

Федеральное агентство научных организаций
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского
Дальневосточного отделения Российской академии наук

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

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник
Корн Ольга Михайловна

Владивосток – 2016

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
1. РОЮЩИЕ КРЕВЕТКИ ИНФРАОТРЯДОВ АХИДЕА И ГЕВИДЕА	9
1.1 Таксономия.....	9
1.2 Распространение и экология.....	10
1.3 Жизненный цикл.....	13
1.4 Личиночное развитие.....	14
1.5 Роль в экосистеме.....	16
2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНОВ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	19
2.1 Географическое положение.....	19
2.2 Рельеф дна и донные осадки.....	22
2.3 Климат.....	23
2.4 Гидрохимическая характеристика.....	26
2.5 Гидрологический режим.....	29
3. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	34
3.1 Объекты исследования.....	34
3.2 Методы исследования.....	46
3.2.1 Культивирование личинок.....	46
3.2.2 Морфологическое описание.....	47
3.2.3 Сбор и обработка планктонного материала.....	48
4. МОРФОЛОГИЯ ЛИЧИНОК РОЮЩИХ КРЕВЕТОК.....	53
4.1 Идентификационные признаки личинок роющих креветок.....	53
4.2 Определение личинок роющих креветок в планктоне залива Петра Великого.....	54
4.3 Различия в морфологии личинок роющих креветок из разных популяций	71
4.4 Количество стадий развития у личинок роющих креветок.....	78
5. СРОКИ ВСТРЕЧАЕМОСТИ ЛИЧИНОК РОЮЩИХ КРЕВЕТОК В ЗАЛИВЕ ПЕТРА ВЕЛИКОГО ЯПОНСКОГО МОРЯ.....	83

5.1 Амурский и Уссурийский заливы.....	83
5.2 Залив Восток.....	97
6. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЛИЧИНОК РОЮЩИХ КРЕВЕТОК В ЗАЛИВЕ ПЕТРА ВЕЛИКОГО ЯПОНСКОГО МОРЯ.....	107
6.1 Амурский и Уссурийский заливы.....	107
6.2 Залив Восток.....	121
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	135
ВЫВОДЫ.....	138
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	140

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Роющие креветки инфраотрядов Axiidea и Gebiidea – крупные ракообразные, строящие норы довольно сложной архитектуры в грунте морских и эстуарных участков заливов и бухт. Эти уникальные животные привлекают все большее внимание при исследовании бентоса мягких грунтов. 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 и населением, живущим на побережье, представляя непосредственный интерес для человека.

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 молоди 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 видов с пелагической личинкой. Знание морфологии личинок нативных видов важно и для решения проблемы интродукции видов, попадающих в регион с балластными водами и в обрастаниях судов.

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 не позволяет исследовать эту группу во время отлива, как это осуществляется, например, в прибрежных водах Японии.

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 планомерные и масштабные 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 *Upogebia issaeffi*, *U. yokoyai*, *Boasaxius princeps*, *Leonardsaxius amurensis* и *Nihonotrypaea 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. Морфологию культивируемых и планктонных личинок исследовали с помощью световой микроскопии (микроскопы Ergaval (Carl Zeiss Jena) и Olympus CX41 с

рисовальными аппаратами). 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. Сбор и обработку планктона проводили по стандартной методике. Карты распределения личинок построены в программе Golden Software Surfer 11 методом Natural Neighbours согласно сетке станций. Для уточнения сроков появления личинок в планктоне отбирали ночные качественные пробы планктона с пирса МБС «Восток», используя лампу дневного света.

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 объёмом 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, а также 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 были 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. Хочется поблагодарить всех сотрудников ИБМ ДВО РАН, кто тем или иным образом содействовал выполнению 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).

ГЛАВА 1. РОЮЩИЕ КРЕВЕТКИ ИНФРАОТРЯДОВ AXIIDEA И GEBIIDEA

1.1 Таксономия

Первоначально роющие креветки *Thalassinidea* входили в состав инфраотряда *Anomura* и включали четыре семейства: *Axiidae* Huxley, 1879, *Laomediidae* Borradaile, 1903, *Thalassinidae* Dana, 1852 и *Callianassidae* Dana, 1852, при этом калианассиды подразделялись на два подсемейства: *Callianassinae* и *Urogebiinae* (Borradaile, 1903). Герни (Gurney, 1938, 1942), выделив два типа личинок на основании их морфологии, разделил *Thalassinidea* на две группы: омарная группа (семейства *Axiidae* и *Callianassidae*) и аномурная группа (семейства *Laomediidae* и *Urogebiidae*). Позже на основании морфологии взрослых особей было предложено разделить талассинид на две группы – *Axiidea* и *Gebiidea* (de Saint Laurent, 1973, 1979).

В конце XX века вновь была предложена классификация, согласно которой *Thalassinidea* образуют монофилетический таксон, отличный от *Anomura* и состоящий из трех надсемейств: *Thalassinioidea* Dana, 1852 (с единственным семейством *Thalassinidae* Dana, 1852), *Callianassoidea* Dana, 1852 (6 семейств, в том числе *Urogebiidae* и *Callianassidae*) и *Axioidea* Huxley, 1879 (4 семейства, в том числе *Axiidae*) (Poore, 1994). Эта классификация использована в таксономическом списке *Arthropoda* (Martin, Davis, 2001), хотя монофилетичность инфраотряда *Thalassinidea* дискутируется.

Новые филогенетические исследования, использующие молекулярные данные, показали, что талассиниды являются парафилетической группой и разделяются на два инфраотряда – *Axiidea* de Saint Laurent, 1979 и *Gebiidea* de Saint Laurent, 1979 (Bracken et al., 2009; Robles et al., 2009). В настоящее время среди карцинологов есть приверженцы как монофилетичности, так и парафилетичности талассинид. В последних работах, посвященных систематике *Decapoda* (De Grave et al., 2009; Ahyong et al., 2011), талассиниды представлены двумя инфраотрядами – *Axiidea* и *Gebiidea*. Первый инфраотряд включает 9 семейств: *Callianassidae*, *Axiidae*, *Callianideidae*, *Calocarididae*, *Stenochelidae*,

Eiconaxiidae, Micheleidae, Strahlaxiidae и Thomassiniidae; второй – 4 семейства: Axianassidae, Laomediidae, Thalassinidae и Upogebiidae.

1.2 Распространение и экология

Биоразнообразие и биогеография талассинидных креветок были обобщены Дворжаком (Dworschak, 2000, 2005). Автор представил список известных видов с их широтным, региональным и глубинным распределением. В русскоязычной литературе обзор по биологии данной группы сделан Корниенко (2013).

Общее количество талассинидных видов и родов в 2005 г. составило соответственно 556 и 96, в настоящее время известно 746 видов и около 156 родов (WoRMS, 2016). Географическое распределение этой группы имеет четкий широтный градиент – наибольшее число видов обитает в районе экватора, биоразнообразие снижается по мере продвижения к полюсам. Самая северная точка обитания роющих креветок 71° с.ш. (Норвегия), южная – 55° ю.ш. (пролив Бигл, Чили) (Dworschak, 2005).

Роющие креветки живут в морской среде или в местах, подверженных воздействию морской воды. Многие виды семейств Upogebiidae и Callianassidae встречаются в устьях рек с пониженной соленостью (Manning, Felder, 1991; Itani, 2004). Специфическими местообитаниями аксиидных и гебиидных креветок являются гипоксические и сульфидные отложения (Atkinson, Taylor, 2005), углеводородные просачивания (Felder, Kensley, 2004), а также вулканические горячие источники (Türkau, Sakai, 1995). Талассинидные креветки распространены от верхней приливной зоны до глубины 2000 м, однако большинство видов (95%) живут на мелководье (Dworschak, 2000).

Представители Axiidea и Gebiidea – важный компонент макроинфауны песчаных или илистых участков литорали и сублиторали, так, например, плотность поселений *Upogebia major* в Токийском заливе (Япония) составляет 142 экз/м³, у побережья о-ва Кюсю плотность *Nihonotyræa harmandi* достигает 1440 экз/м³, *N. japonica* – 343 экз/м³.

Аксиидные и гебиидные креветки имеют очевидные конвергентные адаптации к скрытому образу жизни. Большинство видов зарываются в различные типы отложений – от щебня, песка и грязи до довольно твердых субстратов. Некоторые виды семейства Upogebiidae и Eiconaxiidae живут в губках (Williams, 1987; Kensley, 1996a), а виды рода *Pomatogebia* строят норы в кораллах (Williams, 1986; Williams, Scott, 1989).

Норы роющих креветок изучают методом слепков. В начале 30-х годов прошлого столетия использовали гипс, но лучшие слепки нор получают из полиэфирной или эпоксидной смолы, которую заливают через входное отверстие, находящееся на поверхности осадка. Спустя несколько часов смола застывает, образуя полимерный слепок, по которому и исследуют архитектуру норы (Atkinson, Charman, 1984). В настоящее время в литературе описаны норы более 60 видов креветок.

Виды семейства Upogebiidae имеют достаточно простую форму норы, состоящую из одной или нескольких верхних U-образных секций и центральной вертикальной оси. По бокам имеются поворотные камеры (Dworschak, 1983). Такую же основную U-образную секцию имеют *Pomatogebia operculata*, строящая норы в кораллах (Kleemann, 1984), *Upogebia mediterranea*, сверлящая субстрат (Asgaard et al., 1998), а также *U. acanthura*, обитающая в губках (Scott et al., 1988). Норы могут достигать в глубину до 2 м, как например у *U. major* (Kinoshita, 2002). У симпатрических видов могут наблюдаться межвидовые различия в строении нор, как например у *Austinogebia narutensis* и *U. issaeffi* (Kinoshita, Itani, 2005). Также были отмечены вариации формы нор в связи с условиями окружающей среды. Например, нора *U. pusilla* менее глубокая в сублиторали, чем в приливной зоне (Dworschak, 1987), а у *Austinogebia edulis* нора глубже в илу, чем в песке (Li et al., 2008). Некоторые упогебии строят более сложные норы. Например, *U. deltaura* имеет нору с несколькими ответвлениями, но по-прежнему с U-образной частью (Hall-Spenser, Atkinson, 1999). Нора *U. stellata* имеет несколько U-образных частей (Nickell, Atkinson, 1995). Норы Laomediidae, как правило, спиральной формы (Ohshima, 1967; Sakai, 1968a).

Axius serratus имеет нору глубиной более 2 м, слегка спиральной формы с боковыми ветвями (Pemberton et al., 1976). Нора *Axiorygma nethertoni* простая, глубиной всего 15 см (Kensley, Simmons, 1988).

Наибольшее разнообразие нор наблюдается среди Callianassidae. Простые норы с одним или двумя отверстиями встречаются у таких видов, как *Pestarella whitei* (Dworshak, 2002) и *Nihonotrypaea petalura* (Shimoda, Tamaki, 2004). *Nihonotrypaea japonica* имеет нору с чередованием туннелей и камер, с одним входным отверстием, в то время как нора у *N. harmandi* в основном Y-образной формы с двумя входными отверстиями (Tamaki, Ueno, 1998). Подобная симметричная U-образная секция с простыми входными отверстиями встречается у *Neotrypaea californiensis*, *N. gigas*, *Trypaea australiensis* и *Biffarius arenosus* (Kenway, 1981; Swinbanks, Murray, 1981; Griffis, Chaves, 1988; Bird, Poore, 1999). Слегка асимметричную и неглубокую U-образную секцию имеют *B. filholi* (Berkenbusch, Rowden, 2000) и *Pestarella turrhena* (Dworschak, 2001). Нора с различными отверстиями, одно в виде воронки, а другое как небольшой холм с плотной решеткой, характерна для *Callianassa subterranea* (Nickell, Atkinson, 1995).

Норы Laomediidae, Axiidae, Strahlaxiidae, Calocarididae и Callianideidae имеют гораздо более широкий диаметр, чем поперечное сечение животного, тогда как у Upogebiidae, Thomassiniidae и Callianassidae тело плотно прилегает к стенке норы (Dworschak et al., 2012).

Большинство представителей Axiidea и Gebiidea после оседания не выходят из своих нор. Исключение составляет *Thalassina anomala*, которая периодически выталкивает осадок из своей норы на поверхность (Ng, Kang, 1988), а также те виды, которые иногда выходят, чтобы поймать пищевые объекты, например, *Axiopsis serratifrons* (Dworschak, Ott, 1993) и *Neaxius acanthus* (Kneer et al., 2008).

Все норы роющих креветок можно разделить на две группы: образующие или не образующие холмики на поверхности осадка вокруг входа, что связано с типом питания их обитателей. Среди роющих креветок выделяют две основные трофические группы: детритофаги и фильтраторы. Основная пища детритофагов

– органический осадок, который они собирают при создании новых ходов и со стен норы. Роя норы, детритофаги сортируют осадок – часть проглатывают, часть выбрасывают, создавая холмики на поверхности дна, а часть вмуровывают в стену норы. Фильтраторы, питающиеся органическими веществами, взвешенными в воде, не образуют холмики вокруг входа в нору (Griffis, Suchanek, 1991).

1.3 Жизненный цикл

В популяциях разных видов *Axiidea* и *Gebiidea* соотношение полов в среднем близко 1:1, но в разных местах обитания может несколько различаться, при этом незначительно преобладают самки (Berkenbusch, Rowden, 2000; Rotherham, 2004). Считается, что в каждой норе живет одна особь (Coelho et al., 2000; Kinoshita, 2002; Kinoshita, Itani, 2005; Li et al., 2008; Kinoshita et al., 2010), но существуют и исключения, например, *Axiopsis serratifrons*, живущий парами (Dworschak, Ott, 1993).

Представители рода *Nihonotrypaea* достигают половозрелости на первом году жизни, в то же время виды рода *Upogebia* – на втором–третьем (Felder, Lovett, 1989; Dumbauld et al., 1996; Dworschak, 1998; Berkenbusch, Rowden, 2000; Kinoshita et al., 2003a). Длина карапакса половозрелых самок *N. japonica* и *U. major* составляет около 20 мм (Tamaki et al., 1997; Kinoshita et al., 2003a).

Копуляцию наблюдали только у одного вида – *Lepidophthalmus turnerana* (Candisani и др., 2001), который покидает свои норы для размножения. У других видов, практически не выходящих на поверхность грунта, в период размножения самец, вероятно привлеченный неким репродуктивным сигналом, соединяет нору самки со своей норой дополнительным туннелем в U-образной части (Candisani et al., 2001). Такие боковые ходы не раз обнаруживали на полимерных слепках нор *Upogebia omissa* (Coelho et al., 2000), *U. noronhensis* (Candisani et al., 2001), *Austinogebia edulis* (Li et al., 2008) и *U. yokoyai* (Kinoshita et al., 2010). После копуляции, которой предшествует линька самки, самец закрывает этот боковой ход (Candisani et al., 2001). Самка прикрепляет оплодотворенные яйца к

плеоподам, количество которых варьирует от нескольких десятков до десятков тысяч (Kubo et al., 2006; Hernáez et al., 2008). Размер кладки у *N. japonica* составляет 139–3731, у *N. petalura* – 56–2880, у *N. harmandi* – 104–2856 яиц, у крупных особей *U. major* количество яиц может превышать 10 тысяч. Диаметр яиц у разных видов роющих креветок варьирует от 0.5 до 1 мм (Kubo et al., 2006; Hernáez et al., 2008). В ряду *N. japonica* – *N. petalura* – *N. harmandi* самые крупные яйца у *N. japonica* (0.540–0.594 мм), причем у самок, нерестящихся зимой, размеры яиц крупнее, чем летом (Kubo et al., 2006).

В течение репродуктивного сезона каждая самка может вынашивать одну или несколько генераций яиц. Например, *Upogebia pusilla* из Эгейского моря (Kevrekidis et al., 1997) размножается дважды за сезон, а на севере Адриатического моря этот вид может производить три генерации яиц за сезон размножения (Dworschak, 1988). До четырех генераций вынашивает *U. africana* (Hanekom, Erasmus, 1988).

В Токийском заливе яйценосных самок *U. major* наблюдали с декабря по май (Kinoshita et al., 2003a). Среди трех видов *Nihonotrypaea*, обитающих у восточного побережья о-ва Кюсю, наиболее растянутый сезон размножения у *N. japonica*: яйценосные самки встречаются с конца февраля до начала ноября. У *N. harmandi* нерест продолжается с июня по октябрь, а у *N. petalura* – с конца апреля до начала ноября (Kubo et al., 2006).

Продолжительность жизни разных видов Axiidea и Gebiidea составляет от 2 до 5 лет, хотя есть упоминания о 10 и даже о 15–16 годах жизни (MacGinitie, 1935; Hornig et al., 1989). Вероятно, глубокие норы обеспечивают этим животным надежную защиту от хищников и физических стрессов.

1.4 Личиночное развитие

Сведения о личиночном развитии имеются примерно для 1/8 видов (или 1/4 родов) роющих креветок. Еще меньше число видов, для которых развитие описано полностью. В инфраотряде Gebiidea лучше всего личиночное развитие изучено в семействе Upogebiidae, в инфраотряде Axiidea – в семействе

Callianassidae. В семействе Axiidae личинки известны лишь у пяти видов, полностью описано развитие трех из них (Pohle et al., 2011).

Как и многие другие декаподы, роющие креветки в своем развитии проходят несколько планктонных стадий зоэа и стадию мегалопы.

В семействе Upogebiidae имеются значительные различия в количестве личиночных стадий – от прямого развития *Upogebia savignyi* (Gurney, 1937) до двух стадий зоэа у *Austinogebia edulis* (Shy, Chan, 1996), трех у *U. pugettensis*, *U. darwinii*, *U. major* и *U. quddusiae* (Hart, 1937; Ngoc-Ho, 1977; Konishi, 1989; Siddiqui, Tirmizi, 1995), трех или четырех у *U. africana* (Paula et al., 2001), четырех у *U. deltaura*, *U. stellata*, *U. kempi*, *U. affinis* и *U. pusilla* (Webb, 1919; Shenoy, 1967; Ngoc-Ho, 1981; Andryszak, 1986; dos Santos, Paula 2003) и пяти стадий зоэа у *U. paraffinis* (Melo, Brossi-Garcia, 2000). Наиболее распространенный паттерн развития в семействе Upogebiidae – три–четыре стадии зоэа.

В семействе Callianassidae число стадий зоэа варьирует от двух у *Callichirus kraussi*, *C. masoomi*, *Sergio mirim*, *Lepidophthalmus sinuensis*, *L. louisianensis* и *Pestarella tyrrhena* (сокращенное развитие) (Forbes, 1973; Sankolli, Shenoy 1975; Rodrigues, 1984; Thessalou-Legaki, 1990; Nates et al., 1997; Thessalou-Legaki et al., 1999) до трех у *Pestarella candida* и *Lepidophthalmus siriboia* (Долгопольская, 1969; Abrunhosa et al., 2005), четырех у *Necallianassa truncata* (описано неполное развитие) (Долгопольская, 1969; dos Santos, 1999), пяти у *Callianassa subterranea*, *Biffarius filholi*, *Neotrypaea californiensis*, *Callichirus seilacheri*, *Neotrypaea uncinata*, *Nihonotrypaea japonica* и *N. harmandi* (Gurney, 1942; Devine, 1966; McCrow, 1972; Aste, Retamal, 1983, 1984; Miyabe et al., 1998; Konishi et al., 1998) и шести стадий зоэа у *Nihonotrypaea petalura* (Konishi et al., 1990). Шесть стадий было описано также для *Trypaea australiensis* из австралийских вод (Dakin, Colefax, 1940), однако рисунки показывают, что первая стадия этого вида является на самом деле предзоэа. У нее нет рострума, дорсального абдоминального шипа, заднего медиального шипа на тельсоне. Все щетинки развиты не полностью. Тельсон второй стадии имеет только 7+1+7 отростков (т.е. на самом деле это зоэа I); а тельсон третьей стадии 8+1+8 отростков (как у

зоа II); уроподы появляются на четвертой стадии, хотя у всех каллианассид это происходит на третьей. Вероятно, *T. australiensis* имеет только 5 стадий зоа. Кроме того, только первая стадия этого вида получена в лаборатории, остальные взяты из планктона. Таким образом, у каллианассид наиболее обычным вариантом являются пять стадий зоа.

Из трех видов Axiidae, для которых описано полное личиночное развитие, два вида, *Axius stirynchus* и *A. serratus*, имеют две стадии зоа, а третий вид, *Calocaris macandreae* – три (Gurney, 1942; Rodrigues, 1994; Barnich, 1996; Pohle et al., 2011).

Кубо с соавторами (Kubo et al., 2006) обратили внимание на зависимость между размером яиц и продолжительностью личиночного развития. Так, для *Nihonotrypaea*, *Biffarius filholi*, *Callianassa subterranea* и *Neotrypaea californiensis*, откладывающих мелкие яйца, характерно довольно продолжительное (более 15 сут) планктотрофное развитие с четырьмя или пятью стадиями зоа. У видов с более крупными яйцами – *Callianassa kraussi*, *Callichirus major*, *C. masoomi*, *Lepidophthalmus louisianensis* – по три планктотрофные (или лецитотрофные) стадии зоа.

Известно, что после оседания ювенильные креветки могут использовать норы взрослых животных. Ответвления, имеющие небольшой диаметр, хорошо видны на полимерных слепках нор, например, *Upogebia affinis* (Frey, Howard, 1975) и *Nihonotrypaea harmandi* (Tamaki et al., 1992). У молодых *N. harmandi* отмечена тенденция к оседанию рядом с песчаным холмиком, создаваемым на дне в процессе жизнедеятельности взрослых особей. Биотурбация, возникающая при питании взрослых роющих креветок и при рытье ими нор, негативно влияет на выживание ювенильных особей, и нора взрослого животного может оказаться для них подходящим убежищем. Предполагается, что молодые каллианассиды, попав в нору взрослой особи, продвигаются сквозь грунт по направлению к поверхности, а достигнув ее, роют собственную отдельную нору (Tamaki et al., 1992, 1997).

1.5 Роль в экосистеме

Высокая плотность поселений *Axiidea* и *Gebiidea* при довольно крупных размерах животных, а также достаточно большая глубина создаваемых ими нор делают их важным звеном в преобразовании донных осадков (Ziebis et al., 1996а, б; Felder, 2001). В местах скопления этих ракообразных меняется структура осадка, в нем возрастает пористость, увеличивается содержание более мелких частиц и органических веществ, в том числе хлорофилла *a* (Webb, Eyre, 2004).

Внутри нор образуется определенная среда, концентрация растворенного кислорода и неорганических азотистых соединений внутри норы значительно отличается от их содержания в воде над поверхностью дна. Благодаря активной вентиляции норы роющими креветками, приносится вода богатая кислородом, и в результате в норе содержание кислорода становится более высоким, чем у поверхности дна (Dworschak, 1983, 2001). Содержание аммония в норах на порядок, а общее содержание нитратов и нитритов в 2–3 раза выше, чем в вышележащих слоях воды (Koike, Mukai, 1983). Роющие креветки играют важную роль в круговороте азота, например, общий уровень денитрификации грунта в местах обитания *Trypaea australiensis* в 4 раза выше, чем на незаселенных участках; при плотности поселения 22 экз/м² до 76% общего объёма денитрификации происходит внутри нор этого вида (Webb, Eyre, 2004).

Защищенное пространство, в котором существует вентиляция и имеется некоторый запас органических веществ, благоприятно влияет на сопутствующую микрофлору, бактерии и мейофауну (Dobbs, Guckert, 1988; Dittmann, 1996; Bird et al., 2000; Kinoshita et al., 2008). Норы роющих креветок активно заселяют разного рода симбионты. Двустворчатые моллюски *Cryptostoma* закапываются в нескольких сантиметрах от туннеля норы и выставляют в пространство норы сифон. На вентральной стороне abdomena креветок можно встретить прикрепленных двустворчатых моллюсков семейства Galeommatidae (роды *Pseudopythina* и *Peregrinamor*), которые питаются сходными с хозяином взвешенными органическими веществами (Kato, Itani, 2000; Itani, 2002). Среди ракообразных в норах могут обитать крабы родов *Pinnixa*, *Pseudopinnixa* и *Scleroplax* (семейство Pinnotheridae), креветки-альфеиды

родов *Leptalpheus*, *Stenalpheops*, *Betaeus* и *Athanas* (Itani, 2002; Marin, 2010; Марин и др., 2011). Были отмечены форониды, например, *Phoronis pallida* (Frey, Howard, 1975; Santagata, 2004) и копеподы (Itoh, Nishida, 2007).

Эктосимбионты могут наносить животному-хозяину определенный вред. Крабы рода *Sestrostoma* живут на вентральной стороне абдомена хозяина, отщипывая клешнями кусочки его тканей и оставляя значительные повреждения (Itani, 2002). В жаберных камерах прикрепляются изоподы семейства *Bopyridae*, которые могут приводить к паразитической кастрации хозяина (An et al., 2009; Dumbauld et al., 2011).

Во многих регионах роющих креветок, обитающих на мелководье, собирают в качестве приманки для рыбной ловли (Hornig et al., 1989; Rotherham, 2004), для этого используют вакуумный насос (*yabby pump*). Сбор облегчается тем, что во время отлива места обитания ракообразных могут полностью обнажаться. Эти животные не являются объектом промысла, хотя есть и исключения, например, *Austinoegbia edulis* во Вьетнаме и на Тайване используется в пищу (Ngoc-Ho, Chan, 1992).

Некоторые из представителей *Callianassidae* негативно влияют на рост пенеидных креветок, выращиваемых в условиях марикультуры (Nates, Felder, 1999). Производители устриц считают роющих креветок врагами устричных плантаций, так как их норы нарушают плотность подложки, на которой выращиваются моллюски – через норы уходит вода, в результате устрицы покрываются илом и погибают. В прибрежных эстуариях штата Вашингтон в местах культивирования устриц на протяжении более чем 40 лет численность этих ракообразных пытаются контролировать с помощью пестицидов (Feldman et al., 2000; Dumbauld et al., 2006).

ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1 Географическое положение

Залив Петра Великого (рис. 1) является самым обширным в Японском море, его площадь составляет около 6 тыс. км², а суммарная протяженность береговой линии, включая острова – около 1500 км. Он находится в северо-западной части моря между параллелями 42°17' и 43°20' с. ш. и меридианами 130°41' и 133°02' в.д. Воды зал. Петра Великого ограничены со стороны моря линией, соединяющей устье р. Туманная с м. Поворотный. Вдоль этой линии ширина залива достигает почти 200 км (Лоция..., 1984).

Береговая линия зал. Петра Великого очень извилистая и образует много вторичных заливов и бухт. Полуостровом Муравьев-Амурский и группой островов, расположенных к юго-западу от него, зал. Петра Великого разделяется на два самых больших залива второго порядка: *Амурский* и *Уссурийский*. В юго-западной части зал. Петра Великого располагается крупный зал. Посьета, а в восточной части – более мелкие заливы *Стрелок*, *Восток* (рис. 2) и *Находка*.

Амурский залив – обширная, сравнительно мелководная акватория в северо-западной части зал. Петра Великого. С запада она ограничена континентальным побережьем, а с востока – побережьем п-ва Муравьева-Амурского и продолжающимися его о-вами Русский, Попова, Рейнеке, Рикорда и др. Южная граница залива проходит по линии, соединяющей м. Брюса и острова Циволько и Желтухина. Залив простирается в северо-западном направлении примерно на 70 км, а его ширина, составляющая в среднем 15 км, колеблется от 13 до 18 км. Площадь залива составляет около 1.8х10.0, объем вод – 2х10 м (Лоция..., 1984).

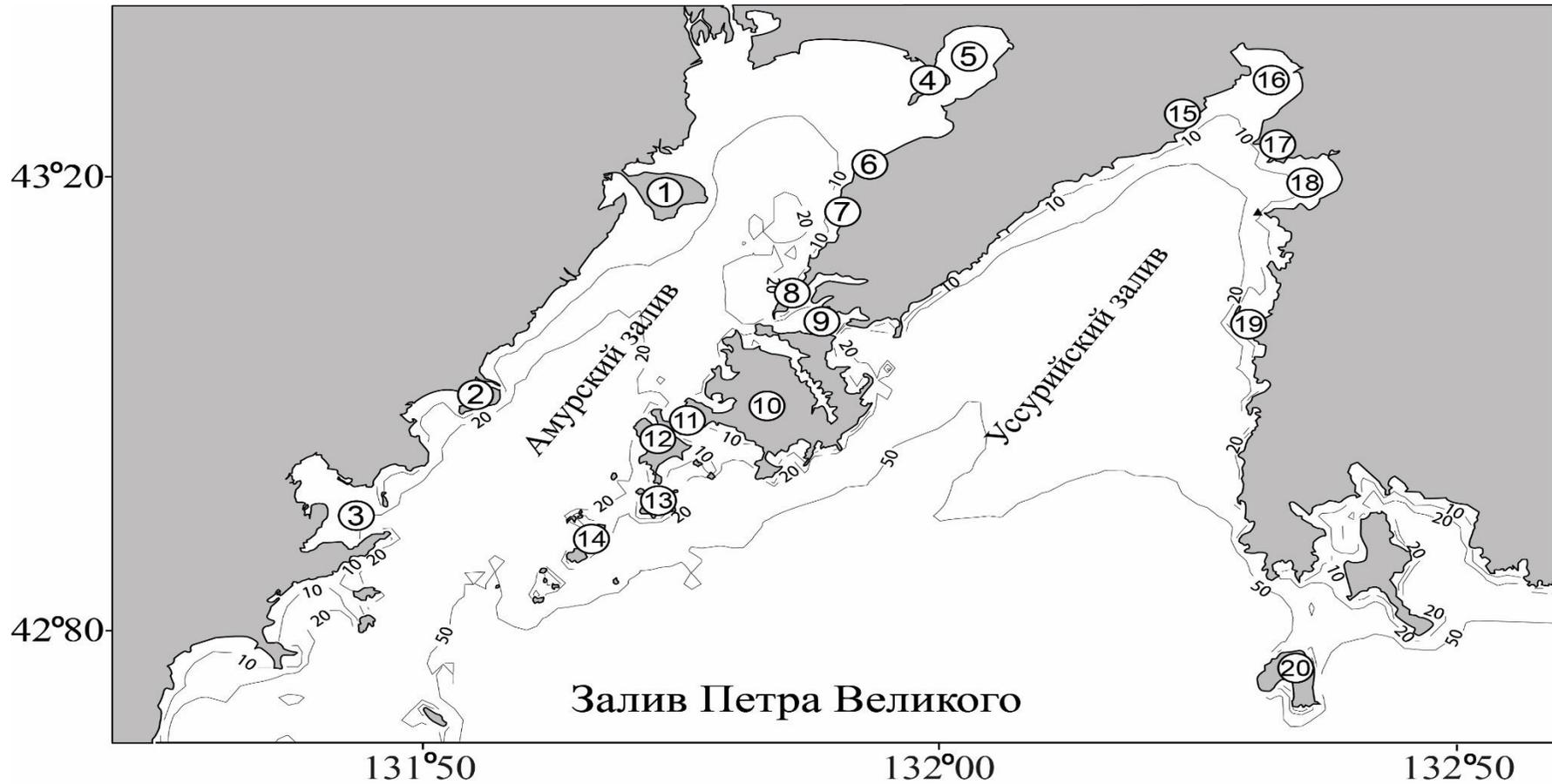


Рисунок 1 – Карта-схема зал. Петра Великого: 1 – п-в Песчаный, 2 – п-в Ломоносова, 3 – зал. Славянский, 4 – п-в Де-Фриз, 5 – зал. Угловой, 6 – м. Красный, 7 – м. Фирсова, 8 – п-в Шкота, 9 – прол. Босфор Восточный, 10 – о-в Русский, 11 – прол. Старка, 12 – о-в Попова, 13 – о-в Рейнеке, 14 – о-в Рикорда, 15 – м. Вилкова, 16 – б. Муравьиная, 17 – б. Теляковского, 18 – б. Суходол, 19 – м. Седловидный, 20 – о-в Аскольд

Уссурийский залив занимает северо-восточную часть зал. Петра Великого. С северо–запада он ограничен п-вом Муравьев-Амурский, о-вом Русский и островами, лежащими к юго-западу от о-ва Русский. С востока залив ограничен материковым берегом и о-вом Аскольд. Южной границей залива считается линия, соединяющая южные части островов Желтухина и Аскольд (Лоция..., 1984).

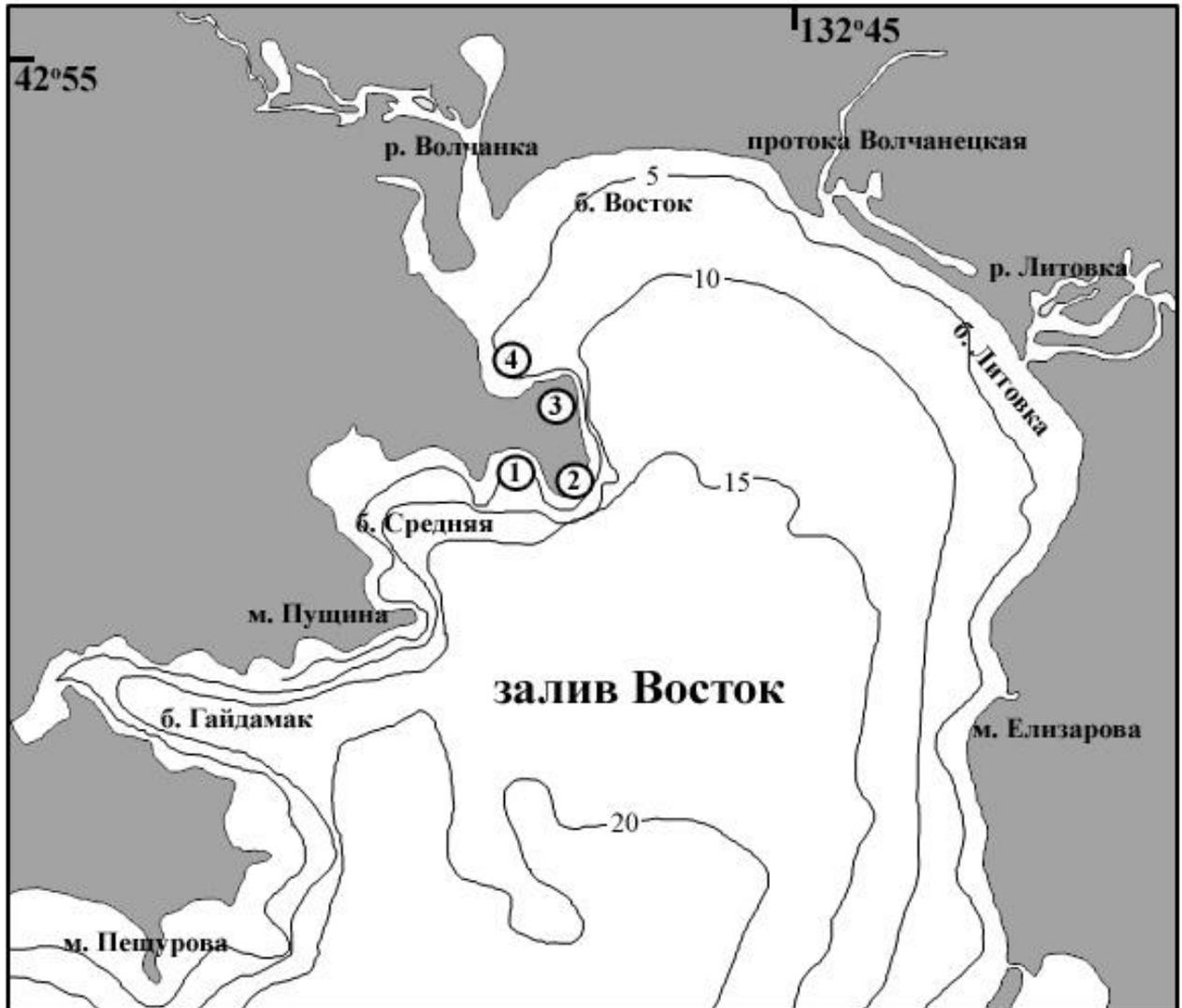


Рисунок 2 – Карта-схема зал. Восток: 1 – б. Прибойная, 2 – м. Пашинникова, 3 – МБС «Восток», 4 – б. Тихая Заводь

Залив Восток находится в юго-восточной части зал. Петра Великого и обращен к открытому морю. Акваторию залива ограничивают на западе м. Пешурова, на востоке – м. Подосенова. Залив состоит из шести бухт, из которых наиболее крупные: Гайдамак, Средняя, Восток и Литовка (Кашенко, 2014).

2.2 Рельеф дна и донные осадки

Рельеф дна в зал. Петра Великого характеризуется развитым мелководьем и крутым материковым склоном, который проходит к югу от островов Аскольд и Рикорда почти параллельно линии, соединяющей устье р. Туманная и м. Поворотный. Дно в зал. Петра Великого довольно ровное и плавно повышается с юга на север. В восточной части залива глубины достигают 100 м и более, а в западной не превышают 100 м. За пределами южной границы залива начинается крутой материковый склон, и глубины резко увеличиваются. Вторичные заливы мелководные (Лоция..., 1984).

Общий фон осадков в зал. Петра Великого создают мелкие пески. Дно большинства бухт и заливов, в которых гидродинамика ослаблена, выстилают алевритопелитовые и пелитовые илы. Вдоль высоких берегов, где развиты процессы волнового разрушения, дно сложено грубообломочным материалом – валунами, галькой, гравием, на некоторых участках наблюдается значительное скопление обломков ракуши (Подорванова и др., 1989).

В *Амурском заливе* рельеф дна довольно ровный. От берегов вершины залива простираются обширные отмели. Глубины в вершинной части залива, как правило, не превышают 10 м. По мере продвижения к югу глубины возрастают до 15–20 м в средней части залива и 30–50 у его границы (Подорванова и др., 1989). Особенностью рельефа *Амурского залива* является наличие большого вала субширотного простирания («Муравьевский порог»), который протягивается от южной оконечности п-ва Песчаный до о-ва Русский, он разделяет залив на две части – северную и южную. Северная часть представляет собой равнину, в составе донных отложений здесь преобладают пелитовые и алевритопелитовые илы темно-серого цвета, являющиеся продуктом твердого стока р. Раздольная (Петренко, 1993). В юго-западной части залива – мелкоалевритовые илы. Мелкозернистые пески простираются непрерывно вдоль берега в пределах глубин 0–5 м. Гравийно-галечный грунт представлен на небольших участках дна вдоль скалистых берегов. Такое распределение осадков объясняется преобладанием спокойной гидродинамической обстановки и обилием

поступления мелкообломочного материала, выносимого реками, впадающими в залив (Подорванова и др., 1989).

Глубины в *Уссурийском заливе* постепенно уменьшаются с приближением к его вершине. Мелководье в заливе представлено узким поясом. В вершине залива и во вторичных бухтах восточного побережья мелководье занимает значительные площади. Наиболее распространенным типом осадков в заливе являются алевритопелитовые илы, которые залегают в средней части залива и бухтах Суходол и Муравьиная. Вдоль алевритопелитовых илов проходят мелкоалевритовые. Крупные алевриты залегают по периметру илов и к югу замещаются мелкозернистыми песками. Мелкозернистые пески протягиваются вдоль всего берега (Подорванова и др., 1989).

Западный берег *зал. Восток* сложен плотными породами и более устойчив к различным разрушающим факторам, поэтому более возвышенный и обрывистый. Мысы скалистые, окаймлены камнями и кекурами. Западный берег *зал. Восток* более изрезан по сравнению с восточным берегом. Восточный берег от вершины залива до м. Подосёнова низменный. Он сложен осадочными породами с включением большого количества хорошо окатанных валунов с размерами от 15 до 40–45 см, что наблюдается на обрывистых частях берега. С продвижением на юг от м. Подосёнова на поверхность выходят плотные породы, берег постепенно повышается, становится утёсистым с подводными рифами. Вершины бухт, как правило, являются долинами рек, на которых расположены песчаные и песчано-галечниковые пляжи (Кашенко, 2014).

2.3 Климат

Метеорологический режим *зал. Петра Великого* определяют муссонная циркуляция атмосферы, положение траекторий циклонов, эпизодический выход тайфунов, воздействие холодного Приморского и теплого Цусимского (на юге) течений. Изменения общей циркуляции вод происходят в период смены направлений ветра. Ветровой режим в *зал. Петра Великого* определяется муссонной циркуляцией, выраженной в преобладании северо-западного ветра в

холодное полугодие и юго-восточного в теплое. В весенний период равнозначны как юго-восточные (до 30%), так и северные ветры (до 37%) со скоростями 8 и 9 м/с соответственно. Весной ветровой режим неустойчивый, температура воздуха сравнительно низкая и возможны длительные периоды сухой погоды. Летом в заливе преобладают юго-восточные ветры, часто отмечаются периоды штилевой погоды (до 50% случаев на севере *Амурского залива*) и бризовая циркуляция. Осенью при прохождении глубоких тропических или внетропических циклонов возникают сильные ветры скоростью до 15–20 м/с (Климат..., 1978).

Прибрежные воды характеризуются ярко выраженными сезонными колебаниями поверхностной температуры и солености. Годовой ход температуры воды на поверхности описывается кривой с максимумом в августе и минимумом в январе–феврале. Ход кривой не равномерен. Рост температуры воды от января к августу происходит медленнее, чем падение от августа к декабрю. Однако в отдельные годы максимальная температура наблюдается в сентябре, реже в июле. В конце лета в полузакрытых бухтах температура воды обычно достигает 25–26°C, в кутовых участках даже 28–30°C, а в отдельные дни возможно ее увеличение до 33°C (Лоция..., 1984). Зимой повсеместно устанавливается отрицательная температура.

Гидрологическая зима (период с отрицательной поверхностной температурой) в среднем продолжается около 3 мес., летний гидрологический период (температура воды на поверхности превышает 15°C) длится почти 5 мес. (Бирюлин и др., 1970).

Температурный режим в *Амурском заливе* в основном определяется годовым циклом прогрева и охлаждения вод. По термическим условиям *Амурский залив* можно условно разделить на три части – мелководную, среднюю и мористую. В период интенсивного прогрева в мае–июле общим для температуры является уменьшение ее значений от вершины залива в направлении мористой части. Приращение температуры в этот период в разных районах составляет от 5 до 7°C. Осенью в распределении температуры наблюдается обратная картина – более низкие ее значения характерны для вод кутовой части. Эти различия вызваны

тем, что прогрев и охлаждение вод в кутовой части вследствие ее мелководности происходят значительно быстрее, чем в мористой части. Годовой максимум температуры наблюдается в конце июля–начале августа и составляет 20–21°C (Зуенко, 2002; Рачков, 2002). Мелководная часть залива сильно прогревается летом (до 23°C) и интенсивно охлаждается зимой (до –1.9°C). Температуры здесь как зимой, так и летом весьма однородны по вертикали и по площади. Они переходят через 0°C к положительным значениям в конце марта и очень быстро растут, достигая максимума к середине августа. Затем также быстро падают, переходя через 0°C к концу ноября. В весенне-летний период прибрежные воды имеют более высокую температуру, чем воды мористой части. В осенне-зимний период наблюдается обратная картина. Граница раздела между этими водами в юго-западной части зал. Петра Великого проходит по линии островов Большой Пелис – Стенина – Рикорда. Средняя часть *Амурского залива* находится под влиянием стока с севера вдоль западного берега и подтока вод с юга вдоль восточного берега. Вследствие этого летом у западного берега температура воды несколько выше, чем у восточного. Температура воды летом в средней части залива обычно равномерно изменяется от поверхности до дна, уменьшаясь в среднем на 10°C (Ластовецкий, Якунин, 1981).

Резких скачков температуры в *Уссурийском заливе* не наблюдается, но придонные воды холоднее поверхностных вод, в особенности в глубоководной части залива. На мелководье отмечаются наиболее высокие значения температуры воды. Летом в *Уссурийском заливе* более холодные воды имеет западная часть, которая зимой, наоборот, характеризуется более высокими температурами. В целом летние термические условия в *Уссурийском заливе* во многом определяются погодными факторами: температурой воздуха, ветровым режимом, облачностью, которые вносят существенный вклад в сезонные процессы (Зуенко, 1993; Ким и др., 2006).

Годовой ход температуры у поверхности воды в *зал. Восток* описывается кривой с максимумом в теплый период и минимумом в холодный. Общий размах колебаний температуры у поверхности воды составляет 23.5°C (Гайко, 2006).

Зимой температура поверхностного слоя принимает значения $-1.6-1.8^{\circ}\text{C}$ (Степанов, 1976). С наступлением весны температура начинает повышаться и у поверхности воды переходит через 0°C в первой–третьей декадах марта, в нижних горизонтах – в апреле. В мае поверхностные воды прогреваются до $10-13^{\circ}\text{C}$ (Степанов, 1976; Гайко, 2006). Летом температура у поверхности изменяется в пределах $15-25^{\circ}\text{C}$, в горизонте 10 м – $8-19^{\circ}\text{C}$, максимальная температура отмечена в августе. В летний период с заходом холодных вод в залив может наблюдаться резкое снижение температуры воды на $10-12^{\circ}\text{C}$ на глубине 10–15 м и глубже. В сентябре образуется гомотермический слой воды, который может сохраняться в течение всего осеннего сезона. Осенью температура воды постепенно уменьшается с $16-18$ до $0-3^{\circ}\text{C}$ к концу ноября (Степанов, 1976; Гайко, 2006).

В северо-западной части зал. *Восток* в летне-осенний период существует значительная межгодовая и сезонная температурная изменчивость поверхностного и придонного горизонта. С июня по сентябрь температура в слое воды 0–6 м варьирует от $7.4-7.8$ до $25.0-25.9^{\circ}\text{C}$, причем в придонных горизонтах межгодовая изменчивость по амплитуде выше на 1.4°C , по размаху колебаний – на 1.6°C , чем в поверхностном слое (Григорьева, Кашенко, 2010).

2.4 Гидрохимическая характеристика

Максимальная соленость в зал. Петра Великого ($33.8-34.1\%$), обусловленная минимальным материковым стоком, льдообразованием и вертикальной зимней конвекцией, наблюдается в январе–феврале и практически однородна по глубине. В некоторых районах, где образуется припай, ее значения могут превышать 35% . Внутригодовая изменчивость солености отличается большим разнообразием. В зависимости от района наблюдается значительное различие как по величине годовых амплитуд, так и в сроках наступления экстремальных значений (Винокурова, 1977). Распределение солености по акватории залива в теплое время года имеет большие межгодовые колебания. Наибольшие флуктуации отмечены в *Амурском* и *Славянском* заливах, бухтах Рейд Паллады

и Экспедиции, заливах *Восток* и *Находка*. В отдельные годы поток опресненных вод у западного побережья зал. Петра Великого прослеживается до м. Гамова. Экстремальные значения солености в такие периоды могут составлять 2–9‰ в вершине залива, 13–15‰ – у м. Ломоносова и 27–29‰ – у м. Гамова (Винокурова, 1977).

Река Раздольная – самая крупная из рек южного Приморья, она играет большую роль в формировании гидрологического и гидрохимического режимов в *Амурском заливе*. Большая часть *Амурского залива* находится под действием стока р. Раздольная, благодаря которому в северной части залива существуют эстуарные и прибрежные зоны, различающиеся в основном соленостью воды. В нижнем течении р. Раздольная расположена зона внутреннего эстуария, где речные воды с условно нулевой соленостью (не более 3‰) занимают верхний 1–5-метровый слой и подстилаются водами с соленостью 10–30‰, распространяющимися в виде придонного клина. На участке *Амурского залива*, расположенном непосредственно вблизи устья – внешнем эстуарии, солоноватые воды занимают поверхностный слой толщиной 3–5 м и распространяются от устья в глубь залива в виде шлейфа, соленость в котором увеличивается по мере удаления от устья, а подповерхностный слой занят соленой морской водой. За пределами шлейфа существует пограничная зона пониженной солености в поверхностном слое толщиной 10–15 м – приэстуарная зона. На остальной части *Амурского залива* наблюдается типичная для зал. Петра Великого прибрежная структура вод (Состояние морских экосистем..., 2005).

Кроме р. Раздольной, на гидрохимию акватории *Амурского залива* влияют реки Амба, Шмидтовка, Богатая, Пионерская. В целом залив находится под значительным влиянием пресных вод, в него поступает почти половина всего стока зал. Петра Великого (Подорванова и др., 1989).

В вершине *Уссурийского залива* зимой, ранней весной и осенью значение солености находится в пределах 33.0–34.0‰, а летом на поверхности может падать до 17‰. В нижних горизонтах градиенты существенно уменьшаются. Так, на глубине 5 м соленость держится обычно не ниже уровня 31‰.

Аналогичное явление имеет место и во многих других мелководных районах зал. Петра Великого (Подорванова и др., 1989).

Соленость в зал. *Восток* колеблется от 12–15‰ в кутовой части до 32–34‰ на выходе. Колебания солености определяются значительным речным стоком, осадками и водообменом с открытым морем. Особенно выражены колебания солености в северной части залива, где после дождей у поверхности она приближается к нулю (Степанов, 1976).

Годовой ход солености в зал. *Восток* характеризуется максимальными величинами зимой – 34.0–34.1‰ по всем горизонтам и минимальными летом: 29.0–31.0‰ у поверхности воды, 31.0–32.0‰ в горизонте 10 м и 32.0–34.0‰ на глубинах 20–30 м (Степанов, 1976). Мелководная вершинная часть залива в отдельные годы может быть заполнена слабосолеными водами. Поскольку суммарный сток рек Волчанки и Литовка составляет 0.2% объёма залива (Степанов, 1976), в дождливые сезоны сильно опресненные воды могут охватывать почти всю акваторию (Григорьева, Кашенко, 2010).

В северо-западной части зал. *Восток* в летне-осенний период наблюдается сильное опреснение поверхностных вод. В отдельные дни соленость в поверхностном слое воды снижается до минимальных значений – 0.5–12.6‰, в горизонтах 5–6 м до 19.2–20‰. В середине лета соленость воды в поверхностных горизонтах может изменяться в более широком диапазоне, чем в его начале. Среднемесячный минимум зафиксирован в августе, но в отдельные годы, может быть, сдвинут на июнь, июль и даже сентябрь (Григорьева, Кашенко, 2010).

В поверхностном слое воды зал. Петра Великого относительное насыщение кислородом в целом не опускается ниже 100%. Распределение кислорода на поверхности довольно равномерно. Летом в придонном слое воды насыщение кислородом ниже и распределение не столь равномерно (Подорванова и др., 1989). Слабое насыщение кислородом наблюдается как в *Амурском*, так и *Уссурийском заливах*, минимальные концентрации отмечены южнее о-ва Русский (насыщение 74%, в то время как на остальной акватории оно не опускается ниже 80%). Годовой ход растворенного в морской воде кислорода на

поверхности имеет два максимума и два минимума (Супранович, Якунин, 1976). Первый максимум отмечен в апреле–мае (8.15–8.50 мл/л), второй – в ноябре–декабре (до 8.0 мл/л), связаны они с развитием фитопланктона и с интенсивным фотосинтезом. Вследствие хорошо развитых процессов перемешивания, кислород из поверхностного слоя равномерно переносится на глубину. Летний минимум (4.2–6.2 мл/л) обусловлен максимальным прогревом вод, причем в мелководных бухтах в придонных горизонтах его концентрация может упасть до 2.4–3.0 мл/л и привести к заморным явлениям (Григорьева, Золотова, 1988). Зимний минимум примерно на 1 мл/л больше летнего и колеблется около 7 мл/л (Подорванова и др., 1989).

2.5 Гидрологический режим

Гидрологический режим зал. Петра Великого формируется под влиянием климатических условий, рельефа дна и очертания берегов, материкового стока, сгонно-нагонных и приливных явлений, свободного водообмена с Японским морем, системой течений (Бирюлин и др., 1970; Винокурова, 1977).

В создании системы течений зал. Петра Великого принимают участие постоянное Приморское течение, сток рек, впадающих в залив, приливно-отливные и сгонно-нагонные течения (рис. 3). Холодное Приморское течение заходит в залив с севера и следует к западу вдоль изобаты 100 м в направлении м. Гамова – о-в Фуругельма. Оно прослеживается вдоль внешней кромки шельфа Приморья на расстоянии 15–20 миль от берега со средней скоростью 30 см/с (Лоция..., 1984). К северу от границы течения, которая проходит по линии о-в Фуругельма, м. Гамов, о-в Большой Пелис, о-в Аскольд и м. Поворотный, формируется прибрежное противотечение. Оно особенно четко выражено в западной части зал. Петра Великого. Под влиянием морфологических особенностей рельефа дна и очертаний береговой линии Приморское течение в различной степени оказывает свое воздействие на циркуляцию вод мелководных бухт и заливов в зал. Петра Великого. Особенно заметно его воздействие сказывается в заливах Находка, *Восток*, Стрелок и Китовый, в прол. Аскольд, в

районе о-вов Римского-Корсакова, где общее движение вод осуществляется по системе круговоротов. На движение вод в *Амурском* и *Уссурийском заливах* Приморское течение влияет слабее и проявляется преимущественно в их южных районах (Иващенко, 1993).

Под воздействием речного стока, морских течений и ветрового воздействия в заливах второго порядка создаются местные циркуляции (Юрасов, Яричин, 1991). На большей части акватории зал. Петра Великого значения скоростей приливно-отливных течений не превышают 2–4 см/с, увеличиваясь в проливах до 10–15 см/с.

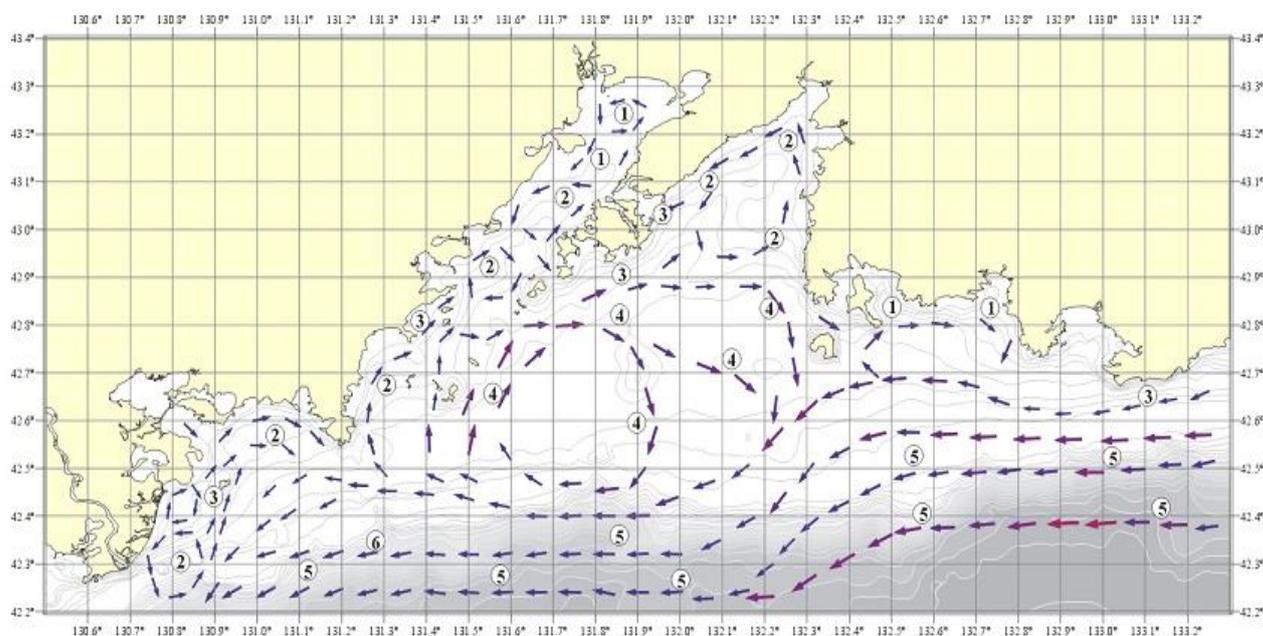


Рисунок 3 – Обобщенная схема поверхностных течений зал. Петра Великого для преобладающих южных направлений ветра (Динамика экосистем..., 2003). Цифры в кружках – скорости течений: 1 – 0–5 см/с; 2 – 6–10 см/с; 3 – 11–15 см/с; 4 – 16–20 см/с; 5 – 21–30 см/с

В весенний период при северном ветре в *Уссурийском заливе* формируются два антициклонических круговорота, в центре которых течения практически отсутствуют (скорости менее 1 см/с). В северной части *Амурского залива* образуются два местных круговорота: против часовой стрелки – вдоль западного берега в центральной части (со скоростью 7–15 см/с), и по часовой стрелке – в районе полуострова Де-Фриз (со скоростью 2–9 см/с) (Савельева, 1989).

Циклоническим круговоротом осуществляется обмен вод между северной и южной частями заливов. Южнее п-ова Песчаный течения направлены в сторону открытой части залива. Большое влияние на циркуляцию вод оказывает водообмен через проливы, особенно через прол. Босфор Восточный, где образуются максимальные течения со скоростью 16–25 см/с. При северном ветре движение вод происходит из *Уссурийского залива* в *Амурский залив*. В летне-осенний период в бухтах отмечены стонно-нагонные явления, сопровождающиеся возникновением компенсационных течений со скоростями 0.10–0.15 м/с (Юрасов, Яричин, 1991).

В *Амурском заливе* существует стоковое стационарное течение, направленное с севера на юг и заметное от изобаты 10 м (Подорванова и др., 1989). Интенсивность стокового течения зависит от объема поступающих пресных вод: в периоды половодий стоковое течение из вершин *Амурского залива* распространяется вдоль его западного берега, при ослаблении стока – вдоль восточного берега с выходом в прол. Босфор Восточный. В мае–июне в зависимости от объема стока преобладает западное или восточное распространение эстуарных вод. В июле шлейф эстуарных вод, ослабевая, обычно раздваивается посередине залива, и из открытой части зал. Петра Великого проникают морские воды. В августе, в период максимального развития летнего муссона, нагон морских вод в северо-западную часть залива усиливается, и шлейф эстуарных вод распространяется вдоль восточного побережья. В сентябре–октябре шлейф почти всегда распространяется вдоль западного берега (Пространственно-временная изменчивость..., 2004). Увеличение речного стока способствует раздвоению шлейфа эстуарных вод в *Амурском заливе*, его направление определяется преобладающим ветром: развитие летнего муссона обуславливает формирование в кутовой части залива антициклонической циркуляции, при прочих условиях циркуляция, скорее всего, будет циклонической (Хен, 2003).

В южной части *Амурского залива* постоянные течения образуют циклоническую циркуляцию, что определяет более морской режим вод в его

юго-восточной части и более прибрежный – в его юго-западной части. Все типы циркуляции вод в северной части залива неустойчивы и могут меняться в течение нескольких суток (Хен, 2003).

С декабря по февраль в *Уссурийском заливе* господствуют северные и северо-западные ветры, а с мая по август – восточные и юго-восточные, вызывающие большое волнение.

В *Уссурийский залив* впадают в основном небольшие реки. В бухту Суходол – Суходол и Петровка, в б. Муравьиная – Артемовка и Шкотовка. В основном в *Уссурийском заливе* стоковое течение направлено из его вершины вдоль западного берега (Лоция ..., 1984). В куту *Уссурийского залива* циркуляция в поверхностном слое носит циклональный характер. Она складывается из течений, выносящих стоковые воды рек Артемовка и Шкотовка на юг, и течения, следующего на север, с которым в район поступают более соленые воды из открытой части *Уссурийского залива*. В вершине кута, где располагается б. Муравьиная, под влиянием взаимодействия шлейфов рек Артемовка и Шкотовка, формируется локальный циклональный вихрь (Хен, 2003).

Для вод *зал. Восток* (рис. 4) характерна довольно сложная система постоянных и периодических течений, наличие придонного, промежуточного и поверхностных потоков с существенными сезонными изменениями направления основных из них. В районе м. Поворотный в зал. Петра Великого попадает вода холодного Приморского течения (Иващенко, 1993). Ответвления этих вод летом проникают в *зал. Восток* у м. Подосенова и распространяются вдоль восточного побережья во внутренние его части (Плотников, Новожилов, 1991). С продвижением в кутовую часть залива скорость течения постоянно снижается с 20–24 см/с до 2–5 см/с. Вдоль западного побережья происходит вынос вод из залива. Кроме этой макроциркуляции потоков наблюдаются мелкомасштабные вращения вод в мористой, центральной и кутовой частях залива, в районе б. Средней. Зимой наблюдается смена направления постоянных течений – основная масса вод попадает в залив в мористой части у западного побережья, а выносится у восточного.

В переходные периоды от зимы к лету отдельные ветви Восточно-Корейского течения могут достигать берегов Южного Приморья, а, следовательно, и *зал. Восток* (Покудов, Власов, 1980). Транспорт теплых вод этого течения происходит по цепочке отдельных завихрений и циркуляций, которые обычно наблюдаются с марта по ноябрь (Danchenkov et al., 1997).

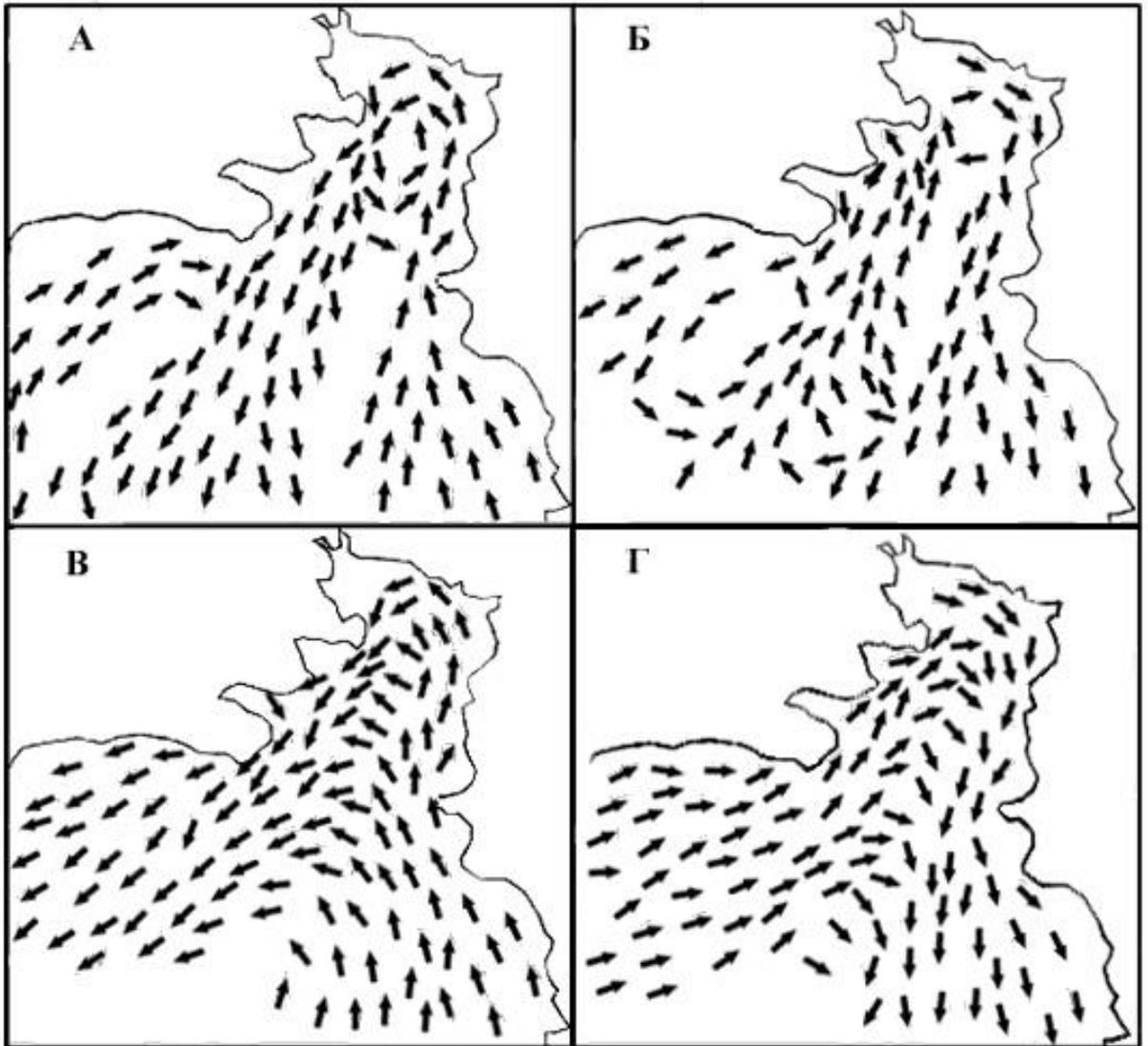


Рисунок 4 – Схема поверхностных течений в *зал. Восток* при преобладающих направлениях ветра: А – южном, Б – северном, В – юго-восточном, Г – западном (Христофорова и др., 2004)

ГЛАВА 3. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

3.1 Объекты исследования

Подтип Crustacea Brünnich, 1772

Класс Malacostraca Latreille, 1802

Надотряд Eucarida Calman, 1904

Отряд Decapoda Latreille, 1802

Инфраотряд Gebiidea de Saint Laurent, 1979

Семейство Upogebiidae Borradaile, 1903

Род *Upogebia* Leach, 1814

В российских водах Японского моря обитает три представителя семейства Upogebiidae, а именно *Upogebia major*, *U. issaeffi*, *U. yokoyai*. Между собой эти три вида различаются строением проподуса и дактилуса переопода I.

У *U. yokoyai* в проксимальной части дорсального гребня проподуса переопода I хорошо выражен крупный зубец (иногда пара зубцов), который отсутствует у других представителей рода *Upogebia* из российских вод. У *U. yokoyai* зубец на внутреннем крае неподвижного пальца ложной клешни переопода I крупный и расположен у основания пальца, тогда как у *U. major* он не выражен, а у *U. issaeffi* крупный треугольный зубец и несколько мелких зубцов находятся посередине внутреннего края. На дистальном конце дорсального гребня верхнего края проподуса переопода I у самцов *U. yokoyai* имеются крупные зубцы, у *U. major* они отсутствуют, а у *U. issaeffi* имеется лишь один небольшой дистальный зубец. Кроме того, *U. yokoyai* характеризуется коротким (3-члениковым) жгутиком эндоподита максиллипеда III, в то время как у *U. major* и *U. issaeffi* жгутик значительно длиннее (Марин и др., 2013).

***Upogebia major* (De Haan, 1841)**

Описание. Основные морфологические признаки приведены в следующих статьях: De Haan, 1833–1850; Макаров, 1938; Sakai, 1968б, 1982; Марин и др., 2013.

Размер. *Upogebia major* – крупный вид, общая длина более 100 мм, длина карапакса более 30 мм (Макаров, 1938; Kinoshita, 2002; Sakai, 2006).

Окрас. Темно-зеленый (Sakai, 19686).

Экология. *Upogebia major* обитает в приливно-отливной зоне. Встречается как в морских, так и в опресненных водах. Предпочитает илистый песок (Kinoshita, 2002; Itani, 2004). По способу питания – фильтратор, питается осадком, который предварительно взмучивает, превращая в суспензию (Kinoshita, 2002). Потенциальной пищей является фитопланктон (Yokoуama et al., 2005). Строит несложные вертикальные Y-образные норы с двумя входными отверстиями. Нора состоит из двух основных секций: U-образной верхней части с входными отверстиями и I-образной нижней части с дополнительными камерами и ответвлениями. Глубина норы колеблется от 12.0 до 208 см, может достигать 250 см. Диаметр норы зависит от длины карапакса и увеличивается по мере роста животного (Kinoshita, 2002).

Плотность поселений *U. major* в Токийском заливе достигает 142 экз/м² (Kinoshita et al., 2003a). В зал. Восток средняя плотность поселений составляет 4.2±2.6 экз/м², максимальная 24 экз/м². Доля от общей биомассы макробентоса достигает 33.2–41.9% (Селин, 2015б). *Upogebia major* способна переносит кратковременную гипоксию (Mukai, Koike, 1984). В норах этой креветки обитают некоторые виды ракообразных, полихет, двустворчатых моллюсков, копепод и рыб (Marin, 2010; Марин и др., 2011; Kinoshita, 2002).

Сезон размножения *U. major* в Токийском заливе длится с декабря по май. Личинки в планктоне встречаются с начала марта по май, при температуре от 8.1 до 19.5°C. Количество яиц уменьшается к концу сезона размножения (с марта по май), а количество пустых яйцевых оболочек на плеоподах увеличивается, что свидетельствует только об одной генерации за сезон размножения. Оседают личинки при размере карапакса менее 4 мм (Kinoshita et al., 2003a). Осевшая молодь на небольших глубинах строит самостоятельные норы, независимо от взрослых особей (Kinoshita, 2002). Ювенилы *U. major* довольно быстро растут в течение первого года жизни, но в нересте участвуют только на третий год, спустя

31 месяц после оседания, когда длина их карапакса составляет более 20 мм. После достижения полового созревания эти ракообразные живут еще несколько лет, т.е. продолжительность их жизни составляет 4–5 лет (Kinoshita et al., 2003a). В гонадах самцов присутствуют ооцитоподобные клетки, количество которых зависит от сезона года и возраста самца. Так как существует четкий половой диморфизм, смена пола маловероятна (Kinoshita et al., 2003a).

Личиночное развитие. Первая стадия зоэа *U. major* была получена в лабораторных условиях и описана Miyazaki (1936). Позже Курата (Kurata, 1965) описал три стадии зоэа из планктона, собранного у о-ва Хоккайдо.

Полное личиночное развитие роющей креветки *U. major* из зал. Аккеси (о-в Хоккайдо) было подробно описано Кониси (Konishi, 1989). Минимальная продолжительность развития от зоэа I до мегалопы при температуре 15°C и солености 35‰ составила 14–16 сут, при этом продолжительность каждой стадии зоэа – от 3 до 6 сут.

Типовое местонахождение. Нагасаки, о-в Кюсю, Япония (De Naan, 1833–1850).

Географическое распространение. В Японии встречается в прибрежных водах всех островов, кроме архипелага Рюкю (Itani, 2004; Sakai, 2006). Обнаружен также у западного и восточного побережья Корейского полуострова (Hong, 2013; Hong, Lee, 2014a), в северной части и вдоль восточного побережья Китая (Sakai, 2006). В российских водах вид найден в прибрежных водах г. Владивостока (б. Золотой Рог), в заливах Ольги и Восток, а также в зал. Анива (о-в Сахалин) (Макаров, 1938; Sakai, 1968б; Sakai, 2006; Марин и др., 2013).

***Upogebia issaeffi* (Balss, 1913)**

Описание. Основные морфологические признаки приведены в следующих статьях: Balss, 1913; Макаров, 1938; Ngoc-Ho, 1979; Sakai, 1968б, 1982; Марин и др., 2013.

Размер. Средних размеров, длина тела не превышает 88 мм (Селин, 2014).

Окрас. От коричнево-бежевого до темно-коричневого (Корниенко, 2013; Hong, Lee, 2014б).

Экология. *Upogebia issaeffi* обитает только в морских водах, на песчаных и галечных грунтах, часто среди крупных валунов и скал (Itani, 2004). На песчаных грунтах может встречаться совместно с *Nihonotrypaea petalura* (Селин, 2013) и *U. yokoai* (Itani, 2004). Строит норы Y-образной формы с двумя входами глубиной до 60 см. Диаметр норы не зависит от размера животного; как правило, длина карапакса больше, чем диаметр норы (Kinoshita, Itani, 2005).

В зал. Восток средняя плотность поселений составляет 3.8 ± 4.0 экз/м², максимальная 13 экз/м². Доля от суммарной биомассы макрозообентоса не превышает 2.7%, но доля от суммарной биомассы десятиногих ракообразных достигает 51.2%. В зал. Восток наблюдается равновесное соотношение самцов и самок, такое же соотношение отмечено у южного побережья Корейского полуострова (Селин, 2014; Hong, Lee, 2014б). Половозрелыми *U. issaeffi* становятся при длине 60–70 мм. Продолжительность жизни этого вида составляет 2–3 года (Селин, 2014).

Личиночное развитие. Не было описано.

Типовое местонахождение. Прибрежные воды г. Владивостока (Balss, 1913).

Географическое распространение. В российских водах Японского моря обнаружена в прибрежных водах г. Владивостока и в зал. Восток (Макаров, 1938; Марин, 2013; Селин, 2014). Также встречается в прибрежных водах островов Хонсю, Сикоку, Кюсю (море Ареакэ), у островов к западу от Кюсю, во внутреннем море Сето; в Желтом море найдена на глубине 50 м; недавно обнаружена у южного побережья Кореи (Namhae Island) (Sakai, 1968б, 1982, 2006; Ngoc-Ho, 1979; Itani, 2004; Hong, Lee, 2014б).

***Upogebia yokoai* Makarov, 1938**

Описание. Основные морфологические признаки приведены в следующих статьях: Yokoai, 1930; Макаров, 1938; Sakai, 1968б, 1982; Марин и др., 2013.

Размер. Среди видов рода *Upogebia*, встречающихся в российских водах Японского моря, *U. yokoai* – самый мелкий вид. Общая длина тела не превышает у самок 75 мм, у самцов 70 мм, обычно меньше (Марин и др., 2013; Hong, Lee, 2014a).

Окрас. От желтовато-коричневого до голубого (Sakai, Mukai, 1991; Sakai, 2006; Марин и др., 2013; Hong, Lee, 2014a).

Экология. *Upogebia yokoai* обитает в норах глубиной от 77.5 до 124.3 см, которые строит в мягких грунтах (ил, заиленный песок), обычно в эстуариях рек. Норы крупных животных имеют Y-образную форму, у мелких особей норы более сложного строения с несколькими входными отверстиями, что не характерно для остальных видов этого рода. Диаметр норы зависит от длины карапакса (Kinoshita et al., 2010).

По всему ареалу *U. yokoai* встречается совместно с более крупным родственным видом *U. major* (Sakai, 1968б; Itani, 2004). В зал. Восток *U. yokoai* обнаружена в эстуарии р. Волчанка, на илистом грунте в непосредственной близости от зарослей морской травы, совместно с *U. major* и *Nihonotrypaea japonica* (Марин и др., 2013).

У японских островов яйценосные самки встречаются с мая по сентябрь. Минимальный размер яйценосной самки составляет 35 мм. Количество эмбрионов зависит от размеров самки, максимальная плодовитость достигает 6374 яиц. Продолжительность жизни 2–3 года, размножение начинается на втором году жизни (Yamasaki et al., 2010).

Личиночное развитие. Не было описано.

Типовое местонахождение. Залив Муцу, о-в Хонсю (Yokoai, 1930; Макаров, 1938).

Географическое распространение. *Upogebia yokoai* встречается в основном вдоль тихоокеанского побережья Японских островов от Сангарского пролива до субтропического архипелага Рюкю (Макаров, 1938; Sakai, 1968б, 1982, 2006; Sakai, Mukai, 1991; Itani, 2004; Yamasaki et al., 2010). В северо-

западной части Японского моря впервые найдена в зал. Восток (Марин и др., 2013). Недавно обнаружена также в корейских водах (Hong, Lee, 2014a).

Инфраотряд Axiidea de Saint Laurent, 1979

Семейство Callianassidae Dana, 1852

Род *Nihonotrypaea* Manning & Tamaki, 1998

В российских водах Японского моря обитает три представителя семейства Callianassidae, а именно *Nihonotrypaea japonica*, *N. petalura* и *N. makarovi*. Основным отличием между тремя видами является строение переопода I, особенно карпуса. Так у *N. japonica* и *N. makarovi* переопод I массивный и широкий, ширина карпуса почти равна его длине, в то же время у *N. petalura* переопод I более узкий и длина карапакса значительно больше его ширины. При этом вентральный и дорсальный края карпуса у *N. japonica* и *N. petalura* прямые, а у *N. makarovi* дорсальный край прямой и гладкий, а вентральный край выпуклый, в проксимальной части гладкий, а в дистовентральной зазубренный.

Также эти три вида отличаются длиной стебелька антеннулы – у *N. makarovi* он относительно короче, чем у двух других видов.

***Nihonotrypaea japonica* (Ortmann, 1891)**

Описание. Основные морфологические признаки приведены в следующих статьях: Ortmann, 1891; Виноградов, 1950; Sakai, 1969, 1999, 2005, 2011.

Размер. Длина тела в районе японских островов составляет около 80 мм (Wardiatno, 2004), в наших водах не встречались особи более 61 мм (Селин, 2015a).

Окрас. Плеон самцов ярко желтый. У молодых особей размером 20–25 мм желтая окраска тела на задних сегментах брюшка отсутствует. Плеон самок красного цвета, распространяющегося у крупных особей в виде широкой дорсальной полосы от задней части головогруды до тельсона. С уменьшением размера тела самок яркость окраски заметно снижается и сокращается область распространения красных тонов; у животных с длиной тела менее 25–30 мм

красновато-коричневая окраска тела наблюдается лишь в области первых брюшных сегментов (Селин, 2015а).

Экология. *Nihonotrypaea japonica* обитает в приливно-отливной зоне, предпочитая песчаные пляжи с небольшими валунами или илистый грунт (Tamaki et al., 1999; Sakai, 2011). Миксо-полигалинный вид, предпочитаемый диапазон солености 28.5–30.5‰ (Tamaki et al., 1999). Потенциальной пищей является фитопланктон (Yokoуama et al., 2005).

Строят норы с одним входным отверстием и несколькими дополнительными камерами, в среднем 6 камер. Глубина норы от 237 до 645 мм (Tamaki, Ueno, 1998). Ювенилы после оседания используют норы взрослых особей, затем делают ответвления, чтобы построить самостоятельную нору. Впоследствии связь между норами прерывается, и молодая особь существует самостоятельно (Tamaki et al., 1992).

В море Ариаке (Япония) максимальная плотность достигает 340 экз/м² (Shimoda et al., 2005; Kubo et al., 2006). В зал. Восток (Японское море) средняя плотность поселения 18 ± 43 экз/м², биомасса 10.83 ± 25.5 г/м², что составляет почти треть от суммарной биомассы макрозообентоса (Селин, 2015а).

В японских водах соотношение полов при длине около 44 мм составляло 1:1, затем количество самцов уменьшается, но так как самки умирают раньше, соотношение постепенно выравнивается, а при длине более 76 мм преобладают самцы (Wardiatno, 2004). В зал. Восток соотношение полов составляло 1:1.2. Среди животных размером меньше 20 мм незначительно преобладали самцы, среди более крупных особей – самки (Селин, 2015а).

Продолжительность жизни составляет около двух лет. Половозрелыми креветки становятся на первом году жизни при длине тела 20 мм. В западной части о-ва Кюсю (Япония) период размножения длится с июня по октябрь (Tamaki et al., 1996, 1997; Wardiatno, 2004), по данным Кубо (Kubo et al., 2006) – с февраля по ноябрь. Личинки выходят в планктон при температуре более 20°C. За сезон размножения образуются две когорты: летняя и осенняя, которые характеризуются различным темпом роста, но при достижении определенного

размера сливаются в одну когорту (Tamaki et al., 1997). В наших водах конец нерестового периода также приходится на октябрь – в зал. Восток в октябре была найдена только одна яйценосная самка (Селин, 2015а).

Личиночное развитие. Исследуя период вынашивания яиц и личиночный период, Тамаки с соавторами предположили, что у *N. japonica* шесть стадий зоэа и мегалопа, при этом период нахождения в планктоне составляет от 20 от 25 сут (Tamaki et al., 1996). Позже было подробно описано полное личиночное развитие *N. japonica* из прибрежных вод о-ва Кюсю (Miyabe et al., 1998). Личиночное развитие включает пять стадий зоэа и мегалопу. Минимальная продолжительность развития от зоэа I до мегалопы при температуре 22–24.7°C и солености 33.2–33.8‰ составила 16 сут, при этом продолжительность каждой стадии зоэа – от 3 до 4 сут.

Типовое местонахождение. Токийский залив, Япония (Ortmann, 1891).

Географическое распространение. В японских водах встречается вдоль побережья японских островов, за исключением архипелага Рюкю. Также обнаружен на северо-западе Китая и северо-западе Корейского полуострова (Yokooya, 1930; Houlthuis, 1991; Sakai, 1999, 2011). В российских водах Японского моря вид встречается в зал. Петра Великого (зал. Восток, б. Патрокл) (Макаров, 1938; Селин, 2015а).

***Nihonotrypaea petalura* (Stimpson, 1860)**

Описание. Основные морфологические признаки приведены в следующих статьях: Sakai, 1969, 2005, 2011; Houlthuis, 1991.

Размер. До 60 мм (Shimoda, Tamaki, 2004; Селин, 2013).

Экология. *Nihonotrypaea petalura* встречается в приливно-отливной зоне, предпочитая мелкий песок, окруженный валунами, на каменистых пляжах (Tamaki et al., 1999; Sakai, 2011; Селин, 2013). Эугалинный вид, диапазон предпочитаемой солености 30.5–34.0‰ (Tamaki et al., 1999; Sakai, 2011). Потенциальный источник питания – остатки водорослей, а также остатки животного происхождения (Shimoda et al., 2007).

В зал. Восток вид найден на глубине от 1 до 6 м (Селин, 2013). Строит норы с одним входным отверстием, которые в ширину больше, чем в глубину, максимальная ширина 145 мм, глубина 119 мм (Shimoda, Tamaki, 2004), в зал. Восток максимальная глубина норы не превышает 52 см (Селин, 2013).

В районе моря Ариаке максимальная плотность креветок достигала 12 экз/м² (Shimoda et al., 2005; Kubo et al., 2006). В зал. Восток на глубине 1 м плотность составляла 29 экз/м², а на глубине 3 м – 17 экз/м². На песчаном участке дна биомасса *N. petalura* достигала 33%, а на каменистом участке до 10% от средней суммарной биомассы гидробионтов (Селин, 2013).

Продолжительность жизни около двух лет (Селин, 2013).

В целом соотношение самцов и самок в зал. Восток равновесное. Но с увеличением глубины численность самцов заметно уступала численности самок. Также обнаружена слабая тенденция к увеличению доли самок и снижению доли самцов по мере роста креветок (Селин, 2013).

Период размножения *N. petalura* в районе о-ва Кюсю – с конца апреля до начала ноября (Kubo et al., 2006).

Личиночное развитие. Кониси с соавторами описали строение личинок *N. petalura* из прибрежных вод о-ва Кюсю (Konishi et al., 1990). Личиночное развитие включает шесть стадий зоза и мегалопу. Минимальная продолжительность развития от зоза I до мегалопы при температуре 22–28°C составила 16 сут, при этом продолжительность каждой стадии зоза – от 3 до 4 сут.

Типовое местонахождение. Зал. Симода, о-в Хонсю, Япония (Sakai, 2005).

Географическое распространение. В японских водах встречается от о-ва Хоккайдо до о-ва Кюсю (Houlthuis, 1991; Sakai, 1999). Также найдена в Желтом море (Liu, Zhong, 1994), в российских водах Японского моря – в зал. Восток (Селин, 2013).

Nihonotrypaea makarovi Marin, 2013

Описание. Основные морфологические признаки приведены в статье Марина (Marin, 2013).

Размер. Длина тела до 40 мм (Marin, 2013).

Окрас. Желто-зеленый, самки более бесцветные; роговица темно-коричневая; гонады у самцов коричневые, у самок оранжевые. Молодые особи почти бесцветные (Marin, 2013).

Экология. Особи были найдены в хорошо промытом и заиленном песке на глубинах от 8 до 12–14 м, при нормальной морской солености. Вероятно, в норах креветки живут по одной, так как ни разу не были найдены совместно (Marin, 2013).

Личиночное развитие. Не было описано.

Типовое местонахождение. Зал. Посьета, Японское море (Marin, 2013).

Географическое распространение. Данный вид известен только в пределах зал. Петра Великого Японского моря – зал. Восток (б. Прибойная) и зал. Посьета (о-в Фуругельма и б. Сивучья) (Marin, 2013).

Семейство Axiidae Huxley, 1879

Род *Leonardsaxius* Sakai, 2011

***Leonardsaxius amurensis* (Kobjakova, 1973)**

Описание. Основные морфологические признаки приведены в следующих статьях: Кобякова, 1937; Sakai, 2011; Marin, 2015.

Размер. Длина тела известных образцов до 75 мм (Marin, 2015).

Окрас. Красно-оранжевый (Marin, 2015).

Экология. Вид был найден на глубине 5–10 м, в норе на заиленном дне, вероятно, строит глубокие норы так же, как и все роющие креветки (Marin, 2015).

Личиночное развитие. Не было описано.

Типовое местонахождение. Амурский залив, Японское море, 31 м (Кобякова, 1937).

Географическое распространение. Вид известен только из двух районов: зал. Восток, Японское море – напротив биологической станции «Восток» ИБМ ДВО РАН (Marin, 2015) и Амурский залив на глубине 31 м (Кобякова, 1937).

Род *Boasaxius* Sakai, 2011

***Boasaxius princeps* (Boas, 1880)**

Описание. Основные морфологические признаки приведены в следующих статьях: Виноградов, 1950; Sakai, 2011; Marin, 2015.

Размер. Довольно крупный вид, длина тела известных образцов до 200 мм (Marin, 2015).

Окрас. В течение жизни происходит изменение окраски. Молодые особи, как правило, красноватые или фиолетовые, с белой вентральной частью тела и придатков, иногда с широкой дорсальной светлой полосой вдоль карапакса и плеона. Взрослые особи равномерно красного цвета. Антенны красные или фиолетовые. Дистальный сегмент клешненоносной конечности белый, с белыми зубами и кончиками пальцев. Щетинки на теле и особенно на клешненоносных конечностях серые или песчано-серые (Marin, 2015).

Экология. Найден в глубоких норах, на песчаном, каменистом, гравийном и субстрате из известковых отложений раковин, встречается также под большими камнями, реже на илистом субстрате (Marin, 2015).

Личиночное развитие. Не было описано.

Географическое распространение. Найден в зал. Петра Великого (Кобякова, 1937; Виноградов, 1950; Marin, 2015), у побережья островов Хоккайдо и Хонсю (Miyake, 1982; Sakai, de Saint Laurent, 1989; Sakai, 2011), а также в прибрежных водах Южной Кореи (Kim et al., 1993; Hong et al., 2006).

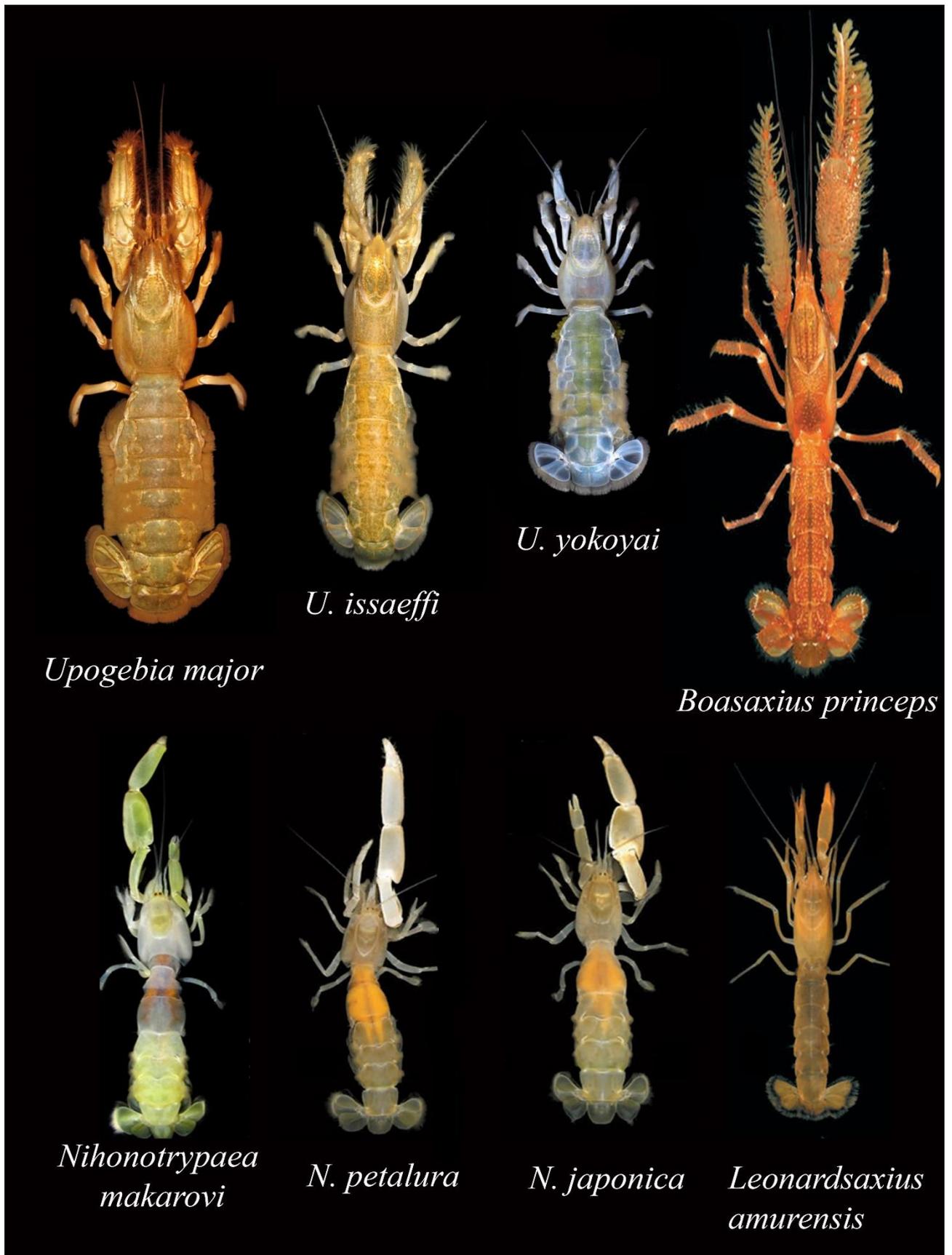


Рисунок 5 – Роющие криветки инфраотрядов Gebiidea и Axiidea, обитающие в зал. Петра Великого

3.2 Методы исследования

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

3.2.1 Культивирование личинок

Самки с икрой шести видов роющих креветок – *Upogebia major*, *U. issaeffi*, *U. yokoyai*, *Nihonotrypaea petalura*, *N. japonica*, *N. makarovi* – были извлечены из грунта при помощи вакуумного насоса (yabbi pump) с глубины около 1 м. Креветок содержали в аквариуме с непрерывной аэрацией при температуре 20–23°C и солености 32‰. Через сутки самок кормили мягкими тканями моллюсков.

Вылупившихся личинок концентрировали при помощи точечного источника света и пластиковой пипеткой пересаживали в стеклянные стаканы объемом 1 л с фильтрованной и стерилизованной ультрафиолетом морской водой. Концентрация личинок составляла от 5 до 10 экземпляров на 10 мл воды в зависимости от размера особей. Воду в сосудах меняли ежедневно; температура и соленость воды были такими же, как в аквариуме с взрослыми особями. Личинок кормили свежевылупившимися науплиями *Artemia* sp. дважды в день. Для уточнения количества стадий зоэа часть личинок выращивали индивидуально в стеклянных стаканах объемом 200 мл и подсчитывали количество сброшенных экзувиев.

В ходе культивирования смертность личинок рода *Nihonotrypaea* была высокой, что вероятно вызвано адгезией ранних стадий к поверхности воды, поэтому проследить полное личиночное развитие *N. makarovi* не удалось – для этого вида описана только первая стадия зоэа.

Яйценозные самки *Boasaxius princeps* были привезены на МБС «Восток» из б. Средняя (Дальневосточный Государственный Морской Заповедник). Яйценозные самки *Leonardsaxius amurensis* в зал. Восток также не были найдены, поэтому для того, чтобы проследить развитие этого вида, личинок первой стадии с одним постеродорсальным шипом, 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 (Kornienko et al., в печати).

3.2.2 Морфологическое описание

Личинок креветок фиксировали в 4% растворе формальдегида. Для описания и промеров каждой стадии использовали не менее 10 экземпляров, за исключением тех случаев, когда в распоряжении было ограниченное число личинок. 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 по формуле:

$$SD = \sqrt{\frac{\sum(x_i - \mu)^2}{n}},$$

где μ – среднее значение выборки; n – число наблюдений в выборке.

Контуры личинок каждой стадии и их конечности зарисовывали под микроскопами Ergaval (Carl Zeiss Jena) и Olympus CX41 с рисовальными аппаратами. Описание щетинок на каждой конечности приведено от коксального эндита к экзоподиту, от проксимального членика к дистальному, описание плеона – от переднего сомита к заднему. Длинные перистые щетинки на экзоподитах максиллипедов и переоподов изображены укороченными и без щетинок второго порядка.

Все образцы личинок и яйценосных самок хранятся в музее Института биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН (*Upogebia yokoyai* – каталожный номер 27589; *U. issaeffi* – 26559; *Boasaxius princeps* – 28312; *Nihonotrypaea petalura* – 29215, 29216; *N. makarovi* – 31897; *Leonardsaxius amurensis* – 31964).

Личиночное развитие *Upogebia major*, *N. japonica* и *N. petalura* было описано ранее для креветок из прибрежных вод японских островов, поэтому в работе приводится сравнительная характеристика личинок креветок, обитающих в различных частях ареала.

3.2.3 Сбор и обработка планктонного материала

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. Сборы зоопланктона выполнены сотрудниками Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра под руководством ст.н.с., к.б.н. Н.Т. Долгановой на 75 станциях в 2007 г. и на 66 станциях в 2008 г (рис. 6). 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. (табл. 1). Зоопланктон отбирали 1–3 раз в месяц методом тотальных ловов. Использовали сеть Джели с диаметром входного отверстия 38 см и фильтрующим конусом из газа № 49. 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 (табл. 2). Сборы зоопланктона были выполнены старшим научным сотрудником ИБМ ДВО РАН, к.б.н. Н.И. Селиным на 10 станциях (рис. 7). Зоопланктон отбирали от 1 до 5 раз в месяц методом тотальных ловов. Использовали сеть Джели с диаметром входного отверстия 38 см и фильтрующим конусом из газа № 49. 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 уточнения сроков встречаемости личинок в планктоне 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.

Планктонные пробы фиксировали 4% раствором формальдегида. Количество личинок в 1 м³ воды рассчитывали по формуле:

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

где N – количество личинок в 1 м³; 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 по формуле:

$$SE = \frac{SD}{\sqrt{n}},$$

где SD – стандартное отклонение, рассчитанное по выборке; n – число наблюдений в выборке.

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. В тех случаях, когда построение с помощью программы невозможно, на картах отмечены станции, на которых обнаружены личинки роющих креветок. На картах рядом с заливами указана дата сбора планктонного материала. Если дата не указана, то сбор планктон не производился.

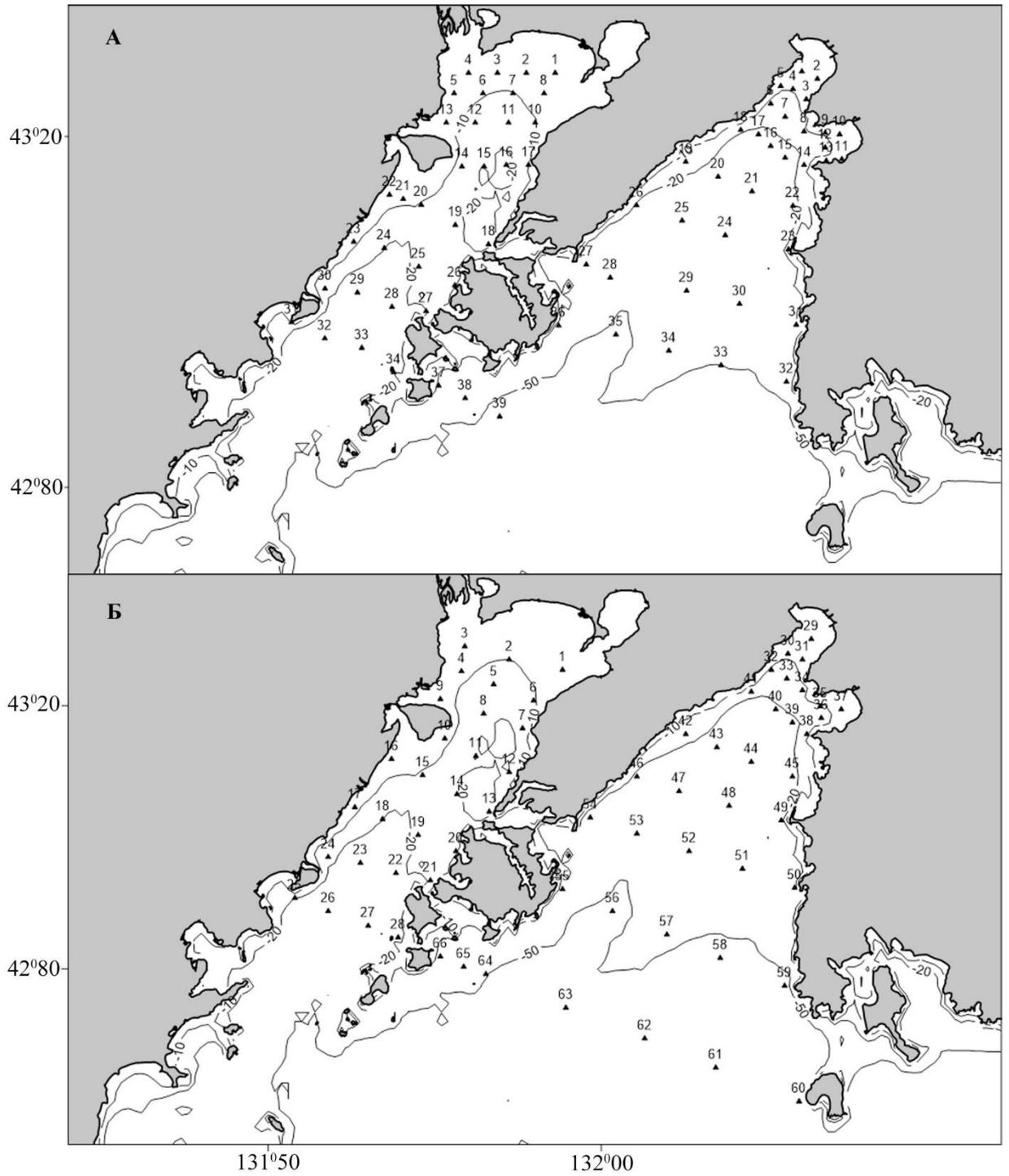


Рисунок 6 – Схемы планктонных станций в 2007 (А) и 2008 гг. (Б)

Таблица 1

Календарь планктонных съемок в Амурском и Уссурийском заливах

2007 г.		2008 г.	
Амурский залив	Уссурийский залив	Амурский залив	Уссурийский залив
23–29.05	14–15.06	12–15.05	21–22.05
7–9.06	2–3.07	2–9.06	7–11.06
19–27.06	10–12.07	19–26.06	1–4.07
30.06–6.07	23–24.07	7–9.07	5–8.08
15–17.07	15–17.08	28–31.07	8–12.09
31.07–7.08	10–12.09	11–18.08	8–14.10
20–23.08	5–10.10	1–4.09	
3–11.09		22–29.09	
2–4.10			

Таблица 2

Календарь планктонных съемок в зал. Восток в 2014 г.

Месяц	Число
Май	29
Июнь	6; 12; 17; 27
Июль	2; 9; 15; 22; 29
Август	7; 14; 21; 28
Сентябрь	7; 14

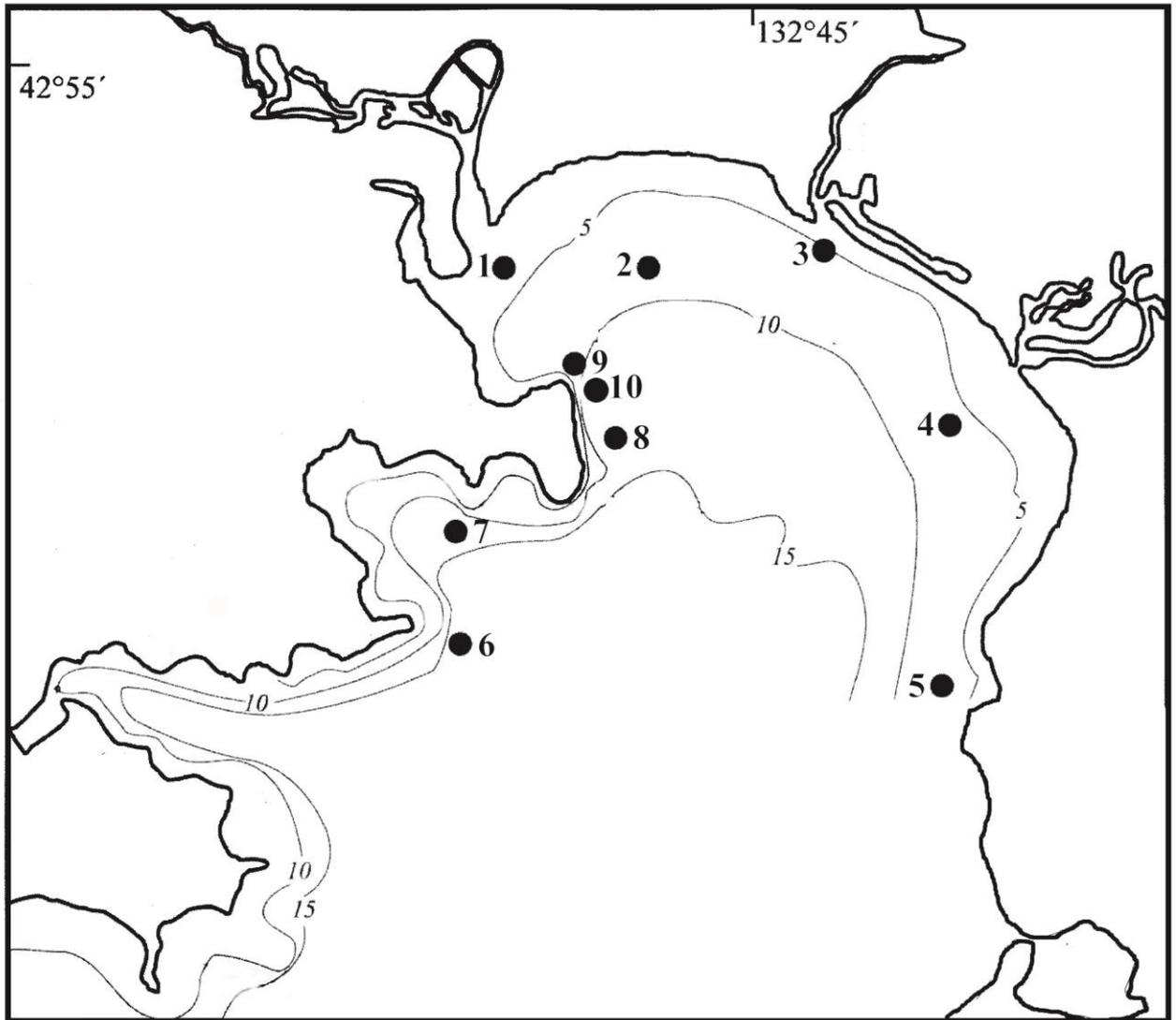


Рисунок 7 – Схема планктонных станций в зал. Восток в 2014 г.

ГЛАВА 4. МОРФОЛОГИЯ ЛИЧИНОК РОЮЩИХ КРЕВЕТОК

4.1 Идентификационные признаки личинок роющих креветок

Личинки роющих креветок в своем развитии проходят через стадию предзоа, несколько стадий зоа и мегалопу. Предзоа – короткоживущая стадия, которая не питается, практически не встречается в планктоне и редко приводится в описании личинок. Зоа имеет продолговатую креветочную форму, торакальные конечности с плавательными щетинками и разнообразную пигментацию, которая обычно не указывается, так как пигмент обесцвечивается при фиксации (рис. 8). У первой стадии зоа сидячие глаза и пять плеональных сомитов с тельсоном. Последующие стадии имеют стебельчатые подвижные глаза и шестой плеональный сомит, который добавляется не позже, чем на последней стадии зоа. Форма рострума, количество и расположение шипов на карапаксе различаются в зависимости от таксона. Конечности представлены парными антеннулами, антеннами, мандибулами, максиллулами, максиллами и максиллипедами 1–3. Переоподы у разных видов появляются на разных стадиях развития, варьируя от неразвитых отростков у видов с большим количеством стадий зоа до полностью дифференцированных конечностей у видов с несколькими стадиями зоа. Так же развиваются плеоподы. Форма тельсона и вооружение его отростками и щетинками в процессе развития меняются. Обычно на тельсоне присутствует талассинидная (аномурная) щетинка. Уроподы появляются на поздних стадиях зоа.

Мегалопа ближе по строению к взрослым креветкам, включая форму карапакса и полностью развитые уроподы (рис. 8). Эта стадия характеризуется переходом плавательной функции к плеоподам. Мандибулы теперь имеют хорошо развитые пальпы. У максиллипедов редуцируются экзоподиты и полностью развиваются эндоподиты и эпиподиты. Экзоподиты переоподов отсутствуют либо сильно редуцированы, в то время как эндоподиты удлиняются и покрываются большим количеством разнообразных щетинок. Первый либо первые два переопода модифицируются в клешненоносные конечности. Плеоподы также покрыты щетинками и используются для плавания.

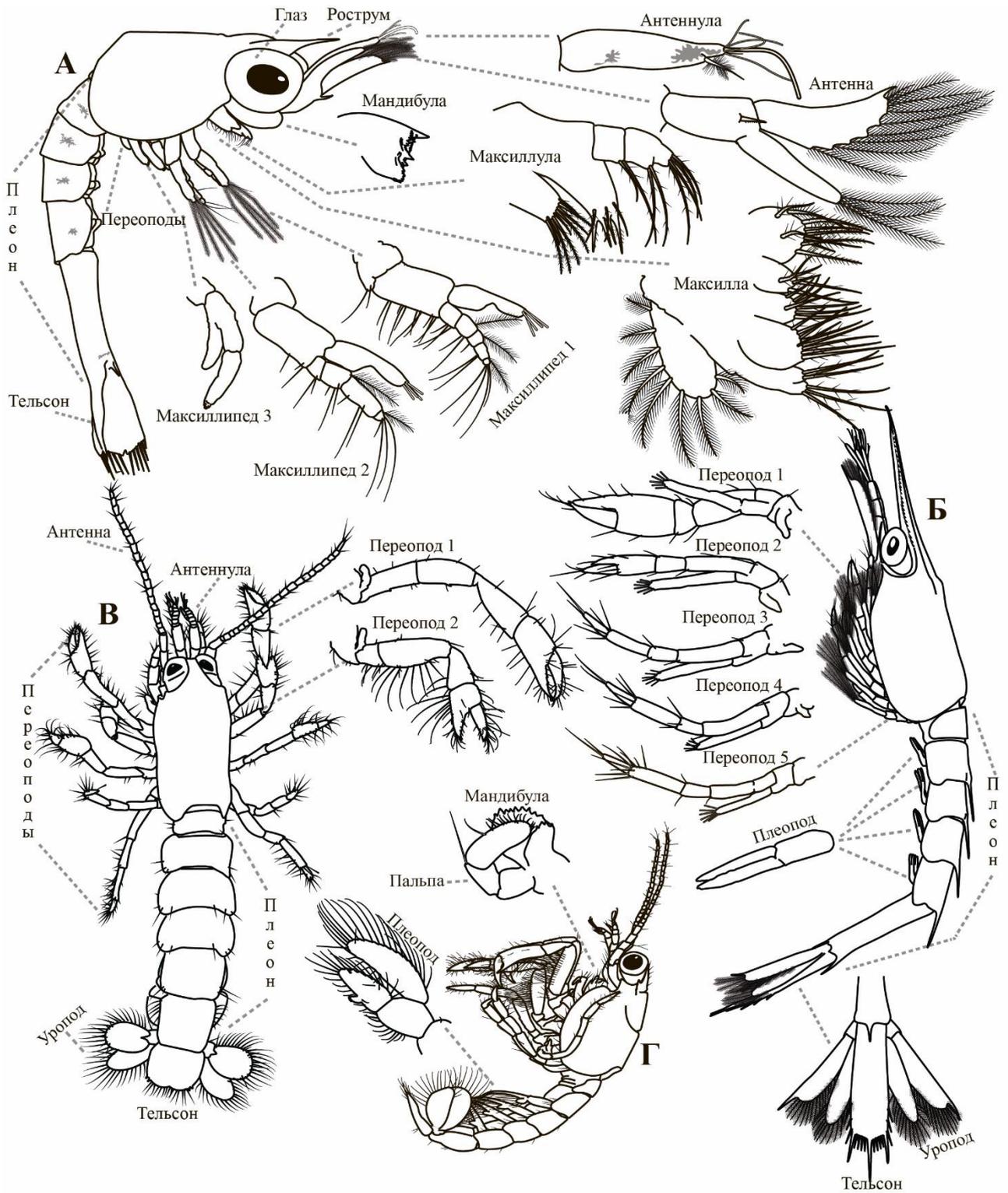


Рисунок 8 – Морфология личинок роющих креветок: А – зоеа I *Upogebia issaeffi*; Б – зоеа VII *Boasaxius princeps*; В – мегалопа *Nihonotrypaea japonica*; Г – мегалопа *U. yokoyai*

4.2 Определение личинок роющих креветок в планктоне залива Петра Великого

Чтобы получить возможность определять личинок роющих креветок в планктоне зал. Петра Великого, в лабораторных условиях нами были получены личиночные серии восьми видов Gebiidea и Axiidea, обитающих в этом районе. Личинки *Upogebia issaeffi*, *U. yokoyai*, *Boasaxius princeps*, *Leonardsaxius amurensis* и *Nihonotrypaea makarovi* были описаны впервые, личинки *U. major*, *N. japonica* и *N. petalura* – впервые для данного района (Kornienko et al., 2012, 2013, 2014, 2015; Korn et al., 2016) (рис. 9–16). Необходимо отметить, что нами впервые были описаны личинки аксиид западной Пацифики.

Личиночное развитие *U. major* включает три стадии зоэа, в то время как *U. issaeffi* и *U. yokoyai* – четыре стадии зоэа. Для аксиид характерно более длительное развитие: у *L. amurensis* и *N. japonica* 5, у *N. petalura* 7, а у *Boasaxius princeps* 8 стадий зоэа. Размеры личинок приведены в таблице 3.

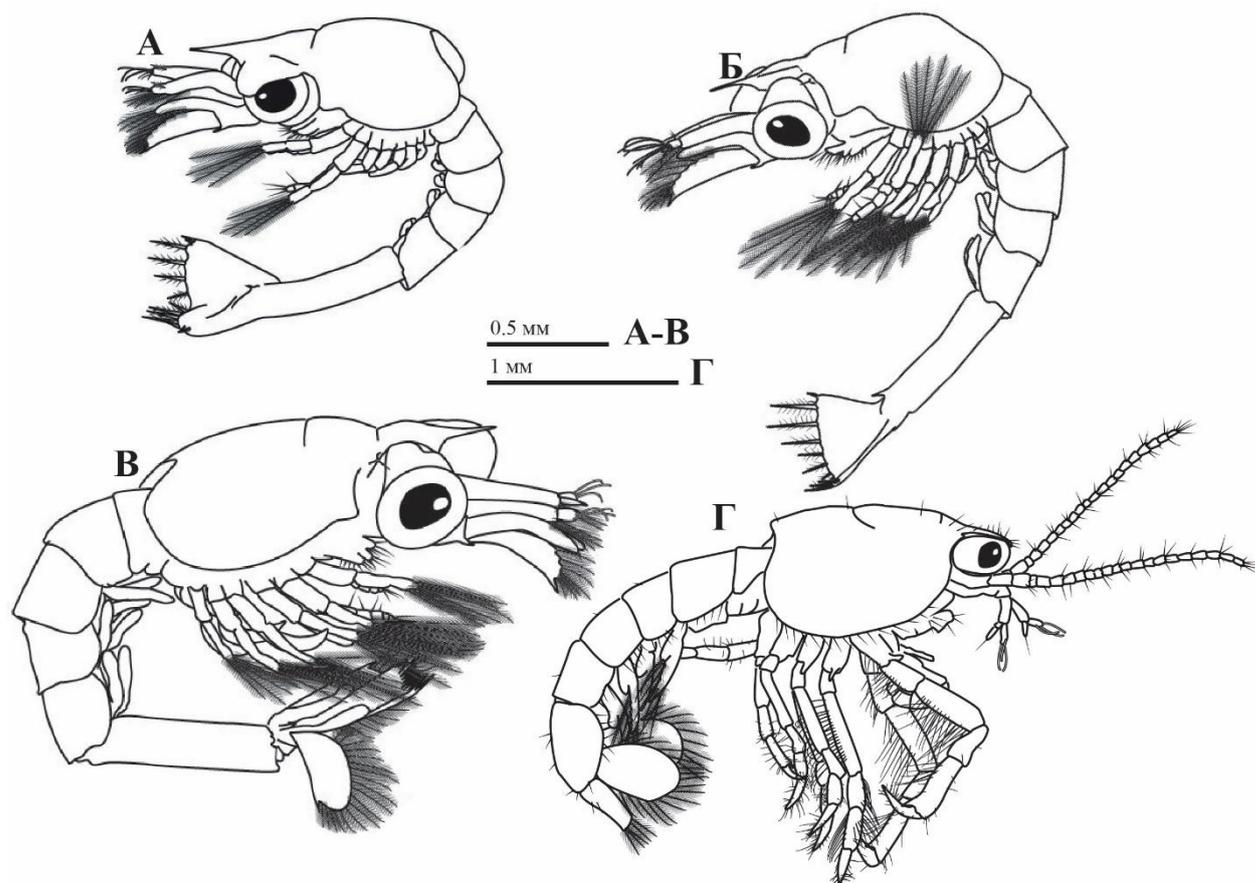


Рисунок 9 – *Upogebia major*: А – зоэа I; Б – зоэа II; В – зоэа III; Г – мегалопа

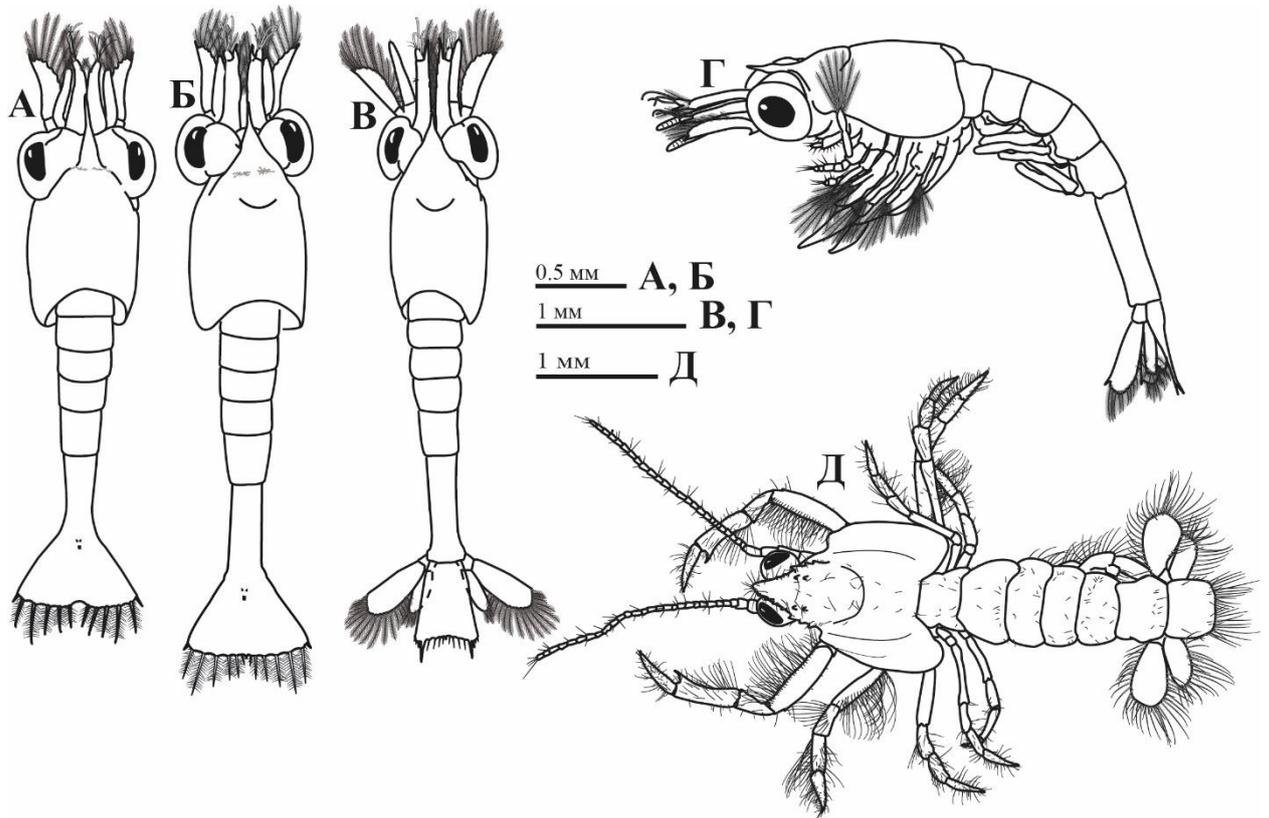


Рисунок 10 – *Urogebia issaeffi*: А – зоэа I; Б – зоэа II; В – зоэа III; Г – зоэа IV;
Д – мегалопа

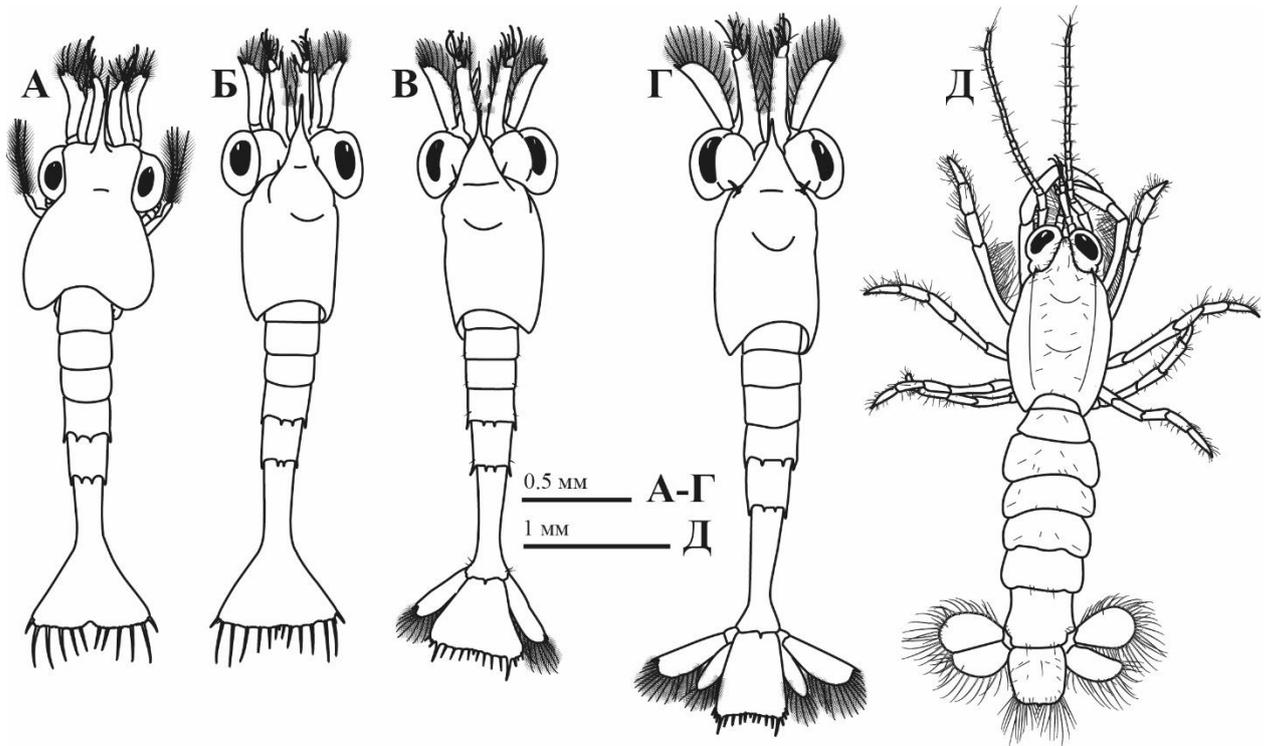


Рисунок 11 – *Urogebia yokoyai*: А – зоэа I; Б – зоэа II; В – зоэа III; Г – зоэа IV;
Д – мегалопа

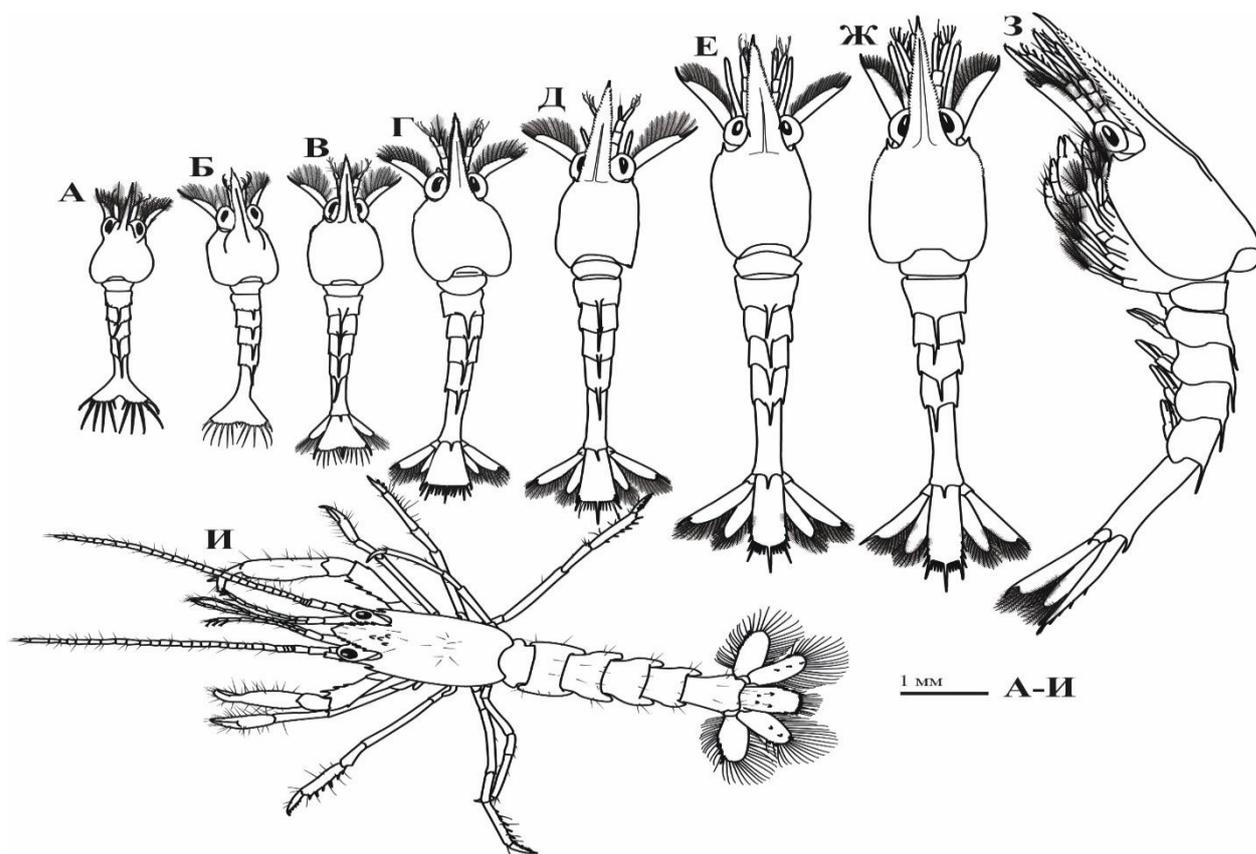


Рисунок 12 – *Boasaxius princeps*: А – зоэа I; Б – зоэа II; В – зоэа III; Г – зоэа IV; Д – зоэа V; Е – зоэа VI; Ж – зоэа VII; З – зоэа VIII; И – мегалопа

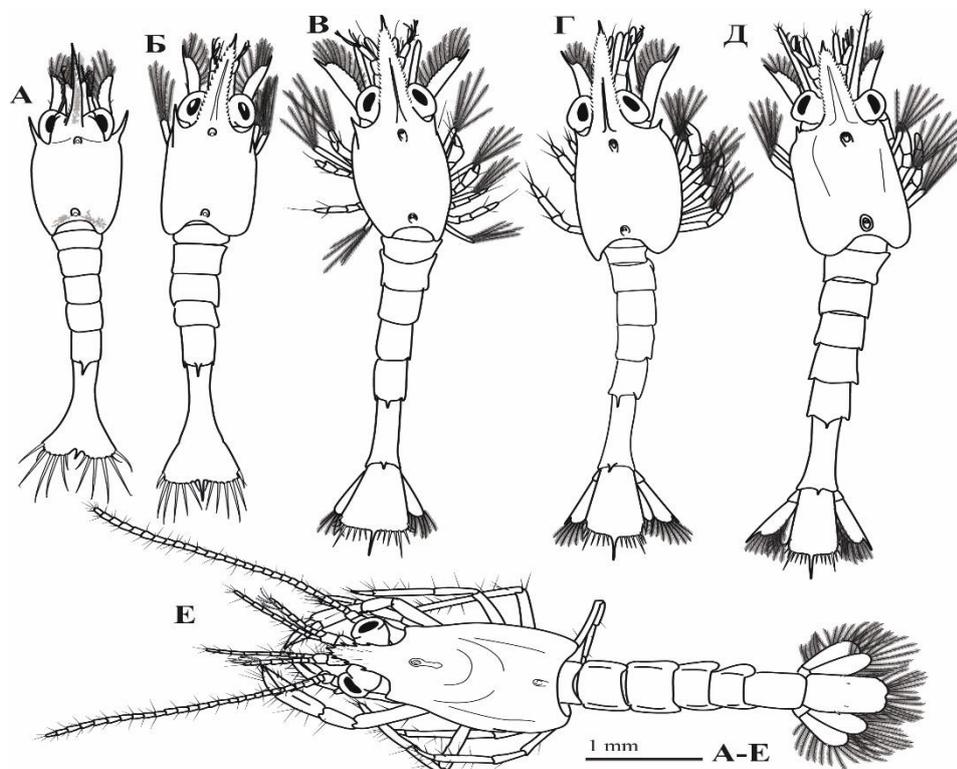


Рисунок 13 – *Leonardsaxius amurensis*: А – зоэа I; Б – зоэа II; В – зоэа III; Г – зоэа IV; Д – зоэа V; Е – мегалопа

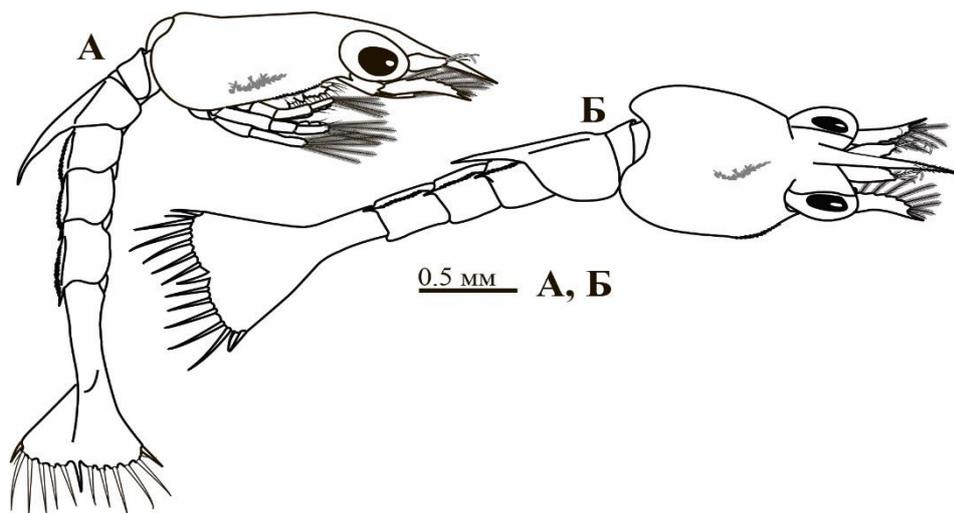


Рисунок 14 – *Nihonotrypaea takarovi*: А, Б – зоза I

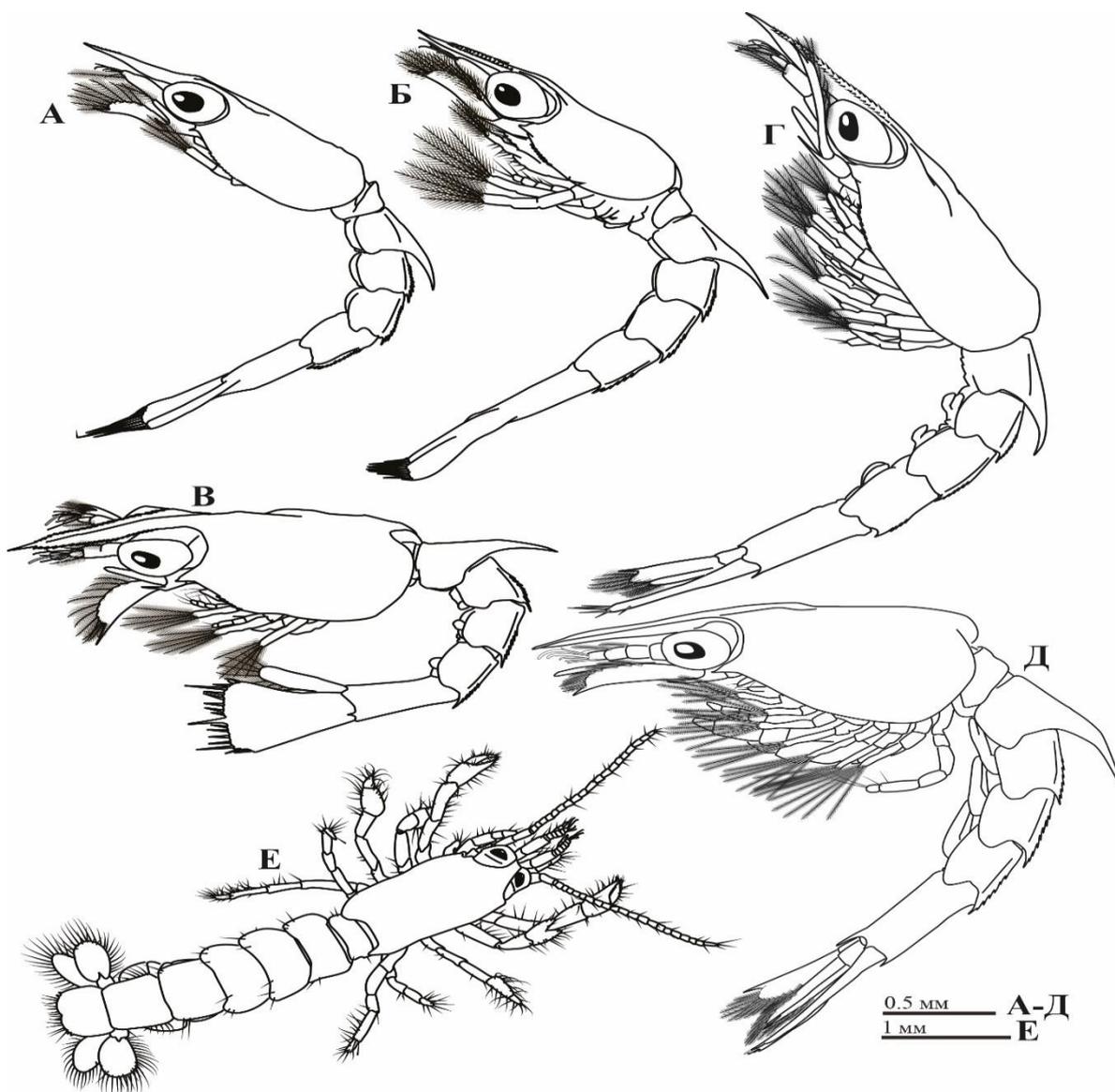


Рисунок 15 – *Nihonotrypaea japonica*: А – зоза I; Б – зоза II; В – зоза III; Г – зоза IV; Д – зоза V; Е – мегалопа

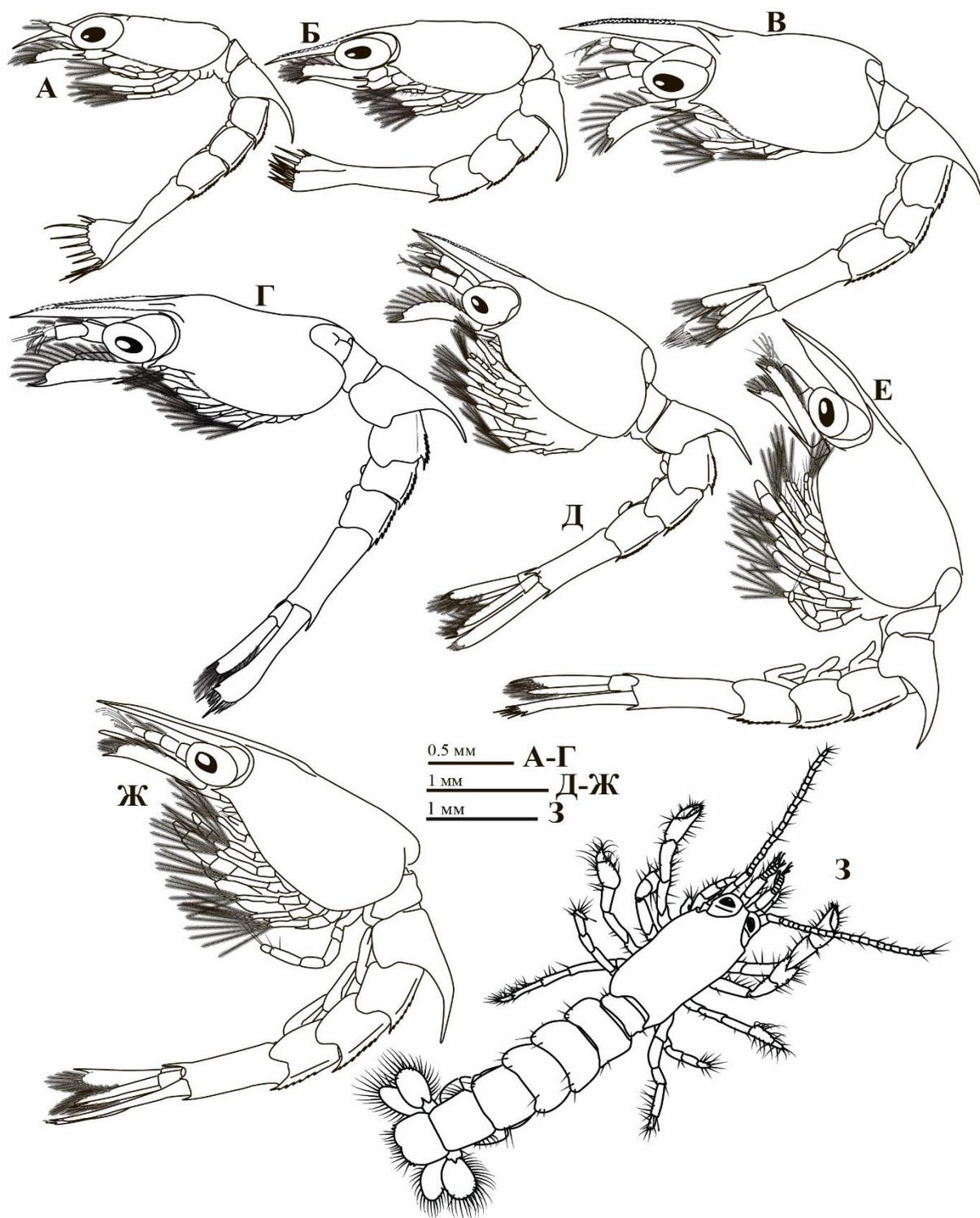


Рисунок 16 – *Nihonotrypaea petalura*: А – зоза I; Б – зоза II; В – зоза III; Г – зоза IV; Д – зоза V; Е – зоза VI; Ж – зоза VII; З – мегалопа

Личинки роющих креветок, так же, как и зоза каридных креветок, имеют креветочную форму, но в отличие от них на тельсоне присутствует талассинидная щетинка и медиальный шип. Если же медиальный шип отсутствует на первой стадии, то в центре тельсона имеется медиальная выемка.

Таблица 3

Размеры личинок (мм) роющих креветок, выращенных в культуре (среднее±SD)

	Зона I		Зона II		Зона III		Зона IV		Зона V		Зона VI		Зона VII		Зона VIII	
	CL	TL														
<i>Upogebia major</i>	1.15± 0.07	3.36± 0.2	1.30± 0.06	4.00± 0.13	1.42± 0.09	4.06± 0.25										
<i>U. yokoyai</i>	0.87± 0.06	2.79± 0.15	1.02± 0.07	3.08± 0.07	1.08± 0.04	3.28± 0.09	1.19± 0.04	3.48± 0.06								
<i>U. issaefi</i>	1.00± 0.06	2.83± 0.11	1.01± 0.09	3.04± 0.14	1.25± 0.09	3.47± 0.23	1.37± 0.11	4.16± 0.38								
<i>Nihonotrypaea japonica</i>	1.26± 0.08	3.16± 0.08	1.56± 0.04	3.66± 0.13	1.85± 0.68	4.21± 0.05	2.11± 0.05	5.01± 0.12	2.43± 0.05	5.64± 0.08						
<i>N. petalura</i>	1.24± 0.06	2.90± 0.07	1.53± 0.08	3.50± 0.11	1.89± 0.08	4.10± 0.25	2.16± 0.06	4.30± 0.06	2.36± 0.03	5.40± 0.16	2.69± 0.05	6.30± 0.17	2.97± 0.05	6.70± 0.05		
<i>N. makarovi</i>	1.51± 0.02	3.66± 0.04	1.74± 0.02	4.28± 0.04	2.29± 0.02	5.16± 0.03	2.38± 0.03	5.53± 0.14								
<i>Boasaxius princeps</i>	1.52± 0.03	3.45± 0.10	1.70± 0.04	4.09± 0.03	1.85± 0.05	4.60± 0.11	2.56± 0.11	5.96± 0.18	3.00± 0.08	6.98± 0.12	3.62± 0.18	8.44± 0.27	3.98± 0.22	9.17± 0.39	4.62± 0.13	10.8± 0.33
<i>Leonardsaxius amurensis</i>	2.32± 0.05	5.27± 0.15	2.31± 0.11	5.54± 0.21	2.51± 0.09	5.76± 0.33	2.66± 0.17	5.15± 0.41	2.91± 0.17	6.65± 0.29						

CL – длина карапакса от кончика рострального шипа до заднего края карапакса; TL – тотальная длина от кончика рострального шипа до заднего края тельсона

Поскольку в любом планктоне чаще всего встречаются зоэа декапод первой стадии, мы приводим прежде всего определительную таблицу для первой стадии зоэа всех видов.

Ключ для определения зоэа I восьми видов роющих креветок *Gebiidea* и *Axiidea* из зал. Петра Великого Японского моря

- 1А. Плеональные сомиты без шипов (рис. 17А).....2
1Б. Плеональные сомиты с шипами (рис. 17Б–Д).....3
2А. На эндоподите максиллипеда I три I-щетинки (рис. 18А); на эндоподите максиллипеда II две I-щетинки (рис. 18Б).....*Upogebia issaeffi*
2Б. На эндоподите максиллипеда I одна I-щетинка (рис. 18А); на эндоподите максиллипеда II одна I-щетинка (рис. 18Б).....*U. major*
3А. На плеональных сомитах нет парных коротких постеродорсальных и постеролатеральных шипиков.....4
3Б. На 4 и 5 плеональном сомите по паре коротких постеродорсальных и постеролатеральных шипиков (рис. 17Б).....*U. yokoyai*
4А. Плеональные сомиты 2–5 каждый с непарным постеродорсальным шипом (рис. 17В).....*Boasaxius princeps*
4Б. Один плеональный сомит с непарным постеродорсальным шипом.....5
5А. Плеональный сомит 5 с непарным длинным постеродорсальным шипом (рис. 17Г).....*Leonardsaxius amurensis*
5Б. Плеональный сомит 2 с непарным коротким постеродорсальным шипом (рис. 17Д).....6
6А. На антеннальном экзоподите две терминальные перистые щетинки (рис. 19А).....*Nihonotrypaea makarovi*
6Б. На антеннальном экзоподите одна терминальная перистая щетинка.....7
7А. На коксе максиллипеда II одна перистозубчатая щетинка (рис. 19Б).....*N. japonica*
7Б. На коксе максиллипеда II нет перистозубчатой щетинки (рис. 19Б).....*N. petalura*

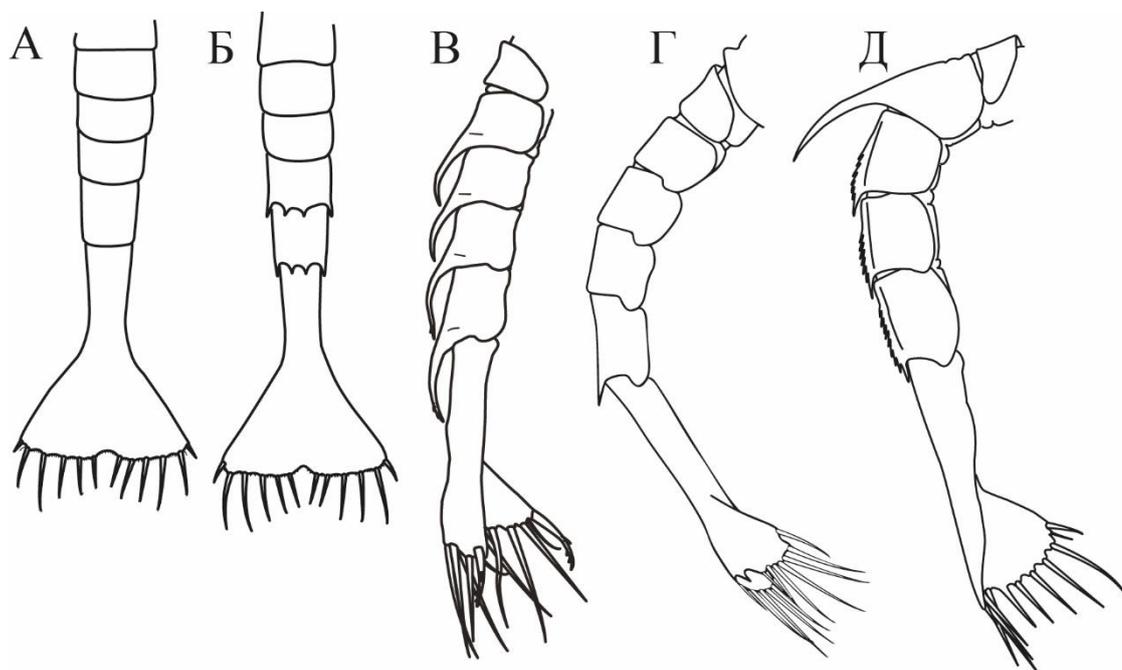


Рисунок 17 – Плеон: А – *Urogebia major*, *U. issaeffi*; Б – *U. yokoyai*; В – *Boasaxius princeps*; Г – *Leonardsaxius amurensis*; Д – *Nihonotrypaea japonica*, *N. petalura*, *N. makarovi*

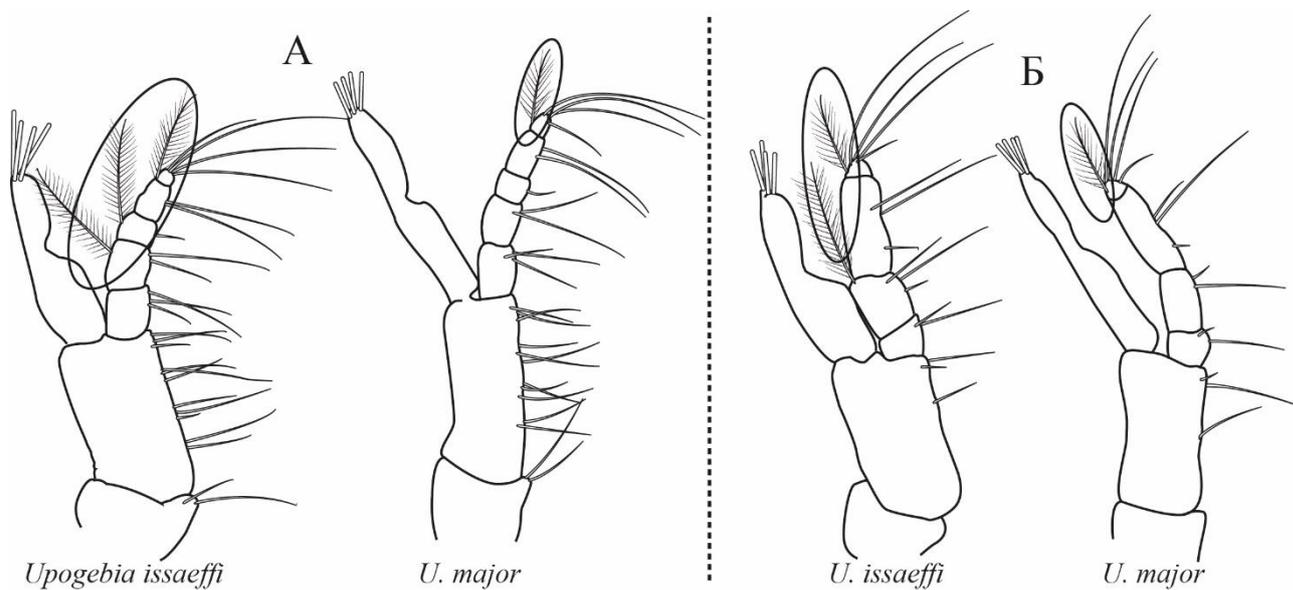


Рисунок 18 – Отличительные черты зоба I *Urogebia issaeffi* и *U. major*: А – максиллипед I; Б – максиллипед II

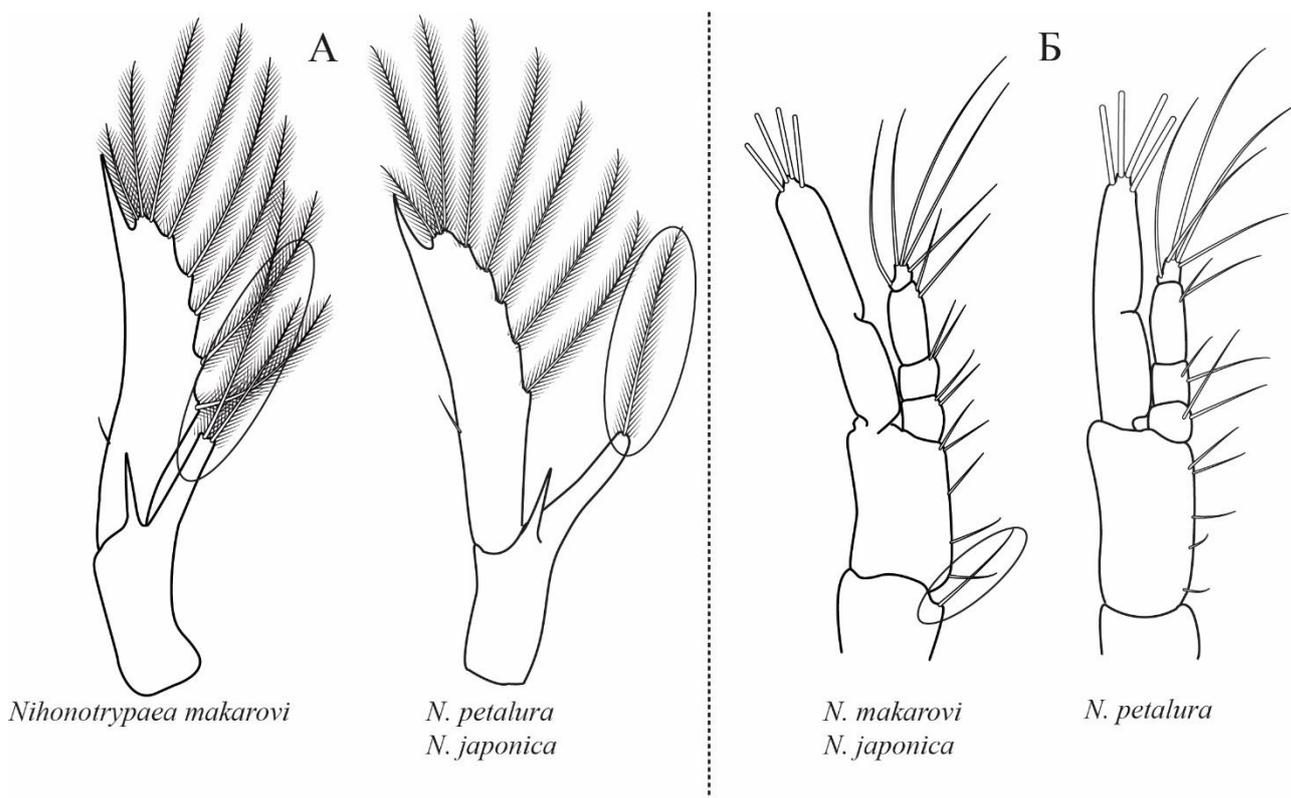


Рисунок 19 – Отличительные черты зоза I *Nihonotrypaea makarovi*, *N. petalura* и *N. japonica*: А – антенна; Б – максиллипед II

Среди упогембий проще всего отличить личинок *U. yokoyai*, имеющих по паре коротких постеродорсальных и постеролатеральных шипиков на плеомерах 4 и 5. У зоза *U. major* и *U. issaeffi* никаких шипов на плеомерах нет. *Upogebia issaeffi* отличается от *U. major* прежде всего тем, что имеет четвертую стадию зоза, в то время как развитие *U. major* включает только три стадии зоза, а также большим количеством перистых щетинок на всех конечностях. В частности, у ранних стадий зоза этого вида на эндоподитах максиллипедов больше густоперистых I-щетинок, у поздних стадий зоза есть перистые щетинки на эндоподитах уropодов, отсутствующие у зоза III *U. major*. Зоза первой стадии *U. major* крупнее, чем *U. issaeffi*, но поскольку у последнего вида количество стадий больше, зоза VI и мегалопа *U. issaeffi* становятся больше (Demchuk et al., 2013).

Ключ для определения стадий зоза трех видов рода *Upogebia*, обитающих в зал. Петра Великого Японского моря

1А. Плеональные сомиты без шипов.....2

- 1Б. На плеональных сомитах 4 и 5 по две пары шипов.....8
- 2А. Плеон состоит из 5 плеомеров; уроподы отсутствуют.....3
- 2Б. Плеон состоит из 6 плеомеров; уроподы присутствуют6
- 3А. Глаза сидячие; на экзоподите максиллипедов I и II по четыре перистые плавательные щетинки; вдоль заднего края тельсона 7+7 отростков.....4
- 3Б. Глаза стебельчатые; на экзоподите максиллипедов I и II по шесть перистых плавательных щетинок; вдоль заднего края тельсона 8+1+8 отростков.....5
- 4А. На эндоподите максиллипеда I три I-щетинки; на эндоподите максиллипеда II две I-щетинки.....*U. issaeffi* зоэа I
- 4Б. На эндоподите максиллипеда I одна I-щетинка; на эндоподите максиллипеда II одна I-щетинка.....*U. major* зоэа I
- 5А. На антеннуле 6 эстетасков; на экзоподите переопода 3 пять щетинок.....*U. issaeffi* зоэа II
- 5Б. На антеннуле 5 эстетасков; на экзоподите переопода 3 нет щетинок.....*U. major* зоэа II
- 6А. Эндоподит уропода не вооружен.....*U. major* зоэа III
- 6Б. На эндоподите уропода краевые перистые щетинки.....7
- 7А. На эндоподите уропода 4 краевые перистые щетинки.....*U. issaeffi* зоэа III
- 7Б. На эндоподите уропода 14–15 краевых перистых щетинок.....*U. issaeffi* зоэа IV
- 8А. Плеон состоит из 5 сомитов; уроподы отсутствуют9
- 8Б. Плеон состоит из 6 сомитов; уроподы присутствуют10
- 9А. Глаза сидячие; на экзоподите максиллипедов I и II по четыре перистые плавательные щетинки; вдоль заднего края тельсона 7+7 отростков.....
.....*U. yokoyai* зоэа I
- 9Б. Глаза стебельчатые; на экзоподите максиллипедов I и II по шесть перистых плавательных щетинок; вдоль заднего края тельсона 8+1+8 отростков.....*U. yokoyai* зоэа II

- 10А. Эндоподит уропода не вооружен *U. yokoyai* зоэа III
 10Б. На эндоподите уропода 10–11 краевых перистых щетинок..... *U. yokoyai* зоэа IV

Ключ для определения стадии мегалопы трех видов рода *Urogebia*, обитающих в зал. Петра Великого Японского моря

- 1А. Длина личинки больше 6 мм; рostrum длиннее глазных стебельков..... *U. issaefi*
 1Б. Длина личинки около 4.5 мм; рostrum короче или почти равен глазным стебелькам..... 2
 2А. Рostrum короче глазных стебельков; на антеннуле 4 эстетаска; длина тельсона больше ширины..... *U. yokoyai*
 2Б. Рostrum почти равен глазным стебелькам; на антеннуле 3 эстетаска; тельсон почти квадратный..... *U. major*

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

Ключ для определения стадий зоэа *Voasaxius princeps*, обитающего в зал. Петра Великого Японского моря

- 1А. Почки плеоподов отсутствуют..... 2
 1Б. Почки плеоподов присутствуют..... 5
 2А. Уроподы отсутствуют..... 3
 2Б. Уроподы присутствуют..... 4
 3А. Глаза сидячие; вдоль заднего края тельсона 7+7 отростков; переоподы отсутствуют..... зоэа I
 3Б. Глаза стебельчатые; вдоль заднего края тельсона 8+1+8 отростков; переоподы 1 и 2 присутствуют..... зоэа II

- 4А. На эндоподите уропода 2 короткие простые щетинки; центральный шип тельсона короче отростков 3–7; почка мандибулярной пальпы отсутствуетзоа III
- 4Б. На эндоподите уропода 8–10 перистых щетинок; центральный шип тельсона длиннее отростков 3–7; почка мандибулярной пальпы присутствуетзоа IV
- 5А. Высота тельсона в два раза больше заднего края; эндоподит антеннулы почти равен экзоподиту; эндоподит антенны значительно короче скафоцерита.....зоа V
- 5Б. Высота тельсона в три–четыре раза больше заднего края; эндоподит антеннулы длиннее экзоподита; эндоподит антенны равен или длиннее скафоцерита6
- 6А. Почки плеоподов без протоподитов; эндоподит антенны равен скафоцериту.....7
- 6Б. Почки плеоподов с протоподитами; эндоподит антенны значительно длиннее скафоцеритаzoea VIII
- 7А. Длина личинки меньше 9 мм; плеоподы короче плеональных сомитов; на экзоподите уропода 18–22 перистых щетинок.....зоа VI
- 7Б. Длина личинки больше 9 мм; плеоподы равны или длиннее плеональных сомитов; на экзоподите уропода 23–25 перистых щетинокзоа VII

Ключ для определения стадий зоеа *Leonardsaxius amurensis*, обитающего в зал. Петра Великого Японского моря

- 1А. Уроподы отсутствуют; антеннула одноветвистая; плеон состоит из 5 сомитов.....2
- 1Б. Уроподы присутствуют; антеннула двуветвистая; плеон состоит из 6 сомитов.....3
- 2А. Глаза сидячие; вдоль заднего края тельсона 7+1+7 отростков; переоподы отсутствуют.....зоа I

- 2Б. Глаза стебельчатые; вдоль заднего края тельсона 8+1+8 отростков; переоподы присутствуют.....зоа II
- 3А. Эндоподит уропода слит с протоподитом, с 0–1 простыми щетинками; высота тельсона почти равна заднему краю; почки плеоподов одноветвистые.....зоа III
- 3Б. Эндоподит уропода отделен от протоподита, с перистыми щетинками; высота тельсона больше заднего края; почки плеоподов двуветвистые.....4
- 4А. Эндоподит антенны чуть длиннее скафоцерита; мандибулярная пальпа невооруженная; на эндоподите уропода 9–13 перистых щетинок; высота тельсона в 1.5 раза больше заднего края.....зоа IV
- 4Б. Эндоподит антенны значительно длиннее скафоцерита; на мандибулярной пальпе 2–5 щетинок; на эндоподите уропода 15–21 перистая щетинка; высота тельсона в 2 раза больше заднего края.....зоа V

Мегалопы двух видов семейства Axiidae, обитающих в зал. Петра Великого, отличаются друг от друга тем, что у *L. amurensis* отчетливо видна цервикальная борозда и присутствует *linea thalassinica* на карапаксе, в то время как у *B. princeps* цервикальная борозда не отчетливая, а *linea thalassinica* отсутствует. Также у *B. princeps* присутствуют 4 маленьких медиодорсальных шипа у основания рострума, в то время как у *L. amurensis* они отсутствуют.

Зоа *Nihonotrypaea makarovi* хорошо отличается от личинок двух других видов *Nihonotrypaea* большим размером, яркой прижизненной пигментацией и наличием на первой стадии двух терминальных щетинок на антеннальном эндоподите, в то время как на первой стадии у *N. japonica* и *N. petalura* такая щетинка одна. Наибольшую сложность представляет разделение *N. japonica* и *N. petalura*, поскольку зоа этих видов очень похожи и встречаются в планктоне одновременно. С уверенностью можно определить, пожалуй, только первую стадию.

Ключ для определения зоа I трех видов рода *Nihonotrypaea*, обитающих в зал. Петра Великого Японского моря

- 1А. На антеннальном эндоподите две терминальные перистые щетинки
.....*N. makarovi*
- 1Б. На антеннальном эндоподите одна терминальная перистая щетинка.....2
- 2А. На коксе второго максиллипеда одна перистозубчатая щетинка
.....*N. japonica*
- 2Б. На коксе второго максиллипеда нет перистозубчатой щетинки.....
.....*N. petalura*

Признак присутствия или отсутствия перистозубчатой щетинки на коксе второго максиллипеда у *N. japonica* и *N. petalura* можно использовать для определения второй и третьей стадии зоэа. На более старших стадиях определить вид достаточно сложно.

Ключ для определения стадий зоэа *Nihonotrypaea petalura*, обитающей в зал.

Петра Великого Японского моря

- 1А. Уроподы отсутствуют; антеннула одноветвистая; плеон состоит из 5 сомитов.....2
- 1Б. Уроподы присутствуют; антеннула двуветвистая; плеон состоит из 6 сомитов.....3
- 2А. Глаза сидячие; вдоль заднего края тельсона 7+1+7 отростков; переоподы отсутствуют.....зоэа I
- 2Б. Глаза стебельчатые; вдоль заднего края тельсона 8+1+8 отростков; переоподы 1 и 2 присутствуют.....зоэа II
- 3А. Эндоподит уропода невооруженный; почки плеоподов отсутствуют; высота тельсона почти равна заднему краю.....зоэа III
- 3Б. На эндоподите уропода перистые щетинки; почки плеоподов присутствуют; высота тельсона больше заднего края.....4
- 4А. На эндоподите уропода 6–8 перистых щетинок; на дистальном сегменте антеннулярного стебелька 4 перистые щетинки; эндоподит антенны равен 1/2 скафоцерита.....зоэа IV

- 4Б. На эндоподите уропода 10–18 перистых щетинок; на дистальном сегменте антеннулярного стебелька 5–8 перистых щетинок; эндоподит антенны больше 1/2 скафоцерита.....5
- 5А. Эндоподит антеннулы короче экзоподита; на дистальном сегменте антеннулярного стебелька 5–6 перистых щетинок; высота тельсона в 1.5 раза больше заднего края.....зоа V
- 5Б. Эндоподит антеннулы длиннее экзоподита; на дистальном сегменте антеннулярного стебелька 7–8 перистых щетинок; высота тельсона почти в 2 раза больше заднего края.....6
- 6А. Эндоподит антенны равен скафоцериту; на скафоцерите антенны 15 перистых щетинок; длина карапакса около 2.7 мм.....зоа VI
- 6Б. Эндоподит антенны длиннее скафоцерита; на скафоцерите антенны 16–18 перистых щетинок; длина карапакса около 3 мм.....зоа VII

Ключ для определения стадий зоа *Nihonotrypaea japonica*, обитающей в зал.

Петра Великого Японского моря

- 1А. Уроподы отсутствуют; антеннула одноветвистая; плеон состоит из 5 сомитов.....2
- 1Б. Уроподы присутствуют; антеннула двуветвистая; плеон состоит из 6 сомитов.....3
- 2А. Глаза сидячие; вдоль заднего края тельсона 7+1+7 отростков; переоподы отсутствуют.....зоа I
- 2Б. Глаза стебельчатые; вдоль заднего края тельсона 8+1+8 отростков; переоподы 1 и 2 присутствуют.....зоа II
- 3А. Эндоподит уропода невооруженный; высота тельсона почти равна заднему краю.....зоа III
- 3Б. На эндоподите уропода перистые щетинки; высота тельсона больше заднего края.....4

- 4А. На эндоподите уропода 6–8 перистых щетинок; на дистальном сегменте антеннулярного стебелька 4 перистые щетинки; эндоподит антенны больше 1/2 скафоцерида зоа IV
- 4Б. На эндоподите уропода 10–12 перистых щетинок; на дистальном сегменте антеннулярного стебелька 5 перистых щетинок; эндоподит антенны длиннее скафоцерида зоа V

Много лет назад Герни (Gurney, 1938, 1942) выделил два типа личинок талассинид и на основании их морфологии разделил надсемейство *Thalassinidea* на две группы: аномурную (*Urogebiidae*+*Laomediidae*) и омарную (*Axiidae*+*Callianassidae*). Филогенетические исследования, использующие молекулярные данные, показали, что талассиниды являются парафилетической группой и разделяются на два инфраотряда, *Axiidea* и *Gebiidea* (Bracken et al., 2009; Robles et al., 2009), что полностью согласуется с первоначальной гипотезой Герни (Gurney, 1938), основанной только на морфологии личинок. Учитывая большое количество новых сведений, появившихся после 1938 г., Пол и Сантана уточнили основные морфологические характеристики личинок двух типов, выделенных Герни (Pohle, Santana, 2014).

Личинки гебиид никогда не имеют антеролатеральных шипиков на карапаксе. Рострум невооруженный, относительно короткий (менее четверти длины карапакса). На плеоне нет крупных одиночных дорсальных шипов. Медиальный шип на заднем крае тельсона отсутствует или короткий, но всегда отсутствует на первой стадии зоа. Переопод 5 одноветвистый, никогда не имеет экзоподита. Эндоподит максиллипеда 3 часто рудиментарный. У улогебий иногда присутствуют мелкие латеральные шипы на сомитах 4 и 5.

Личинки аксиид, напротив, часто имеют антеролатеральные шипики на карапаксе. Рострум обычно уплощенный, зазубренный и относительно длинный (половина или больше длины карапакса). Имеется по крайней мере один дорсальный плеональный шип. Почти все личинки имеют медиальный шип на заднем крае тельсона, который длиннее, чем у гебиид. Переопод 5 у некоторых

видов двуветвистый. Эндоподит максиллипеда 3 часто сегментирован и вооружен щетинками.

Личинки каллианассид бывают двух типов, что также отмечено Гурни (Gurney, 1942). Личинки рода *Nihonotrypaea*, обитающие в наших водах, имеют крупный дорсальный шип на втором плеональном сомите, сомиты 3–5 имеют зубчатый гребень, в отличие от личинок рода *Callichirus*, у которых на этих сомитах маленькие дорсальные шипики.

Выполненные нами описания личинок еще пяти видов гебиид и аксиид подтвердили справедливость деления 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

В процессе культивирования личинки *Upogebia issaeffi* и *U. yokoyai* перед линькой в мегалопу проходили 4 стадии зоэа (Kornienko et al., 2012, 2013), личинки *U. major* имели только 3 стадии зоэа, что согласуется с данными Кониси (Konishi, 1989), полученными в зал. Аккеси (о-в Хоккайдо). Личинки *U. major*, обитающей в российских водах, были немного крупнее, количество щетинок на большинстве конечностей у них было больше, чем у личинок этого вида из японских вод. Пара посторбитальных щетинок на карапаксе, появляющаяся на второй стадии зоэа, по данным японских авторов, отсутствует (табл. 4–6). Подобные различия обычны для личинок из разных популяций одного вида.

Таблица 4

Длина карапакса личинок *Upogebia major* (мм) из разных популяций

Стадия	зал. Восток (наши данные; среднее±SD)	зал. Аккеси (Konishi, 1989; диапазон)
Зоэа I	1.15±0.07	1.08–1.10
Зоэа II	1.3±0.06	1.09–1.20
Зоэа III	1.42±0.09	1.27–1.32
Мегалопа	1.4±0.05	1.13–1.22

Различия в количестве щетинок у зоэа *Uropogebia major* из разных популяций

Конечность	зал. Восток (наши данные)	зал. Аккеси (Konishi, 1989)
Зоэа I		
<i>Максиллула:</i>		
коксальный эндит	8–9	7
<i>Максилла:</i>		
коксальный эндит	8–10+5	9+4
базальный эндит	7–8+8–9	8+7
<i>Максиллипод II:</i>		
эндоподит	2, 2, 3, 4+I	2, 2, 2, 4+I
Зоэа II		
<i>Карапакс</i>	2	0
<i>Антеннула:</i>		
стебелёк	11	8
<i>Максиллула:</i>		
коксальный эндит	10	7–8
базальный эндит	9	8
<i>Максилла:</i>		
коксальный эндит	10+5	7–8+5
<i>Максиллипод I:</i>		
эндоподит	3, 2+I, 1+I, 2, 4+I	3, 2+I, 1+I, 2, 3+I
<i>Максиллипод II:</i>		
эндоподит	2, 3+I, 3, 5+I	2, 2+I, 2, 5+I
<i>Переоподы:</i>		
переопод 2	6	5
Зоэа III		
<i>Карапакс</i>	2	0
<i>Антеннула:</i>		
стебелёк	21	10
<i>Антенна:</i>		
эндоподит	1	0
<i>Максиллула:</i>		
эндоподит	2, 2+4	2, 2+3
<i>Максиллипод I:</i>		
эндоподит	3+I, 2+I (2+II), 1+I, 2, 4+I	3+I, 2+I, 1+I, 2, 3+I
<i>Максиллипод II:</i>		
эндоподит	2 (редко 3), 3+I, 1, 2, 5+I	2, 2+I, 1, 2, 4+I
<i>Уроподы</i>		
эндоподит	0	14

Различия в количестве щетинок у мегалопы *Urogebia major* из разных популяций

Конечность	зал. Восток (наши данные)	зал. Аккеси (Konishi, 1989)
<i>Антеннула:</i>		
эндоподит	3	4
<i>Антенна:</i>		
стебелек	4, 6, 8	5, 5, 6
жгутик	21 членик	19 члеников
<i>Максиллула:</i>		
базальный эндит	18	14–15
<i>Максилла:</i>		
коксальный эндит	25+8	23–24+5
базальный эндит	10–12+25–28	8–9+22–24
<i>Максиллипод I:</i>		
экзоподит	3	4
<i>Максиллипод II:</i>		
эндоподит	0–1, 11–17, 0–1, 2, 4	1, 18–20, 0, 7–8, 6–7
экзоподит	1	0
<i>Максиллипод III:</i>		
кокса	4–5	2
базис	1–2	3

Личинки *N. petalura*, обитающей в российских водах, проходили через 7 стадий зоэа (Kornienko et al., 2015), в то время как описанные ранее личинки этого вида из зал. Ариаке (о-в Кюсю) имели только 6 стадий зоэа (Konishi et al., 1990). Позже, после описания личинок *N. japonica* и *N. harmandi*, японские авторы заключили, что стандартным количеством стадий зоэа у каллианассид являются пять. По их мнению, зоэа IV и V *N. petalura* не обладают достаточными различиями, поэтому зоэа VI должна рассматриваться как истинная зоэа V (Miyabe et al., 1998).

Чтобы определить точное количество стадий зоэа у каллианассид, обитающих в российских водах Японского моря, мы предприняли попытку вырастить личинок *N. petalura* и *N. japonica* индивидуально. Оказалось, что зоэа *N. japonica* очень неприхотливы, выживаемость их в лаборатории приближалась

к 100%, и зоа всегда перед линькой в мегалопу проходили через 5 стадий зоа. Пять стадий зоа *N. japonica* из разных популяций были сходны по размеру (табл. 7) и морфологии (табл. 8). Зоа имели небольшие различия в вооружении отростков, что обычно для личинок из разных популяций одного вида. Как правило, конечности личинок *N. japonica* из наших вод были более перистыми.

Таблица 7

Длина карапакса зоа *Nihonotrypaea japonica* (мм) из разных популяций
(среднее±SD)

Стадия	зал. Восток (наши данные)	зал. Ариаке (Miyabe et al., 1998)
Зоа I	1.3±0.07	1.09±0.05
Зоа II	1.5±0.04	1.41±0.12
Зоа III	2.07±0.12	1.74±0.04
Зоа IV	2.1±0.05	1.90±0.12
Зоа V	2.4±0.05	2.03±0.11

Таблица 8

Различия в количестве щетинок у зоа *Nihonotrypaea japonica* из разных популяций

Конечность	зал. Восток (наши данные)	зал. Ариаке (Miyabe et al., 1998)
Зоа II		
<i>Антеннула:</i> экзоподит	5 эстетасков + 5–8	5 эстетасков + 4
<i>Максилла:</i> коксальный эндит	13–14 + 4	10 + 4
<i>Максиллипед I:</i> кокса	7–8	6
Зоа III		
<i>Антеннула:</i> стебелек	5, 5	6, 9
<i>Антенна:</i> стебелёк	2 шипа	1 шип
скафоцерит	шип +12	шип + 13
<i>Максиллипед III:</i> эндоподит	3, 1 + I, 2 + I, 5 + I	2 + I, 1 + I, 2, 4–5 + I
Зоа IV		
<i>Антеннула:</i>		

Продолжение таблицы 8

Конечность	зал. Восток (наши данные)	зал. Ариаке (Miyabe et al., 1998)
стебелёк	4–5	8
<i>Антенна:</i>		
стебелёк	2 шипа	1 шип
<i>Мандибула</i>	0	1
<i>Максиллула:</i>		
коксальный эндит	12	11
базальный эндит	13	14–15
<i>Максилла:</i>		
коксальный эндит	14 + 5	16 + 6
базальный эндит	9 + 9	10 + 11
<i>Максиллипод III:</i>		
эндоподит	5 + I, 1 + I, 2 + I, 5	6 + I, 1 + I, 4 + I, 5
<i>Уропод:</i>		
эндоподит	6–7	8
экзоподит	шип + 10–12	шип + 12
Зоэа V		
<i>Антеннула:</i>		
стебелек	6, 9	5–8, 8–12
<i>Антенна:</i>		
стебелёк	2 шипа	1 шип
эндоподит	6	2–4
<i>Мандибула</i>	2–3	1
<i>Максиллула:</i>		
коксальный эндит	12	13
базальный эндит	17	14
<i>Максилла:</i>		
коксальный эндит	13 + 6	16–17 + 6
базальный эндит	11–12 + 13–15	12 + 11
<i>Максиллипод III:</i>		
базис	3	2
эндоподит	8 + I, 2 + I, 6, 6	6 + I, 2 + I, 6, 5

В то же время смертность личинок *N. petalura* на ранних стадиях была высока, что, по-видимому, обусловлено значительной адгезией их к поверхности сосуда, наблюдаемой и другими авторами (Konishi et al., 1990; Miyabe et al., 1998). Развитие *N. petalura* включало не только 6, а даже 7 стадий зоэа. При 22–23°C первая мегалопа появлялась через 26 сут после вылупления личинок.

Условия выращивания *N. petalura* в разных лабораториях несколько различались. Японских личинок выращивали в 30-литровых танках, а наших в 1-литровых стаканах. Температура была 22–28°C в японской лаборатории и только 22–23°C в нашей, и развитие при более низкой температуре шло медленнее. Кроме того, благодаря наличию дополнительной личиночной стадии общий цикл развития в наших опытах удлинялся. Шесть стадий зоза *N. petalura* из разных популяций были сходны по размеру (табл. 9) и морфологии (табл. 10). Зоза имели небольшие различия в вооружении отростков, что обычно для личинок из разных популяций одного вида. Как правило, конечности личинок *N. petalura* из наших вод были более перистыми. Полученная нами седьмая зоза была крупнее, антеннальный эндоподит стал длиннее скафоцерита (как у личинок большинства каллианассид), число щетинок на максиллуле, максилле, уроподах увеличилось, на первом максиллипеде появился эпиподит, клешни на переоподах 1 и 2 стали более выраженными, плеоподы увеличились в размерах. Таким образом, седьмая зоза была более развита по сравнению с предыдущей стадией и похожа на последнюю стадию *Neotrypaea uncinata*, *Nihonotrypaea japonica*, *N. harmandi* и других каллианассид (Aste, Retamal, 1984; Miyabe et al., 1998; Konishi et al., 1999).

Таблица 9

Длина карапакса зоза *Nihonotrypaea petalura* (мм) из разных популяций

Стадия	зал. Восток (наши данные; среднее±SD)	зал. Ариаке (Konishi et al., 1990; среднее)
Зоза I	1.24±0.06	1.24
Зоза II	1.53±0.08	1.38
Зоза III	1.89±0.08	1.76
Зоза IV	2.16±0.06	2.20
Зоза V	2.36±0.03	2.41
Зоза VI	2.69±0.05	2.67
Зоза VII	2.97±0.05	отсутствует

Различия в количестве щетинок у зоэа *Nihonotrypaea petalura* из разных популяций

Конечность	зал. Восток (наши данные)	зал. Ариаке (Konishi et al., 1990)
Зоэа I		
<i>Антеннула:</i>		
экзоподит	3 эстетаска + 2 + I	3 эстетаска + 1 + I
<i>Максилла:</i>		
коксальный эндит	11–12+4	10+4
эндоподит	4+2+2+2+3	3, 2, 2, 5
Зоэа II		
<i>Антеннула:</i>		
экзоподит	4 эстетаска + 3 +	4 эстетаска + 1 + I
<i>Максилла:</i>		
эндоподит	4+2+2+2+3	3, 2, 2, 5
<i>Максиллипод I:</i>		
базис	14	12
эндоподит	3+I, 2, 2, 3+I	3, 2, 2, 3+I
<i>Максиллипод II:</i>		
экзоподит	5	4
Зоэа III		
<i>Антеннула:</i>		
стебелек	1+2–3, 2–3	1, 2
экзоподит	6 эстетасков + 2	5 эстетасков + 1
<i>Антенна:</i>		
стебелёк	2 шип	1 шип
<i>Максилла:</i>		
коксальный эндит	13–15+6	12+4
базальный эндит	9–10+8	8+7
эндоподит	4+2+2+2+3	3, 2, 2, 5
скафогнатит	11	12
Зоэа IV		
<i>Антеннула:</i>		
стебелёк	6–7, 7–9	2, 8–9
экзоподит	6–8 эстетасков + 2	5–6 эстетасков + 1
<i>Максилла:</i>		
базальный эндит	10–12+9–11	7+8–9
эндоподит	4+2+2+2+3	3, 2, 2, 5
<i>Максиллипод II:</i>		
эндоподит	4+II, 1, 2+I, 4–5+I	2+I, 2+I, 1, 2, 3–4+I
Зоэа V		

Продолжение таблицы 10

Конечность	зал. Восток (наши данные)	зал. Ариаке (Konishi et al., 1990)
<i>Максиллула:</i>		
базальный эндит	9–10+5	8+5
<i>Максилла:</i>		
коксальный эндит	16–18+6	14+5
базальный эндит	12–13+10–11	9+10
эндоподит	4+2+2+2+3	3, 2, 2, 5
<i>Максиллипод I:</i>		
базис	23–24	18–20
Зоэа VI		
<i>Антеннула:</i>		
стебелек	7–8, 13–15	6–7, 10
экзоподит	8 эстетасков+3	9 эстетасков
<i>Максиллула:</i>		
базальный эндит	10–11+5–6	8+5
<i>Максилла:</i>		
коксальный эндит	19–20+6	14+5
базальный эндит	12–13+12	9+10
<i>Максиллипод I:</i>		
базис	24–26	18–20

Попытка вырастить личинок третьего вида каллианассид *N. makarovi* до стадии мегалопы не увенчалась успехом (Korn et al., 2016). Зоэа этого вида приклеивались к поверхности сосуда и в большом количестве гибли на ранних стадиях. До четвертой стадии зоэа развитие шло достаточно синхронно, в то время как дальше линьки становились беспорядочными, и точное их количество определить не удалось. Наиболее вероятно, что цикл развития *N. makarovi* близок к таковому *N. petalura* и включает не менее шести стадий зоэа.

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 *Upogebia savignyi* (Gurney, 1937) до 8 стадий зоэа у *Boasaxius princeps* (Kornienko et al., 2014), причем подобные вариации наблюдаются внутри каждого семейства.

Лучше всего изучены личинки в семействе Upogebiidae. Как уже упоминалось Главе 1, в роде *Upogebia* количество стадий зоэа варьирует от двух

до пяти, наиболее распространенный паттерн развития три–четыре стадии зоэа. В семействе Callianassidae встречается от двух до шести стадий зоэа, при чем наиболее обычным вариантом являются пять стадий зоэа. Наименее изученными являются личинки семейства Axiidae, для двух видов описано две и три стадии.

До настоящего времени мы никогда не наблюдали варьирования количества стадий зоэа у одного и того же вида крабов и раков-отшельников, выращенных в нашей лаборатории. Обычно количество личиночных стадий является одной из важных характеристик вида. Однако наши результаты, полученные на *N. petalura*, не являются единственным примером. Пол и Сантана (Pohle, Santana, 2014) полагают, что для Gebiidea и Axiidea характерно внутривидовое варьирование числа стадий зоэа, особенно часто встречающееся у каллианассид.

Впервые это явление было обнаружено у *Upogebia deltaura* и *U. stellata* (Webb, 1919), которые в лабораторных условиях имели три, либо четыре стадии зоэа. Начиная со второй стадии, личинки этих видов разделялись на два класса, различающихся по морфологии. Личинки первого класса линяли в четвертую стадию зоэа, а особи второго класса – непосредственно в мегалопу. Четыре стадии зоэа *U. affinis* было обнаружено в планктоне Чесапикского залива (Вирджиния) (Sandifer, 1973) и зал. Мехико (Andryszak, 1986). В то же время Ngoc-Ho (1981) нашёл в мексиканском планктоне два экземпляра зоэа V этого вида, которые были крупнее четвертой стадии. По личному сообщению, М.Н. Roberts, *U. affinis* в лабораторной культуре проходила 4 или 5 стадий зоэа. По предположению автора, пятая стадия может быть результатом субоптимальных условий культивирования и не встречаться в природе (Sandifer, 1973).

При культивировании *Callichirus islagrande* из Перу было получено 5 стадий зоэа (Gómez et al., 2008). Индивидуальное выращивание личинок особей из прибрежных вод Луизианы показало, что зоэа этого вида могут проходить 4 или 5 личиночных стадий перед линькой в мегалопу (Strasser, Felder, 2000). Доля экземпляров *C. islagrande*, которые линяли в пятую стадию зоэа, варьировала от 9 до 89% у различных родительских особей (Strasser, Felder, 2000). Атлантическая популяция *C. major* из Флориды также имела 4 или 5 стадий зоэа

(Strasser, Felder, 1999б). При стимулировании четвертой стадии зоэа песком или водой, в которой находились взрослые особи, большинство личинок линяло непосредственно в мегалопу, при отсутствии стимула – в пятую стадию зоэа (Strasser, Felder, 1999б). Напротив, популяции *C. major* и *C. islagrande* из Мексиканского залива не реагировали на подобное стимулирование и почти всегда имели 4, редко 3 или 5 стадий зоэа (Strasser, Felder, 1998, 1999в). Личинки обеих популяций *C. major* различались по длине дорсального шипа и задних шипов на тельсоне (Strasser, Felder, 1999а). Морфологические различия между двумя популяциями *C. major* были подтверждены генетически (Staton, Felder, 1995). Пятая зоэа из атлантической популяции *C. major* была морфологически ближе к мегалопе, в то время как пятая зоэа из мексиканской популяции – к четвертой стадии зоэа (Strasser, Felder, 1999а). Пятая стадия зоэа *C. islagrande* была похожа как на четвертую стадию, так и на мегалопу, или представляла собой нечто среднее (Strasser, Felder, 2000). В наших экспериментах седьмая стадия зоэа *N. petalura* никогда не была похожа на мегалопу.

Данные, полученные нами при развитии *N. petalura*, подтвердили, что число стадий зоэа в сем. Callianassidae может варьировать в различных популяциях одного и того же вида и/или при различных условиях культивирования. Дополнительная личиночная стадия может быть результатом субоптимальных условий культивирования и не встречаться в естественных условиях. Однако не у всех аксиид количество стадий может изменяться. Несмотря на то, что условия выращивания *N. japonica* в японской и российской лабораториях несколько различались, количество стадий зоэа у этого вида было стабильным. 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, поэтому степень выживаемости личинок *N. japonica* была выше. Таким образом, пять стадий зоэа не являются пределом в личиночном развитии каллианассид. Развитие *N. petalura*, вероятно, включает по крайней мере шесть стадий зоэа. Только реконструкция всей личиночной серии из планктонных проб может подтвердить наличие дополнительных стадий в

естественных условиях. К сожалению, поздние стадии зоэа наблюдаются в планктоне довольно редко.

Необходимо отметить, что личинки большинства каллианассид, имеющих пять стадий зоэа, описаны из планктонных проб. Только *N. japonica* and *N. harmandi* были выращены в лабораторных условиях (Miyabe et al., 1998; Konishi et al., 1998). В случае с *Neotrypaea uncinata* мегалопа в лаборатории не была получена (Aste, Retamal, 1984), поэтому мы не знаем точного количества стадий у этого вида. Личинки всех видов, за исключением *Callichirus islagrande* и *C. major* (Strasser, Felder, 1999a, 2000) были выращены в массовой культуре, а не индивидуально, поэтому ошибка при определении количества стадий зоэа даже в эксперименте вполне вероятна.

В роде *Upogebia* случаи варьирования количества личиночных стадий более редки. Показано, например, что *U. africana* имеет 3 или 4 стадии зоэа в зависимости от условий температуры и солености (Paula et al., 2001). Авторы полагают, что число личиночных стадий в роде *Upogebia* может варьировать в зависимости от условий выращивания (dos Santos, Paula, 2003). Однако в наших экспериментах *U. major* и *U. issaeffi* всегда имели стабильное количество стадий зоэа независимо от условий культивирования.

Наличие большого количества личиночных стадий, так же, как и нестабильное число стадий, характерны для низших ракообразных и являются примитивными признаками. Для таких представителей низших раков как жаброноги, ветвистоусые рачки, копеподы и др. характерно длительное личиночное развитие, лишь после 10 и более линек они достигают взрослого состояния, причем количество стадий у одного и того же вида может варьировать (Догель, 2015). В ходе эволюции количество личиночных стадий у ракообразных сокращается и высшие раки – изоподы, амфиподы, кумовые раки, мизиды – имеют прямое развитие (Иванова-Казас, 1979). Среди роющих креветок наиболее длительное развитие характерно для *Axiidea*. Большое количество стадий зоэа и возможность варьирования этого признака у одного и того же вида при различных условиях подтверждает примитивность аксиид по сравнению с

упогебидами. Кониси (Konishi, 1989) полагал, что по строению личинок упогебииды занимают промежуточное положение между более примитивными аксидами и более продвинутыми лаомеидами. Это подтверждается данными молекулярно-генетического анализа – в филогенетической системе роющих креветок аксиды занимают базальное положение (Tsang et al., 2008).

ГЛАВА 5. СРОКИ ВСТРЕЧАЕМОСТИ ЛИЧИНОК РОЮЩИХ КРЕВЕТОК В ЗАЛИВЕ ПЕТРА ВЕЛИКОГО ЯПОНСКОГО МОРЯ

5.1 Амурский и Уссурийский заливы

Личинки роющих креветок встречались в Амурском и Уссурийском заливах с конца мая до первой декады октября при среднемесячной температуре воды от 12 до 23°C, однако их численность была невысокой (Голубинская и др., 2016). Средняя суммарная плотность личинок *Axiidea* и *Gebiidea* в Амурском заливе в 2007 г. изменялась от 0.16 ± 0.08 экз/м³ в конце мая до 4.84 ± 1.16 экз/м³ во второй половине июня (рис. 19), в 2008 г. – от 5.7 ± 1.7 экз/м³ в первой половине июня до 0.16 ± 0.03 экз/м³ в первой половине сентября (рис. 21). В Уссурийском заливе в 2007 г. она варьировала от 11.24 ± 0.44 экз/м³ во второй половине июля до 0.05 ± 0.05 экз/м³ в первой декаде октября (рис. 20), в 2008 г. – от 4.07 ± 0.4 экз/м³ в первой половине июля до 0.26 ± 0.05 экз/м³ в начале сентября (рис. 22). Доля зооа *Gebiidea* и *Axiidea* от числа личинок декапод в 2007 г. достигала 18.36% в Амурском заливе и 34% в Уссурийском заливе (рис. 19, 20). В июне 2008 г. в Амурском заливе она составляла около 22.6%, в остальные месяцы была заметно ниже, а в Уссурийском заливе не превышала 7% (рис. 21, 22).

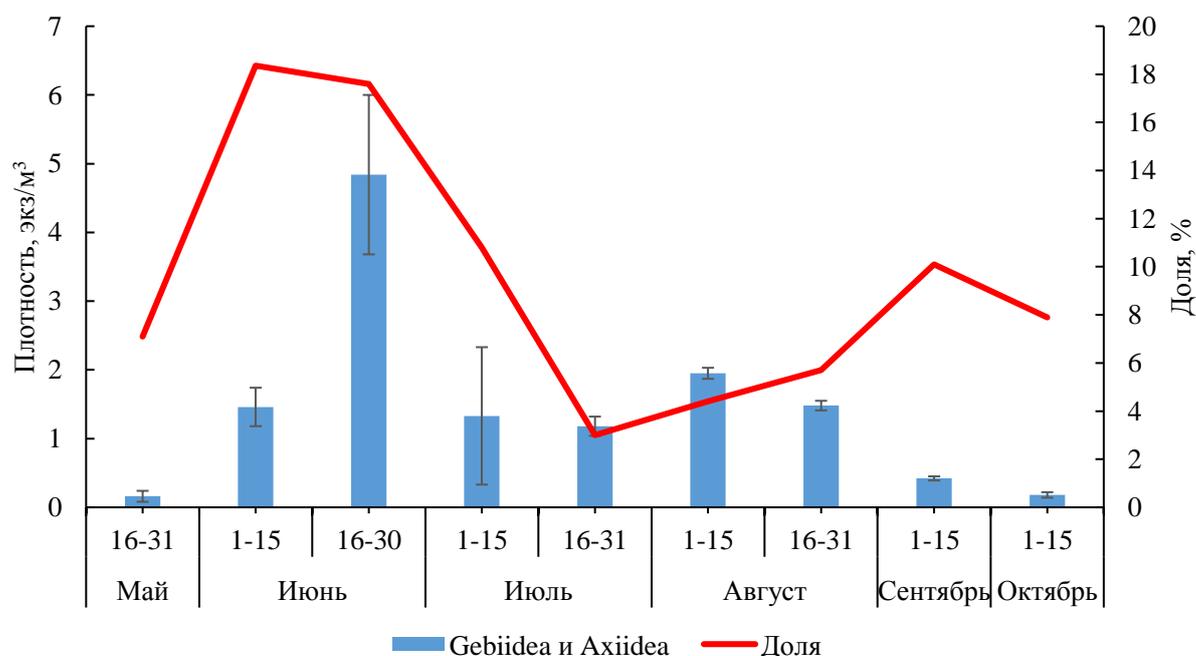


Рисунок 19 – Средняя суммарная плотность личинок *Gebiidea* и *Axiidea* и их доля среди Decapoda в Амурском заливе в 2007 г.

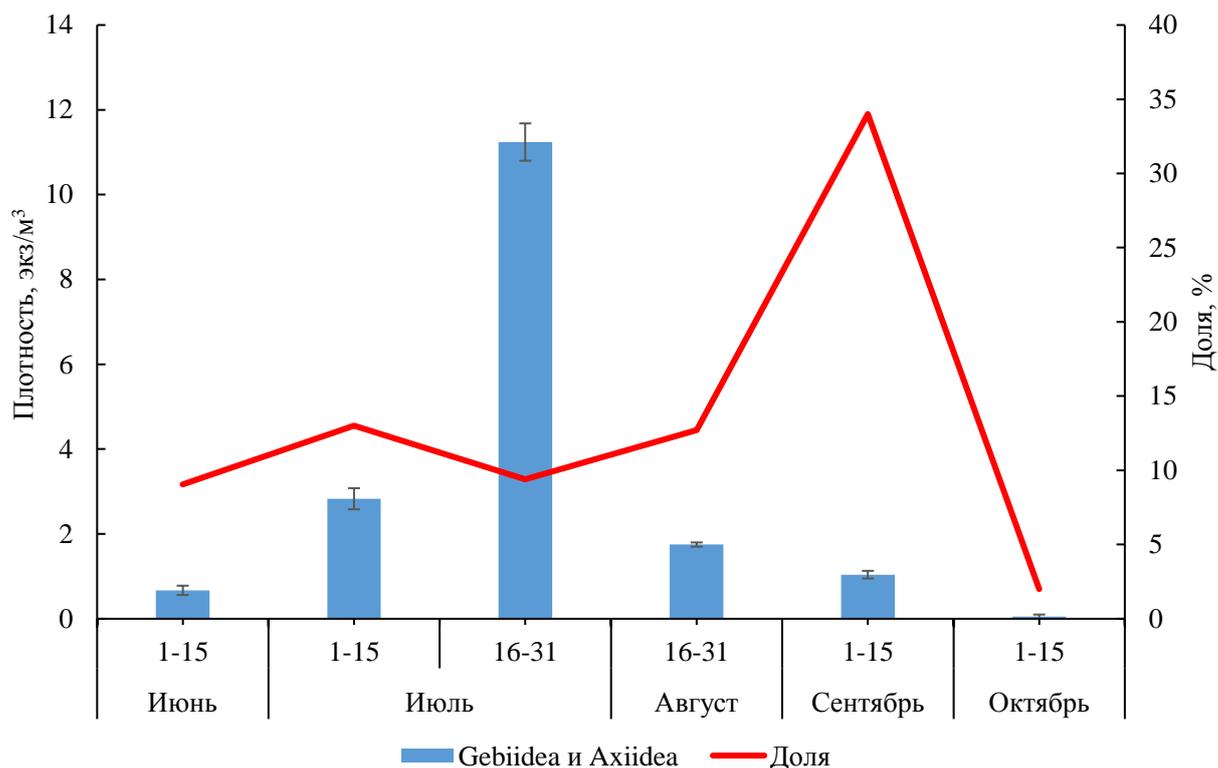


Рисунок 20 – Средняя суммарная плотность личинок Gebiidea и Axiidea и их доля среди Декарода в Уссурийском заливе в 2007 г.

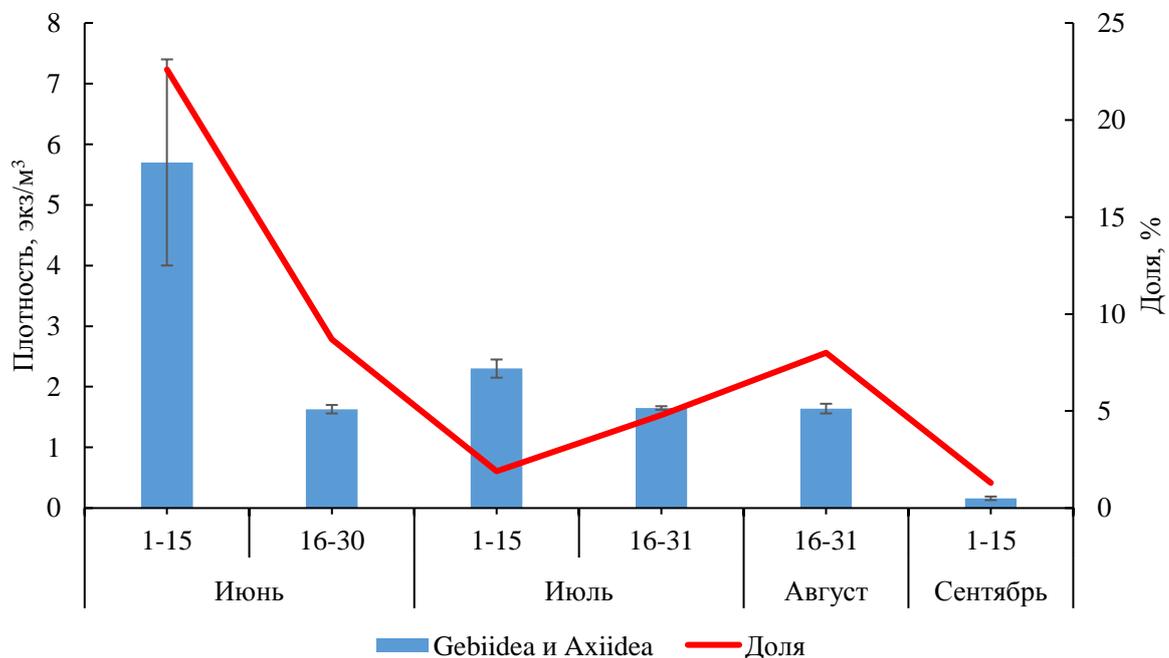


Рисунок 21 – Средняя суммарная плотность личинок Gebiidea и Axiidea и их доля среди Декарода в Амурском заливе в 2008 г.

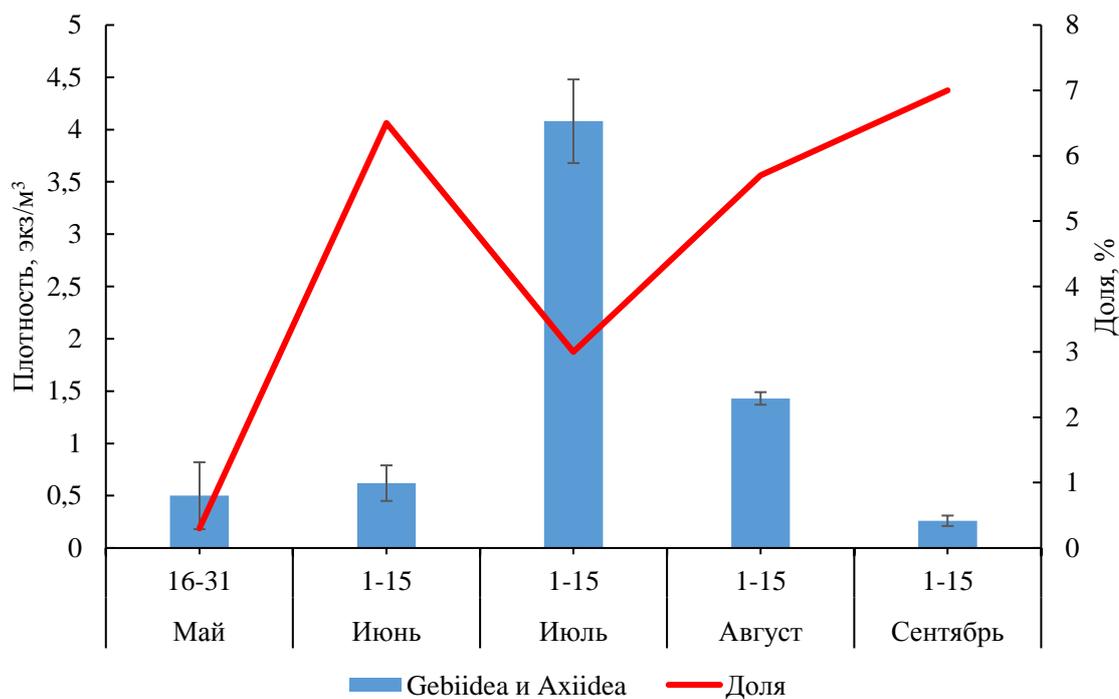


Рисунок 22 – Средняя суммарная плотность личинок Gebiidea и Axiidea и их доля среди Decapoda в Уссурийском заливе в 2008 г.

В старых определителях указывается различное количество видов роющих креветок для зал. Петра Великого: пять (Макаров, 1938), шесть (Виноградов, 1950) и даже всего три вида (Животные и растения...1976). Исследовав личиночное развитие известных ранее видов, мы обнаружили, что в пробах планктона встречаются также ряд новых необычных личинок аксиид и гебиид. В результате в дополнение к уже известным креветкам были найдены: *Nihonotrypaea makarovi* – вид, новый для науки (Marin, 2013) и *Upogebia yokoyai* – вид, новый для фауны России (Марин и др. 2013). В исследуемом районе также был обнаружен и переописан *Leonardsaxius amurensis* (Marin, 2015).

Таким образом, несмотря на полное отсутствие сведений о распространении взрослых роющих креветок в Амурском и Уссурийском заливах, нам удалось обнаружить в планктонных пробах личинок восьми видов этой группы (табл. 11, 12).

В планктоне встречались зоэа всех видов, однако мегалопы найдены только *Upogebia major*.

Таблица 11

Сроки встречаемости личинок роющих креветок в Амурском и Уссурийском заливах в 2007 г.

Вид	Месяц									
	Май	Июнь		Июль		Август		Сентябрь		Октябрь
	16-31	1-15	16-30	1-15	16-31	1-15	16-31	1-15	16-30	1-15
<i>Upogebia major</i>	+	+	+	+	+	+	+	+		
<i>U. issaeffi</i>					+	+	+	+		
<i>U. yokoyai</i>					+	+	+			
<i>Boasaxius princeps</i>				+	+	+	+	+		
<i>Leonardsaxius amurensis</i>				+	+	+	+	+		+
<i>Nihonotrypaea makarovi</i>		+	+	+	+					
<i>N. japonica</i>				+	+	+	+			
<i>N. petalura</i>					+	+	+	+	+	+

Таблица 12

Сроки встречаемости личинок роющих креветок в Амурском и Уссурийском заливах в 2008 г.

Вид	Месяц								
	Май	Июнь		Июль		Август		Сентябрь	
	16-31	1-15	16-30	1-15	16-31	1-15	16-31	1-15	
<i>Upogebia major</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>U. issaeffi</i>					+	+	+	+	
<i>U. yokoyai</i>					+	+			
<i>Boasaxius princeps</i>				+	+	+			
<i>Leonardsaxius amurensis</i>				+	+	+	+		
<i>Nihonotrypaea makarovi</i>		+	+	+	+				
<i>N. japonica</i>			+	+	+	+	+		
<i>N. petalura</i>			+	+	+	+	+	+	

Семейство *Upogebiidae*

Среди упогебиид самыми многочисленными в планктоне были зоэа *Upogebia major*. Для этого вида характерен наиболее длительный пелагический период: в оба года исследований личинки упогебии встречались в Амурском и Уссурийском заливах с конца мая до середины сентября при температуре воды от 12.1 до 23.2°C. В 2007 г. в Амурском заливе средняя плотность личинок *U. major* в период наблюдений варьировала от 4.7 ± 2.22 экз/м³ во второй половине июня до 0.08 ± 0.06 экз/м³ в первой половине сентября, в Уссурийском заливе от 4.37 ± 0.4 экз/м³ во второй половине июля до 0.18 ± 0.14 экз/м³ в начале сентября (рис. 23, 24). В 2008 г. в Амурском заливе она изменялась от 5.7 ± 1.7 экз/м³ в первой половине июня до 0.12 ± 0.06 экз/м³ в первой половине сентября, а в Уссурийском заливе не превышала 0.54 ± 0.34 экз/м³ в первой половине июня (рис. 25, 26). Максимальное количество личинок первой стадии отмечено в первой половине июня. Зоэа третьей (последней) стадии появлялись в конце июня, мегалопы – в начале июля. Плотность личинок *U. major* резко снижалась к концу июня, однако зоэа первой стадии в небольшом количестве встречались в июле, августе и даже в сентябре (рис. 27).

Личинки второго вида *Upogebia issaeffi* присутствовали в планктоне около двух месяцев при температуре воды от 18.9 до 23.2°C. В оба года в Амурском заливе зоэа *U. issaeffi* встречались с конца июля–начала августа до середины сентября, их средняя плотность в августе 2008 г. достигала 0.52 ± 0.32 экз/м³ (рис. 23, 25). В Уссурийском заливе в 2007 г. личинки этого вида наблюдались с середины июля (средняя плотность 1.25 ± 0.69 экз/м³) до середины сентября (0.56 ± 0.31 экз/м³), а в 2008 г. были найдены только в августе (0.27 ± 0.13 экз/м³) (рис. 24, 26). Ранние стадии зоэа отмечены в июле и августе, поздние – в сентябре (рис. 27).

Личинки третьего вида *Upogebia yokoai* встречались в планктоне около месяца, с середины июля до конца августа при температуре воды от 18.9 до 23.2°C. В 2007 г. в Амурском заливе они отмечены во второй половине августа (средняя плотность 0.05 ± 0.05 экз/м³), в Уссурийском во второй половине июля

(0.12 ± 0.12 экз/м³); в 2008 г. в Амурском заливе личинки зарегистрированы в конце июля (0.05 ± 0.04 экз/м³), в Уссурийском – в начале августа (0.03 ± 0.03 экз/м³) (рис. 23–26).

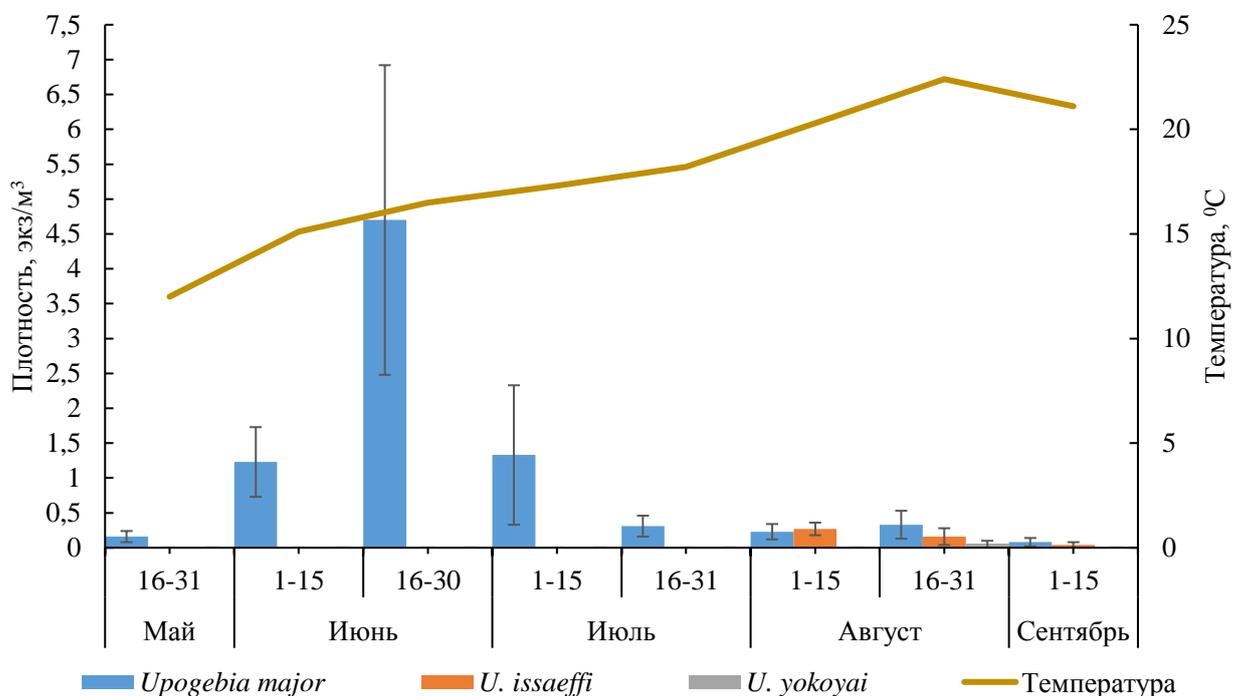


Рисунок 23 – Средняя плотность личинок сем. Urogebiidae в Амурском заливе в 2007 г.

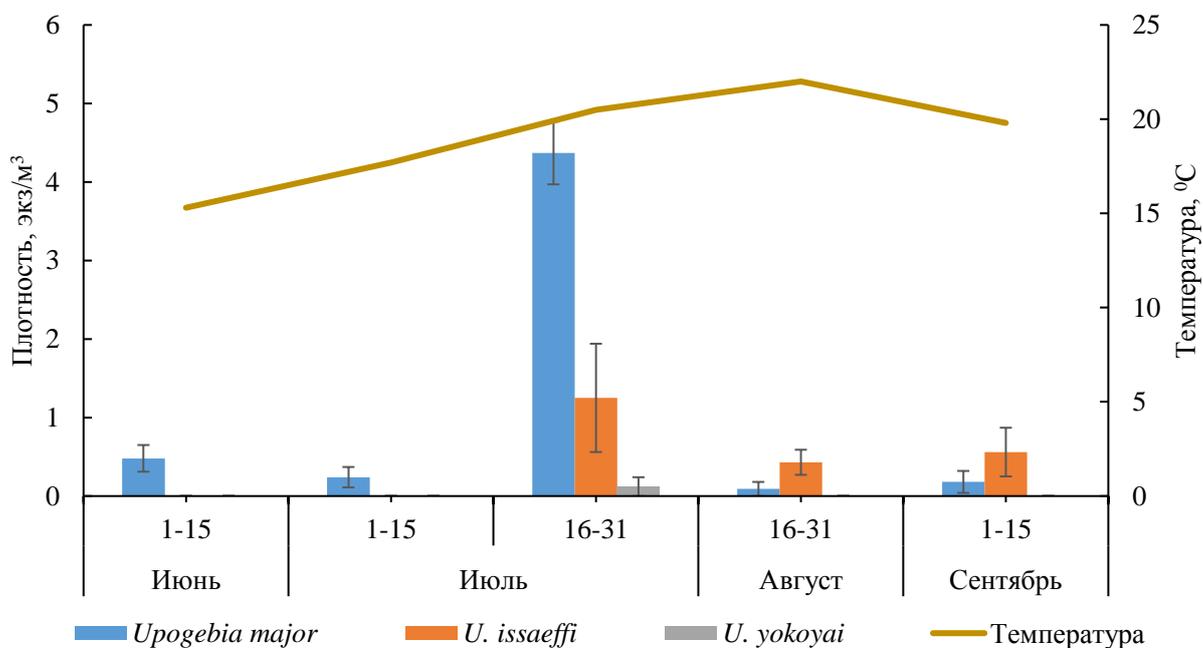


Рисунок 24 – Средняя плотность личинок сем. Urogebiidae в Уссурийском заливе в 2007 г.

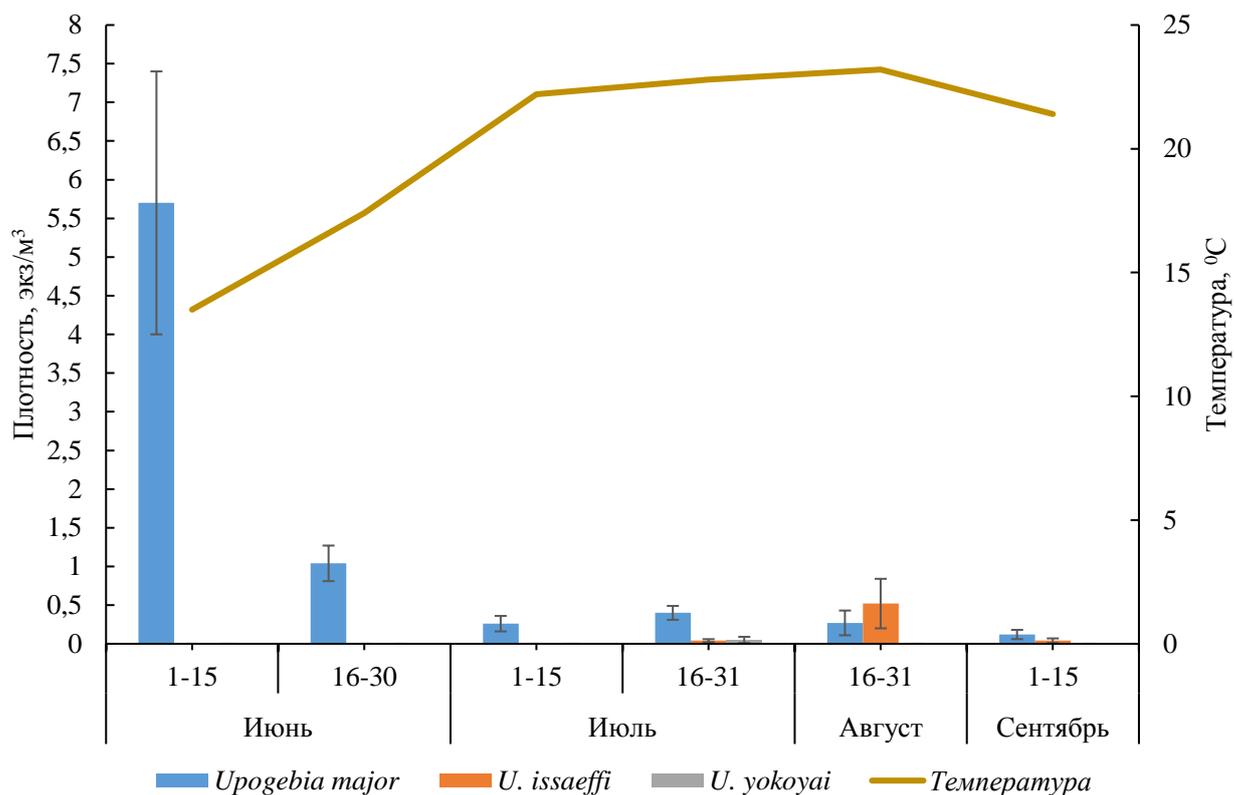


Рисунок 25 – Средняя плотность личинок сем. Urogebiidae в Амурском заливе в 2008 г.

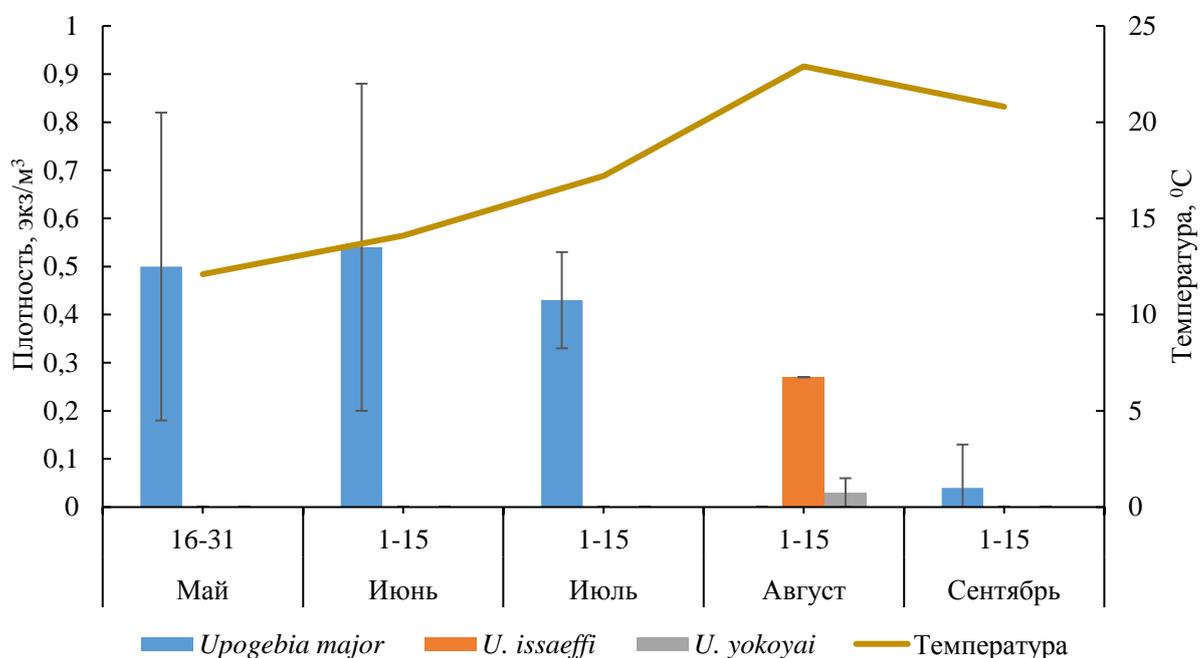


Рисунок 26 – Средняя плотность личинок сем. Urogebiidae в Уссурийском заливе в 2008 г.

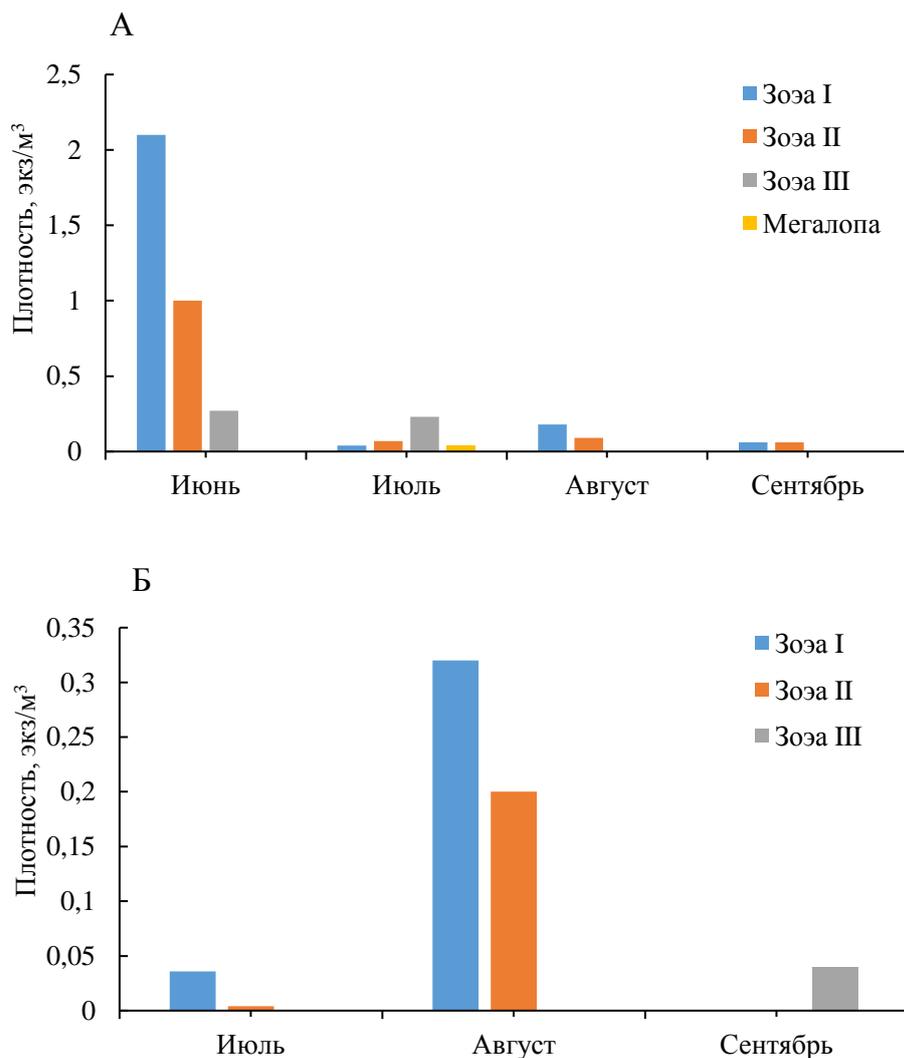


Рисунок 27 – Соотношение личиночных стадий в течение пелагического периода у видов сем. Uropgebiidae из Амурского залива: А – *Uropgebia major*; Б – *U. issaeffi*

Семейство Axiidae

Зоэа *Boasaxius princeps* присутствовали в планктоне с начала июля до середины сентября в 2007 г. и до середины августа в 2008 г. при температуре воды от 17.2 до 23.2°C. В 2007 г. средняя плотность личинок составляла от 0.01 ± 0.01 до 0.17 ± 0.07 экз/м³ в Амурском и от 0.14 ± 0.08 до 0.2 ± 0.15 экз/м³ в Уссурийском заливе (рис. 28, 29). В 2008 г. она не превышала 0.3 ± 0.14 экз/м³ в Амурском и 0.07 ± 0.05 экз/м³ в Уссурийском заливе (рис. 30, 31).

Личинки *Leonardsaxius amurensis* в 2007 г. появлялись в планктоне в первой половине июля в Уссурийском заливе, а в Амурском заливе в начале августа,

старшие стадии зоэа присутствовали в Уссурийском заливе до середины сентября, а в Амурском заливе даже до начала октября при температуре воды не более 17.9°C (рис. 28, 29). Средняя плотность их была сопоставима с таковой *B. princeps* и не превышала 0.14 ± 0.08 экз/м³ в Уссурийском и 0.11 ± 0.06 экз/м³ в Амурском заливе. В 2008 г. они появлялись также с первой половины июля, но встречались только до конца августа при температуре воды 22.2–23.2°C, средняя плотность их составляла 0.03 ± 0.03 экз/м³ в Уссурийском и 0.18 ± 0.08 экз/м³ в Амурском заливе (рис. 30, 31).

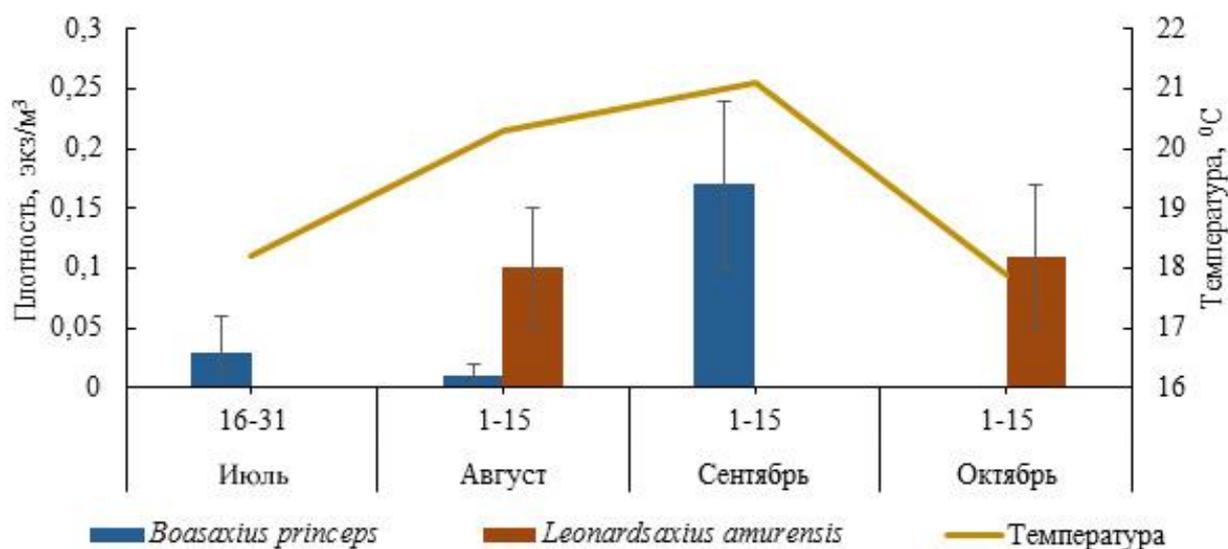


Рисунок 28 – Средняя плотность личинок сем. Ахиidae в Амурском заливе в 2007 г.

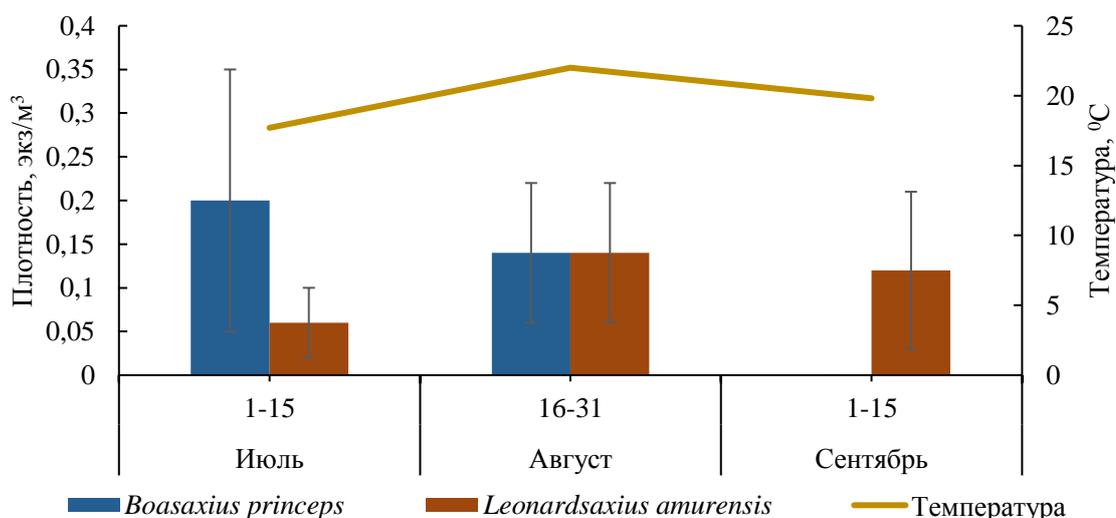


Рисунок 29 – Средняя плотность личинок сем. Ахиidae в Уссурийском заливе в 2007 г.

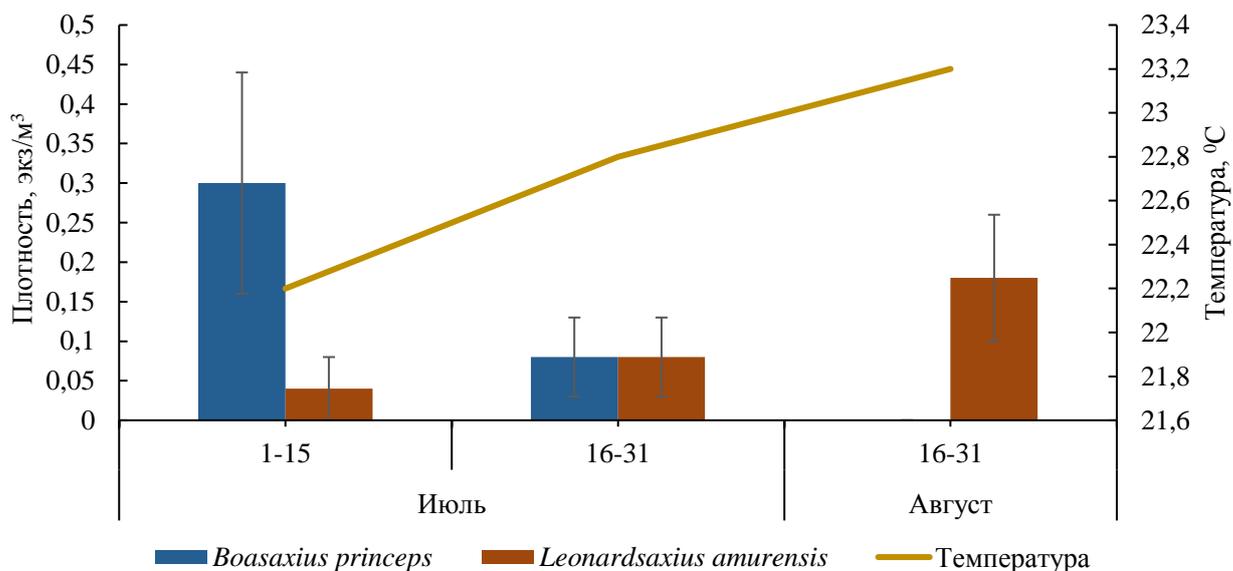


Рисунок 30 – Средняя плотность личинок сем. Аxiidae в Амурском заливе в 2008 г.

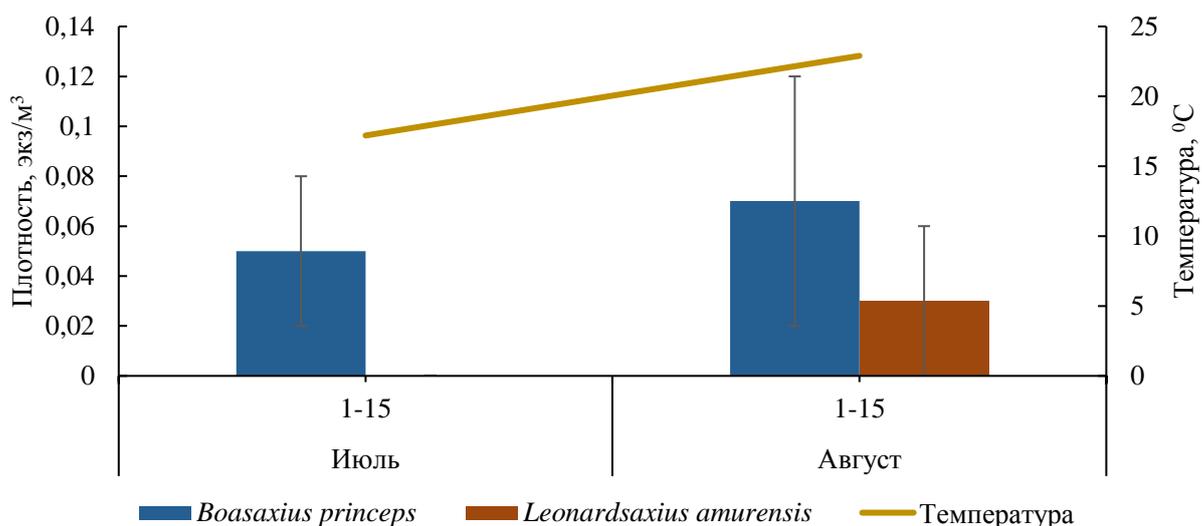


Рисунок 31 – Средняя плотность личинок сем. Аxiidae в Уссурийском заливе в 2008 г.

Семейство Callianassidae

Среди каллианассид самыми многочисленными в планктоне были зоэа *Nihonotrypaea makarovi*. Личинки этого вида встречались с начала июня до конца июля при температуре воды от 14.1 до 22.8°C. В 2007 г. средняя плотность зоэа *N. makarovi* в Амурском заливе в середине июля составила 0.84 ± 0.4 экз/м³, в Уссурийском заливе 1.1 ± 0.47 экз/м³ (рис. 32, 33). В 2008 г. в Уссурийском заливе плотность в начале июля достигла 2.52 ± 1.4 экз/м³, в Амурском заливе этот

показатель варьировал от 0.16 ± 0.11 до 0.44 ± 0.12 экз/м³ с максимальным значением в конце июня (рис. 34, 35). Ранние стадии этого вида наблюдали как в июне, так и в июле, поздние – только в июле (рис. 36).

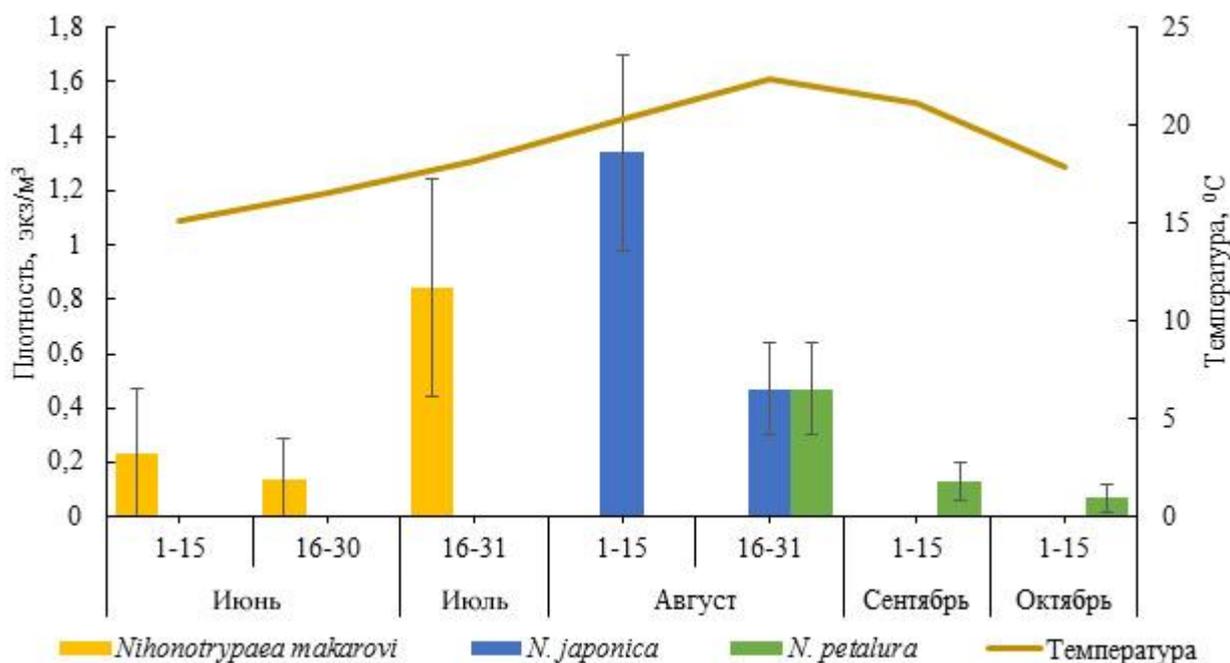


Рисунок 32 – Средняя плотность личинок сем. Callianassidae в Амурском заливе в 2007 г.

В 2008 г. личинки второго вида каллианассид *Nihonotrypaea japonica* встречались в планктоне с конца июня до конца августа при температуре воды от 17.0 до 23.2°C и были представлены в июне ранними, в июле ранними и поздними, а в августе – только поздними стадиями (рис. 36). В Амурском заливе средняя плотность зооа *N. japonica* в июне–августе колебалась от 0.05 ± 0.01 до 0.34 ± 0.24 экз/м³, максимальная отмечена в начале июля. В Уссурийском заливе личинки этого вида в июне отсутствовали, а в начале июля их средняя плотность достигла 1.08 ± 0.6 экз/м³ (рис. 34, 35). В 2007 г. в Амурском заливе зооа этого вида были зарегистрированы только в августе со средней плотностью 1.34 ± 0.36 экз/м³ в начале месяца. В Уссурийском заливе личинки в планктоне встречались более длительный период – с начала июля до конца августа, при этом средняя плотность достигала 3.85 ± 1.64 экз/м³ (рис. 32, 33).

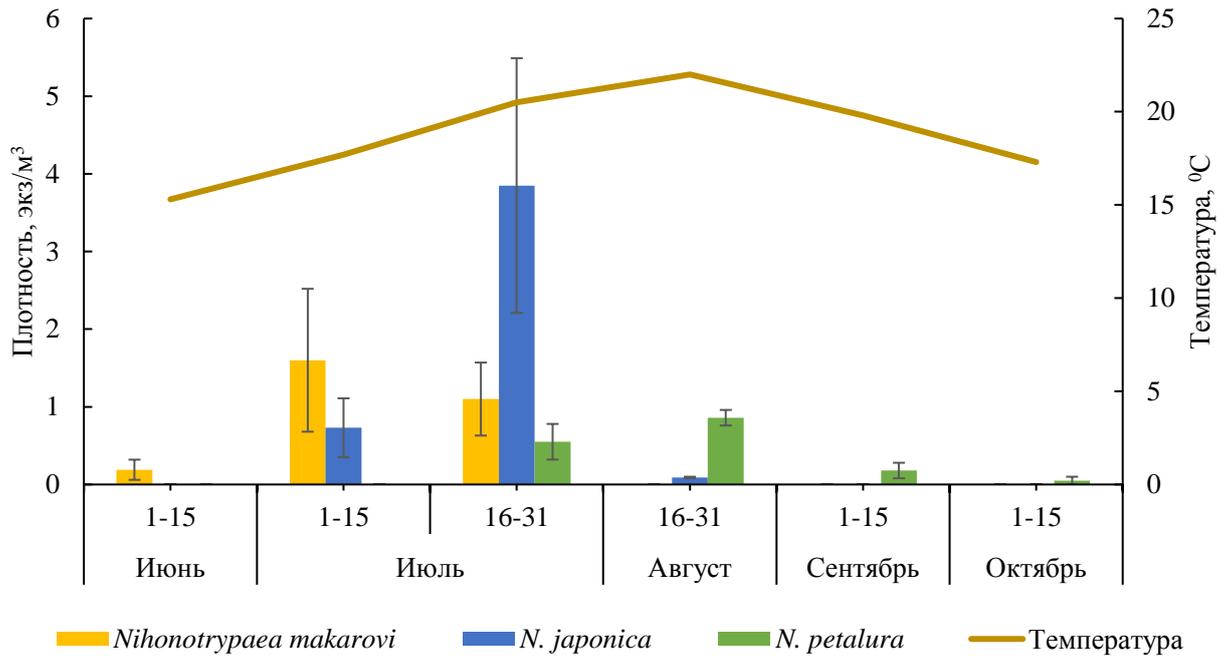


Рисунок 33 – Средняя плотность личинок сем. Callianassidae в Уссурийском заливе в 2007 г.

Личинок *Nihonotrypaea petalura* можно было встретить в планктоне с середины июня до начала октября при температуре воды от 17.4 до 23.2°C. В 2007 г. в Амурском заливе зоа этого вида появились только во второй половине августа (0.47 ± 0.17 экз/м³), старшие стадии отмечены до начала октября (0.07 ± 0.05 экз/м³). В Уссурийском заливе личинки появились в конце июля и встречались также до начала октября, их средняя плотность в середине июля достигала 0.86 ± 0.01 экз/м³ (рис. 32, 33). В 2008 г. в Амурском заливе личинки *N. petalura* встречались с середины июня до конца августа, средняя плотность варьировала от 0.1 ± 0.03 до 1.2 ± 0.84 экз/м³ с максимумом в начале июля (рис. 34, 35). В Уссурийском заливе они были зарегистрированы только с начала августа (0.93 ± 0.3 экз/м³) до середины сентября (0.22 ± 0.04 экз/м³) (рис.). Ранние стадии зоа *N. petalura* найдены в июне, июле и августе, поздние – в июле и августе (рис. 36).

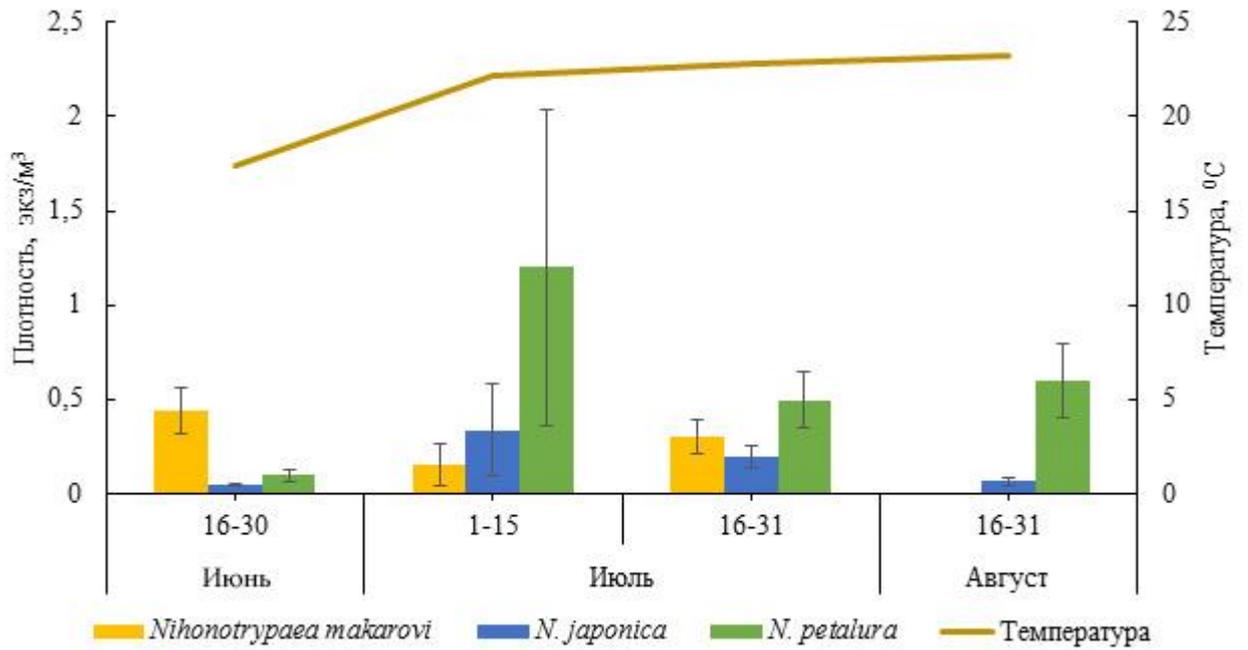


Рисунок 34 – Средняя плотность личинок сем. Callianassidae в Амурском заливе в 2008 г.

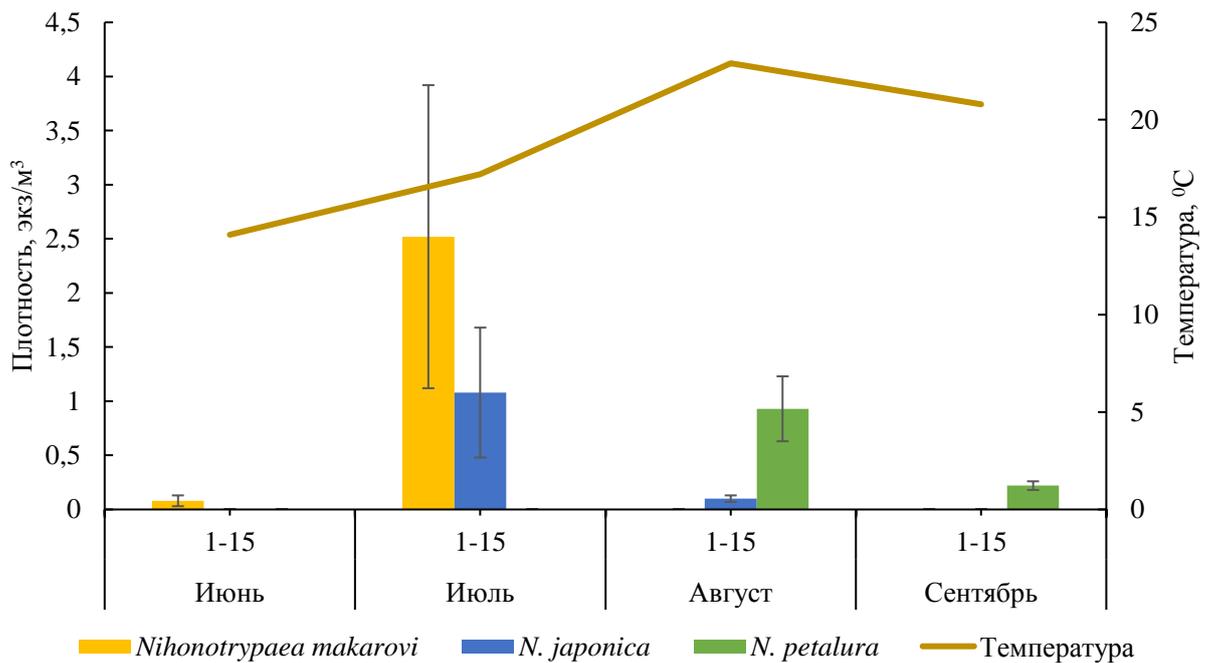


Рисунок 35 – Средняя плотность личинок сем. Callianassidae в Уссурийском заливе в 2008 г.

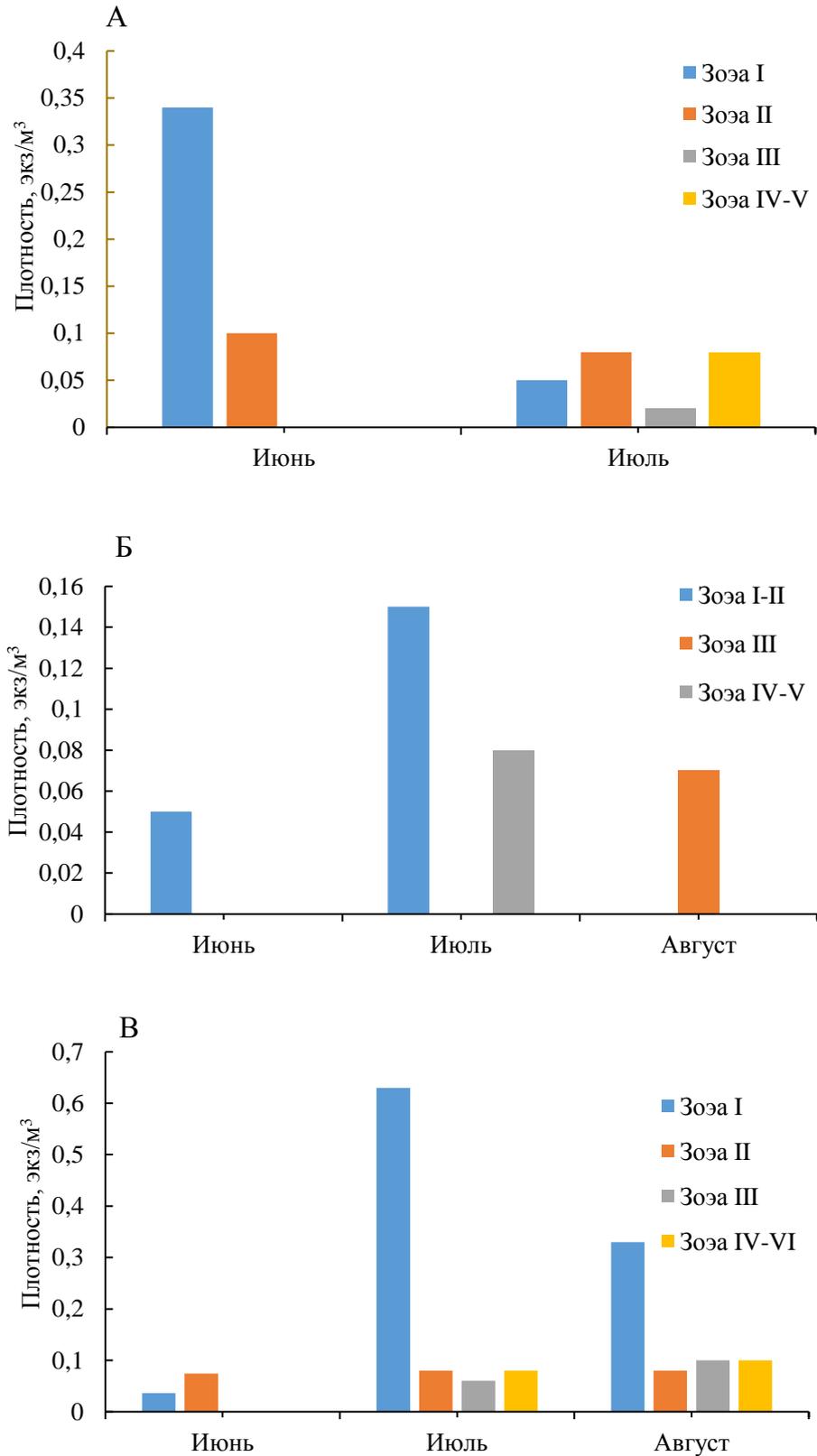


Рисунок 36 – Соотношение личиночных стадий в течение пелагического периода у видов семейства Callianassidae из Амурского залива: А – *Nihonotrypaea makarovi*; Б – *N. japonica*; В – *N. petalura*.

5.2 Залив Восток

В зал. Восток личинки роющих креветок появлялись во второй половине мая – так же как в Амурском и Уссурийском заливах. В количественных пробах, взятых на сетке станций, они встречались только до середины августа. В сентябре и начале октября, когда в Амурском и Уссурийском заливах наблюдали в основном старшие стадии зоэа, в зал. Восток личинки не отмечены. Возможно, их течениями выносило в открытую часть залива, где не было планктонных станций. Однако в ночных качественных пробах личинки *Gebiidea* и *Axiidea*, причем в основном ранние стадии, обнаружены почти до конца сентября, как и в других исследуемых районах (табл. 13). Среднемесячная температура воды, при которой регистрировали личинок, составляла от 12.3 до 22.3°C.

Таблица 13

Сроки встречаемости личинок роющих креветок в ночном планктоне зал.

Восток в 2014 г.

	Май	Июнь			Июль			Август			Сентябрь	
	20-31	1-10	11-20	21-30	1-10	11-20	21-31	1-10	11-20	21-31	1-10	11-20
<i>Upogebia major</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>U. issaeffi</i>					+	+	+	+	+	+	+	+
<i>U. yokoyai</i>				+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Nihonotrypaea makarovi</i>	+	+	+	+	+	+						
<i>N. japonica</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>N. petalura</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+		
<i>Boasaxius princeps</i>					+	+						
<i>Leonardsaxius amurensis</i>		+	+	+	+	+	+	+				

Средняя суммарная плотность увеличивалась от 0.7 ± 0.15 экз/м³ в конце мая до 15.5 ± 0.28 экз/м³ в первой половине июля, затем резко снижалась (рис. 37). Доля личинок креветок от числа всех декапод достигала 32%.

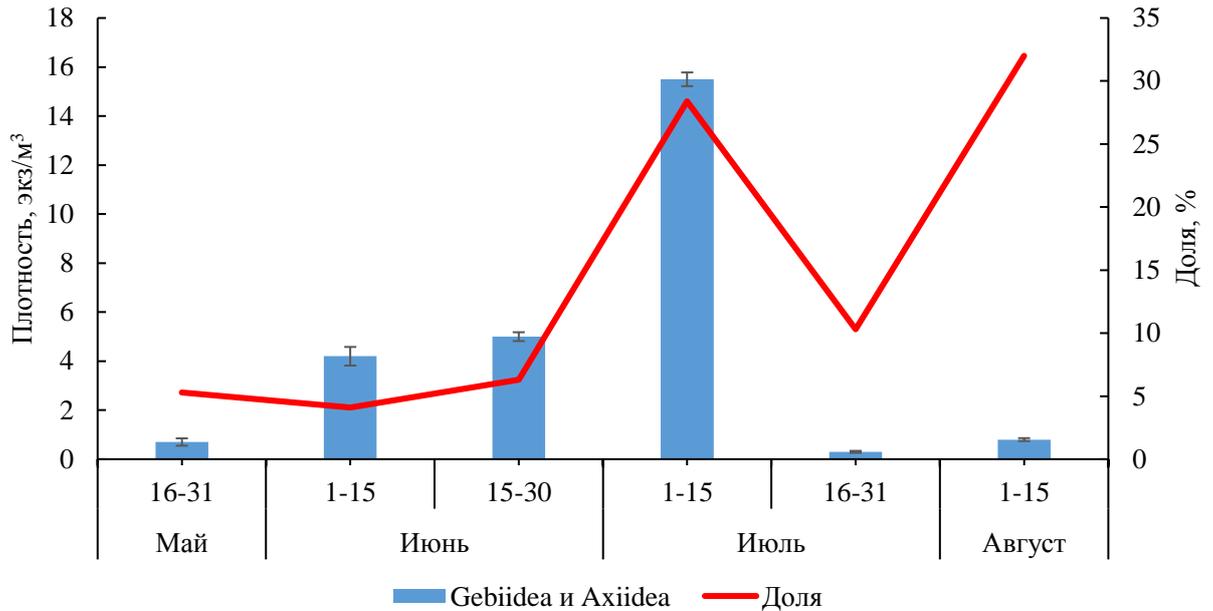


Рисунок 37 – Средняя суммарная плотность личинок Gebiidea и Axiidea и их доля среди Decapoda в зал. Восток в 2014 г.

В зал. Восток также отмечены зоа всех восьми видов Gebiidea и Axiidea, однако соотношение видов было несколько иное, чем в Амурском и Уссурийском заливах.

Семейство Upogebiidae

Если в Амурском и Уссурийском заливах среди упогебиид самыми многочисленными в планктоне были зоа *Upogebia major*, то в зал. Восток отчетливо доминировали личинки *U. yokoyai*. В количественных пробах они встречались в течение месяца, с начала июля до середины августа при среднемесячной температуре воды 21.4–22.3°C, средняя плотность их достигала максимума в начале июля (5.4 ± 1.81 экз/м³), затем резко снижалась (рис. 38). В ночных пробах зоа этого вида были зафиксированы уже в последнюю декаду июня и отмечались до середины сентября (табл. 13).

В зал. Восток, так же как в Амурском и Уссурийском заливах, наиболее длительный пелагический период был характерен для *U. major*. Зоа этого вида в количественных пробах встречались с конца мая до середины августа при температуре воды от 12.3 до 22.3°C. Средняя плотность личинок достигала

максимальных значений во второй половине июня (1.6 ± 0.31 экз/м³). В ночных пробах личинки *U. major* обнаружены до середины сентября (табл. 13).

Личинки *Upogebia issaeffi*, также, как и *U. yokoyai*, в количественных пробах присутствовали в планктоне с начала июля до середины августа при температуре воды 21.4–22.3°C. Их средняя плотность была максимальной в начале июля (1.8 ± 0.22 экз/м³) (рис. 38). В ночных пробах небольшое количество зоза *U. issaeffi* отмечено до середины сентября (табл. 13).

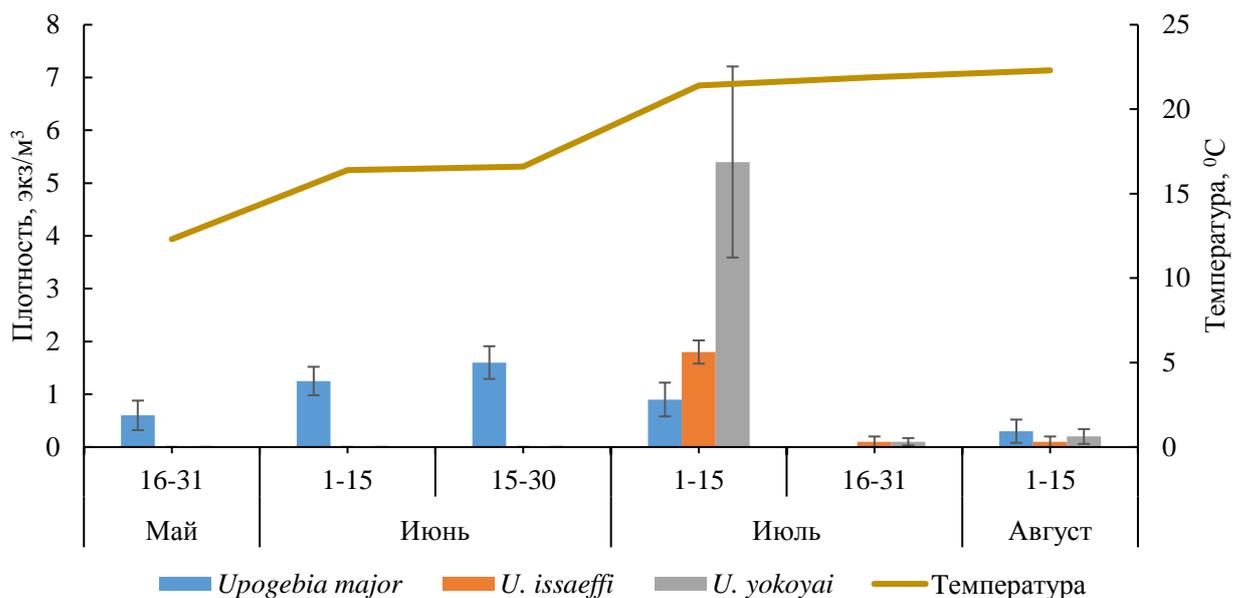


Рисунок 38 – Средняя плотность личинок сем. Upogebiidae в зал. Восток в 2014 г.

Семейство Axiidae

Зоза *Boasaxius princeps* присутствовали в планктоне зал. Восток только в первой половине июля при температуре воды 21°C. Средняя плотность личинок составляла около 1.5 ± 0.4 экз/м³ (рис. 39).

Личинки *Leonardsaxius amurensis* в количественных сборах планктона встречались только в первой половине июля со средней плотностью не выше 0.2 ± 0.11 экз/м³ (рис. 39). В ночных сборах планктона зоза этого вида обнаружены уже в первой половине июня и отмечены до начала августа (табл. 13).

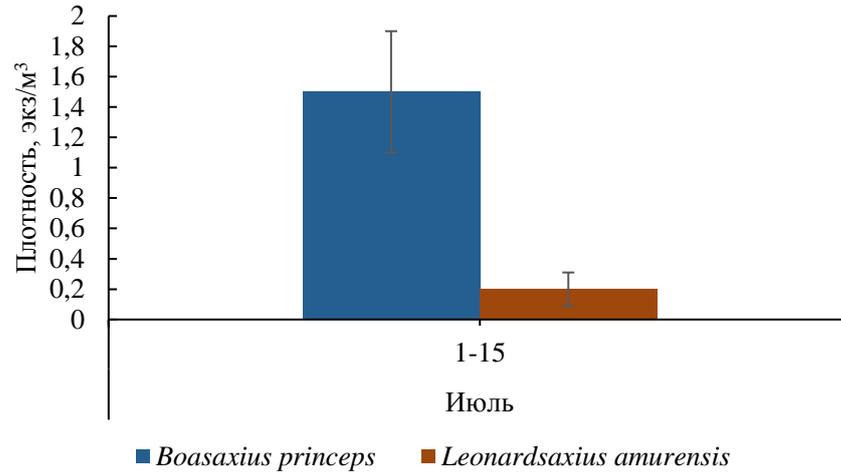


Рисунок 39 – Средняя плотность личинок сем. Аxiidae в зал. Восток в 2014 г.

Семейство Callianassidae

Среди каллианассид самыми многочисленными в планктоне зал. Восток, как и в других районах, были зоэа *Nihonotrypaea makarovi*. Личинки этого вида встречались с конца мая до середины июля при температуре воды от 12.3 до 21.4°C. Средняя плотность зоэа *N. makarovi* варьировала от 0.1 ± 0.1 в мае до 2.75 ± 0.88 экз/м³ в начале июня (рис. 40).

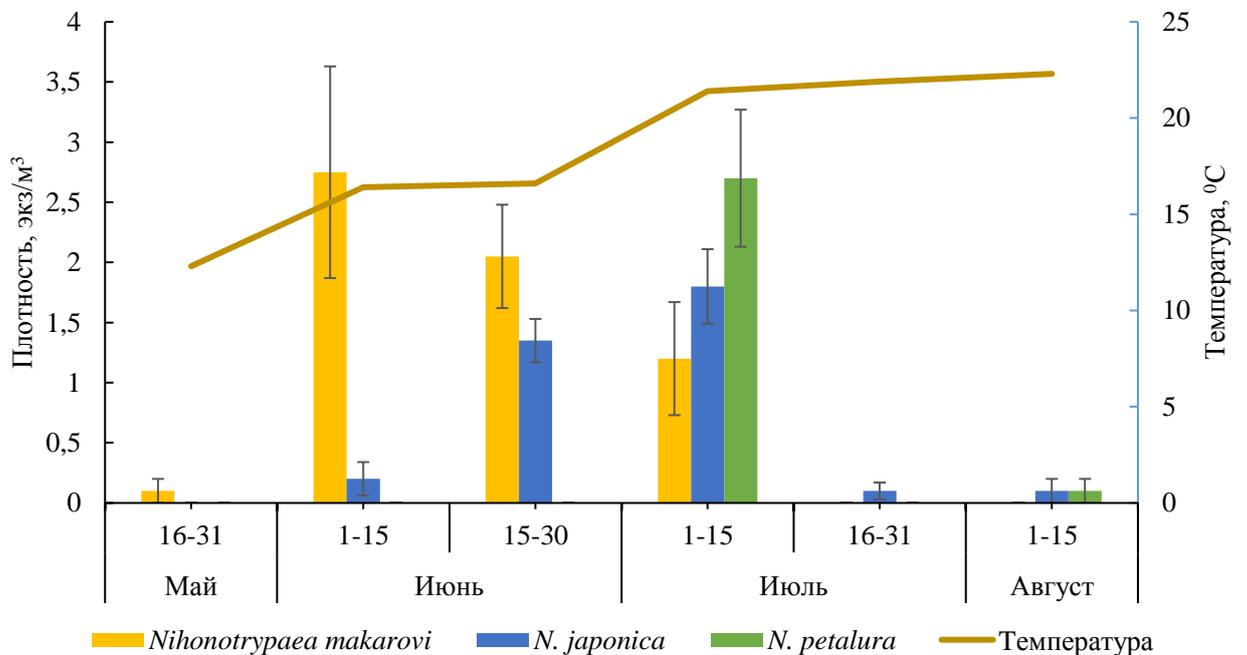


Рисунок 40 – Средняя плотность личинок сем. Callianassidae в зал. Восток в 2014 г.

Личинки второго вида каллианассид *N. japonica* встречались в планктоне зал. Восток с начала июня до середины августа при температуре воды от 16.4 до 22.3°C. Средняя плотность их увеличивалась от 0.2 ± 0.14 экз/м³ в начале июня до 1.8 ± 0.31 экз/м³ в начале июля, затем резко падала (рис. 40). В ночных сборах единичные зоэа этого вида обнаружены до середины сентября (табл. 13).

Личинки *N. petalura* встречались в планктоне зал. Восток с начала июля до середины августа, при температуре воды от 21.4 до 22.3°C (рис. 40). Плотность их была максимальной (2.7 ± 0.57 экз/м³) в начале июля. В ночных сборах они отмечены до конца августа (табл. 13).

Таким образом, сроки размножения роющих креветок в Амурском, Уссурийском заливах и зал. Восток в основном совпадают. При этом в разные годы сроки появления и максимального обилия личинок несколько различаются, что, по-видимому, зависит от температуры воды. Так, например, в июле и первой половине августа в 2007 г. температура воды в Амурском заливе была на несколько градусов ниже, чем в 2008 г., поэтому наибольшая плотность зоэа *N. japonica* в 2008 г. отмечена уже в первой половине июля при 22.2°C, в то время как в 2007 г. только в первой половине августа при 21.5°C. В зал. Восток в 2014 г. максимум личинок *N. japonica* приходился также на первую половину июля, когда температура воды достигла 21.4°C. Личинки *N. petalura* в Амурском заливе достигали максимального обилия в начале июля 2008 г. и только во второй половине августа 2007 г. при 23.2°C. В первой половине июля 2008 г. температура воды в Амурском заливе была на пять градусов выше чем в Уссурийском заливе (соответственно 22.2 и 17.2°C). По-видимому, в результате этого максимум личинок *N. petalura* пришелся в Амурском заливе на первую половину июля, в то время как в Уссурийском заливе зоэа в это время еще отсутствовали.

Температура воды является ведущим фактором, определяющим сезонность и сроки нереста, причем значение температуры, при которой начинается нерест

особей определенного вида в данной акватории, в значительной степени зависит от биогеографической принадлежности вида (Милейковский, 1981).

Несмотря на то, что все виды упогебиид, обитающих в зал. Петра Великого, по-видимому, относятся к субтропическо-низкобореальным, их ареал все же несколько различается. *U. major* встречается от берегов Южной Кореи, северного Китая и японских островов Хонсю, Сикоку и Кюсю до б. Ольга и южного Сахалина (Itani, 2004; Sakai, 2006). Вероятно, это самый холодолюбивый вид рода *Upogebia*, распространенный до Татарского пролива и не отмеченный на Рюкю – южном архипелаге Японии.

В зал. Петра Великого личинки *U. major* встречались в течение четырех месяцев, причем некоторое количество первых стадий зоза наблюдали даже в сентябре. *Upogebia major* имеет всего три стадии зоза и в лабораторных условиях при температуре 15°C развитие личинок до стадии мегалопы занимает лишь 11 сут (Konishi, 1989), а при температуре 20–22°C – 10 сут (собственные неопубликованные данные). Но даже учитывая, что личинки этого вида появляются в планктоне при более низкой температуре (около 12°C) и развитие их в природе соответственно более продолжительное, очевидно, что *U. major* продуцирует несколько генераций личинок в период сезона размножения.

Известно, что в Токийском заливе (о-в Хонсю, Япония) и вдоль западного побережья Южной Кореи яйценосные самки *U. major* встречаются с декабря по май, в то время как зоза присутствуют в планктоне только с марта по май при температуре воды от 8.1 до 19.5°C, первые мегалопы появляются в начале апреля, а массовое оседание молоди происходит в мае (Kinoshita et al., 2003; Hong, 2013). Авторы считают, что за сезон размножения упогебия откладывает яйца один раз, однако не исключают возможности повторного нереста, так как в отдельные годы у яйценосных самок в конце периода вынашивания наблюдался значительный рост гонадного индекса. Таким образом, на юге ареала пелагический период *U. major* довольно короткий и приурочен к весенним месяцам, когда температура воды не поднимается выше 20°C. В летние месяцы при повышении температуры воды до 30°C личинки этого вида в планктоне в

данном районе не встречаются. В зал. Петра Великого, где температура воды в летние месяцы редко поднимается выше 23°C, повторный нерест *U. major* вполне возможен.

Несмотря на то, что зоэа *U. major* наблюдаются в планктоне в течение четырех месяцев, количество личинок с июня по сентябрь неуклонно снижается. Подобная картина в зал. Петра Великого наблюдается также у прибрежных крабов, например, *Eriocheir japonica*. Самки этого вида в течение лета за сезон размножения продуцируют до трех генераций личинок, причем с каждой генерацией количество личинок в планктоне уменьшается, что согласуется с данными о снижении плодовитости краба в ходе сезона размножения. Прибрежные крабы рода *Hemigrapsus* также встречаются с икрой до конца лета (Корн, Корниенко, 2013).

Типовое место обитания *Upogebia issaeffi* – прибрежные воды г. Владивостока (Макаров, 1938). Этот вид широко распространен в зал. Восток (Селин, 2014), однако сведения о его нахождении севернее отсутствуют. *U. issaeffi* встречается вдоль тихоокеанского побережья о-ва Хонсю, во внутреннем море Сето (Япония) и в северной части архипелага Рюкю (Itani, 2004), недавно найден у южных берегов Кореи (Hong, Lee, 2014б). Поскольку ранние стадии зоэа *U. issaeffi* обнаружены в июле и августе, поздние в сентябре, а в культуре при температуре воды 20–22°C мегалопы этого вида появляются через 12 сут после вылупления личинок, наиболее вероятен однократный нерест и, следовательно, один выход личинок данного вида в течение сезона размножения. Информация о сроках размножения *U. issaeffi* в других частях ареала отсутствует.

Самая мелкая из перечисленных видов креветок *U. yokoai* найдена вдоль тихоокеанского побережья островов Хонсю, Сикоку и Кюсю до южной части архипелага Рюкю (Макаров, 1938; Itani, 2004), недавно обнаружена у южных берегов Кореи (Hong, Lee, 2014а). Для северо-западной части Японского моря этот вид впервые отмечен в зал. Восток (Марин и др., 2013). Поскольку личинки *U. yokoai* встречаются лишь в течение двух месяцев, а развитие в культуре при

температуре воды 20–22°C занимает 16 сут, можно считать, что она размножается также один раз в год. Показано, что на юге Японии яйценосные особи *U. yokoyai* встречаются с мая по сентябрь (Yamasaki et al., 2010), однако период нахождения личинок в планктоне неизвестен – очевидно, он гораздо продолжительнее, чем в исследованных нами заливах. *U. yokoyai* – самый тепловодный вид из рассмотренных видов упогемий, а зал. Петра Великого, по видимому, является его северной границей обитания, поэтому пелагический период этого вида приурочен к максимальным температурам воды.

Boasaxius princeps обитает в Японии у островов Хоккайдо и Хонсю на глубинах от 30 до 300 м; вид обнаружен также у берегов Южной Кореи (Sakai, de Saint Laurent, 1989; Komai, 2000). В наших водах найден в заливах Восток и Посьета (Marin, 2015). Типовое местообитание *Leonardsaxius amurensis* – Амурский залив; вид обнаружен также в зал. Восток (Marin, 2015). В лабораторных условиях при температуре воды 22–23°C развитие этих видов до стадии мегалопы занимает соответственно 38 и 20 сут (Kornienko et al., 2014). Присутствие личинок аксиид в планктоне только в течение двух месяцев свидетельствует о том, что однократный выход личинок в планктон в период сезона размножения наиболее вероятен.

Недавно обнаруженный новый вид *N. makarovi* в настоящее время известен только из северо-западной части Японского моря (заливы Восток и Посьета) (Marin, 2013). Очевидно, что в наших водах *N. makarovi* нерестится однократно, поскольку зоэа этого вида встречались менее двух месяцев, а полный цикл личиночного развития этого вида в лабораторных условиях при температуре воды 20–22°C занимает не менее месяца (собственные неопубликованные данные). Поскольку *N. makarovi* описана недавно, данные о ее находках и размножении в других районах отсутствуют, однако приуроченность выхода личинок к началу лета и отсутствие их в период самых высоких температур свидетельствует о том, что этот вид может быть обнаружен севернее.

Наибольшей плотностью поселений среди каллианассид характеризуется *N. japonica*, которая обитает по обе стороны японских островов, у Корейского

полуострова и у северо-восточного побережья Китая в Японском, Восточно-Китайском и Желтом морях.

Период размножения *N. japonica* у западного побережья о-ва Кюсю (Япония) продолжается с июня по октябрь при температуре воды 20.5–27.5°C (Tamaki et al., 1996, 1997). Отмечено, что в этом районе оседающие личинки образуют две когорты со сдвигом во времени на 1–1.5 месяца: в июле–августе и в сентябре–ноябре. В экспериментах по выращиванию личинок показано, что при данной температуре продолжительность личиночного развития составляет от 13 до 22 сут (Miyabe et al., 1998). Следовательно, в природе каждая самка может выносить несколько (как минимум две) последовательных генерации личинок (Tamaki et al., 1997). В зал. Петра Великого, у северной границы ареала, время нахождения личинок *N. japonica* в планктоне менее продолжительно. В Амурском и Уссурийском заливах они появлялись в конце июня, встречались в июле и августе, в период максимальных температур, что скорее свидетельствует об однократном несинхронном нересте этого вида в период сезона размножения. Однако в зал. Восток период размножения *N. japonica* дольше, так как зоза первой стадии встречались в ночных сборах планктона даже в сентябре. Для точного определения количества генераций личинок необходимо исследование периода встречаемости яйценосных самок в популяции *N. japonica*.

Третий вид каллианассид *N. petalura* распространен от зал. Петра Великого до Восточно-Китайского моря (о-в Кюсю, Япония). На юге Японии, у южной границы ареала *N. petalura* размножается с конца апреля до начала ноября (Kubo et al., 2006). У западного побережья о-ва Кюсю личинок этого вида собирали в конце июля и в начале августа (Tamaki, Miyabe, 2000).

В планктоне зал. Петра Великого личинки *N. petalura* встречались в течение трех месяцев, в период максимальных температур, причем ранние стадии зоза регистрировали с июня по август. Развитие этого вида включает 6 или 7 стадий зоза, причем в лаборатории первые мегалопы при температуре 22–28°C появлялись на 15–16 сут (Konishi et al., 1990;), а при температуре 22–23°C на 26-е сут после вылупления личинок (Kornienko et al., 2015), следовательно,

возможность повторного нереста *N. petalura* во время сезона размножения также не исключается.

В отличие от большинства крабов и раков-отшельников, для которых ареал распространения хорошо известен, роющие креветки являются наименее изученной группой, особенно в российских водах. 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 *Urogebia major*, для остальных видов мы вынуждены принять зал. Петра Великого за северную границу распространения.

Таким образом, сезонные исследования планктона позволили определить характер репродуктивных циклов гебиидных и аксиидных креветок. Наиболее длительный пелагический период имеет *U. major*, причем первые стадии зоза встречаются даже в сентябре. Хотя количество личинок в течение лета неуклонно снижается, возможность неоднократного нереста этого вида в течение сезона размножения вполне вероятна. Зоза *N. petalura* и *N. japonica* встречаются в планктоне не менее трех месяцев, что, по-видимому, демонстрирует несинхронность нереста этих видов в течение сезона размножения, хотя возможность повторного размножения отдельных особей также не исключается. Личинки остальных роющих креветок присутствуют в планктоне не более двух месяцев, что свидетельствует о наличии одной генерации личинок, продуцируемой во время сезона размножения. Период развития этих видов вблизи северной границы ареала приурочен к максимальным температурам.

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. К сожалению, сведения о распространении взрослых роющих креветок в Амурском и Уссурийском заливах отсутствуют. Однако, несмотря на это, на основании наших данных по планктону, изложенных в предыдущей главе, можно утверждать, что в этих акваториях обитают все восемь видов, в том числе *Upogebia yokoyai*, взрослые особи, которой обнаружены пока только в заливах Восток и Посьета, и *Nihonotrypaea makarovi*, описанная только из зал. Восток.

Наиболее массово в планктоне исследуемого района представлены личинки двух видов: *Upogebia major* и *N. makarovi*, причем в Амурском заливе преобладали упогебииды, а в Уссурийском – каллианассиды. В обоих заливах встречены лишь единичные личинки семейства Axiidae.

В Амурском заливе среди упогебиид доминировали личинки самой крупной креветки *U. major* (Голубинская и др., 2016). В конце мая 2007 г. зоэа этого вида встречены только в кутовой части залива на двух станциях с плотностью, не превышающей 1 экз/м³. В начале июня личинки *U. major* были по-прежнему сосредоточены в вершинной части Амурского залива, достигая плотности 4 экз/м³. К концу месяца они обнаружены уже в центральной части залива с максимальной плотностью 29 экз/м³ у восточного берега (м. Фирсова). В июле–сентябре личинки этого вида встречались в основном в центральной части Амурского залива с плотностью, не превышающей 3 экз/м³ (рис. 41). В 2008 г. зоэа *U. major* впервые наблюдали в начале июня в вершинной и центральной частях Амурского залива; максимальная плотность (37 экз/м³) отмечена в кутовой части в начале месяца; в конце месяца личинки встречались в центральной части залива, причем плотность их существенно снижалась. В июле зоэа *U. major* зарегистрированы в центральной части и вдоль восточного побережья залива с плотностью, не превышающей 2 экз/м³. В августе личинки

этого вида встречались только на трех станциях, а в сентябре – на четырех; их максимальная плотность составляла соответственно 3 и 1 экз/м³ (рис. 42).

В Уссурийском заливе в 2007 г. зоа *U. major* зарегистрированы в середине июня с максимальной плотностью 3 экз/м³ в кутовой части. В начале июля они обнаружены также в вершинной части (4 экз/м³), а в середине месяца – в центральной и южной частях Уссурийского залива. В третьей декаде июля зоа этого вида вновь появились в кутовой части – у входа в бухты Муравьиная и Теляковского с плотностью до 10 экз/м³. В августе и сентябре личинки *U. major* встречались только в центральной части Уссурийского залива с плотностью, не превышающей 2 экз/м³ (рис. 41). В конце мая 2008 г. они были отмечены на трех станциях в кутовой части залива (плотность – от 1 до 4 экз/м³). В середине июня зоа обнаружены южнее, их плотность увеличилась до 8 экз/м³. В начале июля личинки *U. major* концентрировались как в вершине залива, так и в его центральной части, а в сентябре встречались лишь на одной станции в южной части Уссурийского залива. Плотность зоа этого вида в июле и сентябре не превышала 2 экз/ м³ (рис. 42).

Таким образом, ранние стадии личинок *U. major* сразу после вылупления концентрируются в северной части Амурского залива неподалеку от эстуария р. Раздольная и зал. Угловой. Можно предположить, что именно здесь находится большинство родительских поселений данного вида, поскольку донные отложения в северной части залива представлены пелитовыми и алевритопелитовыми илами (Петренко, 1993), а упогегбия предпочитает селиться на заиленных грунтах и хорошо переносит опреснение (Itani, 2004; Селин, 2015б). Позже благодаря стоковым течениям личинки, по-видимому, переносятся в центральную и возможно южную часть залива. Такую же картину мы наблюдали и в Уссурийском заливе, где личинки сначала концентрируются вблизи эстуариев рек Артемовка, Шкотовка и Суходол, где грунт также представлен алевритопелитовыми илами, а затем перемещаются в центральную часть залива.

Вторичное увеличение численности зооа первой стадии в вершинной части Уссурийского залива в конце июля 2007 г. и в начале июля 2008 г., наряду с данными по сезонной динамике личинок, изложенными в предыдущей главе, свидетельствует о возможности повторного нереста этого вида в период сезона размножения.

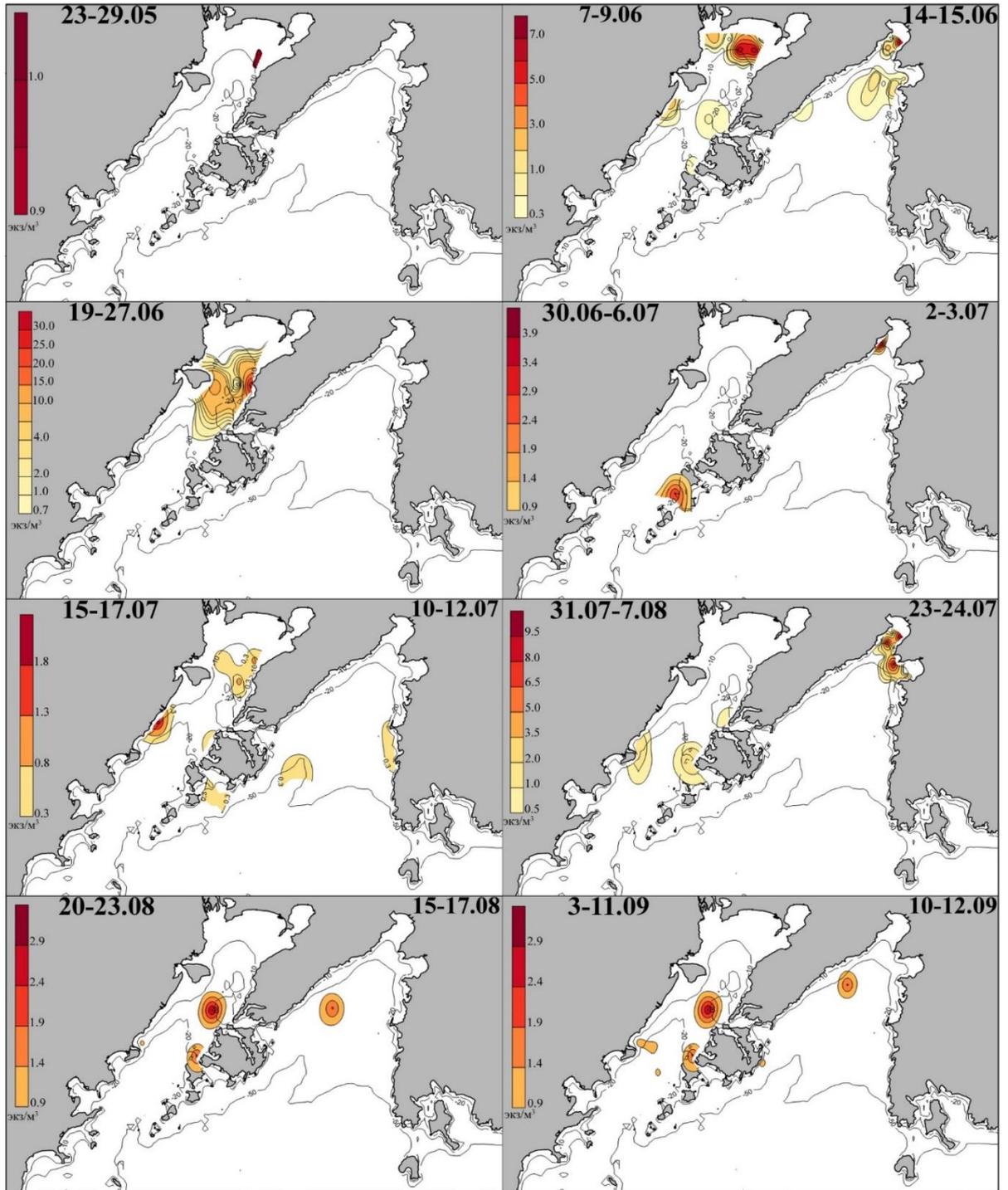


Рисунок 41 – Распределение личинок *Urogebia major* в Амурском и Уссурийском заливах в 2007 г.

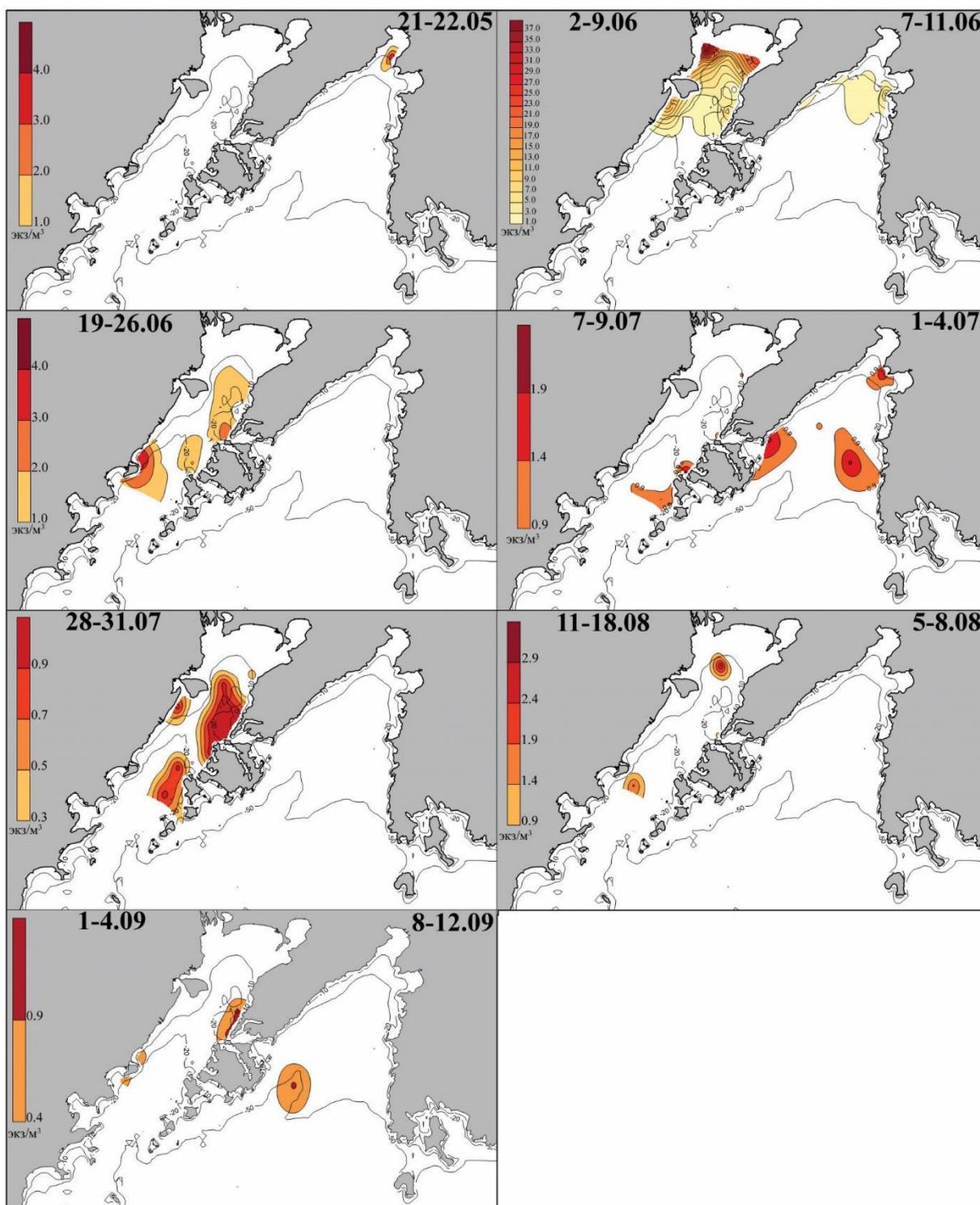


Рисунок 42 – Распределение личинок *Urogebia major* в Амурском и Уссурийском заливах в 2008 г.

Личинки второй упогебии *Urogebia issaeffi* встречались с конца июля до конца августа 2007 г. в центральной части Амурского залива с максимальной плотностью 2 экз/м³ у п-ова Шкота. В Уссурийском заливе у входа в б. Муравьиная концентрация зоо в конце июля, в период массового выхода

личинок, достигала 4 экз/м³. В августе и сентябре личинки этого вида обнаружены в центральной части Уссурийского залива, в сентябре их плотность у островов Попова и Рейнеке составляла 3 экз/м³ (рис. 43). В 2008 г. личинки *U. issaeffi* встречались на меньшем числе станций. Плотность зооза была наибольшей в августе в северной части Амурского залива, у п-ва Шкота (около 5 экз/м³) и в Уссурийском заливе у м. Седловидный (около 3 экз/м³) (рис. 43).

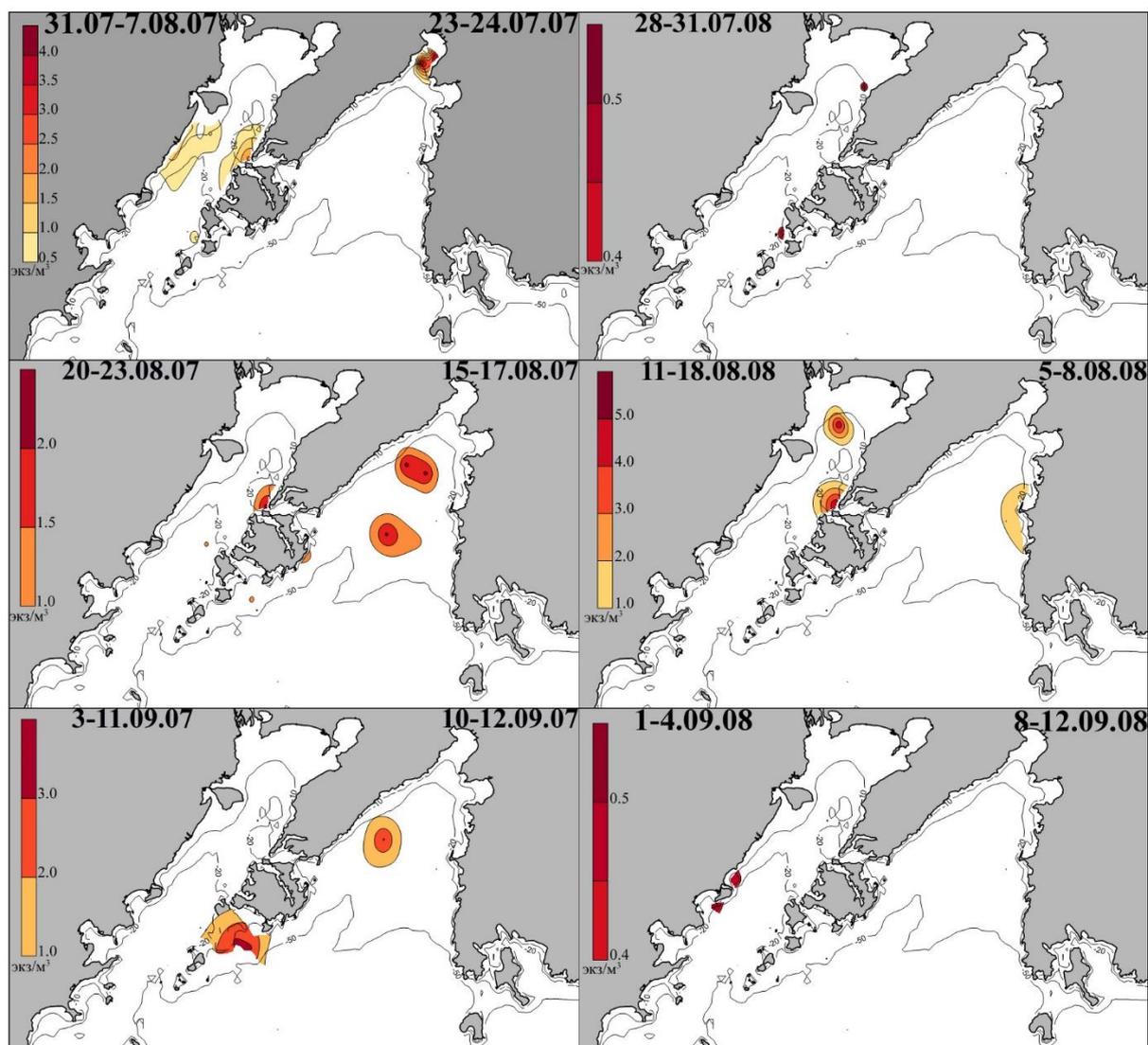


Рисунок 43 – Распределение личинок *Urogebia issaeffi* в Амурском и Уссурийском заливах в 2007 и 2008 гг.

Таким образом, личинки *U. issaeffi* не концентрировались в вершинной части Амурского залива, поскольку этот вид обитает на песчаных и гравийно-галечных участках дна и не выносит опреснения (Itani, 2004), но встречались в кустовой

части Уссурийского залива, воды которого обладают более высокой соленостью (Подорванова и др., 1989).

Единичные зоза *Upogebia yokoai* обнаружены в июле–августе 2007 г. в проливе Старка и у входа в б. Теляковского (рис. 44). В 2008 г. в эти же сроки они были найдены на трех станциях Амурского залива (южнее п-ва Песчаный, у о-ва Попова и у м. Красный) и на одной станции в северной части Уссурийского залива, напротив м. Вилкова (рис. 44). *Upogebia yokoai* обычно распространена в тех же биотопах, что и *U. major* (Itani, 2004), однако плотность личинок этого вида в исследуемом районе была очень мала, и предположить, где обитают взрослые особи, не представилось возможным.

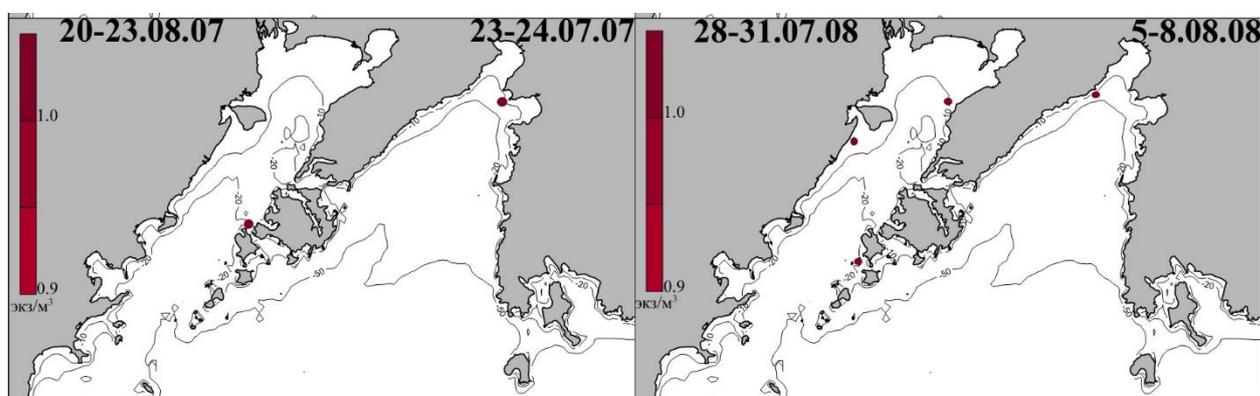


Рисунок 44 – Распределение личинок *Upogebia yokoai* в Амурском и Уссурийском заливах в 2007 и 2008 гг.

Единичные личинки *Boasaxius princeps* встречены июля по сентябрь 2007 г. у п-ва Ломоносова, в кутовой части и у западного побережья Уссурийского залива – у о-вов Попова и Рейнеке (рис. 45). В июле 2008 г. единичные зоза этого вида отмечены у островов Рейнеке и Русский, максимальная плотность (2 экз/м³) зарегистрирована у п-ва Шкота (рис. 45).

Личинки *Leonardsaxius amurensis* обнаружены в июле–сентябре 2007 г. в центральной части Амурского залива и у п-ва Ломоносова, в центральной части и вдоль западного берега Уссурийского залива, а также у м. Седловидного (рис. 46). В июле–августе 2008 г. они отмечены в Уссурийском заливе у м. Седловидного и на станциях Амурского залива, расположенных у п-ва Шкота,

между о-вом Рейнеке и п-вом Ломоносова (рис. 46). Плотность личинок *L. amurensis* не превышала 1 экз/м³ и была сопоставима с таковой *B. princeps*.

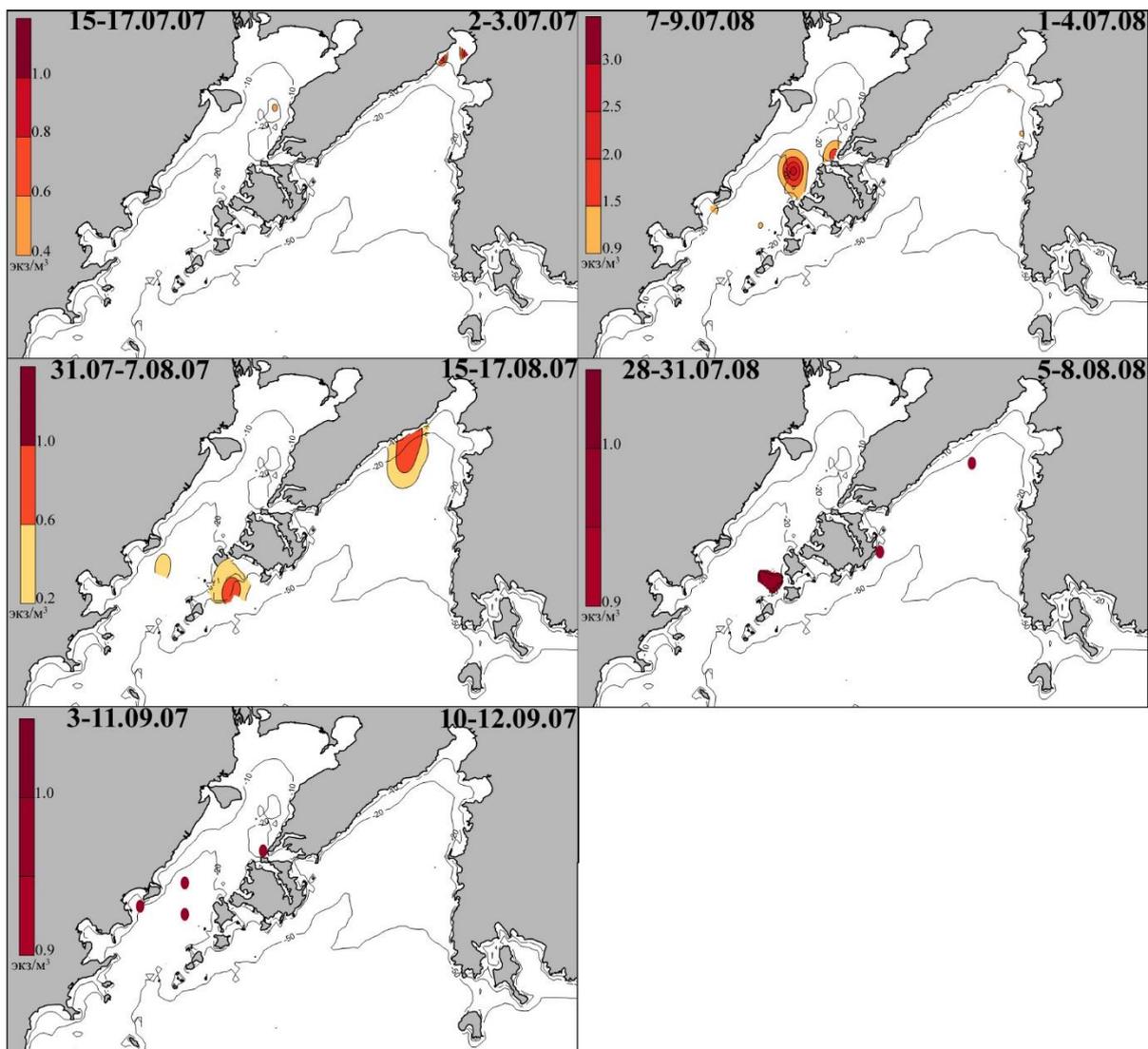


Рисунок 45 – Распределение личинок *Boasaxius princeps* в Амурском и Уссурийском заливах в 2007 и 2008 гг.

Поскольку оба вида аксиид более глубоководные, чем упогебии, их личинки не концентрировались в илистой вершинной части Амурского залива и в куту Уссурийского залива, а наблюдались в их центральных частях. Поскольку зона *B. princeps* и *L. amurensis* встречались единично, предположить, где обитают взрослые особи этих видов, не представилось возможным.

Личинки *Nihonotrypaea makarovi* оказались самыми массовыми среди каллианассид, максимальная плотность их отмечена в Уссурийском заливе. В июне 2007 г. зоэа этого вида встречались южнее п-ва Песчаный, с плотностью

около 5 экз/м³ и в кутовой части Уссурийского залива – 3 экз/м³. В начале июля плотность их у входа в б. Муравьиная составляла 7 экз/м³. В середине июля они распространились на всю центральную часть Амурского и Уссурийского заливов и у входа в б. Муравьиная достигли максимального обилия – 19 экз/м³ (рис. 47).

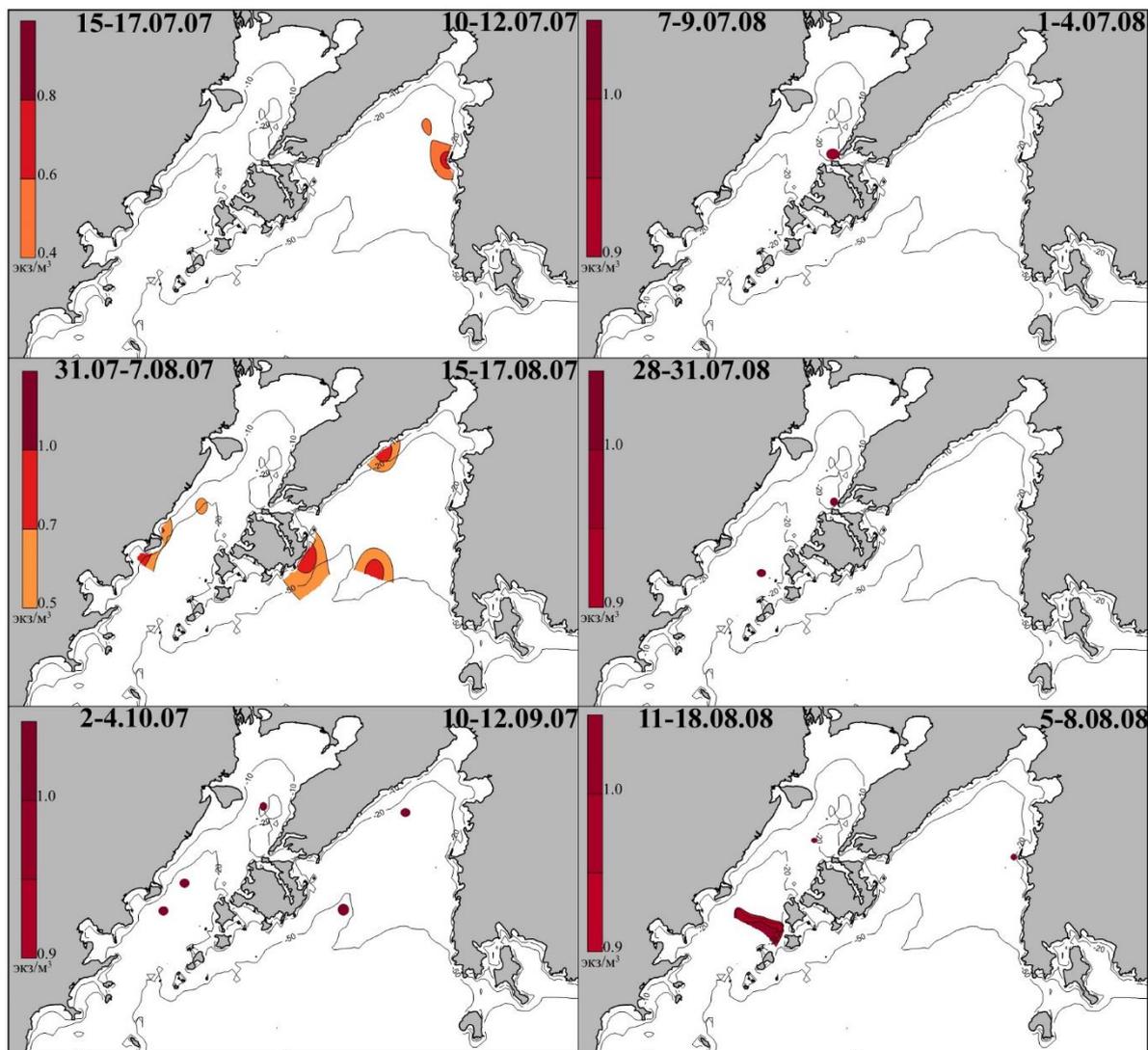


Рисунок 46 – Распределение личинок *Leonardsaxius amurensis* в Амурском и Уссурийском заливах в 2007 и 2008 гг.

В июне 2008 г. личинки *N. makarovi* также были отмечены южнее п-ва Песчаный с плотностью около 4 экз/м³, вдоль западного побережья о-ва Русский и только на двух станциях в Уссурийском заливе с плотностью не более 1.4 экз/м³. В начале июля картина распределения личинок *N. makarovi* в Амурском заливе практически не изменилась. В конце июля они были сосредоточены на траверзе п-ов Ломоносова – о-в Рейнеке с плотностью около 2 экз/м³. В

Уссурийском заливе зоа *N. makarovi* были значительно многочисленнее. В начале июля личинки этого вида встречались на 15 станциях в ктовой и центральной частях; максимальная плотность (45 экз/м³) зарегистрирована у западного побережья залива над глубиной около 20 м (рис. 47).

Личинки *Nihonotrypaea makarovi* не встречались в кту Амурского залива, а обнаружены только в его центральной части, поскольку данный вид более глубоководный и не переносит опреснения (Marin, 2013). Однако в северной части Уссурийского залива они были так же многочисленны, как и в его центральной части.

Зоа *Nihonotrypaea japonica*, так же как личинки *N. makarovi*, в большем количестве встречались в Уссурийском, чем в Амурском заливе. В 2007 г. они появлялись в начале июля в ктовой части, а в середине месяца распространялись вдоль западного берега и в центральную часть залива, достигая в б. Муравьиной плотности около 12 экз/м³. В конце июля–начале августа личинки появлялись в северной и центральной частях Амурского залива (до 7 экз/м³) и по-прежнему присутствовали в ктовой части Уссурийского залива (до 14 экз/м³). В середине августа они распространялись на всю центральную часть обоих заливов с плотностью, не превышающей 2 экз/м³ (рис. 48).

В конце июня 2008 г. небольшое количество личинок *N. japonica* было сосредоточено в Амурском заливе южнее п-ва Песчаный. В начале июля картина распределения личинок по станциям в обоих заливах была сходна с таковой *N. makarovi*. Максимальные значения плотности *N. japonica* в Амурском заливе зарегистрированы южнее п-ва Песчаный (6.4 экз/м³), в Уссурийском заливе – в центральной части (19.5 экз/м³) и у западного берега (12.6 экз/м³). В конце месяца личинки *N. japonica* концентрировались в южной части Амурского залива. В августе они в небольшом количестве встречались у п-ва Шкота, а также между о-вом Рейнеке и п-вом Ломоносова. В Уссурийском заливе зоа этого вида были сосредоточены в его ктовой части и у м. Седловидный; плотность личинок в августе в обоих заливах не превышала 1 экз/м³ (рис. 48).

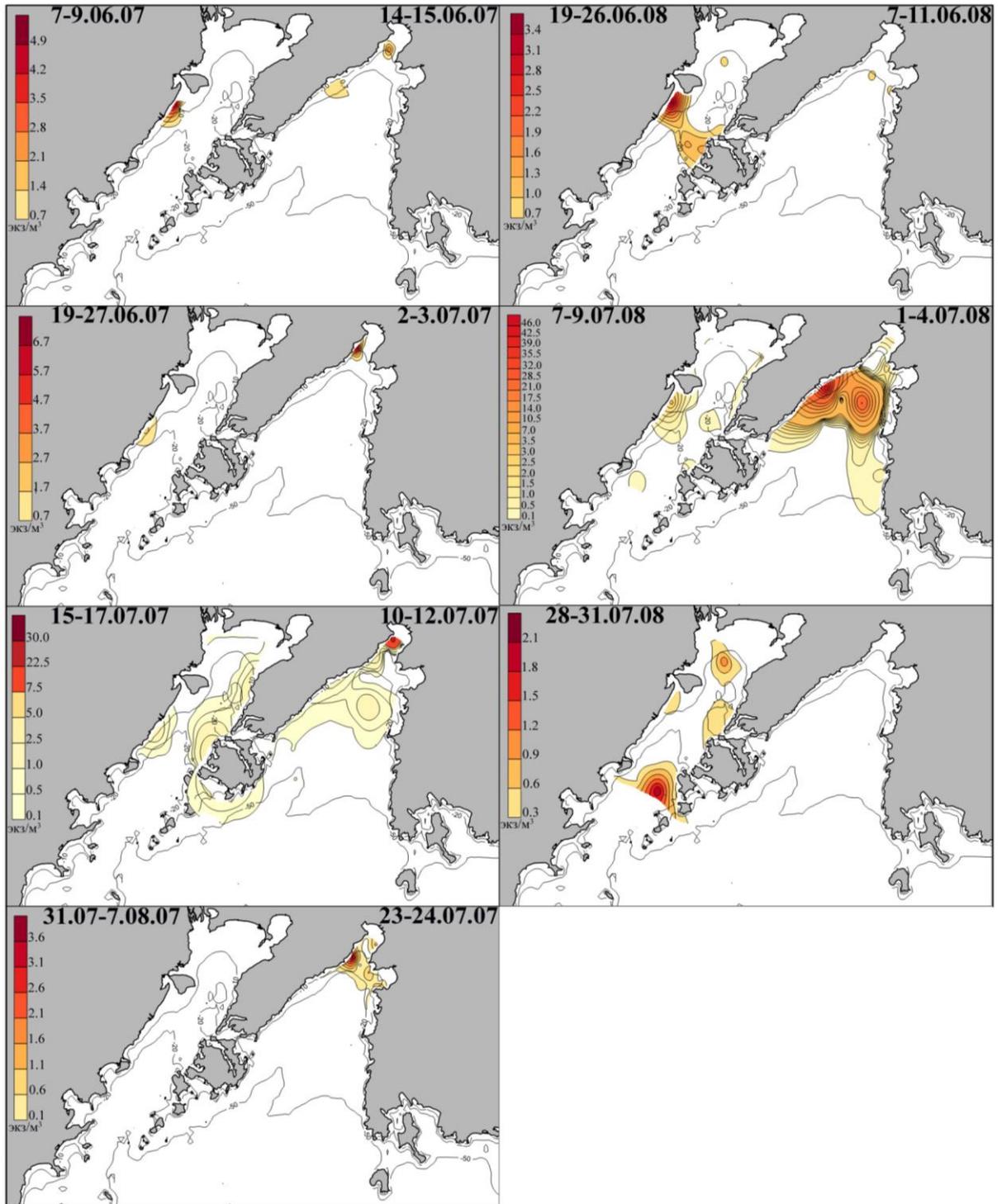


Рисунок 47 – Распределение личинок *Nihonotrypaea takarovi* в Амурском и Уссурийском заливах в 2007 и 2008 гг.

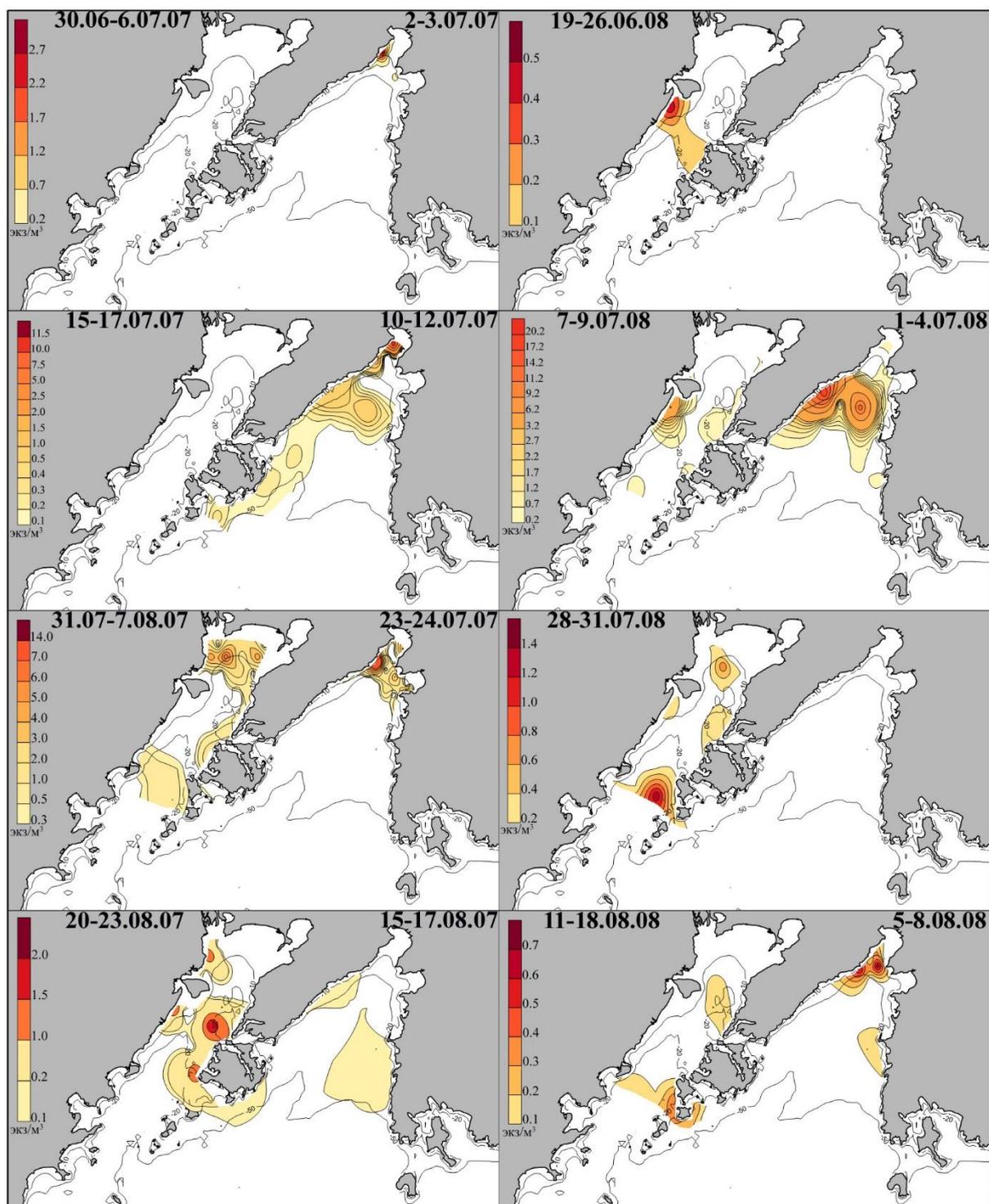


Рисунок 48 – Распределение личинок *Nihonotrypaea japonica* в Амурском и Уссурийском заливах в 2007 и 2008 гг.

Так как *N. japonica* обитает в илистом грунте и переносит значительное опреснение (Макаров, 1938; Sakai, 2011; Селин, 2015а), можно было ожидать, что в исследованных акваториях 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 зоа *N. japonica*, как и других каллианассид, чаще встречаются в Уссурийском заливе. В бухтах Суходол и Муравьиная и в центральной части Уссурийского залива залегают алевроитопелитовые илы (Подорванова и др., 1989), по-видимому, здесь и расположены основные поселения данного вида.

В пробах, взятых в конце июня 2008 г. на станциях в северной части Амурского залива, личинки *N. japonica* не были зарегистрированы, а в начале июля встречались уже в его центральной части. В то же время в конце июля 2007 г. в северной части залива их было довольно много, т.е. поселения этого вида, по-видимому, присутствуют и в вершинной части Амурского залива.

Личинки *Nihonotrypaea petalura* во второй половине июля 2007 г. встречались только в кутовой части Уссурийского залива. В середине августа они распространились на центральные части обоих заливов с плотностью не более 2 экз/м³. В сентябре и в начале октября здесь отмечены единичные личинки старших стадий (рис. 49).

В 2008 г. единичные личинки *N. petalura* обнаружены в Амурском заливе, южнее п-ва Песчаный уже в июне. В начале июля зоа данного вида встречались в центральной части Амурского залива, однако отсутствовали в Уссурийском заливе. Максимальная плотность личинок (22.4 экз/м³) зарегистрирована южнее п-ва Песчаный. В конце июля–начале августа личинки *N. petalura* встречены в центральной части Амурского залива, у м. Седловидного и в вершинной части Уссурийского залива с максимальной плотностью 6.3 экз/м³. В сентябре единичные личинки этого вида отмечены в южной открытой части Уссурийского залива (рис. 49).

Личинки *Nihonotrypaea petalura* отсутствовали в вершинной части Амурского залива, но встречались в куту Уссурийского залива с более высокой соленостью (Подорванова и др., 1989), поскольку данный вид обитает на каменисто-галечных грунтах с примесью песка, в воде с нормальной морской соленостью (Макаров, 1938; Sakai, 2011).

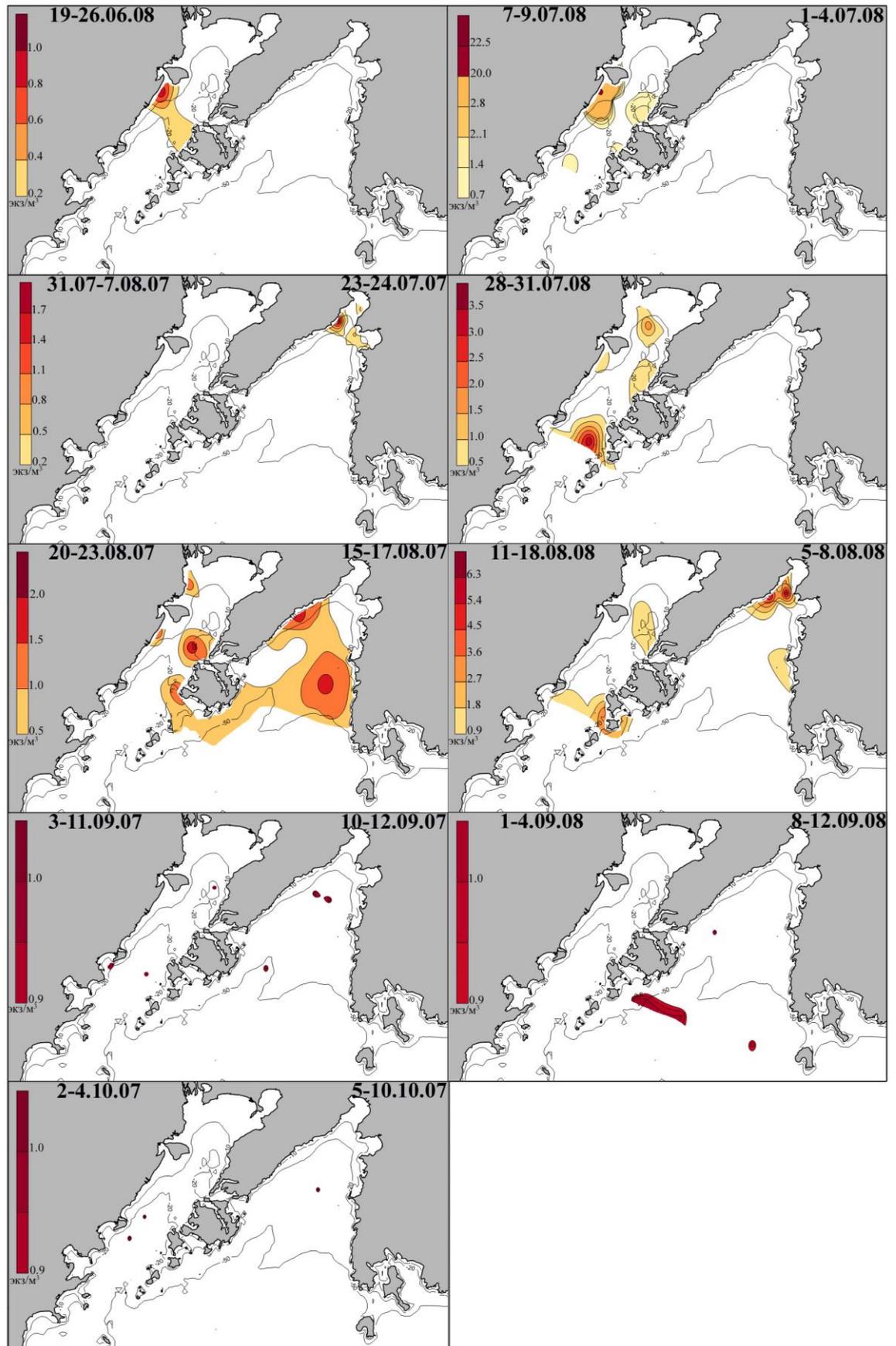


Рисунок 49 – Распределение личинок *Nihonotrypaea petalura* в Амурском и Уссурийском заливах в 2007 и 2008 гг.

Экспериментальные данные показали, что скорость движения зоодекапод, например, краба *Erimacrus isenbeckii*, составляет менее 20 мм/с, следовательно, личинки пассивно переносятся течениями; при перемешивании течений образуются области их повышенной концентрации (Kuwahara, Mizushima, 1999).

На описанное распределение личинок роющих креветок несомненно оказывают влияние течения, система которых в зал. Петра Великого имеет чрезвычайно сложный характер (см. Главу 2) и складывается Приморским течением, приливно-отливными и сгонно-нагонными течениями, а также стоками рек, впадающих в залив. Приморское течение проникает в Уссурийский залив к западу от о-ва Аскольд и следует в направлении о-ва Русский. Через пролив Босфор Восточный и проливы между островами Русский, Попова и Рейнеке поверхностные воды Уссурийского залива проникают в Амурский залив (Иващенко, 1993). Возможно, что часть личинок декапод из поселений Уссурийского залива переносится, таким образом в Амурский залив, поэтому плотность их в последнем водоеме зачастую выше.

В куту Уссурийского залива циркуляция поверхностных вод носит циклональный характер и складывается из течений, выносящих стоковые воды рек Артемовка и Шкотовка на юг, и течения, следующего на север, с которым в этот район поступают более соленые воды из открытой части залива. В вершине кута, где располагается б. Муравьиная, формируется локальный циклональный вихрь (Хен, 2003), благодаря которому большая часть личинок прибрежных видов задерживается в вершинной части Уссурийского залива.

В Амурском заливе большое влияние на распределение личинок оказывает стоковое стационарное течение, направленное с севера на юг (Подорванова и др., 1989), которое выносит значительное количество личинок мелководных видов в центральную и южную часть залива. В мае–июне при небольшом стоке преобладает западное распространение эстуарных вод, благодаря которому личинки концентрируются у западного побережья Амурского залива, южнее п-ва Песчаный. В июле, в период максимального обилия личинок шлейф эстуарных вод ослабевает и в среднюю часть залива из открытой части зал. Петра

Великого проникают морские воды (Хен, 2003). В августе в период максимального развития летнего муссона, нагон морских вод в северо-западную часть залива усиливается (Пространственно-временная изменчивость..., 2004), что, вероятно, позволяет личинкам вернуться к родительским поселениям. Кроме того, летом под влиянием преобладающего юго-восточного ветра в северной и центральной частях Амурского залива формируются два циклональных круговорота (Динамика экосистем..., 2003), с помощью которых осуществляется обмен вод между северной и южной частями залива. В результате этого личинки концентрируются в центральной части залива и у восточного берега, в районе п-ва Шкота и о-ва Русский. Необходимо отметить, что если поверхностные воды в Амурском заливе в основном направлены с севера на юг, то на глубине 6.5 м существует подповерхностное противотечение (Зуенко, 2008), которое также может способствовать возвращению старших стадий личинок к берегу. Благодаря этим особенностям гидродинамики Амурского залива личинки прибрежных видов, по-видимому, могут удерживаться вблизи родительских поселений.

В зонах прибрежных круговоротов в северной и центральной частях Амурского залива, а также в северной части Уссурийского залива, ранее отмечали также скопления личинок мелководных усоногих ракообразных и прибрежных крабов (Корн, Щербакова, 2012; Корн, Корниенко, 2013).

6.2 Залив Восток

Как уже упоминалось, на распределение личинок существенное влияние оказывают расположение родительских популяций и течения исследуемой акватории. Если в Амурском и Уссурийском заливе данные по распределению роющих креветок отсутствуют, то в зал. Восток в последние годы такие сведения появились (Марин, 2013; Селин, 2013, 2014, 2015а, б).

Upogebia major, *Nihonotrypaea japonica* и *U. yokoyai* образуют многочисленные поселения в эстуарии р. Волчанка. Среднемесячная соленость воды в этом районе в течение года колеблется от 11.2 до 32.5‰, закономерно

снижаясь летом в период выпадения дождей и повышаясь зимой (Селин, 2015а). Поселение *U. major* расположено в верхней сублиторали на глубине 0.5–3 м, в слегка заиленном песке. Оно охватывает как открытые прибрежные участки дна, так и зону распространения пояса морской травы *Zostera marina*, ориентированного параллельно береговой черте. Плотность поселения и биомасса упогебии, оцененные по обилию отверстий нор на поверхности грунта, в среднем составляют 5.3 ± 4.6 экз/м² и 36.46 ± 16.74 г/м². *Upogebia major* доминирует в сообществе по биомассе, достигая 33.2–41.9% от общей массы макрозообентоса (Селин, 2015б). *Nihonotrypaea japonica* обитает на мелководном участке песчаного дна, примыкающем к устью р. Волчанка, заселяя заиленный песок ниже границы ледового покрова, характерного для декабря–марта. Максимальная плотность поселения *N. japonica* достигает почти 200 экз/м², биомасса – 120 г/м² при среднем значении этих показателей соответственно 18 ± 43 экз/м² и 10.83 ± 25.50 г/м², что составляет почти треть от суммарной биомассы макрозообентоса (Селин, 2015а). *Upogebia yokoyai* обитает в эстуарии р. Волчанка в илистом грунте в непосредственной близости от зарослей *Z. marina* на глубине 0.5–1.0 м (Марин, 2013). Помимо этого, поселения *U. major* и *N. japonica* обнаружены у протоки Волчанецкая, в б. Литовка, а также в б. Средняя и севернее входного м. Подосенова (рис. 50).

Nihonotrypaea petalura и *U. issaeffi* встречаются у западного берега зал. Восток – в районе МБС «Восток», у м. Пашинникова, в б. Прибойная, и к северу от м. Елизарова (рис. 48). *Nihonotrypaea petalura* обитает на глубине 0.2–3 м на каменистых и смешанных грунтах со средней плотностью 9–19 экз/м². Биомасса скоплений этого вида у биостанции составляет 15–27 г/м² или до 33% от суммарной биомассы макрозообентоса, включающего животных 48 таксонов (Селин, 2013). *Upogebia issaeffi* встречается на глубинах от 1 до 6 м на смешанных грунтах из валунов, гравия, гальки, раковин отмерших двустворчатых моллюсков и песка разной степени заиленности. Плотность поселения в локальном скоплении протяженностью 300 м варьирует от 0.2 ± 0.4 до 8.0 ± 3.0 экз/м², биомасса – от 0.5 ± 1.1 до 78.7 ± 28.3 г/м², что составляет около

2.7% от суммарной биомассы макрозообентоса и 51.2% от биомассы десятиногих ракообразных, характерных для мест обитания упогебии (Селин, 2014).

Nihonotrypaea makarovi найдена в б. Прибойная на глубине 10–12 м (Марин, 2013), а также напротив полуострова, расположенного между м. Пашинникова и б. Тихая Заводь, на глубине 8–10 м (рис. 50). *Boasaxius princeps* и *Leonardsaxius amurensis* обнаружены напротив биостанции, на глубине 5–10 м, однако встречаются эти виды в зал. Восток довольно редко (Марин, 2015).

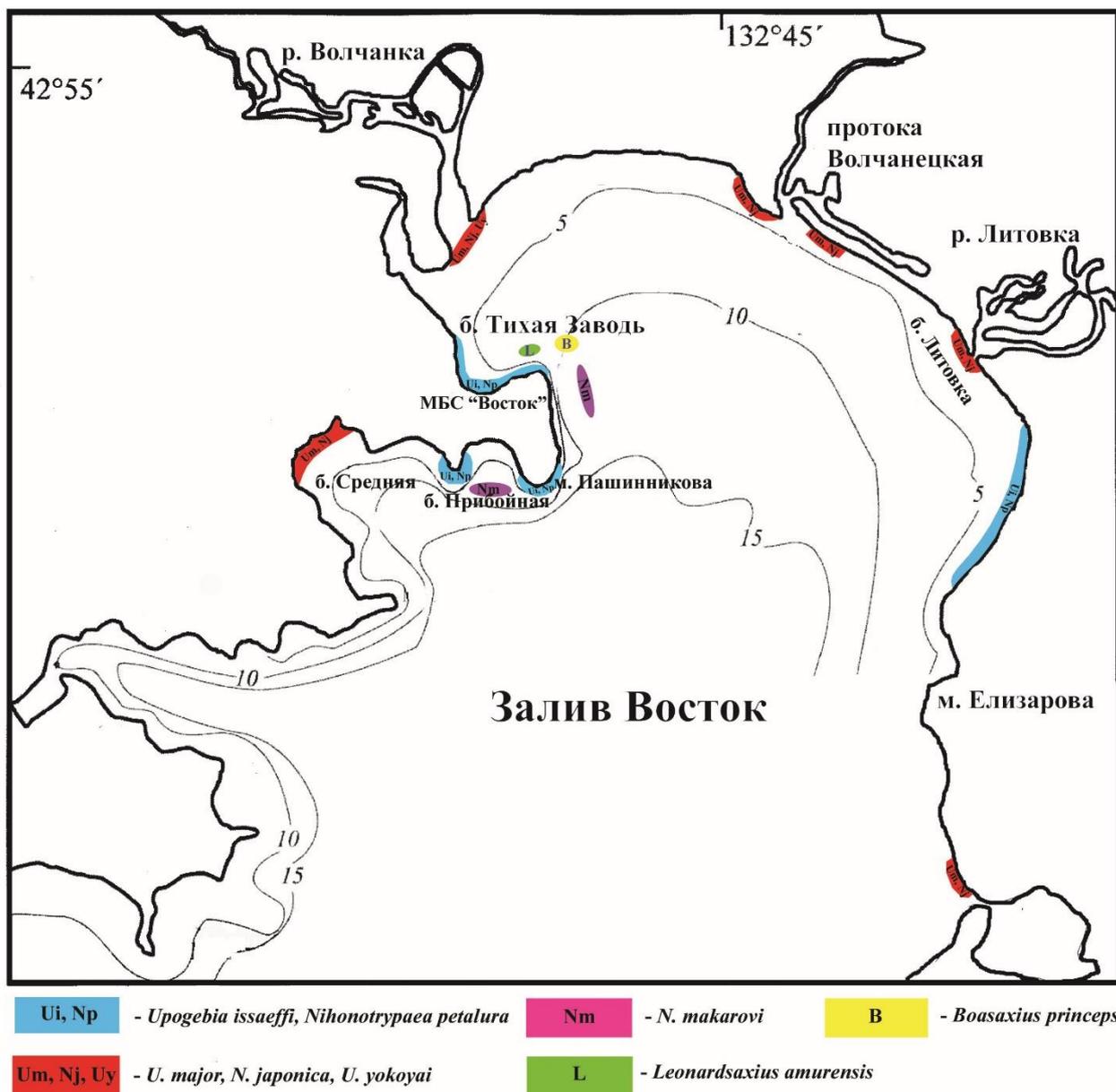


Рисунок 50 – Карта-схема местообитания взрослых роющих креветок в зал. Восток

В конце мая личинки *Upogebia major* отмечены на четырех станциях – в эстуарии р. Волчанка, около МБС «Восток» и у м. Пущина, с плотностью 1–2 экз/м³. В начале июня они были встречены уже на пяти станциях – у биостанции, в бухтах Тихая Заводь и Средняя, с максимальной плотностью 4 экз/м³ в кутовой части залива. В середине и в конце июня зоэа наблюдали на большинстве станций с максимальной концентрацией 5 экз/м³ вблизи МБС «Восток» и в куту залива. В начале июля личинки обнаружены в центральной части залива, достигая максимальной плотности у м. Пущина (8 экз/м³) и по-прежнему у биостанции (6 экз/м³). В середине июля личинки встречены только на трех станциях (в б. Средняя, у м. Пущина и у биостанции), при этом их плотность не превышала 1 экз/м³. В первой половине августа они единично отмечены у биостанции и в б. Средняя (рис. 51, 52А–В).

Таким образом, наибольшие скопления личинок *U. major* наблюдали вблизи родительского поселения в эстуарии р. Волчанка, а также в районе биостанции, куда они, по-видимому, перемещались под влиянием речного стока и течения, идущего вдоль западного побережья в южном направлении. В кутовой части залива под влиянием циклонического круговорота, по-видимому, концентрировались также личинки *U. major*, появившиеся в поселениях в б. Литовка и у протоки Волчанецкая. В начале июля наибольшую плотность личинок наблюдали в районе м. Пущина, куда они могли попадать из б. Средняя, где имеется еще одно поселение этого вида. Одновременно в районе биостанции отмечено вторичное повышение плотности личинок, что свидетельствует о возможности повторного нереста *U. major*.

Личинки *Nihonotrypaea japonica* впервые отмечены в начале июня в устье р. Волчанка и около биостанции. Во второй половине июня зоэа появлялись почти на всех станциях с максимальной плотностью 4 экз/м³ около МБС «Восток». В конце июня личинки обнаружены уже по всему заливу с наибольшими концентрациями у м. Елизарова и в б. Средняя. В начале июля плотность личинок возросла, особенно у биостанции и у м. Елизарова (до 7 и 5 экз/м³ соответственно). В середине июля численность зоэа снизилась, оставаясь все же

выше у м. Елизарова, чем на других станциях. В конце июля и в августе единичные личинки *N. jaronica* встречены только в районе биостанции (рис. 52Г–Е, 53).

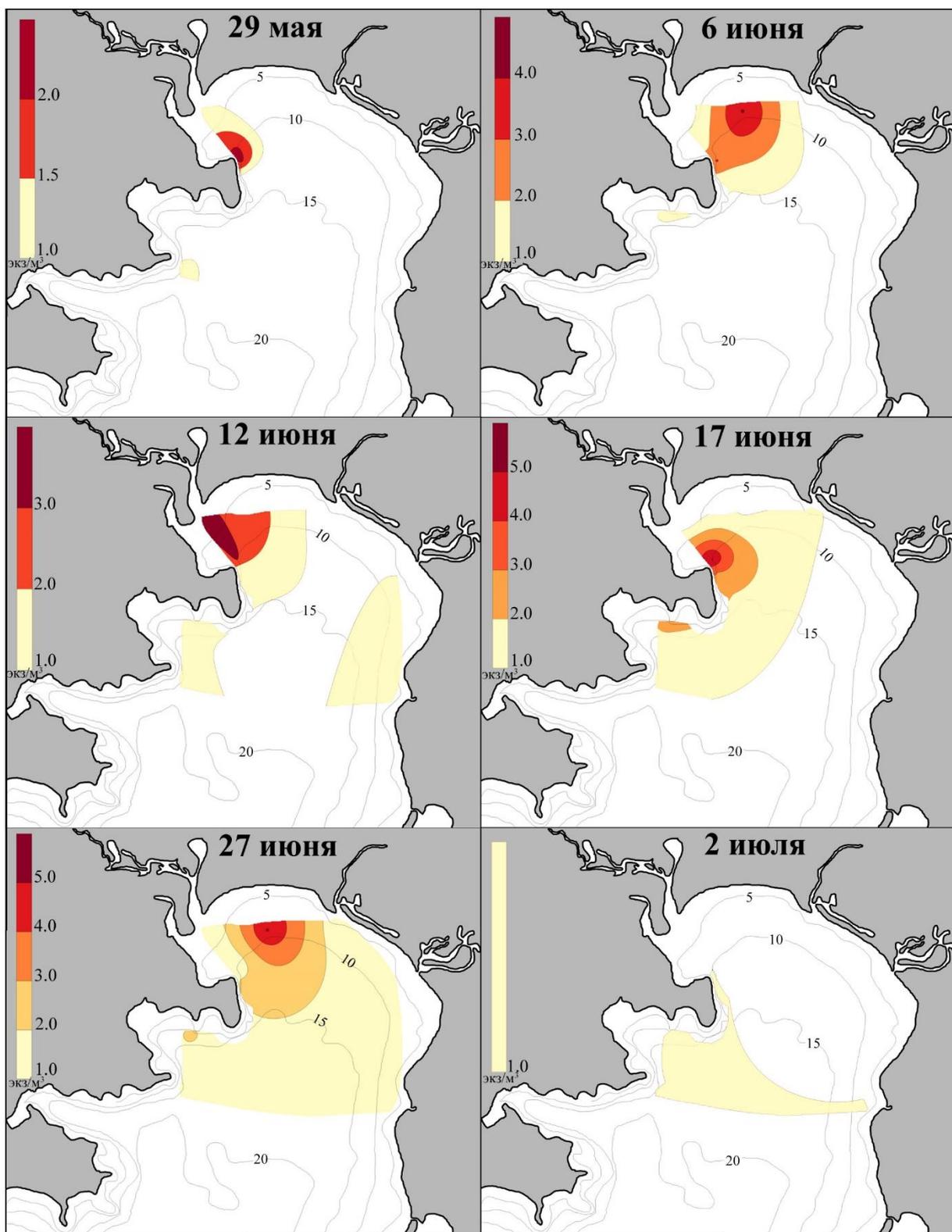


Рисунок 51 – Распределение личинок *Urogebia major* в зал. Восток в 2014 г.

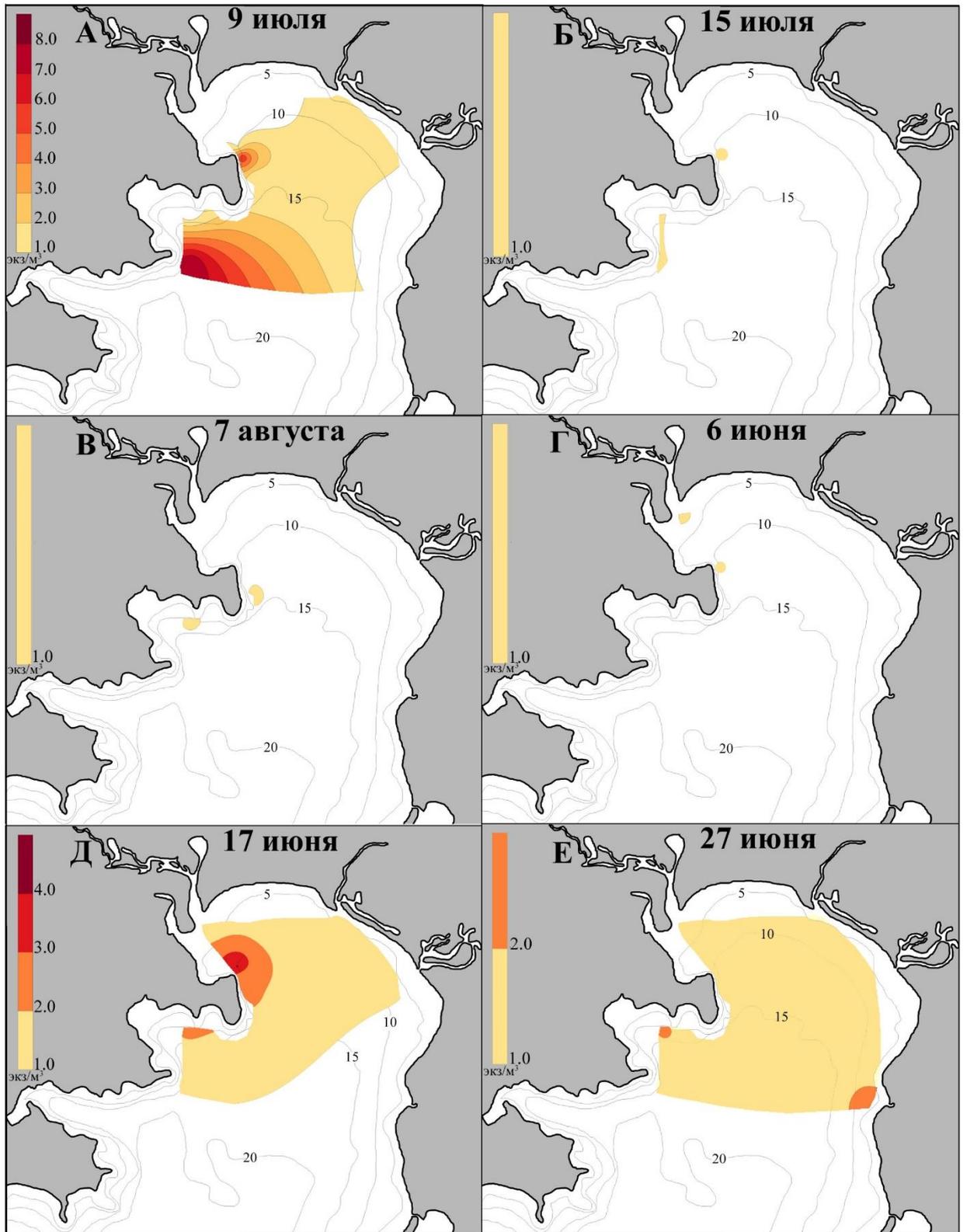


Рисунок 52 – Распределение личинок *Urogebia major* (А, Б, В) и *Nihonotrypaea japonica* (Г, Д, Е) в зал. Восток в 2014 г.

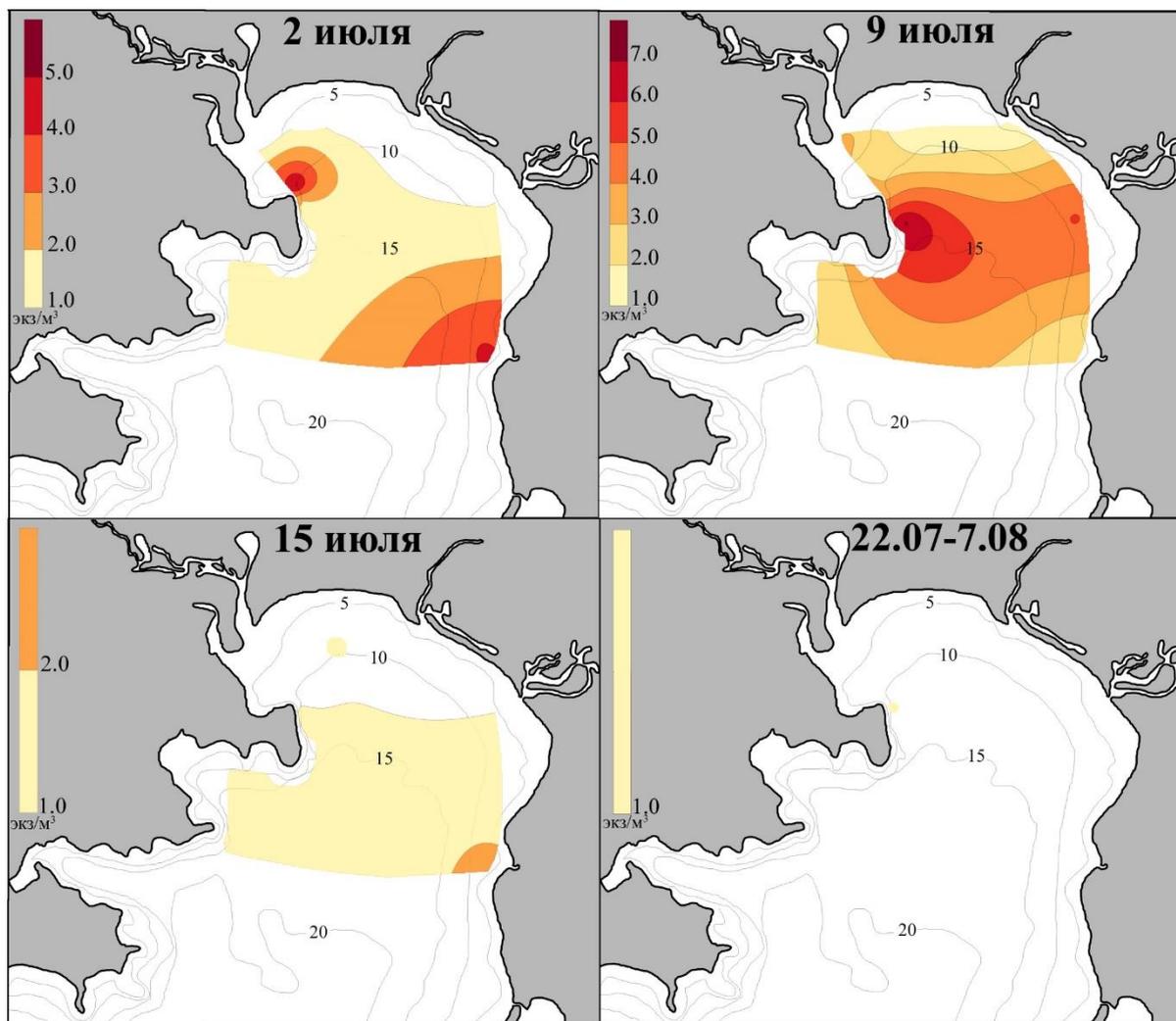


Рисунок 53 – Распределение личинок *Nihonotrypaea japonica* в зал. Восток в 2014 г.

Таким образом, в июне наибольшую плотность личинок *N. japonica* наблюдали вблизи родительского поселения в эстуарии р. Волчанка. Но уже в июле высокая концентрация зооа отмечена также в районе м. Елизарова. Известно, что южнее м. Елизарова грунт представлен заиленным песком (Кашенко, 2014), и в этом районе находится еще одно поселение *N. japonica*. Более позднее (почти на месяц) появление здесь личинок связано с тем, что в этом районе температура воды по сравнению с кутовой частью залива ниже почти на 2°C (неопубликованные данные Школдиной Л.С.). Возможно, этим и объясняется длительное присутствие в планктоне ранних стадий развития *N. japonica*.

Личинки *Urogebia yokoyai* появлялись в начале июля на большинстве станций и достигали наибольшей плотности в эстуарии р. Волчанка (14 экз/м³) и в районе биостанции (27–41 экз/м³). К середине месяца личинки встречались вдоль западного берега у м. Пущина, при этом их плотность резко падала, составляя не более 2 экз/м³. Единичные личинки данного вида наблюдались у биостанции и в б. Средняя до начала августа (рис. 54).

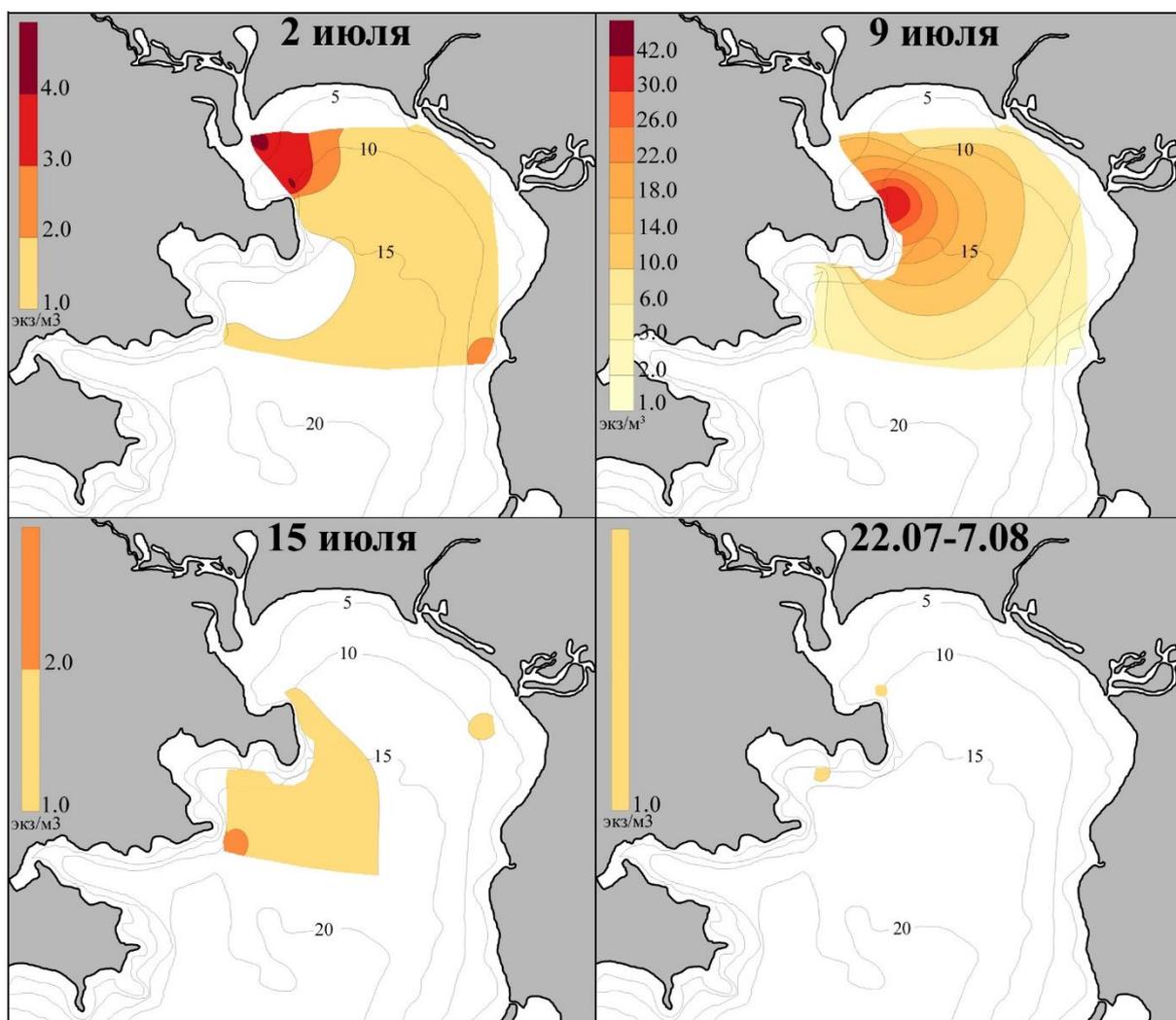


Рисунок 54 – Распределение личинок *Urogebia yokoyai* в зал. Восток в 2014 г.

Личинки *Nihonotrypaea petalura* в количественных пробах впервые отмечены в начале июля. В это время они встречены повсеместно, за исключением кутовой части, наибольшие скопления зарегистрированы в районе биостанции и у м. Елизарова. В конце первой декады июля зоа *N. petalura* обнаружены на всех станциях, за исключением опресненных участков (станции 1, 3, 4), достигая

максимальной плотности у МБС «Восток» (8 экз/м³) и у м. Елизарова (10 экз/м³). В середине июля плотность личинок возросла в б. Средняя (6 экз/м³) и у м. Пущина (9 экз/м³), а в первую декаду августа они единично отмечены только у м. Пущина (рис. 55).

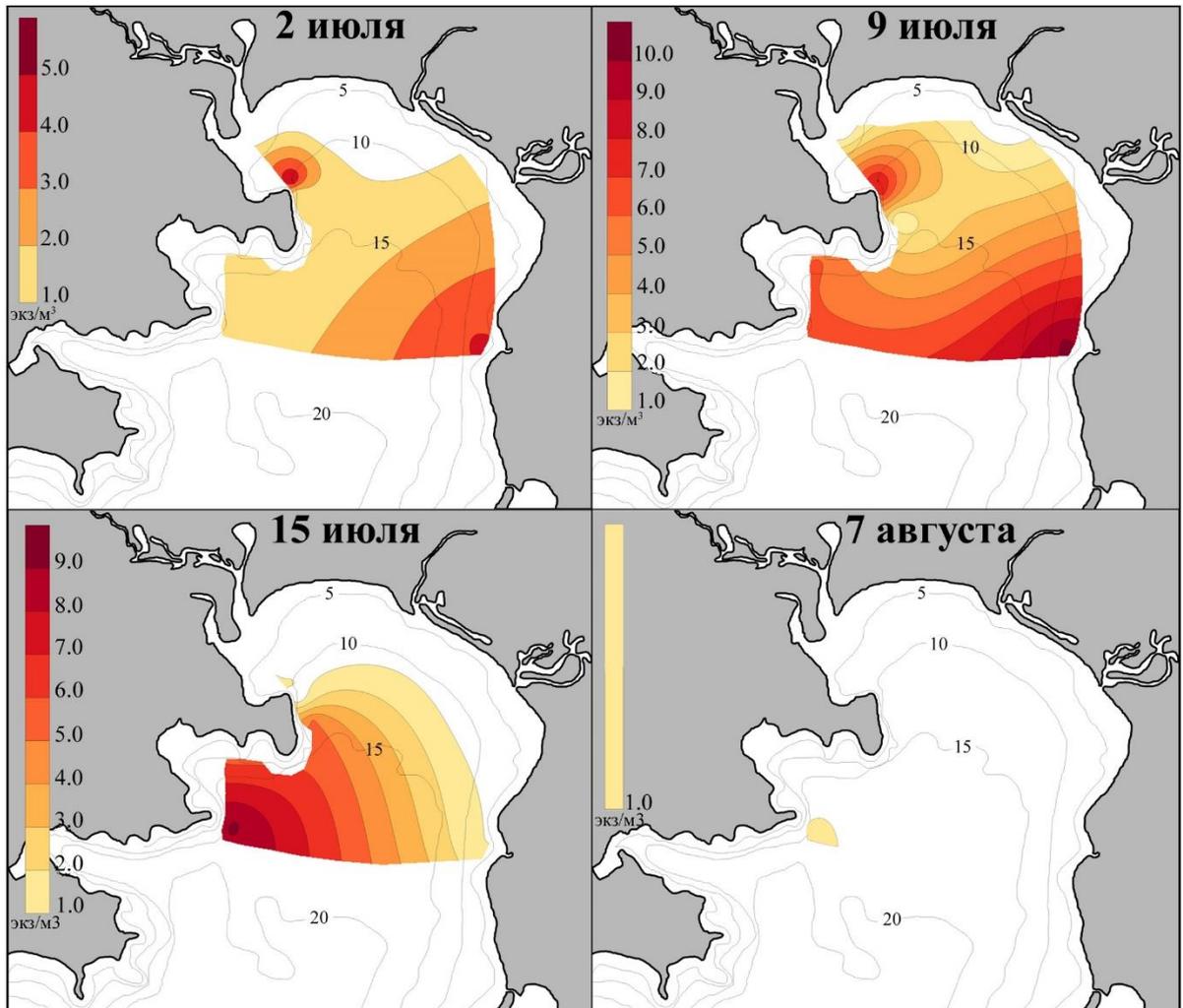


Рисунок 55 – Распределение личинок *Nihonotrypaea petalura* в зал. Восток в 2014 г.

В начале июля личинки *Upogebia issaeffi* встречались в кутовой части зал. Восток и у м. Елизарова с концентрацией, не превышающей 2 экз/м³. К середине месяца они распространялись на большинство станции с максимальной плотностью у м. Елизарова (4 экз/м³) и у МБС «Восток» (5 экз/м³). Во второй половине июля и в середине августа единичные экземпляры отмечены у м. Пущина и м. Елизарова (рис. 56).

Таким образом, основные концентрации личинок *N. petalura* и *U. issaeffi* отмечены в районе биостанции и у м. Елизарова. Известно, что грунт в районе м. Елизарова песчаный с примесью гальки и валунов (Кашенко, 2014). Возможно здесь расположены поселения данных видов, либо их личинки заносятся из открытой части зал. Восток. Поскольку *N. petalura* и *U. issaeffi* не переносят опреснения, их личинки не обнаружены в районах действия стока рек Волчанки, Литовки и протоки Волчанецкой.

Единичные личинки *Nihonotrypaea makarovi* были зарегистрированы в конце мая у восточного берега зал. Восток – вблизи устья р. Литовка. В начале июня они встречались уже на всех станциях, а к середине месяца достигали вблизи устья Литовки максимальной плотности 17 экз/м³. Довольно многочисленны зоа *N. makarovi* были также в куту залива, у биостанции и у м. Пущина (5–6 экз/м³). В первой декаде июля они встречались в основном в центральной части залива – в б. Средняя (8 экз/м³), у м. Елизарова (3 экз/м³), и максимальной плотности (12 экз/м³) достигали у м. Пущина. В середине июля личинок *N. makarovi* наблюдали на некоторых станциях единично (рис. 57, 58).

Несмотря на то, что данный вид обнаружен только в б. Прибойная (Marin, 2015), первые личинки в планктоне появились на противоположном берегу в б. Литовка, а позже максимальную по заливу концентрацию наблюдали у м. Елизарова. В районе б. Прибойная наибольшая плотность личинок отмечена только через две недели. Возможно *N. makarovi* обитает также южнее м. Елизарова, либо личинки этого вида заносятся из открытой части зал. Восток.

Личинки *Boasaxius princeps* появлялись в начале июля у восточного берега зал. Восток, в районе биостанции и в б. Средняя. К концу первой декады они распространялись почти на все станции, за исключением эстуария р. Волчанка, достигая максимума (10 экз/м³) в б. Средняя. В середине июля они отмечены только вдоль западного побережья залива, с наибольшей плотностью (2 экз/м³) в районе б. Средняя (рис. 58А–В). Зоа *Leonardsaxius amurensis* единично встречались только в середине июля вблизи эстуария р. Литовка и у биостанции, при этом наибольшая плотность (2 экз/м³) зарегистрирована в районе

биостанции (рис. 58Г, Д). В отличие от личинок мелководных видов, зоэа *B. princeps* и *L. amurensis* не концентрировались в вершинной части зал. Восток. Поскольку эти виды обитают глубже, то основные скопления личинок находились в основном в юго-западной части залива.

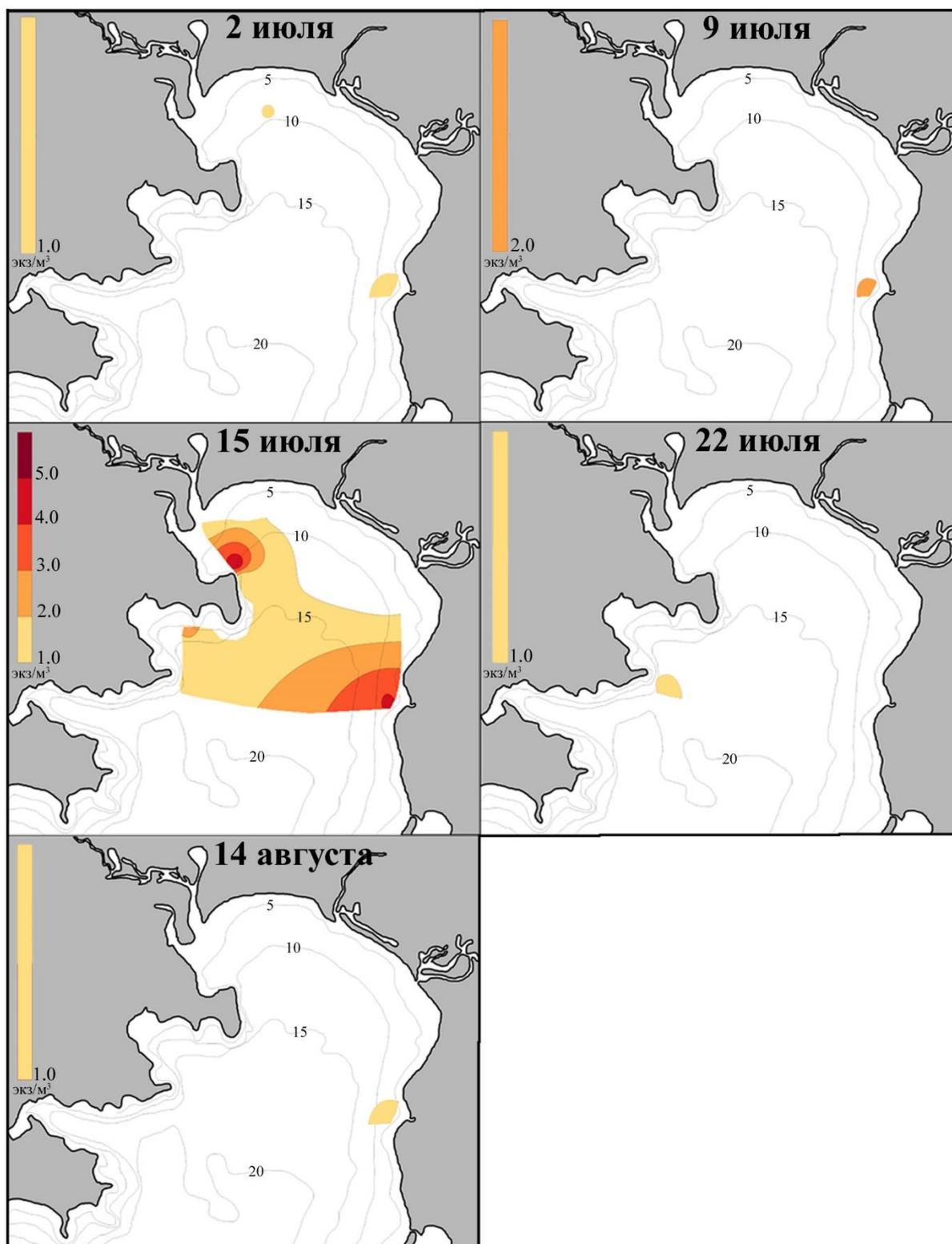


Рисунок 56 – Распределение личинок *Urogebia issaeffi* в зал. Восток в 2014 г.

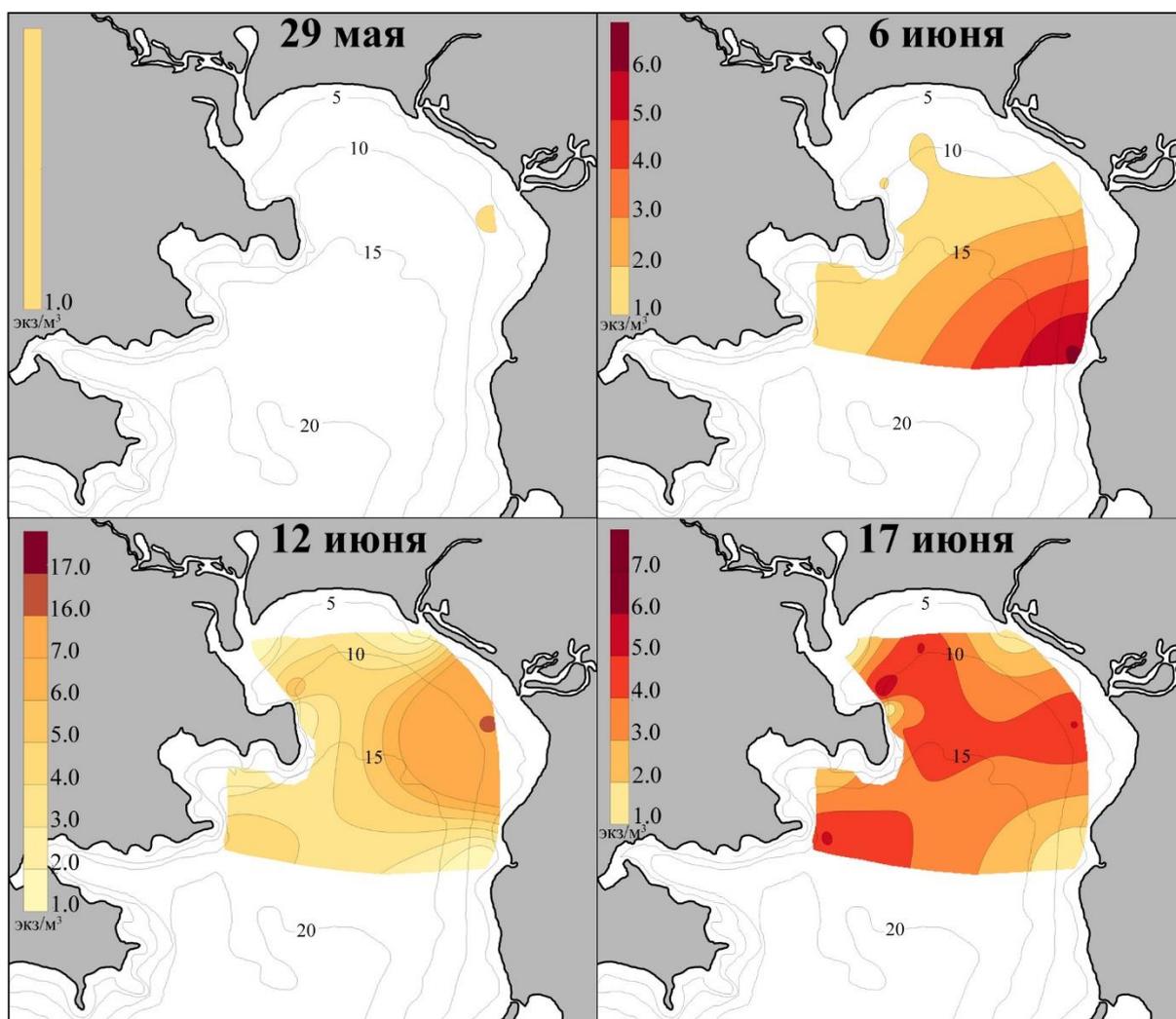


Рисунок 57 – Распределение личинок *Nihonotrypaea makarovi* в зал. Восток в мае и июне 2014 г.

Хотя приведенные выше сведения о распространении взрослых роющих креветок в зал. Восток весьма фрагментарны, в целом они согласуются с нашими данными по распределению личинок. Особенности гидродинамики залива способствуют концентрации личинок мелководных креветок в первой половине лета в вершинной части залива и ближе к западному берегу. Благодаря наличию циклонической циркуляции здесь также скапливаются личинки пинниксы, тритодинамии, прибрежных и водорослевых крабов, появляющиеся в планктоне в первой половине лета (Корн, Корниенко, 2015). Во второй половине лета под воздействием поверхностного течения вдоль западного берега, а также стоковых течений рек личинки выносятся южнее, к м. Пушина. Более глубоководные виды редко встречаются в вершинной части залива, а скапливаются в его центральной

части, у западного берега. Зооа овального краба, обитающего на больших по сравнению с прибрежными крабами глубинах, также встречаются в основном в юго-западной части залива (Корн, Корниенко, 2015). Антициклонический вихрь, формирующийся при южном ветре к юго-западу от м. Пещурова, возможно, препятствует выносу личинок всех мелководных форм в открытую часть залива.

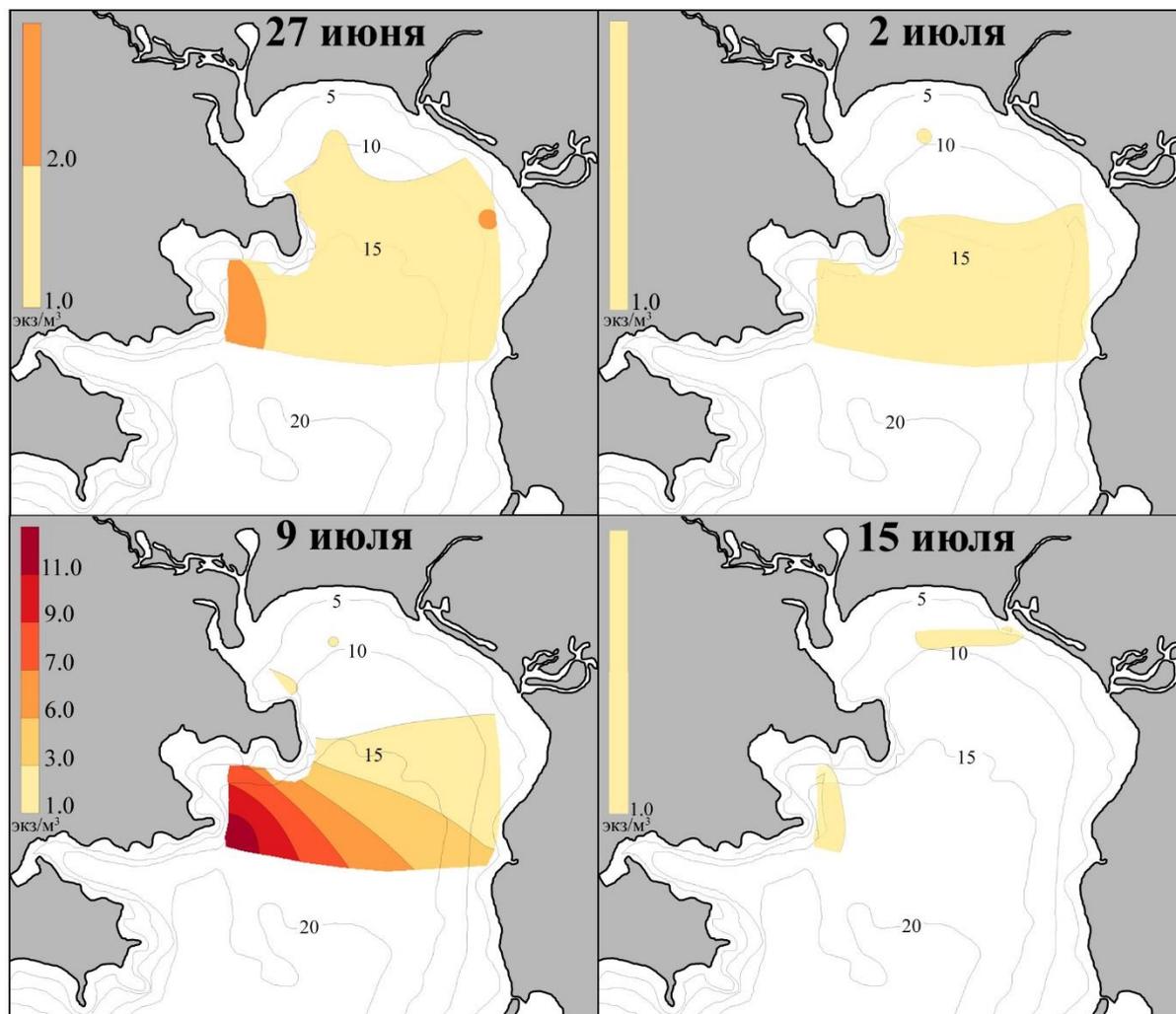


Рисунок 58 – Распределение личинок *Nihonotryaera takarovi* в зал. Восток в июне и июле 2014 г.

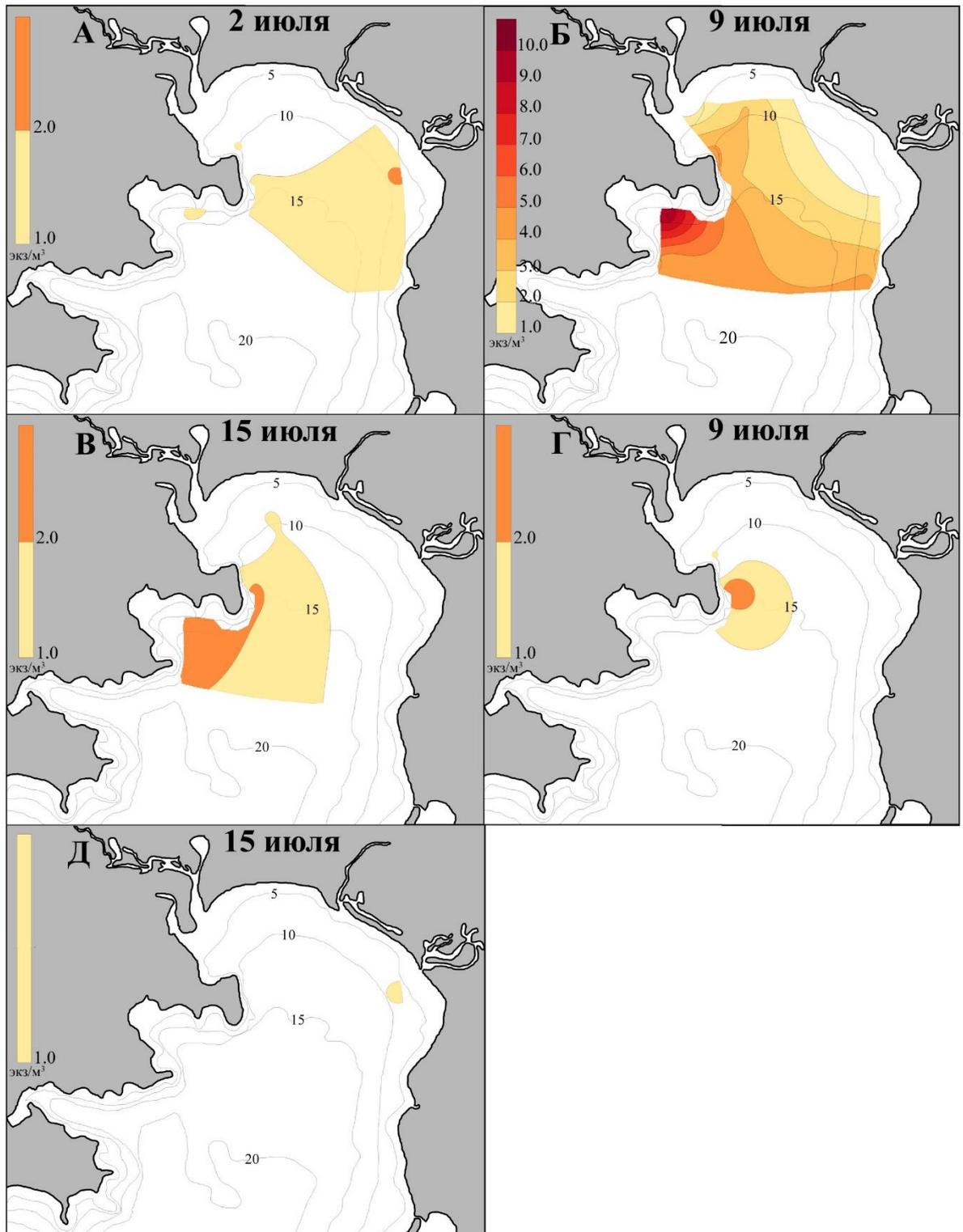


Рисунок 59 – Распределение личинок *Boasaxius princeps* (А, Б, В) и *Leonardsaxius amurensis* (Г, Д) в зал. Восток в 2014 г.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенная работа значительно расширила наши знания по биологии роющих креветок северо-западной части Японского моря. До последнего времени в зал. Петра Великого было известно не более шести видов этой группы. Благодаря исследованию личиночного планктона обнаружено два новых вида роющих креветок, обитающих в российских водах: *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.

Впервые в лабораторных условиях прослежено и проиллюстрировано личиночное развитие пяти видов роющих креветок, обитающих в зал. Петра Великого – *U. issaeffi* и *U. yokoyai* (семейство Upogebiidae), *N. makarovi* (семейство Callianassidae), *Boasaxius princeps* и *Leonardsaxius amurensis* (семейство Axiidae). Развитие личинок еще трех видов – *U. major*, *N. japonica* и *N. petalura* – исследовано впервые для данного района. Отмечены морфологические особенности зоэа и мегалоп этих видов и подготовлены ключи для их определения в планктоне. Выполненные описания подтвердили справедливость деления личинок роющих креветок на два морфотипа, что послужило базой для деления талассинид на два инфраотряда – Gebiidea и Axiidea.

Исследованные креветки семейства Upogebiidae имеют 3 и 4, семейства Callianassidae 5 и 7, семейства Axiidae 5 и 8 стадий зоэа. Показано, что количество стадий зоэа гебиид и аксиид не только широко варьирует в пределах семейства, но и может различаться в разных популяциях одного вида и/или при различных условиях культивирования. Большое количество личиночных стадий и нестабильность этого признака характерны для низших ракообразных и подтверждают более примитивное положение аксиид по сравнению с упогебидами в филогенетической системе ракообразных.

Личинки роющих креветок встречаются в планктоне исследуемых районов с конца мая до начала октября, при среднемесячной температуре от 12 до 23°C. В

целом в Амурском заливе доминируют личинки креветок семейства *Urogebiidae*, в Уссурийском – семейства *Callianassidae*. Средняя плотность личинок гебиид и аксиид невысока и достигает наибольших значений в Амурском заливе в июне (6 экз/м³), а в Уссурийском заливе в июле (11 экз/м³), при этом их доля от числа личинок всех декапод составляет 34%. Наиболее многочисленны зоэа *U. major* (до 37 экз/м³) и *N. makarovi* (до 45 экз/м³). В зал. Восток средняя плотность личинок достигает наибольших значений (15 экз/м³) в июле, при этом их доля от числа личинок всех декапод составляет 32%. Хотя видовой состав роющих креветок в зал. Восток такой же, соотношение видов несколько иное – доминируют в планктоне личинки *U. yokoyai* (до 41 экз/м³) и *N. makarovi* (до 17 экз/м³). Во всех исследованных заливах встречаются лишь единичные личинки семейства *Axiidae*.

Наиболее длительный пелагический период (около четырех месяцев) имеет *U. major*, причем первые стадии зоэа встречаются даже в сентябре. Хотя количество личинок в течение лета неуклонно снижается, возможность повторного нереста этого вида в течение сезона размножения вполне вероятна. Зоэа *N. petalura* и *N. japonica* встречаются в планктоне около трех месяцев, что, по-видимому, демонстрирует несинхронность нереста этих видов в течение сезона размножения, однако повторное размножение некоторых особей также не исключается. Личинки остальных роющих креветок присутствуют в планктоне не более двух месяцев, что свидетельствует о наличии одной генерации личинок, продуцируемой во время сезона размножения. Период развития последних видов вблизи северной границы ареала приурочен к максимальным температурам.

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. makarovi*, *N. petalura* и *U. issaefi*, а также более глубоководных *B. princeps* и *L. amurensis*, предпочитающих более чистую неопресненную воду, чаще отмечены в центральной части Амурского и в северной части Уссурийского залива. Наличие

подповерхностного противотечения в Амурском заливе, по-видимому, позволяет личинкам старших стадий вернуться для оседания к родительским поселениям. В зонах прибрежных круговоротов в северной и центральной частях Амурского залива, а также в северной части Уссурийского залива, ранее отмечали также скопления личинок мелководных усоногих ракообразных и прибрежных крабов.

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 способствуют концентрации личинок мелководных креветок в кутовой части залива и ближе к западному берегу. Позже под воздействием преобладающего при юго-восточном и восточном ветре поверхностного течения, идущего вдоль западного берега, а также стоковых течений зоэа выносятся южнее, к м. Пушина, где их плотность также значительна. Личинки более глубоководных видов редко встречаются в вершинной части залива, а концентрируются в его центральной части у западного берега. 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.

Выполненная работа показала, что исследование планктонных личинок особенно актуально для животных, ведущий скрытый образ жизни, поскольку, обитая глубоко в грунте, они не улавливаются традиционными орудиями сбора донных организмов, а узкая полоса литорали не позволяет исследовать гебиид и аксиид во время отлива, как это осуществляется, например, в прибрежных водах Японии.

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 зоэа и мегалоп в планктоне. Морфологические особенности зоэа 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 зоэа. Показано, что количество личиночных стадий у некоторых видов может варьировать в разных популяциях и/или при различных условиях культивирования. Большое количество стадий зоэа 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. Зоэа *Nihonotrypaea petalura* и *N. japonica* встречаются в планктоне не менее трех месяцев, что 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/м³ в Амурском и 11 экз/м³ в Уссурийском заливах, а также 15 экз/м³ в зал. Восток, максимальная доля от числа личинок всех декапод составляет 32 – 34%. Наиболее многочисленны зоэа *Upogebia yokoyai* (до 41 экз/м³), *U. major* (до 37 экз/м³) и *Nihonotrypaea makarovi* (до 45 экз/м³). Личинки семейства Аxiidae встречаются единично.

6. Личинки мелководных и хорошо переносящих опреснение видов *U. major*, *U. yokoyai* и *N. 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 неопресненную 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 ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бирюлин Г.М., Бирюлина М.Г., Микулич Л.В., Якунин Л.П. Летние модификации вод залива Петра Великого // Труды ДВНИГМИ. 1970. Вып. 30. С. 286–299.
2. Виноградов Л.Г. Определитель креветок, раков и крабов Дальнего Востока // Известия ТИНРО. 1950. Т. 33. С. 179–358.
3. Винокурова Т.Т. О сезонной и краткопериодной изменчивости гидрологических характеристик в заливе Петра Великого // Известия ТИНРО. 1977. Т. 101. С. 7–12.
4. Гайко Л.А. Гидрометеорологические особенности залива Восток (Японское море). Владивосток: ТОИ ДВО РАН. 2006. 91 с. Деп. в ВИНТИ 28.11.2006. № 1471.
5. 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.
6. 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 доклада, Красноярск, 22–26 сентября 2014 г. Красноярск: Сибирский федеральный университет. 2014. С. 39–40.
7. Григорьева Н.И., Золотова Л.А. Изменение активной реакции среды гигантскими устрицами на искусственной плантации // Биология моря. 1988. № 2. С. 24–28.
8. Григорьева Н.И., Кашенко С.Д. Исследования межгодовой и сезонной изменчивости термогалинных условий в заливе Восток (залив Петра Великого, Японского моря) // Известия ТИНРО. 2010. Т. 162. С. 242–255.
9. Динамика экосистем, формирование биопродуктивности и биоресурсов Мирового океана // Современное состояние, сезонная и межгодовая изменчивость гидрометеорологического режима, а также долговременные

изменения состава и структуры бентосных сообществ Японского моря / Отчет о НИР / ДВНИГМИ. № 01200308225. Владивосток. 2003. 131 с.

10. Догель В.А. Зоология беспозвоночных. Москва: ЛЕНАНД. 2015. Вып. 8. 628 с.

11. Долгопольская М.А. Личинки десятиногих. *Macrura and Anomura* // Определитель фауны Черного и Азовского морей. Киев: Наукова думка. 1969. С. 307–362.

12. Животные и растения залива Петра Великого. Ленинград: Наука. 1976. 364 с.

13. Зуенко Ю.И. Термические структуры вод на шельфе Приморья // Географическое исследование шельфа дальневосточных морей. Владивосток: ДВГУ. 1993. С. 62–71.

14. Зуенко Ю.И. Сезонная и межгодовая изменчивость температуры воды в северо-западной части Японского моря // Известия ТИНРО. 2002. Т. 131. С. 3–21.

15. Зуенко Ю.И. Промысловая океанология Японского моря. Владивосток: ТИНРО-центр. 2008. 227 с.

16. Иванова-Казас О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Членистоногие // Москва: Наука. 1979. 224 с.

17. Иващенко Э.А. Циркуляция вод залива Петра Великого. Географические исследования шельфа Дальневосточных морей // Межвузовский сборник научных трудов. Владивосток: ДВГУ. 1993. С. 31–61.

18. Кашенко С.Д. Грунты залива Восток Японского моря // Биота и среда заповедников Дальнего Востока = Biodiversity and Environment of Far East Reserves. 2014. № 1. С. 9–24.

19. Ким Л.Н., Хен Г.В., Ванин Н.С., Басюк Е.О. Особенности гидрологических условий и миграции камбал и минтая в континентальной части Уссурийского залива в 2001 и 2002 гг. // Известия ТИНРО. 2006. Т. 144. С. 265–280.

20. Климат Владивостока. Ленинград: Гидрометеиздат. 1978. 167 с.

21. Кобякова З.И. Десятиногие ракообразные (Decapoda) Охотского и Японского морей // Ученые записки ЛГУ. 1937. Т. 3, № 15. С. 94–153.
22. Корн О.М., Корниенко Е.С. Сезонная динамика плотности и распределение личинок крабов (Decapoda: Brachyura) в Амурском и Уссурийском заливах Японского моря // Биология моря. 2013. Т. 39, № 6. С. 442–451.
23. Корн О.М., Корниенко Е.С. Видовой состав, период встречаемости и распределение личинок крабов (Decapoda: Brachyura) в заливе Восток Японского моря // Биология моря. 2015. Т. 41, № 1. С. 28–35.
24. Корн О.М., Щербакова Н.В. Распределение личинок усногих ракообразных (Cirripedia: Thoracica) в Амурском и Уссурийском заливах Японского моря // Биология моря. 2012. Т. 38, № 2. С. 153–165.
25. Корниенко Е.С. Роющие раки инфраотрядов Axiidea и Gebiidea (Crustacea: Decapoda) // Биология моря. 2013. Т. 39, № 1. С. 3–16.
26. Ластовецкий Е.И., Якунин Л.П. Гидрологическая характеристика Дальневосточного государственного морского заповедника // Цветковые растения островов Дальневосточного морского заповедника. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1981. С. 18–33.
27. Лоция северо-западного берега Японского моря от реки Туманная до мыса Белкина. Москва: ГУНиО. 1984. 316 с.
28. Макаров В.В. Ракообразные. Фауна СССР. Москва: АН СССР. 1938. Т. 10, вып. 3. 324 с.
29. Марин Н.И. Малый атлас десятиногих ракообразных России. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2013. 145 с.
30. Марин И.Н., Корн О.М., Корниенко Е.С. Новый для фауны России симбиотический краб *Sestrostoma balssi* (Shen, 1932) (Varunidae: Gaeticinae) из залива Восток Японского моря // Биология моря. 2011. Т. 37, № 6. С. 483–486.
31. Марин И.Н., Корн О.М., Корниенко Е.С. *Urogebia yokoyai* Makarov, 1938 (Decapoda: Urogebiidae) – новый для фауны Японского моря вид креветок-гебиид // Биология моря. 2013. Т. 39, № 3. С. 221–226.

32. Марин И.Н., Корниенко Е.С. Десятиногие ракообразные (Decapoda) залива Восток Японского моря // Биота и среда заповедников Дальнего Востока = Biodiversity and Environment of Far East Reserves. 2014. Т. 2. С. 49–71.
33. Милейковский С.А. Экология размножения морского бентоса. Москва: Наука. 1981. 90 с.
34. Петренко В.С. Геоморфология прибрежной части шельфа залива Петра Великого // Географические исследования шельфа Дальневосточных морей. Межвузовский сборник научных трудов. Владивосток: ДВГУ. 1993. С. 3–10.
35. Плотников А.В., Новожилов А.В. Некоторые особенности динамики вод залива Восток (залив Петра Великого, Японское море) // Рациональное использование биоресурсов Тихого океана. Тез. докл. Владивосток. 1991. С. 65–66.
36. Подорванова Н.Ф., Иващинникова Т.С., Петренко В.С., Хомичук Л.С. Основные черты гидрохимии залива Петра Великого (Японского моря). Владивосток: ДВО АН СССР. 1989. 201 с.
37. Покудов В.В., Власов Н.А. Температурный режим прибрежных вод Приморья и о. Сахалин по данным ГМС // Труды ДВНИГМИ. 1980. Вып. 86. С. 109–118.
38. Пространственно-временная изменчивость гидрометеорологических условий дальневосточных морей и СЗТО в связи с промыслом, миграцией и воспроизводством гидробионтов // Комплексные исследования биологических ресурсов дальневосточных морей (Берингова, Охотского и Японского) в целях определения величины изъятия и разработки методов по рациональной эксплуатации и переработке / Отчет о НИР / ТИНРО-центр. № 24893. Владивосток. 2004. 118 с.
39. Рачков В.И. Характеристика гидрохимических условий вод Амурского залива в теплый период года // Известия ТИНРО. 2002. Т. 131. С. 65–77.
40. Савельева Н.И. Общая схема циркуляции вод Амурского и Уссурийского заливов по результатам численного моделирования. Владивосток: ТОИ ДВО АН СССР. 1989. 29 с.

41. Селин Н.И. Некоторые особенности популяционной биологии рака-привидения *Nihonotrypaea petalura* (Stimpson, 1860) (Decapoda: Callianassidae) из прибрежных вод залива Восток Японского моря // Биология моря. 2013. Т. 39, № 5. С. 362–370.
42. Селин Н.И. Некоторые черты биологии рака-крота *Upogebia issaeffi* (Decapoda: Upogebiidae) из сублиторали залива Восток Японского моря // Биология моря. 2014. Т. 40, № 1. С. 26–31.
43. Селин Н.И. Распределение и некоторые черты биологии креветки-привидения *Nihonotrypaea japonica* (Ortmann, 1891) (Decapoda: Callianassidae) из эстуария реки Волчанка (залив Восток Японского моря) // Биология моря. 2015а. Т. 41, № 1. С. 13–19.
44. Селин Н.И. Особенности пространственного распределения рака-крота *Upogebia major* (de Naan, 1841) (Decapoda: Upogebiidae) в заливе Восток Японского моря // Биология моря. 2015б. Т. 41, № 3. С. 215–218.
45. Состояние морских экосистем, находящихся под влиянием речного стока. Владивосток: Дальнаука. 2005. 261 с.
46. Степанов В.В. Характеристики температуры и солености воды залива Восток Японского моря // Биологические исследования залива Восток. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1976. С. 12–22.
47. Супранович Т.И., Якунин Л.П. Гидрология залива Петра Великого. Владивосток: ДВНИИГМИ. 1976. 199 с.
48. Хен В.Г. Пространственно-временная изменчивость гидрометеорологических условий дальневосточных морей и СЗТО в связи с промыслом, миграцией и воспроизводством гидробионтов / Отчет о НИР / ТИНРО–центр. № 24893. Владивосток. 2003. 120 с.
49. Христофорова Н.К., Наумов Ю.А., Арзамасцев И.С. Тяжелые металлы в донных осадках залива Восток (Японское море) // Известия ТИНРО. 2004. Т. 136. С. 278–289.
50. Юрасов Г.И., Яричин В.Г. Течения Японского моря. Владивосток: ДВО АН СССР. 1991. 176 с.

51. Abrunhosa F.A., Pires M.A.B., Lima J. de F., Coelho-Filho P.A. Larval development of *Lepidophthalmus siriboia* Felder & Rodrigues, 1993 (Decapoda: Thalassinidea) from the Amazon region, reared in the laboratory // *Acta Amazonica*. 2005. Vol. 35, no. 1. P. 77–84.
52. Ahyong S.T., Lowry J.K., Alonso M., Bamber R.N., Boxshall G.A., Castro P., Gerken S., Karaman G.S., Goy J.W., Jones D.S., Meland K., Rogers D.C., Svavarsson J. Subphylum Crustacea Brünnich, 1772 // *Animal Biodiversity: An Outline of Higher-Level Classification and Survey of Taxonomic Richness* // *Zootaxa*. 2011. Vol. 3148. P. 165–191.
53. An J., Williams J.D., Yu H. The Bopyridae (Crustacea: Isopoda) parasitic on thalassinideans (Crustacea: Decapoda) from China // *Proceedings of the Biological Society of Washington*. 2009. Vol. 122, no. 2. P. 225–246.
54. Andryszak B.L. *Upogebia affinis* (Say): its postlarval stage described from Louisiana plankton, with a comparison to postlarvae of other species within the genus and notes on its distribution // *Journal of Crustacean Biology*. 1986. Vol. 6, no. 2. P. 214–226.
55. Asgaard U.R., Bromley G., Hanken N.M. Recent firmground burrows produced by a upogebiid crustacean: paleontological implications // *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*. 1998. Vol. 201. P. 23–28.
56. Aste A., Retamal M.A. Desarrollo larval de *Callianassa garthi* Retamal, 1875 bajo condiciones de laboratorio // *Ciencia y Tecnología del Mar, CONA*. 1983. Vol. 7. P. 5–26.
57. Aste A., Retamal M.A. Desarrollo larval de *Callianassa uncinata* H. Milne Edwards, 1837 (Decapoda, Callianassidae) bajo condiciones de laboratorio // *Gayana Zoológica*. 1984. Vol. 48, nos. 1–2. P. 41–56.
58. Atkinson R.J.A., Chapman C.J. Resin casting: a technique of investigating burrows in sublittoral sediments // *Progress in Underwater Science*. 1984. Vol. 9. P. 15–25.

59. Atkinson R.J.A., Taylor A.C. Aspects of the physiology, biology and ecology of thalassinidean shrimps in relation to their burrow environment // *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*. 2005. Vol. 43. P. 173–210.
60. Balss H. Diagnosen neuer ostasiatischer Macruren // *Zoologischer Anzeiger*. 1913. Vol. 42. P. 234–239.
61. Barnich R. The Larvae of the Crustacea Decapoda (excl. Brachyura) in the Plankton of the French Mediterranean Coast (Identification Keys and Systematic Review). PhD thesis, westfälische Wilhelms-Universität Münster. Göttingen: Cuviller Verlag. 1996. P. 1–189.
62. Berkenbusch K., Rowden A.A. Intraspecific burrow plasticity of an intertidal population of *Callinassa filholi* (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea) in relation to environmental conditions // *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. 2000. Vol. 34. P. 397–408.
63. Bird F.L., Boon P.I., Niscolls P.D. Physicochemical and microbial properties of burrows of the deposit-feeding thalassinidean ghost shrimp *Biffarius arenosus* (Decapoda: Callinassidae) // *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2000. Vol. 51. P. 279–291.
64. Bird F., Poore G.C.B. Functional burrow morphology of *Biffarius arenosus* (Decapoda: Callinassidae) from southern Australia // *Marine Biology*. 1999. Vol. 134. P. 77–87.
65. Borradaile L.A. On the classification of the Thalassinidea // *The Annals and Magazine of Natural History*. 1903. Vol. 12. P. 534–551.
66. Bracken H.D., Toon A., Felder D.L., Martin J.W., Finley M., Rasmussen J., Palero F., Crandall K.A. The decapod tree of life: compiling the data and moving toward a consensus of decapod evolution // *Arthropod Systematics and Phylogeny*. 2009. Vol. 67, no. 1. P. 99–116.
67. Candisani L.C., Sumida P.Y.G., Pires-Vanin A.M.S. Burrow morphology and mating behavior of the thalassinidean shrimp *Upogebia noronhensis* // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 2001. Vol. 81, no. 5. P. 799–803.

68. Clark P.F., Calazans D.K., Pohle G.W. Accuracy and standardization of brachyuran larval descriptions // *Invertebrate Reproduction and Development*. 1998. Vol. 33. P. 127–144.
69. Coelho V.R., Cooper R.A., Rodrigues S.A. Burrow morphology and behavior of the mud shrimp *Upogebia omissa* (Decapoda: Thalassinidea: Upogebiidae) // *Marine Ecology Progress Series*. 2000. Vol. 200. P. 229–240.
70. Dakin W.J., Colefax A.N. The plankton of the Australian coastal waters off New South Wales. Part I // *Publications of the University of Sydney, Department of Zoology*. 1940. 215 p.
71. Danchenkov M.A., Lobanov V.B., Nikitin A.A. Mesoscale eddies in the Japan Sea, their role in circulation and heat transport // *Proceeding of the CREAMS'97 International Symposium*. Fukuoka, Japan. 1997. P. 81–84.
72. De Grave S., Pentcheff N.D., Ahyong S.T., Chan T.-Y., Crandall K.A., Dworschak P.C., Felder D.L., Feldmann R.M., Fransen C.H.J.M., Goulding L.Y.D., Lemaitre R., Low M.E.Y., Martin J.W., Ng P.K.L., Schweitzer C.E., Tan S.H., Tshudy D., Wetzer R. A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans // *The Raffles Bulletin of Zoology*. 2009. No. 21. P. 1–109.
73. De Haan W. Crustacea. // *Fauna Japonica sive Descriptio Animalium, quae in Itinere per Japoniam, Jussu et Auspiciis Superiorum, qui Summum in India Batava Imperium Tenent, Suspecto, Annis 1823–1830 Collegit, Noitis, Observationibus et Adumbrationibus Illustravit*. Leiden: Lugduni-Batavorum. 1833–1850.
74. Demchuk 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.
75. Devine C.E. Ecology of *Callinassa filholi* Milne-Edwards, 1878 (Crustacea, Thalassinidea) // *Transactions of the Royal Society of New Zealand*. 1966. Vol. 8, no. 8. P. 93–110.

76. Dittmann S. Effects of macrobenthic burrows on infaunal communities in tropical tidal flats // Marine Ecology Progress Series. 1996. Vol. 134, nos. 1–3. P. 119–130.
77. Dobbs F.C. Guckert J.B. *Callianassa trilobata* (Crustacea: Thalassinidea) influences abundance of meiofauna and biomass, composition, and physiologic state of microbial communities within its burrow // Marine Ecology Progress Series. 1988. Vol. 45. P. 69–79.
78. Dumbauld B.R., Armstrong D.A., Feldman K.L. Life-history characteristics of two sympatric thalassinidean shrimps, *Neotrypaea californiensis* and *Upogebia pugettensis*, with implications for oyster culture // Journal of Crustacean Biology. 1996. Vol. 16, no. 4. P. 689–708.
79. Dumbauld B.R., Booth S., Cheney D., Suhrbier A., Beltran H. An integrated pest management program for burrowing shrimp control in oyster aquaculture // Aquaculture. 2006. Vol. 261. P. 976–992.
80. Dumbauld B.R., Chapman J.W., Torchin M.E., Kuris A.M. Is the collapse of mud shrimp (*Upogebia pugettensis*) populations along the Pacific coast of North America caused by outbreaks of a previously unknown bopyrid isopod parasite (*Orthione griffenis*)? // Estuaries and Coasts. 2011. Vol. 34. P. 336–350.
81. Dworschak P.C. The biology of *Upogebia pusilla* (Petagna) (Decapoda, Thalassinidea). I. The burrows // Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli: Marine Ecology. 1983. Vol. 4, no.1. P. 19–43.
82. Dworschak P.C. Feeding behavior of *Upogebia pusilla* and *Callianassa tyrrhena* (Crustacea, Decapoda, Thalassinidea) // Investigacion Pesquera. 1987. Vol. 51, no. 1. P. 421–429.
83. Dworschak P.C. The biology of *Callianassa tyrrhena* (Petagna) (Decapoda: Thalassinidea). III. Growth and production // Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli: Marine Ecology. 1988. Vol. 9, no. 1. P. 51–77.
84. Dworschak P.C. Observations on the biology of the burrowing mud shrimps *Callianassa tyrrhena* and *C. candida* (Decapoda: Thalassinidea) // Journal of Natural History. 1998. Vol. 32. P. 1535–1548.

85. Dworschak P.C. Global diversity in the Thalassinidea (Decapoda) // *Journal of Crustacean Biology*. 2000. Vol. 20, spec. no. 2. P. 238–245.
86. Dworschak P.C. The burrows of *Callianassa tyrrhena* (Petagna, 1792) (Decapoda: Thalassinidea) // *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli: Marine Ecology*. 2001. Vol. 22, nos. 1–2. P. 155–166.
87. Dworschak P.C. The burrows of *Callianassa candida* (Olivi, 1792) and *C. whitei* Sakai, 1999 (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea) // *The Vienna school of marine biology. A tribute to Jörg Ott*. Wien: Facultas Universitätsverlag. 2002. P. 63–71.
88. Dworschak P.C. Global diversity of Thalassinidea (Decapoda): an update (1998–2004) // *Nauplius*. 2005. Vol. 13, no. 1. P. 57–63.
89. Dworschak P.C., Felder D.L., Tudge C.C. Infraorders Axiidea de Saint Laurent, 1979 and Gebiidea de Saint Laurent, 1979 (formerly known collectively as Thalassinidea) // *The Crustacea. Treatise on zoology – anatomy, taxonomy, biology*. 2012. Vol. 9, pt. B. P. 109–219.
90. Dworschak P.C., Koller H., Abed-Navandi D. Burrow structure, burrowing and feeding behaviour of *Corallianassa longiventris* and *Pestarella tyrrhena* (Crustacea, Thalassinidea, Callianassidae) // *Marine Biology*. 2006. Vol. 148. P. 1369–1382.
91. Dworschak P.C., Ott J.A. Decapod burrows in mangrove-channel and back-reef environments at the Atlantic Barrier Reef, Belize // *Ichnos*. 1993. Vol. 2. P. 277–290.
92. Felder D.L. Diversity and ecological significance of deep-burrowing macrocrustaceans in coastal tropical waters of the Americas (Decapoda: Thalassinidea) // *Interciencia*. 2001. Vol. 26. P. 2–12.
93. Felder D.L., Kensley B. A new species of axiid shrimp from chemosynthetic communities of the Louisiana continental slope, Gulf of Mexico (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea) // *Proceedings of the Biological Society of Washington*. 2004. Vol. 117, no. 1. P. 68–75.
94. Felder D.L., Lovett D.L. Relative growth and sexual maturation in the estuarine ghost shrimp *Callianassa louisianensis* Schmitt, 1935 // *Journal of Crustacean Biology*. 1989. Vol. 9, no. 4. P. 540–553.

95. Feldman K.L., Armstrong D.A., Dumbauld B.R., DeWitt H., Doty D.C. Oysters, crabs, and burrowing shrimp: Review of an environmental conflict over aquatic resources and pesticide use in Washington State (USA) coastal estuaries // *Estuaries*. 2000. Vol. 23. P. 141–176.
96. Forbes A.T. An unusual abbreviated larval life in the estuarine burrowing prawn *Callinassa kraussi* (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea) // *Marine Biology*. 1973. Vol. 22. P. 361–365.
97. Frey R.W., Howard J. D. Endobenthic adaptations of juvenile thalassinidean shrimp // *Bulletin of the Geological Society of Denmark*. 1975. Vol. 24. P. 283–297.
98. 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.
99. Gómez A.Q., Pollack L.V., Ramírez F.C., Rodríguez J.L. Desarrollo post embrionario de la marucha, *Callinassa islagrande* (Decapoda) en condiciones de laboratorio // *REBIOL*. 2008. Vol. 28, no. 2. P. 1–85.
100. Griffis R.B., Chavez F.L. Effects of sediment type on burrows of *Callinassa californiensis* Dana and *C. gigas* Dana // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 1988. Vol. 117. P. 239–253.
101. Griffis R.B., Suchanek T.H. A model of burrow architecture and trophic modes in thalassinidean shrimp (Decapoda: Thalassinidea) // *Marine Ecology Progress Series*. 1991. Vol. 79. P. 171–183.
102. Gurney R. Notes on some decapod Crustacea from the Red Sea. II. The larvae of *Upogebia savignyi* (Strahl) // *Proceedings of the Zoological Society of London*. 1937. Vol. 107. P. 85–101.
103. Gurney R. Larvae of Decapod Crustacea. Part V. Nephropsidea and Thalassinidea // *Discovery Reports*. 1938. Vol. 17. P. 293–344.
104. Gurney R. Larvae of decapod Crustacea. London: Ray Society. 1942. 306 p.

105. Hall-Spenser J.M., Atkinson R.J.A. *Upogebia deltaura* (Crustacea: Thalassinidea) in Clyde Sea maerl beds, Scotland // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 1999. Vol. 79, no. 5. P. 871–880.
106. Hanekom N., Erasmus T. Variations in size compositions of populations of *Upogebia africana* (Ortmann) (Decapoda, Crustacea) within the Swartkops estuary and possible influencing factors // South African Journal of Zoology. 1988. Vol. 23, no. 4. P. 259–265.
107. Hart J.F.L. Larval and adult stages of British Columbia Anomura // Canadian Journal of Research. 1937. Vol. 15, no. 10. P. 179–220.
108. Hernáez P., Palma S., Wehrtmann I.S. Egg production of the burrowing shrimp *Callichirus seilacheri* (Bott 1955) (Decapoda, Callinassidae) in northern Chile // Helgoland Marine Research. 2008. Vol. 62. P. 351–356.
109. Holthuis L.B. Marine lobsters of the world. An annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries known to date // FAO species catalogue. 1991. Vol. 125. 292 p.
110. Hong J.-S. Biology of the mud shrimp *Upogebia major* (de Haan, 1841), with particular reference to pest management for shrimp control in Manila Clam Bed in the West Coast of Korea // Ocean and Polar Research. 2013. Vol. 35, no. 4. P. 323–349.
111. Hong B.-K., Kim M.-H., Kim J.-N., Jeon K.-A. Decapod Crustaceans of Dokdo Island, Korea // Journal of the Korean Fisheries Society. 2006. Vol. 39, special issue 1. P. 252–258.
112. Hong J.-S., Lee C.-L. First finding of the mud shrimp *Upogebia yokoyai* Makarov, 1938 (Crustacea: Decapoda: Upogebiidae) in Korean waters // Ocean and Polar Research. 2014a. Vol. 36, no. 3. P. 235–246.
113. Hong J.-S., Lee C.-L. First record of the thalassinid *Upogebia issaeffi* (Balss, 1913) (Crustacea: Decapoda: Upogebiidae) in Korean waters // Ocean Science. 2014b. Vol. 49, no. 1. P. 73–82.
114. Hornig S., Sterling A., Smith S.D. Species profiles: life histories and environmental requirements of coastal fishes and invertebrates (Pacific Northwest).

Ghost shrimp and blue mud shrimp // United States Fish and Wildlife Service. Biological Report. 1989. Vol. 82. P. 1–14.

115. Itani G. Two types of symbioses between grapsid crabs and a host thalassinidean shrimp // Publications of the Seto Marine Biological Laboratory. 2002. Vol. 39, no. 2/3. P. 129–137.

116. Itani G. Distribution of intertidal upogebiid shrimp (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea) in Japan // Contributions from the Biological Laboratory, Kyoto University. 2004. Vol. 29, no. 4. P. 383–399.

117. Itoh H., Nishida S. Life history of the copepod *Hemicyclops gomsoensis* (Poecilostomatoida, Clausidiidae) associated with decapod burrows in the Tama-River estuary, central Japan // Plankton Benthos Research. 2007. Vol. 2. P. 134–146.

118. Kato M., Itani G. *Peregrinamor gastrochaenans* (Bivalvia: Mollusca), a new species symbiotic with the thalassinidean shrimp *Upogebia carinicauda* (Decapoda: Crustacea) // Species Diversity. 2000. Vol. 5, no. 4. P. 309–316.

119. Kensley B. New thalassinidean shrimp from the Pacific Ocean (Crustacea: Decapoda: Axiidae and Calocarididae) // Bulletin of Marine Science. 1996a. Vol. 59, no. 3. P. 469–489.

120. Kensley B. New species of Calocarididae from the Caribbean Sea and Gulf of Mexico (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea) // Bulletin of Marine Science. 1996b. Vol. 59, no. 1. P. 158–168.

121. Kensley B., Simmons G.M. *Axiorygma nethertoni*, a new genus and species thalassinidean shrimp from Florida (Decapoda: Axiidae) // Journal of Crustacean Biology. 1988. Vol. 8, no.4. P. 657–667.

122. Kenway M.J. Biological studies of *Callianassa australiensis* (Dana). Townsville: James Cook University of North Queensland. 1981. 135 p.

123. Kevrekidis T., Gouvis N., Koukouras A. Population dynamics, reproduction and growth of *Upogebia pusilla* (Decapoda, Thalassinidea) in the Evros Delta (north Aegean Sea) // Crustaceana. 1997. Vol. 70, no. 7. P. 799–812.

124. Kim W., Kim C.B., Kim J. Thalassinidean and anomuran fauna of Ulreung Island, Korea // Korean Journal of Zoology. 1993. Vol. 36. P. 391–401.

125. Kinoshita K. Burrow structure of the mud shrimp *Upogebia major* (Decapoda: Thalassinidea: Upogebiidae) // Journal of Crustacean Biology. 2002. Vol. 22, no. 2. P. 474–480.
126. Kinoshita K., Itani G. Interspecific differences in the burrow morphology between the sympatric mud shrimps, *Austinogebia narutensis* and *Upogebia issaeffi* (Crustacea: Thalassinidea: Upogebiidae) // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 2005. Vol. 85. P. 943–947.
127. Kinoshita K., Itani G., Unchino T. Burrow morphology and associated animals of the mud shrimp *Upogebia yokoyai* (Crustacea: Thalassinidea: Upogebiidae) // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 2010. Vol. P. 1–6.
128. Kinoshita K., Nakayama S., Furota T. Life cycle characteristics of the deep-burrowing mud shrimp *Upogebia major* (Thalassinidea: Upogebiidae) on a tidal flat along the northern coast of Tokyo Bay // Journal of Crustacean Biology. 2003a. Vol. 23, no. 2. P. 318–327.
129. Kinoshita K., Wada M., Kogure K., Furota T. Microbial activity and accumulation of organic matter in the burrows of the mud shrimp, *Upogebia major* (Crustacea: Thalassinidea) // Marine Biology. 2008. Vol. 153. P. 277–283.
130. Kleemann K. Lebensspuren von *Upogebia operculata* (Crustacea, Decapoda) in karibischen Steinkorallen (Madreporaria, Anthozoa) // Beiträge zur Paläontologie Österreichs. 1984. Vol. 11. P. 35–57.
131. Kneer D., Asmus H., Vonk J.A. Seagrass as the main food source of *Neaxius acanthus* (Thalassinidea: Strahlaxiidae), its burrow associates, and of *Corallianassa coutierei* (Thalassinidea: Callianassidae) // Estuarine, Coastal and Shelf Sciences, 2008. Vol. 79. P. 620–630.
132. Koike I., Mukai H. Oxygen and inorganic nitrogen contents and fluxes in burrows of the shrimps *Callianassa japonica* and *Upogebia major* // Marine Ecology Progress Series. 1983. Vol. 12. P. 185–190.

133. Komai T. A new species of the genus *Calaxiopsis* (Decapoda: Thalassinidea: Calocarididae) from Japan // *Journal of Crustacean Biology*. 2000. Vol. 20. P. 218–229.
134. Konishi K. Larval development of the mud shrimp *Upogebia (Upogebia) major* (De Haan) (Crustacea: Thalassinidea: Upogebiidae) under laboratory conditions, with comments on larval characters of thalassinid families // *Bulletin of National Research Institute of Aquaculture, Japan*. 1989. No. 15. P. 1–17.
135. Konishi K., Fukuda Y., Quintana R. The larval development of the mud burrowing shrimp *Callianassa* sp. under laboratory conditions (Decapoda, Thalassinidea, Callianassidae) // *Crustaceans and the Biodiversity Crisis*. Leiden: Brill. 1998. P. 781–804.
136. Konishi K., Shikatani N. Identification manual for larvae of commercially important crabs in Japan. I. Practical techniques for observation in identification of larvae // *Bulletin of the National Research Institute of Aquaculture, Japan*. 1998. Vol. 27. P. 13–26.
137. Konishi K., Shikatani N. Identification manual for larvae of commercially important crabs in Japan. III. Brachyuran crabs // *Bulletin of the National Research Institute of Aquaculture, Japan*. 2000. Vol. 30. P. 39–54.
138. Konishi K., Quintana R., Fukuda Y. A complete description of the larval stages of the ghost shrimp *Callianassa petalura* Stimpson (Crustacea: Thalassinidea: Callianassidae) under laboratory conditions // *Bulletin of National Research Institute of Aquaculture, Japan*. 1990. Vol. 17. P. 27–49.
139. 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.
140. Kornienko E.S., Golubinskaya D.D., Korn O.M., Sharina S.N. The complete description of larval stages of the lobster shrimp *Leonardsaxius amurensis* (Kobjakova, 1937) (Decapoda: Axiidea: Axiidae) identified by DNA barcode // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* (в печати).

141. Kornienko E.S., Korn O.M., Demchuk 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.
142. Kornienko E.S., Korn O.M., Demchuk 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.
143. 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.
144. 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.
145. Kubo K., Shimoda K., Tamaki A. Egg size and clutch size in three species of *Nihonotrypaea* (Decapoda: Thalassinidea: Callianassidae) from western Kyushu, Japan // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 2006. Vol. 86. P. 103–111.
146. Kurata H. Larvae of decapods Crustacea of Hokkaido. 9. Axiidae, Callianassidae and Upogebiidae (Anomura) // *Bulletin of the Hokkaido Regional Fisheries Research Laboratory*. 1965. Vol. 30. P. 1–10.
147. Kuwahara H., Mizushima T. Study on the distribution of hair crab, *Erimacrus isenbeckii*, larvae in the Sea of Okhotsk // *Scientific Reports of the Hokkaido Fisheries Experimental Station*. 1999. Vol. 55. P. 1–27.
148. Li H.Y., Lin F.-J., Chan B.K.K., Chan T.-Y. Burrow morphology and dynamics of mudshrimp in Asian soft shores // *Journal of Zoology*. 2008. Vol. 274. P. 301–311.
149. Liu J.-Y., Zhong Z.-R. Crustacea. Decapoda: Dendrobranchiata, Caridea, Astacidea, Thalassinidea, Palinuridea // *Marine species and their distributions in China's seas*. 1994. P. 545–568.

150. MacGinitie G.E. Ecological aspects of a California marine estuary // *American Midland Naturalist*. 1935. Vol. 16. P. 629–765.
151. Manning R.B. Felder D.L. Revision of the American Callianassidae (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea) // *Proceeding of the Biological Society of Washington*. 1991. Vol. 104, no. 4. P. 764–792.
152. Marin I. Redescription of the alpheid shrimp *Betaeus levifrons* Vinogradov, 1950 (Crustacea, Decapoda, Alpheidae) from Peter the Great Bay, Russian coast of the Sea of Japan // *Zootaxa*. 2010. Vol. 2613. P. 51–60.
153. Marin I. A new species of callianassid ghost shrimp of the genus *Nihonotrypaea* Manning & Tamaki, 1998 (Crustacea, Decapoda, Axiidea, Callianassidae) from southern part of the Russian coast of the Sea of Japan // *Zootaxa*. 2013. Vol. 3694, no. 5. P. 434–444.
154. Marin I. Complete morphological re-description of mud-dwelling axiid *Leonardsaxius amurensis* (Kobjakova, 1937) with remarks on Axiidae (Crustacea: Decapoda: Axiidea) from the Russian coast of the Sea of Japan // *Zootaxa*. 2015. Vol. 3937, no. 3. P. 549–563.
155. Martin J.W., Davis G.E. An Updated Classification of the Recent Crustacea // *Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series*. 2001. Vol. 39. P. 1–124.
156. McCrow L.T. The ghost shrimp, *Callianassa californiensis* Dana, 1854, in Yaquina Bay, Oregon. M.S. thesis. Oregon, Corvallis: Oregon State University. 1972. P. 1–56.
157. Melo S.G., Brossi-Garcia A.L. Postembryonic development of *Upogebia paraffinis* Williams, 1993 (Decapoda, Thalassinidea), reared under laboratory conditions // *Nauplius*. 2000. Vol. 8, no. 1. P. 149–168.
158. Miyabe S., Konishi K., Fukuda Y., Tamaki A. The complex larval development of the ghost shrimp, *Callianassa japonica* Ortmann, 1891 (Decapoda: Thalassinidea: Callianassidae), reared in the laboratory // *Crustacean Research*. 1998. Vol. 27. P. 101–121.

159. Miyake S. Japanese crustacean decapods and stomatopods in color. 1. Macrura, Anomura and Stomatopoda. Osaka: Hoikusha. 1982. 261 p.
160. Miyazaki I. Habits and larval forms of some decapods crustaceans used for fish bait // Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries. 1936. Vol. 5, no. 5. P. 317–325.
161. Mukai H., Koike I. Behavior and respiration of the burrowing shrimps *Upogebia major* (De Haan) and *Callianassa japonica* (De Haan) // Journal of Crustacean Biology. 1984. Vol. 4, no. 2. P. 191–200.
162. Nates S.F., Felder D.L. Growth and maturation of the ghost shrimp *Lepidophthalmus sinuensis* Lemaitre and Rodrigues, 1991 (Crustacea, Decapoda, Callianassidae), a burrowing pest in penaeid shrimp culture ponds // Fishery Bulletin. 1999. Vol. 97. P. 526–541.
163. Nates S.F., Felder D.L., Lemaitre R. Comparative larval development in two species of the burrowing ghost shrimp genus *Lepidophthalmus* (Decapoda: Callianassidae) // Journal of Crustacean Biology. 1997. Vol. 17, no. 3. P. 497–519.
164. Ng P.K.L., Kang N. The mud lobster *Thalassina* // Nature Malaysiana. 1988. Vol. 13. P. 28–31.
165. Ngoc-Ho N. The larval development of *Upogebia darwini* (Crustacea, Thalassinidea) reared in the laboratory, with a redescription of the adult // Journal of Zoology. 1977. Vol. 181. P. 439–464.
166. Ngoc-Ho N. A taxonomic study of six species of *Upogebia* Leach (Crustacea, Decapoda, Thalassinidea) in the collections of the British Museum (Natural History), London // Bulletin of the British Museum, Natural History (Zoology). 1979. Vol. 35, no.2. P. 127–200.
167. Ngoc-Ho N. A taxonomic study of the larvae of four thalassinid species (Decapoda, Thalassinidea) from the Gulf of Mexico // Bulletin of the British Museum, Natural History (Zoology). 1981. Vol. 40, no. 5. P. 237–273.
168. Ngoc-Ho N., Chan T-Y. *Upogebia edulis*, new species, a mud-shrimp (Crustacea: Thalassinidea: Upogebiidae) from Taiwan and Vietnam, with a note on

- polymorphism in the male first pereopod // *Raffles Bulletin of Zoology*. 1992. Vol. 40, no. 1. P. 33–43.
169. Nickell L.A., Atkinson R.J.A. Functional morphology of burrows and trophic modes of three thalassinidean shrimp species, and a new approach to the classification of thalassinidean burrow morphology // *Marine Ecology Progress Series*. 1995. Vol. 128. P. 181–197.
170. Ohshima K. Burrows of Japanese Thalassinidea // *Chikyu Kagaku*. 1967. Vol. 21, no. 1. P. 11–18.
171. de Oliveira D.B., Martinelli J.M., Abrunhosa F.A. Description of early larval stages of *Upogebia vasquezi* (Gebiidea: Upogebiidae) reared in laboratory // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 2012. Vol. 92, no. 2. P. 335–342.
172. Ortmann A.E. Die Decapoden-Krebse des Strassburger Museums, mit besonderer Berücksichtigung der von Herrn Dr. Döderlein bei Japan und bei den Liu-Kiu-Inseln gesammelten und zur Zeit im Strassburger Museum aufbewahrten Formen. III. Theil. Die Abtheilungen der Reptantia Boas: Homaridea, Loricata und Thalassinidea // *Zoologischen Jahrbüchen. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Thiere*. 1891. Vol. 6. P. 1–58.
173. Paula J., Nogueira-Mendes R., Paci S., McLaughlin P., Gherardi F., Emmerson W. Combined effects of temperature and salinity on the larval development of the estuarine mud prawn *Upogebia africana* (Crustacea, Thalassinidea) // *Advances in Decapod Crustacean Research. Proceedings of the 7th Colloquium Crustacea Decapoda Mediterranea*. 2001. P. 141–148.
174. Pemberton S.G. Risk M.J., Buckley E. Supershrimp: deep bioturbation in the Strait of Canso, Nova Scotia // *Science, New York*. 1976. Vol. 192. P. 790–791.
175. Pohle G., Santana W. Gebiidea and Axiidea (= Thalassinidea) // *Atlas of Crustacean Larvae*. Baltimore: John Hopkins University Press. 2014. P. 263–271.
176. Pohle G., Santana W., Jansen G., Greenlaw M. Plankton-caught zoeal stages and megalopa of the lobster shrimp *Axius serratus* (Decapoda: Axiidae) from the Bay of

- Fundy, Canada, with a summary of axiidean and gebiidean literature on larval descriptions // *Journal of Crustacean Biology*. 2011. Vol. 31, no. 1. P. 82–99.
177. Poore G.C.B. A phylogeny of the families of Thalassinidea (Crustacea: Decapoda) with keys to the families and genera // *Memoirs of the Museum of Victoria*. 1994. Vol. 54. P. 79–120.
178. Robles R., Tudge C.C., Dworschak P.C., Poore G.C.B., Felder D.L. Molecular phylogeny of the Thalassinidea based on nuclear and mitochondrial genes // *Decapod crustacean phylogenetics. Crustacean Issues*. London; New York: CRC Press. 2009. No. 18. P. 309–326.
179. Rodrigues S.A. Desenvolvimento pós-embrionário de *Callichirus mirim* (Rodrigues, 1971) obtido em condições artificiais (Crustacea, Decapoda, Thalassinidea) // *Boletim de Zoologia, Universidade de São Paulo*. 1984. Vol. 8. P. 239–256.
180. Rodrigues S.A. First stage larva of *Axiopsis serratifrons* (A. Milne Edwards, 1873) reared in the laboratory (Decapoda: Thalassinidea: Axiidae) // *Journal of Crustacean Biology*. 1994. Vol. 14, no. 2. P. 314–318.
181. Rotherham D. Fisheries biology, ecology and recreational harvesting of ghost shrimp (*Trypaea australiensis*) in south-eastern Australia // PhD thesis. School of Earth and Environmental Sciences, University of Wollongong. 2004. 293 p.
182. de Saint Laurent M. Sur la systématique et la phylogénie des Thalassinidea: définition des familles des Callianassidae et des Upogebiidae et diagnose de cinq genres nouveaux (Crustacea Decapoda) // *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences*. 1973. Vol. 277. P. 513–516.
183. de Saint Laurent M. Vers une nouvelle classification des Crustacés Decapodés Reptantia // *Bulletin de l'Office National des Pêches République Tunisienne, Ministère de l'Agriculture*. 1979. Vol. 3. P. 15–31.
184. Sakai K. On Thalassinidea // *Nature Study*. 1968a. Vol. 14(9), nos. 2–3. P. 114–115.
185. Sakai K. Three species of the genus *Upogebia* (Decapoda, Crustacea) in Japan // *Journal of Seika Women's Junior College*. 1968b. Vol. 1. P. 45–50.

186. Sakai K. Revision of Japanese callianassids based on the variations of larger cheliped in *Callianassa petalura* Stimpson and *C. japonica* Ortmann (Decapoda: Anomura) // Publications of the Seto Marine Biological Laboratory. 1969. Vol. 17, no. 4. P. 209–252.
187. Sakai K. Revision of Upogebiidae (Decapoda, Thalassinidea) in the indo-west Pacific region // Researches on Crustacea. 1982. Vol. 1, special number. 109 p.
188. Sakai K. Synopsis of the family Callianassidae, with keys to subfamilies, genera and species, and the description of new taxa (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea) // Zoologische Verhandelingen, Leiden. 1999. 326 p.
189. Sakai K. Callianassoidea of the world (Decapoda, Thalassinidea) // Crustaceana Monographs. Leiden: Brill. 2005. Vol. 4. 286 p.
190. Sakai K. Upogebiidae of the world (Decapoda, Thalassinidea) // Crustaceana Monographs. Leiden: Brill. 2006. Vol. 6. 186 p.
191. Sakai K. Axioidea of the World and a Reconsideration of the Callianassoidea (Decapoda, Thalassinidea, Callianassida) // Crustaceana Monographs. Leiden: Brill. 2011. Vol. 13. 520 p.
192. Sakai K., Mukai H. Two species of *Upogebia* from Tokushima, Japan, with a description of a new species, *Upogebia trispinosa* (Crustacea: Decapoda: Thalassinidae) // Zoologische Mededelingen, Leiden. 1991. Vol. 65. P. 317–325.
193. Sakai K., de Saint Laurent M. A check list of Axiidae (Decapoda, Crustacea, Thalassinidea, Anomura), with remarks and in addition descriptions of one new subfamily, eleven new genera and two new species // Naturalists, Tokushima Biological Laboratory, Shikoku Women's University. 1989. Vol. 3. P. 1–104.
194. Sandifer P.A. Mud shrimp (*Callianassa*) larvae (Crustacea, Decapoda, Callianassidae) from Virginia plankton // Chesapeake Science. 1973. Vol. 14, no. 3. P. 149–159.
195. Sankolli K.N., Shenoy S. Larval development of mud shrimp *Callianassa kewalramanii* Sankolli, in the laboratory (Crustacea, Decapoda) // Bulletin of the Department of Marine Science University of Cochin. 1975. Vol. 7, no. 4. P. 705–720.

196. Santagata S. A waterborne behavioral cue for the actinotroch larva of *Phoronis pallida* (Phoronida) produced by *Upogebia pugettensis* (Decapoda: Thalassinidea) // The Biological Bulletin. 2004. Vol. 207. P. 103–115.
197. dos Santos A. Larvas de crustáceos decápodes ao largo da costa portuguesa. PhD thesis. Universidade de Lisboa. Lisboa, Portugal. 1999. 278 p.
198. dos Santos A., Paula J. Redescription of the larval stages of *Upogebia pusilla* (Petagna, 1792) (Thalassinidea, Upogebiidae) from laboratory-reared material // Invertebrate Reproduction and Development. 2003. Vol. 43, no. 1. P. 83–90.
199. Scott P.J.B., Reiswig H.M., Marcotte B.M. Ecology, functional morphology, behaviour, and feeding in Coral- and Sponge-boring species of *Upogebia* (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea) // Canadian Journal of Zoology. 1988. Vol. 66. P. 483–514.
200. Shenoy S. Studies on larval development in Anomura (Crustacea, Decapoda) // Proceedings of the Symposium on Crustacea. Part II. 1967. P. 777–804.
201. Shimoda K., Aramaki Y., Nasuda J., Yokoyama H., Ishihi Y., Tamaki A. Food sources for three species of *Nihonotrypaea* (Decapoda: Thalassinidea: Callianassidae) from western Kyushu, Japan, as determined by carbon and nitrogen stable isotope analysis // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 2007. Vol. 342. P. 292–312.
202. Shimoda K. Tamaki A. Burrow morphology of the ghost shrimp *Nihonotrypaea petalura* (Decapoda: Thalassinidea: Callianassidae) from western Kyushu, Japan // Marine Biology. 2004. Vol. 144. P. 723–734.
203. Shimoda K., Wardiatno Y., Kubo K., Tamaki A. Interspecific behaviors and major cheliped sexual dimorphism in three congeneric callianassid shrimp // Marine Biology. 2005. Vol. 146. P. 543–557.
204. Shy J.-Y., Chan T.-Y. Complete larval development of the edible mud shrimp *Upogebia edulis* Ngoc-Ho & Chan, 1992 (Decapoda, Thalassinidea, Upogebiidae) reared in the laboratory // Crustaceana. 1996. Vol. 69. P. 175–186.
205. Siddiqui F.A., Tirmizi N.M. Laboratory rearing of *Upogebia quddusiae* Tirmizi & Ghani, 1978 (Decapoda, Thalassinidea) from ovigerous female to postlarva // Crustaceana. 1995. Vol. 68. P. 445–460.

206. Stapleton K.L., Long M., Bird F.L. Comparative feeding ecology of two spatially coexisting species of ghost shrimp: *Biffarius arenosus* and *Trypaea australiensis* (Decapoda: Callinassidae) // *Ophelia*. 2002. Vol. 55, no. 3. P. 141–150.
207. Staton J.L., Felder D.L. Genetic variation in populations of the ghost shrimp genus *Callichirus* (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea) in the western Atlantic and Gulf of Mexico // *Bulletin of Marine Science*. 1995. Vol. 56, no. 2. P. 523–536.
208. Strasser K.M., Felder D.L. Settlement cues in successive developmental stages of the ghost shrimp *Callichirus major* and *C. islagrande* (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea) // *Marine Biology*. 1998. Vol. 132, no.4. P. 599–610.
209. Strasser K.M., Felder D.L. Larval development in two populations of the ghost shrimp *Callichirus major* (Decapoda: Thalassinidea) under laboratory conditions // *Journal of Crustacean Biology*. 1999a. Vol. 19, no. 4. P. 844–878.
210. Strasser K.M., Felder D.L. Settlement in an Atlantic coast population of the ghost shrimp *Callichirus major* (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea) // *Marine Ecology Progress Series*. 1999b. Vol. 183. P. 217–225.
211. Strasser K.M., Felder D.L. Sand as a stimulus for settlement in the ghost shrimp *Callichirus major* (Say) and *C. islagrande* (Schmitt) (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea) // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 1999b. Vol. 239. P. 211–222.
212. Strasser K.M., Felder D.L. Larval development of the ghost shrimp *Callichirus islagrande* (Decapoda: Thalassinidea: Callinassidae) under laboratory conditions // *Journal of Crustacean Biology*. 2000. Vol. 20, no. 1. P. 100–117.
213. Swinbanks D.D., Murray J.W. Biosedimentological zonation of Boundary Bay tidal flats, Fraser River Delta, British Columbia // *Sedimentology*. 1981. Vol. 28. P. 201–237.
214. Tamaki A., Ikebe K., Muramatsu K., Ingole B. Utilization of adult burrows by juveniles of the ghost shrimp, *Callinassa japonica* Ortmann: evidence from resin casts of burrows // *Researches on Crustacea*. 1992. Vol. 21. P. 113–120.
215. Tamaki A., Ingole B., Ikebe K., Muramatsu K., Taka M., Tanaka M. Life history of the ghost shrimp, *Callinassa japonica* Ortmann (Decapoda: Thalassinidea), on an

- intertidal sandflat in western Kyushu, Japan // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 1997. Vol. 210. P. 223–250.
216. Tamaki A., Itoh J.-I., Kubo K. Distributions of three species of *Nihonotrypaea* (Decapoda: Thalassinidea: Callianassidae) in intertidal habitats along an estuary to open-sea gradient in western Kyushu, Japan // *Crustacean Research*. 1999. Vol. 28. P. 37–51.
217. Tamaki A., Miyabe S. Larval abundance patterns for three species of *Nihonotrypaea* (Decapoda: Thalassinidea: Callianassidae) along an estuary-to-open-sea gradient in western Kyushu, Japan // *Journal of Crustacean Biology*. 2000. Vol. 20, special number 2. P. 182–191.
218. Tamaki A., Tanoue H., Itoh J., Fukuda Y. Brooding and larval developmental periods of the callianassid ghost shrimp, *Callianassa japonica* (Decapoda: Thalassinidea) // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 1996. Vol. 76. P. 675–689.
219. Tamaki A., Ueno H. Burrow morphology of two callianassid shrimps, *Callianassa japonica* Ortmann, 1891 and *Callianassa* sp. (= *C. japonica* de Man, 1928) (Decapoda: Thalassinidea) // *Crustacean Research*. 1998. Vol. 27. P. 28–39.
220. Thessalou-Legaki M. Advanced larval development of *Callianassa tyrrhena* (Decapoda: Thalassinidea) and the effect of environmental factors // *Journal of Crustacean Biology*. 1990. Vol. 10, no. 4. P. 659–666.
221. Thessalou-Legaki M., Peppas A., Zacharaki M. Facultative lecithotrophy during larval development of the burrowing shrimp *Callianassa tyrrhena* (Decapoda: Callianassidae) // *Marine Biology*. 1999. Vol. 133. P. 635–642.
222. Tsang L.M., Lin F.-J., Chu K.H., Chan T.-Y. Phylogeny of Thalassinidea (Crustacea, Decapoda) inferred from three rDNA sequences: implication for morphological evolution and superfamily classification // *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary*. 2008. Vol. 46, no. 3. P. 216–223.
223. Türkay M., Sakai K. Decapod crustaceans from a volcanic hot spring in the Marianas // *Senckenbergiana maritima*. 1995. Vol. 26. P. 25–35.

224. Wardiatno Y. Sex ratio in the population of the ghost shrimp, *Nihonotrypaea japonica* (Ortmann, 1891) (Decapoda: Thalassinidea: Callianassidae), collected from Shirakawa River, central part of Ariake Sound, Western Kyushu, Japan // Jurnal Ilmu-Ilmu Perairan Dan Perikanan Indonesia. 2004. Vol. 11, no. 1. P. 39-43.
225. Webb A.P., Eyre B.D. Effect of natural populations of burrowing thalassinidean shrimp on sediment irrigation, benthic metabolism, nutrient fluxes and denitrification // Marine Ecology Progress Series. 2004. Vol. 268. P. 205–220.
226. Webb G.E. The development of the species of *Upogebia* from Plymouth Sound // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 1919. Vol. 12. P. 81–135.
227. Williams A.B. Mud shrimps, *Upogebia*, from the eastern Pacific (Thalassinidea: Upogebiidae) // San Diego Society of Natural History. 1986. Vol. 14. P. 1–60.
228. Williams A.B. *Upogebia synagelas*, new species, a commensal mud shrimp from sponges in the western central Atlantic (Decapoda: Upogebiidae) // Proceedings of the Biological Society of Washington. 1987. Vol. 100, no. 3. P. 590–595.
229. Williams A.B., Scott P.J.B. *Upogebia corallifora*, a new species of coral-boring shrimp from the West Indies (Decapoda: Upogebiidae) // Proceedings of the Biological Society of Washington. 1989. Vol. 102. P. 405–410.
230. World Register of Marine Species (WoRMS). WoRMS taxon tree. URL: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=browser> (дата обращения 21.07.2016).
231. Yamasaki M., Nanri T., Taguchi S., Takada Y., Saigusa M. Latitudinal and local variations of the life history characteristics of the thalassinidean decapod, *Upogebia yokoyai*: a hypothesis based on trophic conditions // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2010. Vol. 87. P. 346–356.
232. Yokoya Y. Report of the Biological Survey of Mutsu Bay. 16. Macrura of Mutsu Bay // Science Reports of the Tohoku University. 1930. Vol. 50. P. 525–548.
233. Yokoyama H., Tamaki A., Koyama K., Ishihi Y., Shimoda K., Harada K. Isotopic evidence for phytoplankton as a major food source for macrobenthos on an

intertidal sandflat in Ariake Sound, Japan // Marine Ecology Progress Series. 2005. Vol. 304. P. 101–116.

234. Ziebis W., Huettel M., Forster S. Impact of biogenic sediment topography on oxygen fluxes in permeable seabeds // Marine Ecology Progress Series. 1996a. Vol. 140. P. 227–237.

235. Ziebis W., Forster S., Huettel M., Jørgensen B.B. Complex burrows of the mud shrimp *Callinassa truncata* and their geochemical impact in the sea bed // Nature. 1996b. Vol. 382, no. 6592. P. 619–622.