

*На правах рукописи*

ГОЛУБИНСКАЯ

Дарья Дмитриевна

**ЛИЧИНКИ РОЮЩИХ КРЕВЕТОК ИНФРАОТРЯДОВ АХИДЕА И  
ГЕВИДЕА: МОРФОЛОГИЯ, ПЕРИОД ВСТРЕЧАЕМОСТИ И  
РАСПРЕДЕЛЕНИЕ В ЗАЛИВЕ ПЕТРА ВЕЛИКОГО ЯПОНСКОГО МОРЯ**

03.02.10 – гидробиология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Владивосток – 2016

Работа выполнена в Лаборатории эмбриологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт биологии моря им А.В. Жирмунского Дальневосточного отделения Российской академии наук

- Научный руководитель** **Корн Ольга Михайловна**  
кандидат биологических наук, старший научный сотрудник
- Официальные оппоненты:** **Колбасов Григорий Александрович**  
доктор биологических наук, доцент, ведущий научный сотрудник Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова Биологического факультета, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова»
- Слизкин Алексей Гаврилович**  
кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, ведущий научный сотрудник Лаборатории промысловых ракообразных, Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «ТИНРО-Центр»
- Ведущая организация** Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии»

Защита состоится 17 ноября 2016 г. в 12:30 часов на заседании диссертационного совета Д 005.008.02 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского Дальневосточного отделения РАН по адресу: 690041, г. Владивосток, ул. Пальчевского, 17, факс (4232)2310900.

Электронный адрес: [inmarbio@mail.primorye.ru](mailto:inmarbio@mail.primorye.ru)

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского Дальневосточного отделения Российской академии наук: <http://www.imb.dvo.ru/misc/dissertations/index.php/sovet-d-005-008-02/30-golubinskaya-darya-dmitrievna>

Автореферат разослан «\_\_\_» сентября 2016 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук



Костина Елена Евгеньевна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Роющие креветки инфраотрядов Axiidea и Gebiidea – крупные ракообразные, строящие норы довольно сложной архитектуры в грунте морских и эстуарных участков заливов и бухт. Поскольку плотность поселений многих видов роющих креветок достаточно высока, они играют важную роль в биогеохимических процессах донных осадков и в функционировании бентосных сообществ, создавая благополучную среду обитания для разнообразных представителей инфауны. Кроме того, они служат пищей для морских обитателей, а некоторые виды используются населением, живущим на побережье.

Пелагический период является одним из важнейших этапов жизненного цикла морских донных беспозвоночных. Личиночная стадия – наиболее уязвимый период в развитии, от выживаемости личинок и от их успешного оседания на благоприятных для развития молодежи участках шельфа зависит численность будущих поколений и способность популяций к восстановлению.

Морфологические особенности личинок служат дополнительными характеристиками, используемыми в таксономии и филогении. Данные по сезонной динамике личинок позволяют судить о характере репродуктивного цикла. Исследование плотности и распределения личинок – иногда самый короткий путь к выяснению видового разнообразия, обилия и распределения беспозвоночных с пелагической личинкой.

Для роющих креветок исследование планктонных личинок особенно актуально, поскольку взрослые животные ведут скрытый образ жизни, обитая глубоко в грунте, и не улавливаются такими традиционными орудиями сбора донных организмов, как трал, драга и дночерпатель, а узкая полоса литорали в зал. Петра Великого не позволяет исследовать эту группу во время отлива.

**Степень разработанности.** Работы по таксономии, популяционной биологии, жизненным циклам и личиночному развитию роющих креветок чрезвычайно активно ведутся в Японии и Южной Корее, где встречаются виды, характерные и для дальневосточных морей России. В российских водах Японского моря эта группа ракообразных до последнего времени оставалась практически неизученной. Несмотря на то, что исследования макрозообентоса с использованием водолазных гидробиологических методов проводятся в этом регионе уже около 100 лет, в

обширном списке видов, населяющих литораль и сублитораль, отсутствуют представители инфраотрядов Axiidea и Gebiidea.

Предпринятое в последние годы таксономическое исследование роющих креветок зал. Петра Великого Японского моря показало, что их фауна насчитывает 8 видов: *Upogebia major*, *U. issaeffi* и *U. yokoyai* (семейство Upogebiidae), *Nihonotrypaea japonica*, *N. petalura* и *N. makarovi* (семейство Callianassidae), *Boasaxius princeps* и *Leonardsaxius amurensis* (семейство Axiidae) (Marin, 2013, 2015; Марин и др., 2013; Марин, Корниенко, 2014; Голубинская и др., 2014; Golubinskaya et al., 2014). Причем именно благодаря исследованию личиночного планктона были обнаружены новый для науки вид и вид, новый для фауны России (Marin, 2013; Марин и др., 2013). Использование вакуумного насоса и применение метода послойного смыва грунта позволили исследовать популяционную биологию ряда роющих креветок в зал. Восток (Селин, 2013, 2014, 2015а, б).

**Цель и задачи работы.** Цель данной работы – исследование пелагического периода в жизненном цикле роющих креветок инфраотрядов Axiidea и Gebiidea в российских водах Японского моря.

Для достижения поставленной цели необходимо решить следующие задачи:

1. Уточнить видовой состав роющих креветок, обитающих в зал. Петра Великого Японского моря.

2. Исследовать полный цикл развития личинок всех видов роющих креветок в лабораторных условиях и составить ключи для их определения в планктоне.

3. Установить сроки появления и периоды встречаемости личинок роющих креветок в планктоне зал. Петра Великого, определить особенности репродуктивных циклов исследуемых видов.

4. Провести оценку плотности личинок роющих креветок и охарактеризовать закономерности их пространственного распределения – определить районы концентрации и пути миграции личинок, связанные с поселениями взрослых особей и гидрологическим режимом исследуемой акватории.

**Научная новизна.** Впервые описано личиночное развитие роющих креветок *U. issaeffi*, *U. yokoyai*, *B. princeps*, *L. amurensis* и *N. makarovi*. Исследованы особенности морфологии личинок *U. major*, *N. japonica* и *N. petalura* в российских водах Японского моря. Составлены ключи для определения личинок всех видов в планктоне. Изучены

сроки встречаемости, плотность и распределение личинок роющих креветок в зал. Петра Великого. Все полученные результаты являются новыми для науки.

**Теоретическое и практическое значение работы.** Детальные сведения по морфологии личинок будут использованы при решении таксономических проблем ракообразных, а также при определении видового состава меропланктона.

Информация о сроках встречаемости личинок в планктоне позволит оценить характер репродуктивных циклов исследуемых видов.

Оценка плотности личинок в зал. Петра Великого послужит материалом для определения репродуктивного потенциала роющих креветок в российских водах Японского моря.

**Методология и методы диссертационного исследования.** Работа выполнена на Морской биологической станции «Восток» Института биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН. Сбор роющих креветок осуществляли с помощью специального вакуумного насоса. Культивирование личинок в лабораторных условиях проводили с учетом особенностей их развития. Для определения сроков встречаемости и распределения личинок использованы данные планктонных съемок в Амурском и Уссурийском заливах в 2007 и 2008 гг. и в зал. Восток в 2014 г. Для уточнения сроков появления личинок отбирали ночные качественные пробы планктона с пирса МБС «Восток», используя лампу дневного света. Карты распределения личинок построены в программе Golden Software Surfer 11 методом Natural Neighbours согласно сетке станций.

#### **Положения, выносимые на защиту.**

1. Исследование пелагических личинок беспозвоночных, ведущих скрытый образ жизни, позволяет получить сведения об их биоразнообразии, обилии и характере репродуктивных циклов.

2. Особенности морфологии личинок роющих креветок подтверждают справедливость разделения талассинид на два инфраотряда – Axiidea и Gebiidea.

3. Наличие прибрежных круговоротов и компенсационных противотечений позволяет личинкам мелководных видов ракообразных удерживаться вблизи родительских поселений и обеспечивать восстановление популяции.

**Степень достоверности результатов.** Достоверность полученных данных обеспечена успешным культивированием личинок в лабораторных условиях до

дефинитивной стадии, большим объемом проанализированного планктонного материала (661 проба в Амурском и Уссурийском заливах и 160 проб в зал. Восток), а также использованием многочисленных литературных данных. Достоверность полученных результатов подтверждается их публикацией в журналах с высоким рейтингом и успешной апробацией на международных конференциях.

**Личный вклад автора** заключается в культивировании личинок всех исследованных видов в лабораторных условиях и их описании, обработке планктонных проб, графической обработке полученных данных, их анализе, обобщении и сопоставлении с имеющимися литературными данными.

**Апробация работы.** Основные положения диссертации представлены на Международной научной конференции «Экология окраинных морей и их бассейнов» (Владивосток, ДВФУ, 2013); на XI съезде Гидробиологического общества при РАН (Красноярск, СФУ, 2014); на 49-ом Европейском морском биологическом симпозиуме (Санкт-Петербург, ЗИН, 2014); на Ежегодных научных конференциях Института биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН (2013–2015).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 9 работ. Из них 6 статей в журналах, входящих в международную реферативную базу данных и систему цитирования Web of Science, и 3 тезисов.

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из введения, шести глав, заключения, выводов, списка литературы из 235 наименований. Работа изложена на 165 страницах, включает 59 рисунков и 13 таблиц.

**Благодарности.** Сердечно благодарна своему научному руководителю к.б.н. О.М. Корн за помощь и ценные советы на всех этапах исследования. Особая благодарность к.б.н. Е.С. Корниенко за обучение основам морфологии личинок десятиногих ракообразных. Отдельную признательность выражаю к.б.н. Н.И. Селину и к.б.н., научному сотруднику ИПЭЭ РАН И.Н. Марину за отлов и определение взрослых роющих креветок. Огромная благодарность всем сотрудникам Лаборатории эмбриологии ИБМ ДВО РАН за помощь и поддержку, оказанную в ходе подготовки и проведения работы.

Работа выполнена в рамках темы ФАНО № 0268-2014-0004: Половая система, гаметы, размножение и онтогенез морских организмов (2015–2017), № гос. регистрации 115081110038, а также при частичной финансовой поддержке

Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 16-34-00059) и Программы фундаментальных исследований ДВО РАН «Дальний Восток» (проекты № 14-III-B-06-120 и № 15-II-6-001).

## **ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ**

### **Глава 1. Роющие креветки инфраотрядов Axiidea и Gebiidea**

Приведены сведения по таксономии, распространению и экологии роющих креветок, отмечены особенности скрытого образа жизни, жизненных циклов, личиночного развития, проанализирована их роль в водных экосистемах.

### **Глава 2. Физико-географическая характеристика районов исследования**

Приведены сведения о географическом положении, рельефе дна, донных осадках, климатических особенностях, температуре, солёности и течениях зал. Петра Великого Японского моря и в особенности районов, где проводили исследования – Амурского, Уссурийского заливов и зал. Восток.

### **Глава 3. Объекты и методы исследования**

#### **3.1 Объекты исследования**

Рассмотрены основные морфологические признаки 8 видов роющих креветок (рис. 1), обитающих в зал. Петра Великого, их географическое распространение и экология.

#### **3.2 Методы исследования**

Работа выполнена в 2011–2015 гг. на Морской биологической станции «Восток» Института биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН (зал. Восток, Японское море).

Самки с икрой шести видов роющих креветок – *Upogebia major*, *U. issaeffi*, *U. yokoai*, *Nihonotrypaea petalura*, *N. japonica*, *N. makarovi* – были извлечены из грунта при помощи вакуумного насоса с глубины около 1 м. Креветок содержали в аквариуме с непрерывной аэрацией при температуре 20–23°C и солёности 32‰.

Вылупившихся личинок концентрировали при помощи точечного источника света и пересаживали в стеклянные стаканы объемом 1 л с фильтрованной и стерилизованной ультрафиолетом морской водой. Концентрация личинок составляла от 5 до 10 экземпляров на 100 мл воды в зависимости от размера особей. Воду в сосудах меняли ежедневно, личинок кормили науплиями *Artemia* sp. дважды в день. Для

уточнения количества стадий зоеа часть личинок выращивали индивидуально в стаканах объемом 200 мл и подсчитывали количество сброшенных экзuviaев.

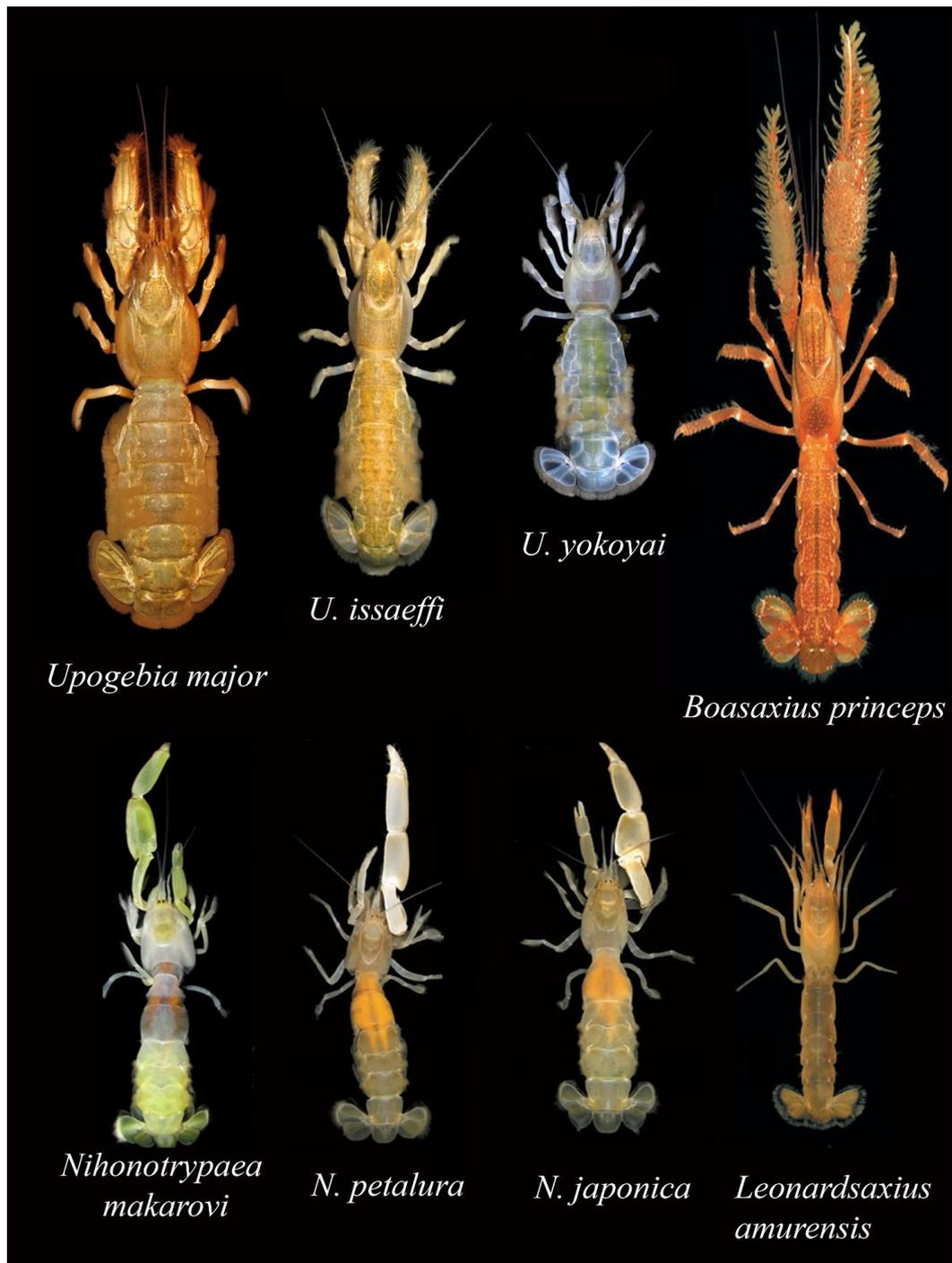


Рисунок 1 – Роющие креветки инфраотрядов Gebiidea и Axiidea, обитающие в зал. Петра Великого

Яйценосные самки *Boasaxius princeps* были привезены на МБС «Восток» из б. Средняя (Дальневосточный государственный морской заповедник). Яйценосные самки *Leonardsaxius amurensis* в зал. Восток также не были найдены, поэтому личинок первой стадии, предположительно принадлежащих *L. amurensis*, отбирали из планктона и затем культивировали в лаборатории обычным способом. Их видовая принадлежность

впоследствии была подтверждена с помощью сравнительного генетического анализа личинок и взрослых особей.

Личинок фиксировали в 4% растворе формальдегида. Для описания и промеров каждой стадии использовали не менее 10 экземпляров. При измерении и описании морфологических структур руководствовались работами Кларка с соавторами (Clark et al., 1998), Кониси и Сикатани (Konishi, Shikatani, 1998, 2000). У зоэа и мегалопы измеряли длину карапакса от кончика рострального шипа до заднего края карапакса (CL) и тотальную длину (TL) – от кончика рострального шипа до заднего края тельсона. Для определения меры разброса размеров личинки рассчитывали стандартное отклонение (SD). Контуры личинок каждой стадии и их конечности зарисовывали, используя микроскопы Ergaval (Carl Zeiss Jena) и Olympus CX41, оснащенные рисовальными аппаратами.

Для определения сроков встречаемости и распределения личинок в зал. Петра Великого были использованы данные планктонных съемок в Амурском и Уссурийском заливах в 2007 и 2008 гг. (рис. 2). Сборы зоопланктона выполнены сотрудниками ТИНРО-центра под руководством с.н.с., к.б.н. Н.Т. Долгановой на 75 станциях в 2007 г. и на 66 станциях в 2008 г. от 1 до 3 раз в месяц методом тотальных ловов. В Амурском заливе материал собирали с конца мая до начала октября 2007 г. и с середины мая до конца сентября 2008 г., в Уссурийском заливе – с середины июня до середины октября 2007 г. и с середины мая до середины октября 2008 г. Всего в 2007 г. собрано и обработано 255, в 2008 г. – 406 проб планктона. Одновременно с отбором проб на каждой станции измеряли температуру поверхностного слоя воды.

С мая по сентябрь 2014 г. были собраны планктонные пробы на акватории зал. Восток (рис. 3). Сборы зоопланктона были выполнены с.н.с. ИБМ ДВО РАН, к.б.н. Н.И. Селиным на 10 станциях от 1 до 5 раз в месяц методом тотальных ловов. Всего собрано и обработано 160 проб планктона. Ежедневно измеряли поверхностную температуру на рейдовой точке, расположенной в 300 м от берега над глубиной 12 м. Для взятия планктона использовали сеть Джеди с диаметром входного отверстия 38 см и фильтрующим конусом из газа № 49.

Для уточнения сроков встречаемости личинок с мая по октябрь 2014 г. каждые три дня отбирали ночные качественные пробы планктона с пирса МБС «Восток», используя лампу дневного света. Поскольку личинки декапод обладают хорошо

выраженным положительным фототаксисом, данный метод является наиболее эффективным для качественного анализа.

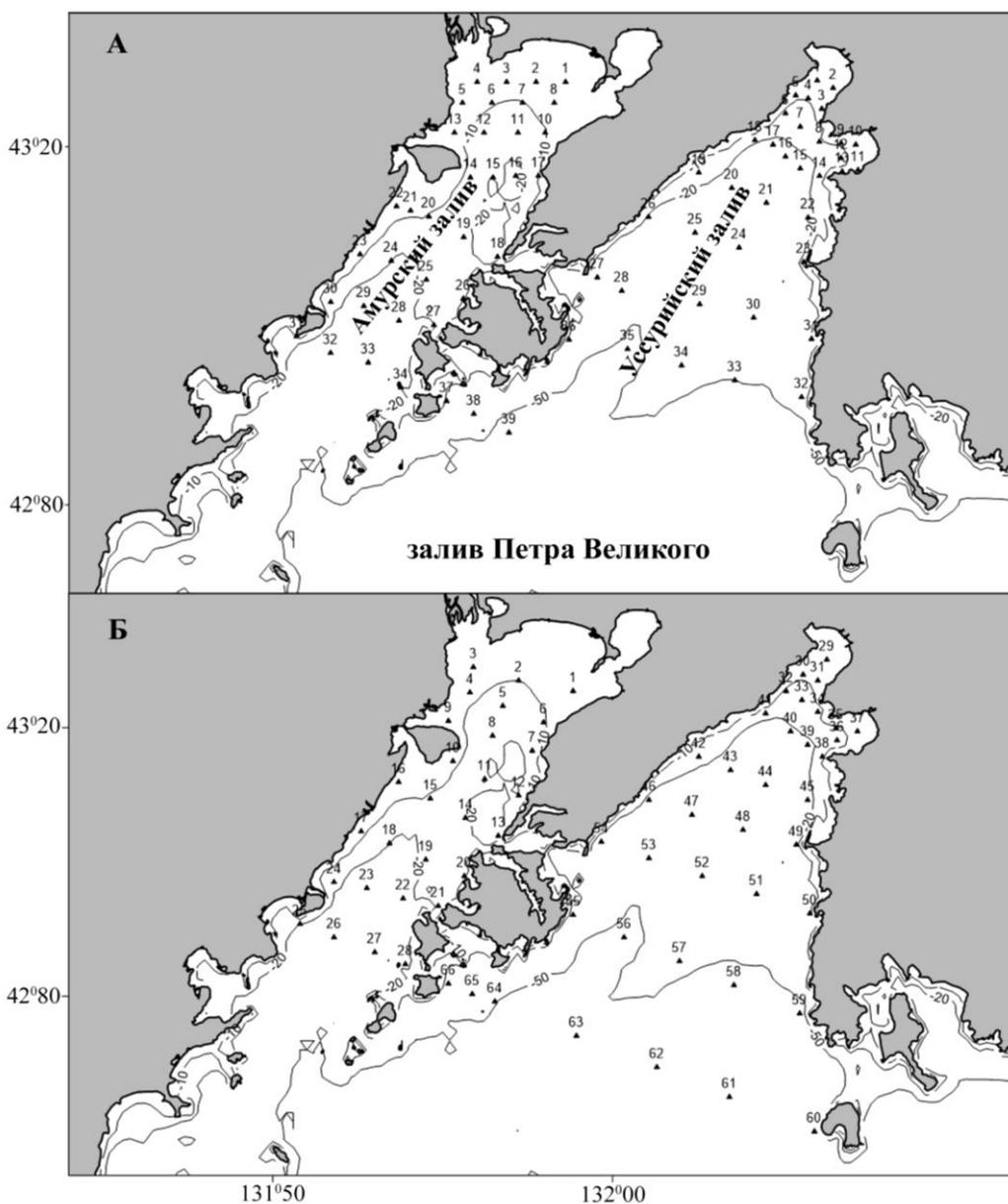


Рисунок 2 – Схемы планктонных станций в Амурском и Уссурийском заливах в 2007 (А) и 2008 (Б) гг.

Планктонные пробы фиксировали 4% раствором формальдегида. Количество личинок в 1 м<sup>3</sup> воды рассчитывали по формуле:

$$N = \frac{n}{\pi R^2 H},$$

где N – количество личинок в 1 м<sup>3</sup>; n – количество личинок в пробе; R – радиус входного отверстия сети, м; H – глубина лова, м.

Среднее значение плотности личинок в Амурском, Уссурийском заливах и в зал. Восток рассчитывали дважды в месяц. Для установления меры разброса данных в выборке рассчитывали стандартную ошибку среднего (SE).

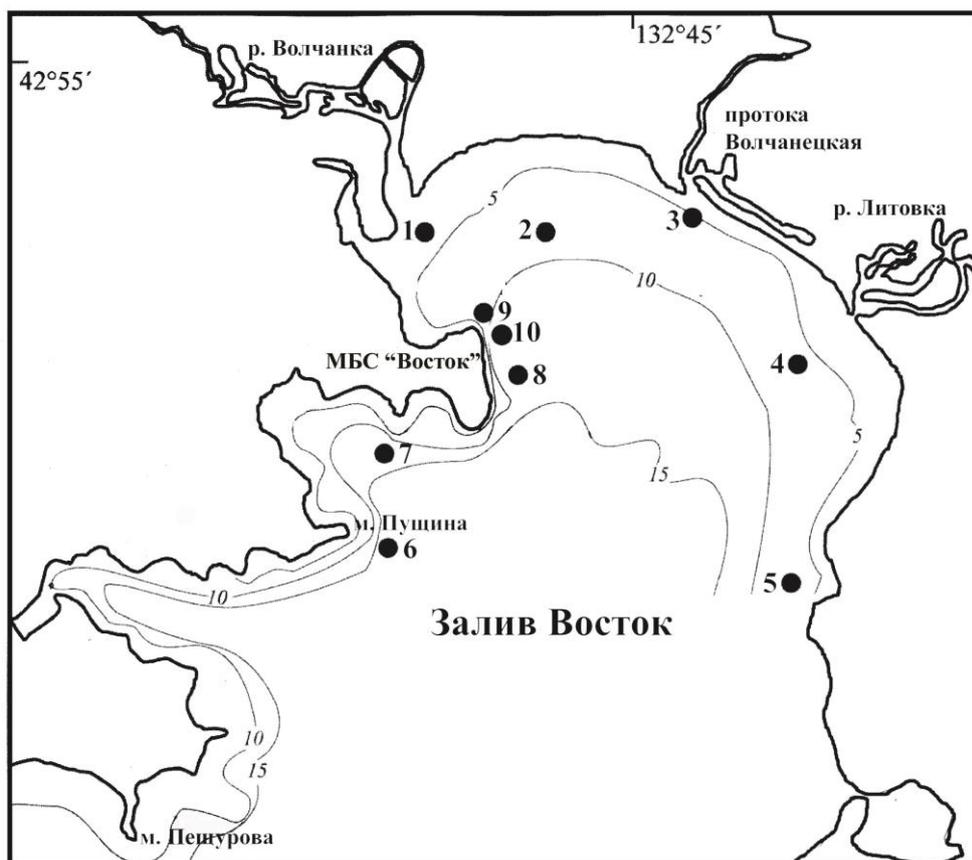


Рисунок 3 – Схема планктонных станций в зал. Восток в 2014 г.

Карты распределения личинок построены в программе Golden Software Surfer 11 методом Natural Neighbours согласно сетке станций. Изученная область ограничивалась береговой линией с небольшим отступом в мористую сторону у открытых берегов и не распространялась на кутовые части бухт и заливов.

## Глава 4. Морфология личинок роющих креветок

### 4.1 Идентификационные признаки личинок роющих креветок

Приведены основные морфологические признаки зоэа и мегалоп роющих креветок инфраотрядов Axiidea и Gebiidea.

### 4.2 Определение личинок роющих креветок в планктоне залива Петра Великого

В лабораторных условиях прослежено личиночное развитие всех видов роющих креветок, личинки пяти из них описаны впервые. Полученные данные показали, что развитие *Upogebia major* включает 3 стадии зоэа, в то время как *U. issaeffi* и *U. yokoyai*

– 4 стадии зоэа. Для аксиид характерно более длительное развитие: у *Leonardsaxius amurensis* и *Nihonotrypaea japonica* 5, у *N. petalura* 7, а у *Boasaxius princeps* 8 стадий зоэа (Kornienko et al., 2012, 2013, 2014, 2015).

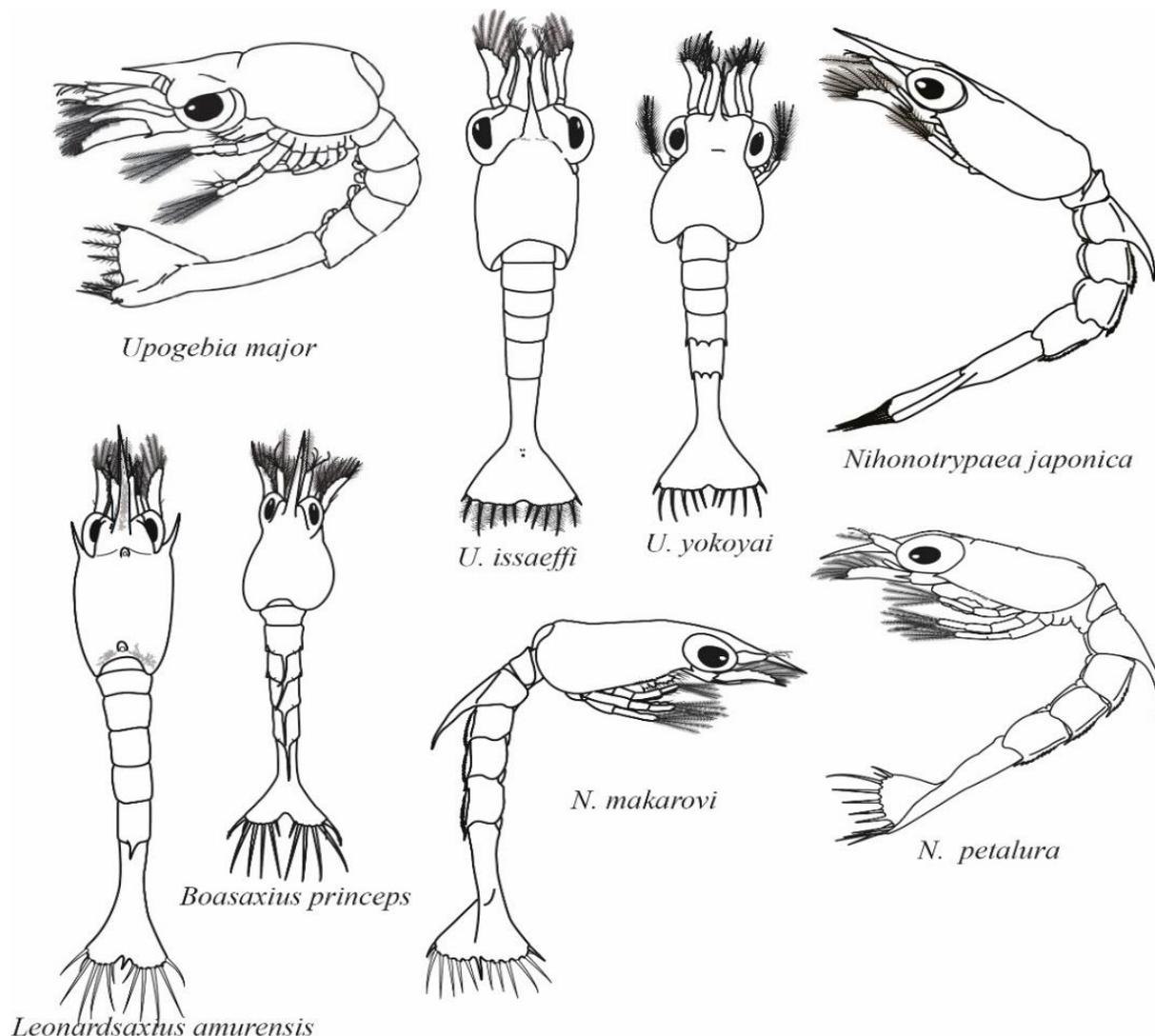


Рисунок 4 – Первая стадия зоэа роющих креветок из зал. Петра Великого

Приведена определительная таблица для первой стадии зоэа всех видов роющих креветок (рис. 4). Разработаны ключи для определения стадий развития для каждого вида.

Среди упогебий проще всего отличить личинок *U. yokoyai*, имеющих по паре коротких шипиков на плеональных сомитах 4 и 5. У зоэа *U. major* и *U. issaeffi* шипов на плеоне нет. *Upogebia issaeffi* отличается от *U. major* большим количеством перистых щетинок на всех конечностях, а также тем, что имеет четвертую стадию зоэа, в то время как развитие *U. major* включает только 3 стадии.

Зоэа двух видов аксиид хорошо различаются между собой благодаря наличию разного количества шипов на плеональных сомитах: у зоэа *L. amurensis* один короткий шип на пятом сомите, у зоэа *B. princeps* четыре длинных шипа на сомитах 2–5.

Личинки рода *Nihonotrypaea* имеют длинный шип на втором плеональном сомите. Зоэа *N. makarovi* хорошо отличаются большим размером, яркой прижизненной пигментацией и наличием на первой стадии двух терминальных щетинок на антеннальном эндоподите, в то время как у *N. japonica* и *N. petalura* такая щетинка одна. Наибольшую сложность представляет разделение *N. japonica* и *N. petalura*, поскольку зоэа этих видов очень похожи и встречаются в планктоне одновременно. У младших стадий *N. japonica* на коксе второго максиллипеда присутствует перистозубчатая щетинка, отсутствующая у *N. petalura*.

Выполненные нами первоописания личинок пяти видов гебиид и аксиид подтвердили справедливость разделения личинок роющих креветок на два морфотипа, а талассинид на два инфраотряда – Axiidea и Gebiidea.

#### **4.3 Различия в морфологии личинок роющих креветок из разных популяций**

Ранее в лабораторных условиях было исследовано личиночное развитие *U. major*, *N. japonica* и *N. petalura*, обитающих у японского побережья (Konishi, 1989; Konishi et al., 1990; Miyabe et al., 1998).

Личинки *U. major* из зал. Восток имели 3 стадии зоэа, что согласуется с данными Кониси (Konishi, 1989), полученными в зал. Аккеси (о-в Хоккайдо). Зоэа *U. major* из российских вод, были немного крупнее. Личинки *N. japonica* из зал. Ариаке (о-в Кюсю) (Miyabe et al., 1998) и из зал. Восток имели 5 стадий зоэа и были сходны по размеру и морфологии. Конечности личинок *U. major* и *N. japonica* из наших вод были более перистыми. Подобные различия обычны для личинок из разных популяций одного вида.

В то же время личинки *N. petalura*, обитающей в зал. Ариаке (о-в Кюсю) имели 6 (Konishi et al., 1990), а личинки этого вида из российских вод – 7 стадий зоэа (Kornienko et al., 2015). Если выживаемость зоэа *N. japonica* приближалась к 100%, то смертность личинок *N. petalura* на ранних стадиях была высока, что, по-видимому, обусловлено значительной адгезией их к поверхности воды (Konishi et al., 1990; Miyabe et al., 1998). Возможно, что *N. japonica*, обитающая в заиленном песке, является более эврибионтным видом, чем *N. petalura*, населяющая каменистый и смешанный грунт и

предпочитающая более чистую воду. Дополнительная личиночная стадия могла быть результатом субоптимальных условий культивирования и не встречаться в естественных условиях.

#### **4.4 Количество стадий развития у личинок роющих креветок**

Число личиночных стадий у разных видов инфраотрядов Axiidea и Gebiidea значительно различается – от прямого развития у *U. savignyi* (Gurney, 1937) до 8 стадий зоза у *B. princeps* (Kornienko et al., 2014), причем подобные вариации наблюдаются внутри каждого семейства.

Лучше всего изучены личинки семейства Urogebiidae, в котором количество стадий зоза варьирует от двух до пяти, наиболее распространенный паттерн развития – 3–4 стадии зоза. В семействе Callianassidae встречается от двух до семи, причем наиболее обычным вариантом являются 5 стадий зоза. Наименее изученными являются личинки семейства Axiidae, для двух видов описано 2 и 3 стадии, наши виды аксиид имеют наиболее продолжительное развитие – 5 и 8 стадий зоза.

До настоящего времени мы никогда не наблюдали варьирования количества стадий зоза у одного и того же вида крабов и раков-отшельников, обычно число личиночных стадий является одной из важных характеристик вида. Однако наши результаты, полученные на *N. petalura*, не являются единственным примером. Пол и Сантана полагают, что для Gebiidea и Axiidea характерно внутривидовое варьирование числа стадий зоза, особенно часто встречающееся у каллианассид (Pohle, Santana, 2014). Приведен анализ отмеченных в литературе случаев варьирования количества личиночных стадий у роющих креветок в различных популяциях одного и того же вида и/или при различных условиях культивирования.

По данным молекулярно-генетического анализа аксииды занимают базальное положение в филогенетической системе роющих креветок (Tsang et al., 2008). Большое количество стадий зоза и возможность варьирования этого признака у одного и того же вида подтверждает примитивность аксиид по сравнению с упогебидами.

### **Глава 5. Сроки встречаемости личинок роющих креветок в заливе Петра Великого Японского моря**

Проанализированы особенности сезонной динамики личинок роющих креветок в Амурском и Уссурийском заливах в 2007 и 2008 гг. и в зал. Восток в 2014 г. Личинки

роющих креветок встречались в планктоне исследуемых районов с конца мая до начала октября, при среднемесячной температуре воды от 12 до 23°C (Голубинская и др., 2016). Средняя плотность личинок гебиид и аксиид была невысокой и достигала наибольших значений в Амурском заливе в июне 2008 г. ( $5.7 \pm 1.7$  экз/м<sup>3</sup>) (рис. 5), а в Уссурийском заливе в июле 2007 г. ( $11.2 \pm 0.44$  экз/м<sup>3</sup>) (рис. 6), при этом их доля от числа личинок всех декапод достигала 22.6 и 34%. Несмотря на полное отсутствие сведений о распространении *Gebiidea* и *Axiidea* в Амурском и Уссурийском заливах, мы обнаружили в планктонных пробах личинок всех восьми видов этой группы. Наиболее многочисленными были зоа *Upogebia major* (до 37 экз/м<sup>3</sup>) и *Nihonotrypaea makarovi* (до 45 экз/м<sup>3</sup>). В зал. Восток средняя плотность личинок достигала наибольших значений ( $15.5 \pm 0.28$  экз/м<sup>3</sup>) в июле (рис. 7), при этом их доля от числа личинок всех декапод составляла 32%. В этой акватории также отмечены зоа всех восьми видов, однако доминировали в планктоне личинки *U. yokoyai* (до 41 экз/м<sup>3</sup>) и *N. makarovi* (до 17 экз/м<sup>3</sup>).

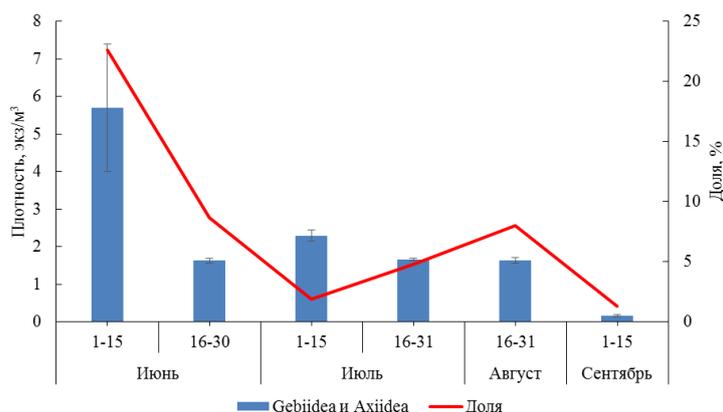


Рисунок 5 – Средняя суммарная плотность личинок *Gebiidea* и *Axiidea* и их доля среди Decapoda в Амурском заливе в 2008 г.

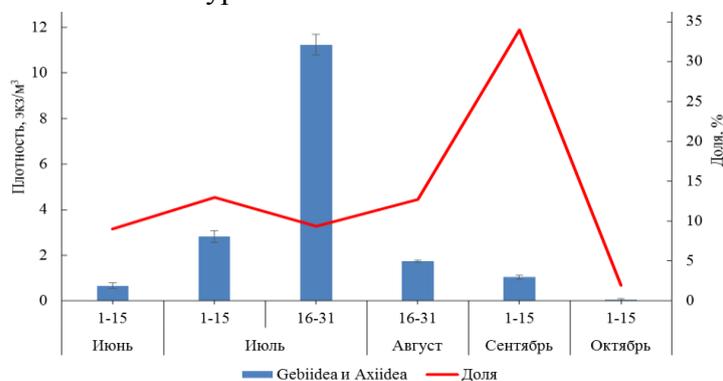


Рисунок 6 – Средняя суммарная плотность личинок *Gebiidea* и *Axiidea* и их доля среди Decapoda в Уссурийском заливе в 2007 г.

Сезонные исследования планктона позволили определить характер репродуктивных циклов гебиид и аксиид. В зал. Петра Великого наиболее длительный пелагический период (с конца мая до середины сентября) имела *U. major*, причем первые стадии зоа встречались даже в сентябре. Хотя количество личинок в течение лета неуклонно снижалось, повторный нерест этого вида вполне вероятен. На юге ареала (в Токийском заливе и в Южной Корее) пелагический период *U. major* довольно короткий и приурочен к весенним месяцам. В летние месяцы при

повышении температуры воды до 30°C личинки этого вида в планктоне не встречались (Kinoshita et al., 2003; Hong, 2013).

Зоэа *N. japonica* встречались в планктоне с июня по август и были представлены в июне ранними, в июле ранними и поздними, а в августе – только поздними стадиями.

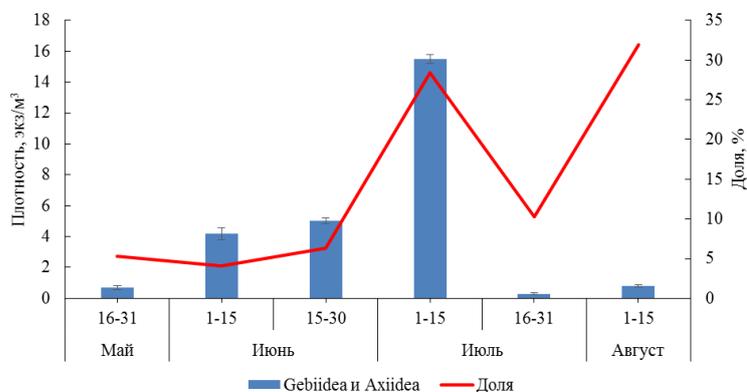


Рисунок 7 – Средняя суммарная плотность личинок Gebiidea и Axiidea и их доля среди Decapoda в зал. Восток в 2014 г.

Личинок *N. petalura* можно было встретить в планктоне с июня по сентябрь. Ранние стадии найдены в июне, июле и августе, поздние – с июля по сентябрь. Таким образом, личинки двух каллианасс встречались в планктоне около трех месяцев, что, по-видимому, демонстрирует

однократный несинхронный нерест в течение сезона размножения. Репродуктивный период *N. japonica* у западного побережья о-ва Кюсю (Япония) продолжался с июня по октябрь, оседающие личинки образуют две когорты: в июле–августе и в сентябре–ноябре (Tamaki et al., 1996, 1997). В зал. Петра Великого, у северной границы ареала, время нахождения личинок *N. japonica* в планктоне менее продолжительно, однако повторное размножение некоторых особей также не исключается.

Личинки других видов роющих креветок присутствовали в планктоне около двух месяцев, что свидетельствует о наличии одной генерации личинок, продуцируемой во время сезона размножения. Так, ранние стадии зоэа *N. makarovi* наблюдали в июне и в июле, поздние – только в июле. Ранние стадии *U. issaefi* отмечены в июле и августе, поздние – в сентябре. Личинки *U. yokoyai* встречались в планктоне с середины июля до конца августа, *B. princeps* с начала июля до середины сентября, *L. amurensis* с середины июля до начала октября.

В разные годы сроки появления и максимального обилия личинок несколько различались, что, по-видимому, связано с температурой воды, которая является ведущим фактором, определяющим сезонность и сроки нереста, и зависит от биогеографической принадлежности вида (Милейковский, 1981). В отличие от большинства крабов и раков-отшельников, для которых ареал распространения

хорошо известен, роющие креветки являются наименее изученной группой. Если благодаря данным японских и корейских коллег южная граница их ареала более или менее ясна, то информация о распространении Gebiidea и Axiidea на север отсутствует. Единственным видом, который обнаружен в б. Ольга и у Южного Сахалина, является *U. major*, для остальных видов мы вынуждены принять зал. Петра Великого за северную границу распространения и отметить, что период развития большинства креветок приурочен к максимальным температурам воды.

## **Глава 6. Распределение личинок роющих креветок в заливе Петра Великого Японского моря**

### **6.1 Амурский и Уссурийский заливы**

Распределение личинок в планктоне определяется расположением родительских поселений и характером течений. Поскольку скорость движения зоодекапод, составляет менее 20 мм/с, личинки пассивно переносятся течениями, при перемешивании течений образуются области их повышенной концентрации (Kuwahara, Mizushima, 1999).

В Амурском и Уссурийском заливах данные по распределению взрослых роющих креветок отсутствуют. В Амурском заливе большое влияние на распределение личинок оказывает стоковое стационарное течение, направленное с севера на юг (Подорванова и др., 1989), а также два циклональных круговорота, формирующиеся летом под влиянием преобладающего юго-восточного ветра в северной и центральной частях залива (Динамика экосистем..., 2003). Кроме того, в августе усиливается нагон морских вод в северо-западную часть залива (Пространственно-временная изменчивость..., 2004), а на глубине 6.5 м отмечается подповерхностное противотечение (Зуенко, 2008). В Уссурийском заливе циркуляция поверхностных вод складывается из стока рек Артемовка, Шкотовка и Суходол и течения, следующего на север, в результате чего в вершине кута формируется локальный циклональный вихрь (Хен, 2003).

Ранние стадии личинок *Upogebia major* сразу после вылупления концентрируются в северной части Амурского залива вблизи эстуария р. Раздольная (рис. 8). Вероятно, здесь находится большинство родительских поселений данного вида, поскольку донные отложения в северной части залива представлены пелитовыми и алевропелитовыми илами (Петренко, 1993), а упогегбия предпочитает заиленные

грунты и хорошо переносит опреснение. Позже благодаря стоковому течению личинки, по-видимому, переносятся в центральную часть залива. В Уссурийском заливе зоа *U. major* сначала концентрируются вблизи эстуариев рек, где грунт также представлен алевритопелитовыми илами (Подорванова и др., 1989), а затем перемещаются в центральную часть залива. Вторичное увеличение численности зоа первой стадии в вершинной части Уссурийского залива в конце июля подтверждает возможность повторного нереста *U. major* в период сезона размножения.

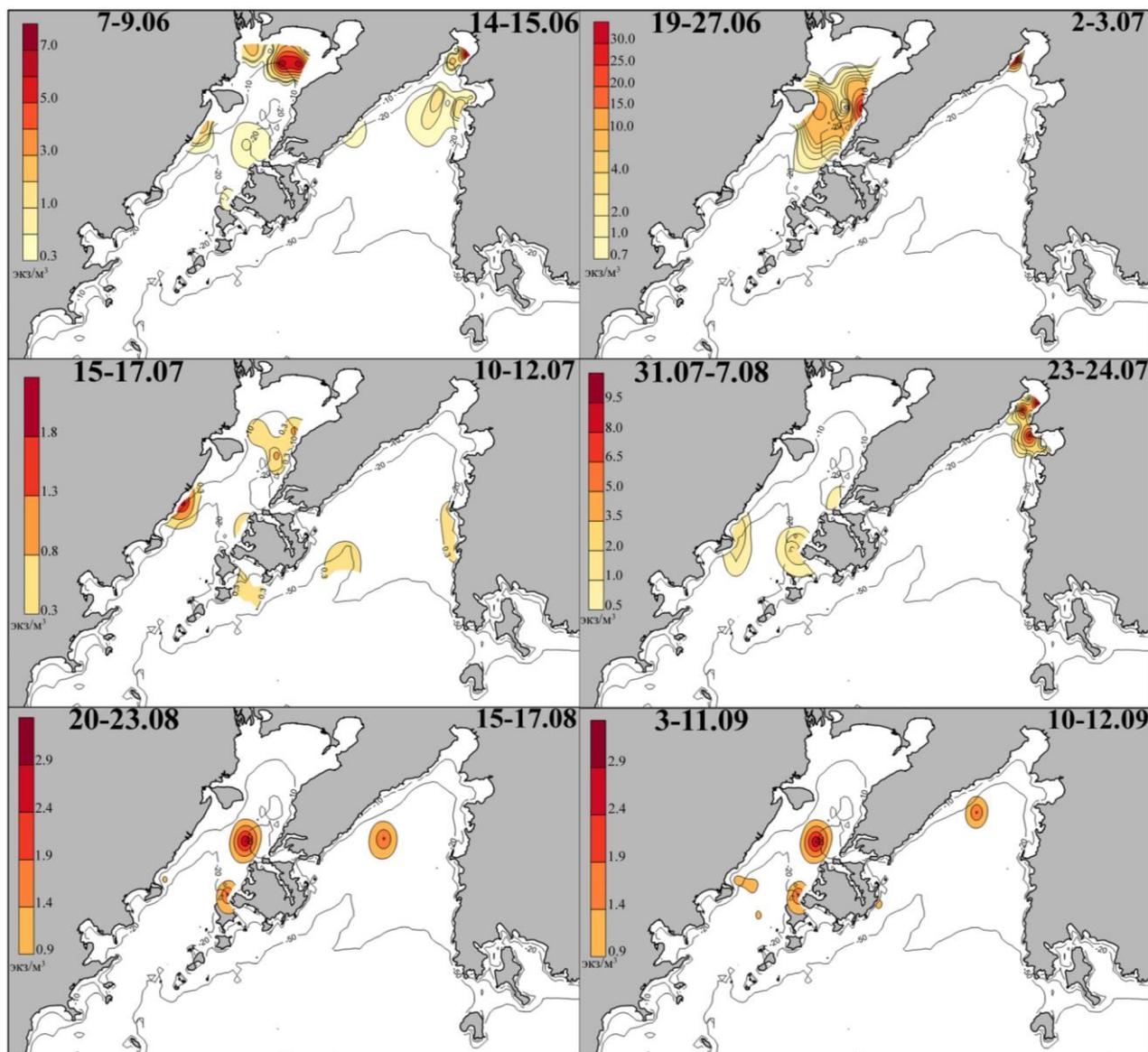


Рисунок 8 – Распределение личинок *Urogebia major* в Амурском и Уссурийском заливах в 2007 г.

Личинки *U. issaeffi* не образуют скоплений в илистой вершинной части Амурского залива, поскольку этот вид обитает на песчаных и гравийно-галечных участках дна и не выносит опреснения, но встречаются в кутовой части Уссурийского залива, воды которого обладают более высокой соленостью (Подорванова и др., 1989). Личинки

более глубоководных актиид также не концентрируются в вершинных частях Амурского и Уссурийского заливов, а наблюдаются в их центральных частях.

Так как *Nihonotrypaea japonica* обитает в илистом грунте и переносит значительное опреснение, можно было ожидать, что данный вид встречается в одних и тех же биотопах с *U. major* и имеет сходное распределение личинок. Однако если личинки *U. major* доминируют в сильно заиленном Амурском заливе, то зоэа *N. japonica*, как и других калианассид, чаще встречаются в Уссурийском заливе. Личинки *N. makarovi* и *N. petalura* не встречаются в куту Амурского залива, а обнаружены только в его центральной части, поскольку эти виды предпочитают воду нормальной морской солености, однако в северной части Уссурийского залива они также многочисленны.

Таким образом, личинки мелководных и хорошо переносящих опреснение видов *U. major*, *U. yokoyai* и *N. japonica* концентрируются в вершинной части Амурского и Уссурийского заливов, в зонах прибрежных круговоротов, а затем переносятся стоковыми течениями в центральную часть заливов. Личинки *N. petalura* и *U. issaeffi*, а также более глубоководных *N. makarovi*, *Boasaxius princeps* и *Leonardsaxius amurensis*, предпочитающих более чистую неопресненную воду, чаще отмечены в центральной части Амурского и в северной части Уссурийского залива. Наличие компенсационных противотечений в Амурском заливе, по-видимому, позволяет личинкам старших стадий вернуться для оседания к родительским поселениям.

## 6.2 Залив Восток

В последние годы появились данные о распределении взрослых роющих креветок в зал. Восток (Марин, 2013; Селин, 2013, 2014, 2015а, б). Хотя эти сведения весьма фрагментарны, в целом они согласуются с нашими данными по распределению личинок. Мелководные и хорошо переносящие опреснение *U. major*, *N. japonica* и *U. yokoyai* образуют многочисленные поселения в эстуариях рек Волчанка, Литовка и протоки Волчанецкая на илистом или илисто-песчаном грунтах. Предпочитающие нормальную соленость мелководные виды *N. petalura* и *U. issaeffi* повсеместно встречаются вдоль западного и восточного берегов зал. Восток, на каменистых и смешанных грунтах, избегая эстуарных участков. *N. makarovi*, *B. princeps* и *L. amurensis* обнаружены вдоль западного берега залива на глубинах 5–10 м. Постоянное течение, заходящее в зал. Восток, глубоко проникает в него вдоль восточного побережья, описывая дугу с востока на запад и образуя в вершинной части залива при южном ветре

циклоническую циркуляцию. В начале лета это способствует концентрации личинок всех мелководных креветок, в особенности *U. major*, *U. yokoyai* (рис. 9) и *N. japonica* в кутовой части залива и вдоль к западному берегу – в районе МБС «Восток».

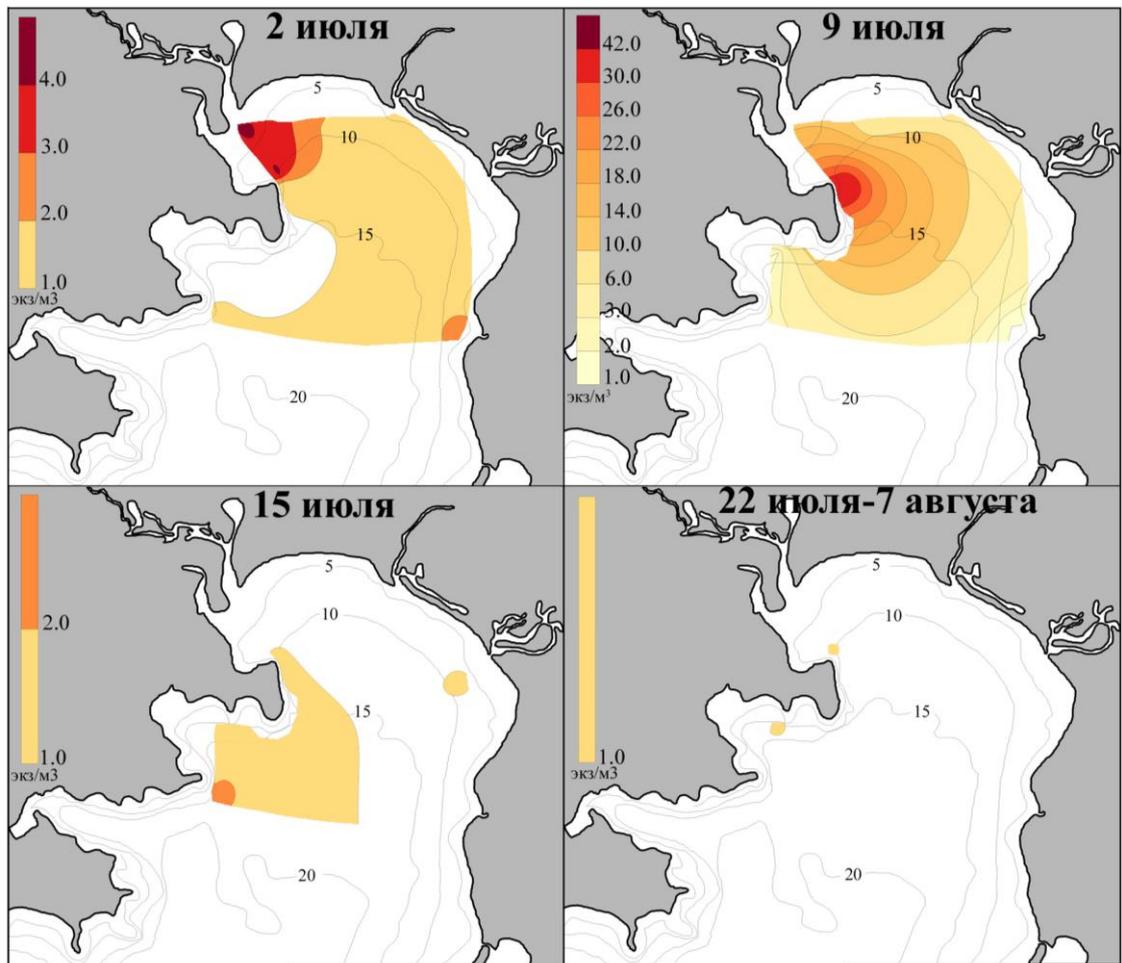


Рисунок 9 – Распределение личинок *Urogebia yokoyai* в зал. Восток в 2014 г.

Поскольку *N. petalura* и *U. issaefi* не переносят опреснения, их личинки не обнаружены в районах действия стока рек Волчанка, Литовки и протоки Волчанецкая. В середине лета под воздействием преобладающего при юго-восточном и восточном ветре поверхностного течения, идущего вдоль западного берега, а также стоковых течений личинки выносятся южнее, к м. Пушина, где их плотность также значительна. Личинки более глубоководных видов *N. makarovi*, *B. princeps* и *L. amurensis* редко встречаются в вершинной части залива, а концентрируются в его центральной части у западного берега и позже также перемещаются в юго-западную часть залива. Антициклонический вихрь, формирующийся при южном ветре к юго-западу от м. Пещурова, по-видимому, препятствует выносу личинок в открытую часть залива.

Таким образом, особенности гидродинамики исследованных заливов позволяют личинкам мелководных видов удерживаться вблизи родительских поселений и

обеспечивать восстановление популяций. Сезонные исследования пространственного распределения личинок позволяют определить районы их концентрации и пути миграции, а также прогнозировать районы поселений взрослых креветок.

## ВЫВОДЫ

1. Исследование личиночного планктона в зал. Петра Великого Японского моря позволило обнаружить два новых вида роющих креветок: *Nihonotrypaea makarovi* – новый для науки, *Upogebia yokoyai* – новый для фауны России. Таким образом, фауна роющих креветок северо-западной части Японского моря в настоящее время насчитывает 8 видов.

2. В лабораторных условиях впервые прослежено и проиллюстрировано личиночное развитие пяти видов роющих креветок – *Upogebia issaeffi* и *U. yokoyai* (семейство Upogebiidae), *Nihonotrypaea makarovi* (семейство Callianassidae), *Boasaxius princeps* и *Leonardsaxius amurensis* (семейство Axiidae). Развитие личинок *U. major*, *N. japonica* и *N. petalura* исследовано впервые для данного района. Подготовлены ключи для определения зоэ и мегалоп в планктоне. Морфологические особенности зоэ описанных видов подтвердили справедливость деления личинок роющих креветок на два морфотипа, а талассинид на два инфраотряда – Gebiidea и Axiidea.

3. Исследованные креветки имеют от трех до восьми стадий зоэ. Показано, что количество личиночных стадий у некоторых видов может варьировать в разных популяциях и/или при различных условиях культивирования. Большое количество стадий зоэ и отсутствие видоспецифичности этого признака подтверждают более примитивное положение аксиид по сравнению с упогебидами в филогенетической системе ракообразных.

4. Личинки роющих креветок встречаются в зал. Петра Великого с конца мая до середины сентября при среднемесячной температуре от 12 до 23°C с максимальной плотностью в июне и июле. Наиболее длительный пелагический период имеет *Upogebia major*, что подтверждает возможность неоднократного нереста этого вида в течение сезона размножения. Зоэ *Nihonotrypaea petalura* и *N. japonica* встречаются в планктоне не менее трех месяцев, что, по-видимому, демонстрирует несинхронность нереста этих видов. Присутствие в планктоне личинок остальных роющих креветок не более двух месяцев свидетельствует об одной генерации личинок, продуцируемой за сезон размножения.

5. Средняя плотность личинок гебиид и аксиид достигает 6 экз/м<sup>3</sup> в Амурском и 11 экз/м<sup>3</sup> в Уссурийском заливах, а также 15 экз/м<sup>3</sup> в зал. Восток, максимальная доля от числа личинок всех декапод составляет 32–34%. Наиболее многочисленны зоэа *Upogebia yokoyai* (до 41 экз/м<sup>3</sup>), *U. major* (до 37 экз/м<sup>3</sup>) и *Nihonotrypaea makarovi* (до 45 экз/м<sup>3</sup>). Личинки семейства Ахиіidae встречаются единично.

6. Личинки мелководных и хорошо переносящих опреснение видов *Upogebia major*, *U. yokoyai* и *Nihonotrypaea japonica* концентрируются в вершинной части исследуемых заливов, в зонах прибрежных круговоротов, а затем переносятся стоковыми течениями в центральную часть заливов. Личинки *N. makarovi*, *N. petalura* и *U. issaeffi*, предпочитающих неопреснённую воду, чаще отмечены в центральной части заливов. Наличие компенсационных противотечений, по-видимому, препятствует выносу личинок в открытую часть заливов и позволяет старшим стадиям вернуться для оседания к родительским поселениям.

## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### *Статьи в журналах из списка, рекомендованного ВАК:*

1. Kornienko E.S., Korn O.M., **Demchuk D.D. (Golubinskaya D.D.)** The larval development of the mud shrimp *Upogebia issaeffi* (Balss, 1913) (Decapoda: Gebiidea: Upogebiidae) reared under laboratory conditions // Zootaxa. 2012. Vol. 3269. P. 31–46.

2. Kornienko E.S., Korn O.M., **Demchuk D.D. (Golubinskaya D.D.)** The larval development of the mud shrimp *Upogebia yokoyai* Makarov, 1938 (Decapoda: Gebiidea: Upogebiidae) reared under laboratory conditions // Journal of Natural History. 2013. Vol. 47, nos. 29–30. P. 1933–1952.

3. Kornienko E.S., Korn O.M., **Golubinskaya D.D.** The complete larval development of the lobster shrimp *Boasaxius princeps* (Boas, 1880) (Decapoda: Axiidea: Axiidae) obtained in the laboratory // Journal of Natural History. 2014. Vol. 48, nos. 29–30. P. 1737–1769.

4. Kornienko E.S., Korn O.M., **Golubinskaya D.D.** The number of zoeal stages in larval development of *Nihonotrypaea petalura* (Stimpson, 1860) (Decapoda: Axiidea: Callianassidae) from Russian waters of the Sea of Japan // Zootaxa. 2015. Vol. 3919, no. 2. P. 343–361.

5. Korn O.M., Kornienko E.S., **Golubinskaya D.D.** First stage larva of the mud shrimp *Nihonotrypaea makarovi* Marin, 2013 (Decapoda: Axiidea: Callianassidae) obtained in the laboratory // Zootaxa. 2016. Vol. 4083, no. 3. P. 251–256.

6. **Голубинская Д.Д.,** Корн О.М., Корниенко Е.С. Сезонная динамика плотности и распределение личинок роющих креветок инфраотрядов Gebiidea и Axiidea в Амурском и Уссурийском заливах Японского моря // Биология моря. 2016. Т. 42, № 3. С. 204–214.

***Работы, опубликованные в материалах конференций:***

1. **Demchuk D.D. (Golubinskaya D.D.),** Kornienko E.S., Korn O.M. Larvae of mud shrimps of the genus *Upogebia*: morphology, seasonal occurrence, density and distribution in Peter the Great Bay, Sea of Japan // Ecology of the Marginal Seas and their Basins – 2013. Materials of the International Scientific Conference, September 28–30, Vladivostok. 2013. P. 82–88.

2. **Golubinskaya D.D.,** Marin I.N., Selin N.I., Korn O.M., Kornienko E.S. Burrowing shrimps in the fauna of Peter the Great Bay (Sea of Japan) // A variety of interactions in marine environment. Abstracts volume from 49th European Marine Biology Symposium. September 8–12, 2014, St. Petersburg, Russia. St. Petersburg: Zoological Institute RAS. 2014. P. 46.

3. **Голубинская Д.Д.,** Марин И.Н., Селин Н.И., Корн О.М., Корниенко Е.С. Роющие креветки в фауне залива Петра Великого Японского моря // XI съезд Гидробиологического общества при Российской академии наук: тезисы докладов, Красноярск, 22–26 сент. 2014 г. Красноярск: Сибирский федеральный университет, 2014. С. 39–40.

ГОЛУБИНСКАЯ  
ДАРЬЯ ДМИТРИЕВНА

ЛИЧИНКИ РОЮЩИХ КРЕВЕТОК ИНФРАОТРЯДОВ АХИДЕА И ГЕВИДЕА:  
МОРФОЛОГИЯ, ПЕРИОД ВСТРЕЧАЕМОСТИ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ В ЗАЛИВЕ  
ПЕТРА ВЕЛИКОГО ЯПОНСКОГО МОРЯ

03.02.10 – гидробиология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Подписано в печать 01.09.2016 г. Формат 60 x 84/16.  
Усл. печ. л. 1.0. Уч.-изд. л. 1.0. Тираж 120 экз.  
Отпечатано в типографии ООО «ФАРТОП»  
ИНН 2540206835, 690091, г. Владивосток, ул. Фокина, 31  
e-mail: print@fartop.ru