереста черноморской устрицы *Ostrea edulis* L. // Эколого-физиологические основы аквакультуры на Черном море.— М., 1981.— С. 106—112.
74. Монин В. Л. К вопросу о перспективах развития устрицеводства в Черном море // Биология и культивирование моллюсков (Сб. науч. тр. ВНИРО).— М., 1987.— С. 33—39.
75. Монин В. Л., Монина О. В., Хребтова Т. В. Личиночное развитие некоторых двустворчатых моллюсков Черного моря // Моллюски: результаты и перспективы их исследований: Автореф. докл. Восьмого всесоюз. совещ. по изучению моллюсков (Ленинград, апр. 1987 г.).— Л.: Наука, 1987.— С. 353—355.
76. Мосолов В. В. О заболеваниях речных раков в некоторых водоемах Казахстана

- на // Материалы Всесоюз. науч. конф. по использ. промысл. беспозвоноч. на пищ., кормовые и техн. цели (Одесса, 1977 г.).— М.: ЦНИИТЭИРХ, 1977— С. 49—50.
107. Мясников В. Г. Некоторые черты экологии морских гребешков рода *Chlamys* (*Bivalvia Pectinidae*) в дальневосточных морях: Тез. докл. IV Всесоюз. конф. по промысл. беспозвоночным (Севастополь, апрель 1986).— М., 1986а— Ч. 2.— С. 265—266.
 108. Мясников В. Г. Промысел и обработка // Приморский гребешок.— Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1986б.— С. 212—219.
 109. Никитин В. Н. Устрицы Черного моря и их промысловое значение // Рыб. хоз-во.— 1940.— № 10.— С. 15—16.
 - ПО. Никитин Б. П. Нерыбные пищевые продукты // Справочник товароведя продовольственных товаров.— М.: Экономика, 1969.— С. 145—160.
 111. Овсянникова И. И. Размножение усоногого рака *Solidobalanus hesperius* в заливе Посыета // Биология шельфовых зон Мирового океана: Тез. докл. Второй всесоюз. конф. по морской биологии (Владивосток, сент. 1982).— Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982.— Ч. 3.— С. 80—81.
 112. Овсянникова И. И., Орлова Т. Ю., Вышковцев Д. И. Пищевые конкурентные взаимоотношения приморского гребешка и усоногих раков, поселяющихся на его створках: Тез. докл. IV Всесоюз. совещ. по науч.-техн. пробл. марикультуры (Владивосток, 27 сент.— 1 окт. 1983 г.).— Владивосток: ТИНРО, 1983.— С. 189—190.
 - ИЗ. Патин С. А. Развитие мировой марикультуры // Рыб. хоз-во.— 1984.— № 1— С. 22—25.
 114. Пельтихина Т. С. Культивирование мидий в Баренцевом море // Биология и культивирование моллюсков (Сб. науч. тр. ВНИРО).— М., 1987.— С. 60—67.
 115. Переладов М. В., Сидоров К. С. Эксперименты по выращиванию мидий на Камандорских островах: Тез. докл. IV Всесоюз. конф. по промысл. беспозвоноч. (Севастополь, апр. 1986).— М., 1986.— Ч. 2.— С. 272—273.
 116. Полянский Ю. И. Большой практикум по зоологии беспозвоночных / А. В. Иванов, Ю. И. Полянский, А. А. Стрелков.— М., 1985.— Ч. 3.— 390 с.
 117. Понуровский С. К. Рост гребешка Свифта в заливе Восток Японского моря // Материалы Всесоюз. науч. конф. по использ. промысловых беспозвоноч. на пищ., кормовые и техн. цели (Одесса, 1977).— М.: ЦНИИТЭИРХ, 1977.— С. 74—75.
 118. Понуровский С. К. Гребешок Свифта как возможный объект разведения // Биология шельфовых зон Мирового океана: Тез. докл. Второй Всесоюз. конф. по морской биологии (Владивосток, сент. 1982 г.).— Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982.— Ч. 3.— С. 82—84.
 119. Приморский гребешок // Институт биологии моря.— Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986.— 244 с.
 120. Проссер Л., Браун Ф. Сравнительная физиология животных.— М.: Мир, 1967.— 766 с.
 121. Пученкова С. Г., Губанов В. В., Головин И. А. Инструкция по санитарно-микробиологическому контролю мидий в районах их выращивания, на обрабатывающих предприятиях и по очистке мидий от бактериального загрязнения.— Керчь: АзЧерНИРО, 1988.— 61 с.
 122. Раков В. А. О влиянии хищников на популяцию устриц в заливе Посыета // Биология морских моллюсков и иглокожих.— Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1974.— С. 127—128.
 123. Раков В. А. Культивирование моллюсков во Франции // Биология моря.— Владивосток, 1984.— № 1.— С. 65—72.
 124. Раков В. А. Биология и культивирование устриц // Культивирование тихоокеанских беспозвоночных и водорослей.— М.: Агропромиздат, 1987.— С. 72—84.
 125. Резниченко О. Г., Солдатова И. Н. Экспериментальное обоснование специфики ценозов обрастания // Экспериментальная ЭКОЛОГИЯ морских беспозвоночных.— Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976.— С. 150—153.
 126. Романова Н. Н. Способы питания и пищевые группировки донных беспозвоночных Северного Каспия // Тр. ВГБО.— 1963.— Т. 13.— С. 146—177.

127. Романова З. А. Скорость генеративного роста черноморских мидий : Тез. докл. IV Всесоюз. конф. по промысл. беспозвоноч. (Севастополь, апр. 1986 г.).— М., 1986.— Ч. 2.— С. 285—286.
128. Рощин В. Е. Эмбриональное и личиночное развитие гигантской тропической креветки *Macrobrachium rosenbergii* при выращивании в культуре // Там же.— Ч. 1.— С. 119—120.
129. Румянцев В. Д. Речные раки Волго-Каспия (биология и промысел).— М.: Пищ. пром-сть, 1974.— 86 с.
130. Рыбаков А. В., Холодковская Е. В. Паразиты и комменсалы мидий *Mytilus galloprovincialis* в северо-западной части Черного моря // Биология моря.— Владивосток, 1987.— № 2.— С. 22—29.
131. Садыхова И. А. Разведение и некоторые черты биологии двустворчатых моллюсков // Зоол. беспозвоночных. Итоги науки и техники.— М., 1973.— Т. 2.— С. 102—154.
132. Садыхова И. А. Рост мидии Грея в заливе Петра Великого (Японское море) // Биология мидии Грея.— М.: Наука, 1983.— С. 62—68.
133. Самсоня К. П. Питание черноморских устриц // Тр. Тбилисского госуниверситета, 1948.— Т. 31.— 101—120.
134. Селин Н. И. Размерно-возрастной состав поселений и рост мидии *Mytilus coscussus* в заливе Петре Великого Японского моря // Биология моря.— Владивосток, 1988.— № 56.— С. 45—49.
135. Силина А. В., Брегман Ю. Э. Численность и биомасса // Приморский гребешок.— Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986.— С. 190—200.
136. Силина А. В., Позднякова Л. А. Рост // Приморский гребешок.— Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986.— С. 144—164.
137. Скалкин В. А. Биология и промысел морского гребешка.— Владивосток: Дальневост. кн. изд-во, 1966.— 30 с.
138. Скарлато О. А. Двустворчатые моллюски дальневосточных морей СССР (отряд *Dysodontata*) // Определитель по фауне СССР.— Л., 1960.— Вып. 75.— 150 с.
139. Скарлато О. А. Двустворчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана // Определитель по фауне СССР.— Л., 1981.— Вып. 126.— 479 с.
140. Скарлато О. А., Старобогатов Я. И. Класс двустворчатые моллюски — *Bivalvia* // Определитель фауны Черного и Азовского морей.— Киев: Наук. думка, 1972.— Т. 3.— С. 178—249.
141. Скарлато О. А., Старобогатов Я. И. Основные черты эволюции и система класса *Bivalvia* // Морфология, систематика и филогения моллюсков.— Л., 1979.— Т. 80.— С. 5—38.
142. Скарлато О. А., Старобогатов Я. И. Систематическое положение мидии Грея // Биология мидии Грея.— М.: Наука, 1983.— С. 4—6.
143. Скворцов В. Н. Морфофизиологическая изменчивость и эволюция длиннопалого рака (*Astacus leptodactylus*) в водоемах Урала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Свердловск, 1983.— 23 с.
144. Снытко П. И. О создании гребешкового хозяйства в лагуне Буссе (Южный Сахалин) // Биология шельфовых зон Мирового океана: Тез. докл. Второй все-союз. конф. по морской биологии (Владивосток, сент. 1982).— Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982.— Ч. 3.— С. 96—97.
145. Солдатова И. Н. Особенности роста мидии (*Mytilus edulis*) из разных биотопов: Тез. докл. IV Всесоюз. совещ. по науч.-техн. пробл. марикультуры (Владивосток, 27 сент.—1 окт. 1983 г.).— Владивосток: ТИНРО, 1983.— С. 195—196.
146. Спицач М. К., Чернышев В. И. Достижения и перспективы развития аквакультуры в СССР: О промышленном культивировании гидробионтов.— М.: Знание, 1984.— 64 с.
147. Ставровский К. Б. Продукция речных раков (*Astacus leptodactylus* Eschscholtz, 1823) при естественном и искусственном воспроизводстве: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1983.— 21 с.
148. Супрунович А. В. Культивирование промысловых беспозвоночных // Современное состояние и зарубежный опыт в области марикультуры.— М., 1976а.— С. 43—55.— (Обзор. информ. / ЦНИИТЭИРХ. Сер. 1.— Вып. 1).
149. Супрунович А. В. Плодовитость длиннопалого рака днестровского лимана и особенности ее изменения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1976б.— 22 с.

150. *Супрунович А. В.* К вопросу о морфологических показателях яичников, яйцеклеток и икры длиннопалого рака // Материалы Всесоюз. науч. конф. по использ. промысл. беспозвоноч. на пищ., кормовые и техн. цели (Одесса, 1977).— М., ЦНИИТЭИРХ, 1977.— С. 94—95.
151. *Супрунович А. В.* Аквакультура беспозвоночных.— Киев : Наук. думка, 1988.— 156 с.
152. *Сурьянинова Е. И.* Бактериальная флора креветок // Микробиол. журн.— К., 1963.— 25, № 1.— С. 45—47.
153. *Тибилова Т. Х., Брегман Ю. Э.* Рост двустворчатого моллюска *Mizuhopecten yessoensis* в бухте Троицы (зал. Посыета, Японское море) // Экология.— 1975.— № 2.— С. 65—72.
154. *Типовые* биотехнические процессы по разведению и товарному выращиванию объектов мариккультуры.— М., 1985.— 31 с.
155. *ТУ 1504—352—80.* Подготовка черноморских устриц из естественных банок к реализации.—(Введ. 01.12.80 — до 90 г.).— Керчь, АЗ Черрыба.— 1980.— 5 с.
156. *Финенко Г. А.* Количественные закономерности филтратационного питания черноморских мидий : Тез. докл. IV Всесоюз. конф. по промысл. беспозвоноч. (Севастополь, апр. 1986).— М., 1986.— Ч. 2.— С. 306—307.
157. *Хмелева Н. Н., Санс Д.* Дыхание и некоторые особенности питания устриц *Crassostrea rhizophorae Guiling* // Исследования центрально-американских морей.— Киев : Наук. думка, 1966.— С. 231—248.
158. *Холодковская Е. В., Кубинский О. Ю.* Поражение гонад черноморской мидии микроспоридией *Steinhausia mytilovum* (Field, 1924) // Биология и культивирование моллюсков (Сб. научн. тр. ВНИРО).— М., 1987.— С. 108—115.
159. *Хребтова Т. В., Монина О. Б.* Культивирование черноморской и акклиматизация тихоокеанской устриц в Черном море // Биологические основы аквакультуры в морях европейской части СССР.— М.: Наука, 1985.— С. 180—188.
160. *Худoley В. В., Сиренко О. А.* Опухолевый рост у моллюсков // Успехи современной биологии.— 1977.— Т. 84, вып. 4.— С. 128—137.
161. *Цихон-Луканина Е. А.* Трофология водных моллюсков.— М. : Наука, 1987.— 175 с.
162. *Цукерзис Я. М.* Биология и промысел широкопалых раков Литовской ССР : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Вильнюс, 1956.— 15 с.
163. *Цукерзис Я. М.* Биология широкопалого рака *Astacus astacus*.— Вильнюс : Минтис, 1970.— 204 с.
164. *Цукерзис Я. М., Шяштокас И. А., Терентьев А. Л.* Ускоренное разведение молодежи широкопалого рака // Материалы Всесоюз. науч. конф. по использ. промысл. беспозвоноч. на пищ., кормовые и техн. цели (Одесса, 1977).— М. : ЦНИИТЭИРХ, 1977.— С. 102—103.
165. *Цукерзис Я. М., Шяштокас И. А., Тамкявичене Е. А.* Искусственное разведение молодежи широкопалого рака в Литве // Биология речных раков водоемов Литвы.— Вильнюс : Мокслас, 1979.— С. 41—52.
166. *Черкашина Н. Я.* Биология *Astacus leptodactylus eichwaldi* Bott и *Astacus pachypus Rathke* (Crustacea, Decapoda) в Туркменских водах Каспия // Тр. ВНИРО.— 1974.— № 49.— С. 70—83.
167. *Черкашина Н. Я.* К биологии молодежи длиннопалого рака // Материалы Всесоюз. науч. конф. по использ. промысл. беспозвоноч. на пищ., кормовые и техн. цели (Одесса, 1977).— М., ЦНИИТЭИРХ.— 1977.— С. 104—105.
168. *Черкашина Н. Я., Шуховцев В. В.* Сезонная динамика химического состава и пищевой ценности длиннопалого рака // Там же.— С. 106—107.
169. *Шевченко Е. Н.* Вступительное слово // Материалы совещ. по увеличению сырьевых запасов и разведению раков (Киев, 11—13 марта 1970 г.) : Докл. и фиксир. выступления.— Киев, 1970.— С. 4—9.
170. *Шепель Н. А.* Биология и культивирование мидии обыкновенной // Культивирование тихоокеанских беспозвоночных и водорослей.— М.: Агропромиздат, 1987.— С. 85—90.
171. *Школьникова С. С.* Микрофлора промысловых беспозвоночных.— М.: Пищ. пром-сть, 1981.— 150 с.