

Михайлова  
Оксана Геннадьевна

**БИОЛОГИЯ СЕВЕРНОЙ КРЕВЕТКИ *PANDALUS EOUS* МАКАРОВ, 1935,  
ОБИТАЮЩЕЙ У БЕРЕГОВ ЗАПАДНОЙ КАМЧАТКИ**

03.02.10 — гидробиология

**АВТОРЕФЕРАТ**  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Работа выполнена в Лаборатории промысловых беспозвоночных и водорослей  
Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Камчатский  
научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии»

**Научный руководитель** Дулепова Елена Петровна  
доктор биологических наук, старший научный  
сотрудник

**Официальные оппоненты:** Буяновский Алексей Ильич  
доктор биологических наук, главный научный  
сотрудник Лаборатории прибрежных экосистем,  
Федеральное государственное бюджетное научное  
учреждение «Всероссийский научно-  
исследовательский институт рыбного хозяйства и  
океанографии»

**Корн Ольга Михайловна**  
кандидат биологических наук, старший научный  
сотрудник, старший научный сотрудник  
Лаборатории эмбриологии, Федеральное  
государственное бюджетное учреждение науки  
«Национальный научный центр морской  
биологии» Дальневосточного отделения РАН

**Ведущая организация** Федеральное государственное образовательное  
учреждение «Калининградский государственный  
технический университет»

Защита диссертации состоится «15» июня 2017 г. в 12-30 часов на заседании  
диссертационного совета Д 005.008.02 при Федеральном государственном  
бюджетном учреждении науки «Национальный научный центр морской биологии»  
Дальневосточного отделения РАН по адресу: 690041, г. Владивосток, ул.  
Пальчевского, 17, факс (4232)2310900.

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

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Федерального  
государственного бюджетного учреждения науки «Национальный научный центр  
морской биологии» Дальневосточного отделения РАН:  
<http://www.wimb.dvo.ru/misc/dissertations/index.php/sovets-d-005-008-02/34-mikhajlova-oksana-gennadevna>

Автореферат разослан « » апреля 2017 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета, к.б.н.



Костина Елена Евгеньевна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность исследования.** Северная креветка *Pandalus eous* Makarov, 1935 имеет большое значение для рыбохозяйственной науки, т.к. является объектом активного промысла. В настоящее время данный вид используют в различных направлениях производства. К основному можно отнести производство деликатесной пищевой продукции (Ярочкин и др., 2014). Северная креветка широко распространена в Северной Пацифике (Соколов, 2002; Komai, 1999). К основным районам промысла в исключительной экономической зоне Российской Федерации можно отнести Японское и Охотское моря. В последние годы отмечается увеличение объемов вылова северной креветки и в Беринговом море. В 2016 г. вылов северной креветки в дальневосточных морях составил 11,5 тыс. т. В настоящее время в Охотском море есть два района с высокими показателями состояния запаса креветки — Северо-Охотоморский и район у побережья Западной Камчатки.

Несмотря на то, что промысел северной креветки у западного побережья Камчатки имеет уже более чем пятнадцатилетнюю историю (Лысенко, 2000; Соколов, 1999), к началу настоящих исследований существовало лишь несколько публикаций, посвященных биологии этого вида в данном районе (Макаров, 1966; Kurata, 1979; Лысенко, 2000; Соколов, 2000). Северная креветка относится к востребованным и перспективным объектам промысла, поэтому её подробное и всестороннее исследование весьма актуально. Важное прикладное значение имеет понимание распределения, миграций и формирования промысловых концентраций креветки, выявление особенностей биологии и жизненного цикла. Особую роль играет знание размерно-возрастных показателей северной креветки — одного из входных параметров моделей расчета запаса и его прогноза, и соответственно — определения объема общего допустимого улова.

**Степень разработанности выбранной темы.** На настоящий момент биология северной креветки *P. eous*, обитающей в Северной Пацифике, достаточно полно представлена в работах многих авторов (Андронов, 2001, 2003; Бандурин, Карпинский, 2015; Букин, 2003; Волобуев, 2001; Иванов, 1969, 1972; Иванов, Соколов, 1997; Кобликов, Корнейчук, 2015; Лысенко, 2000; Макаров Р.Р., 1966; Михайлов и др., 2003; Табунков, 1982; Berkley, 1930; Butler, 1964; Ito, 1976; Komai, 1999; Kurata, 1979). Тем не менее, к началу настоящих исследований остался практически неохваченным исследованиями район западно-камчатских вод, где согласно литературным источникам были обнаружены скопления еще в 1970 г. (Kurata, 1979), и где в настоящий момент ведется активный промысел данного объекта.

**Целью данной работы является** выявление особенностей биологии, распределения и жизненного цикла северной креветки, обитающей у берегов Западной Камчатки.

### **Задачи исследования:**

1. Изучить пространственную структуру популяции северной креветки, оконтурить скопления и оценить закономерности их образования, проследить сезонные миграции.
2. На основании оригинальных данных описать годовой биологический цикл самок, проследить динамику развития гонад и яиц у самок северной креветки.
3. Оценить динамику линочных процессов в годовом аспекте, определить сроки линьки у разных функциональных групп.
4. Определить абсолютную и относительную индивидуальные плодовитости и проследить изменения в процессе эмбриогенеза.
5. Провести анализ размерной структуры уловов, осуществить морфологический анализ для изучения изменений в процессе развития.
6. Определить продолжительность жизни северной креветки.
7. Описать жизненный цикл северной креветки.

**Научная новизна.** Впервые обработан материал по северной креветке, обитающей у побережья Западной Камчатки, собранный лабораторией промысловых беспозвоночных КамчатНИРО с 1993 по 2014 гг., включительно. На основе многолетних наблюдений обобщены данные по распределению и миграциям креветки, уточнены границы скоплений. Подробно описана размерно-возрастная структура уловов, приведены новые данные по продолжительности жизни креветки. Впервые описаны динамика ее линьки в течение года, определена плодовитость, описаны биологический и жизненный циклы северной креветки.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Результаты работы позволили оценить современное состояние популяции северной креветки и дополнили сведения о биологии вида в целом. Знания о распределении и миграциях дают возможность более рационально планировать промысел северной креветки у побережья Западной Камчатки. Определение возраста позволило усовершенствовать методику расчета запаса северной креветки с использованием математического моделирования. В настоящее время результаты работы используются непосредственно при подготовке прогнозов ОДУ и организации практических и теоретических исследований.

**Методология и методы диссертационного исследования.** Сбор и обработка материала осуществлялась по стандартным и общепризнанным методикам, которые применяются при изучении ракообразных (Иванов, 2004; Низяев и др., 2006). Для определения возраста был применен метод, разработанный в КамчатНИРО в 2001 г. (метод Shepherd's Length Composition Analysis) (Максименко, Лысенко, 2002; Гайдаев и др., 2004). Карты распределения построены с помощью геоинформационной системы «КартМастер», в основе которой лежит метод сплайн-аппроксимации, позволяющий построить карты распределения, оконтурить скопления, оценить плотность исследуемой группировки и проследить миграции.

### **Основные положения, выносимы на защиту.**

1. Наиболее плотные концентрации северной креветки расположены у берегов юго-западной Камчатки, что определяется физико-географическими характеристиками этого района. Миграции, совершаемые креветкой в течение годового цикла, определяются функциональными перестройками, связанными со сроками размножения, нереста и линьки;

2. Северная креветка, обитающая у Западной Камчатки имеет продолжительность жизни 8 лет и более. Личинка *P. eoys* находится в планктоне около 3,5–4 месяцев, в дальнейшем она превращается в ювенильную особь с продолжительностью существования не менее 2 лет. К возрасту 3+ особь начинает функционировать как половозрелый самец, который способен участвовать в размножении. После редукции мужских половых признаков креветка, проходя интеркалярный этап (период смены пола), в возрасте 5–6 лет становится самкой.

**Степень достоверности результатов.** Достоверность результатов обеспечена применением общепризнанных методик по изучению ракообразных во время сбора и обработки материала. Сбор материала осуществлялся донным тралом, сконструированным для отлова бентосных организмов. Полученная в процессе информация дополнена сведениями из 160 литературных источников.

**Личный вклад автора** заключается в разработке программ научных исследований, обработке биологических и промысловых данных, анализе, обобщении, сопоставлении с имеющимися литературными данными и графической обработке полученных результатов. Автор принимала личное участие в сборе материала во время мониторинга добычи северной креветки на промысловых судах в 2005 и 2006 гг.

**Апробация работы.** Результаты исследований докладывались на отчетных сессиях КамчатНИРО (2006–2014 гг.), отчетной сессии НТО ТИНРО (2013 г.), на ежегодной международной встрече Северо-Тихоокеанской Морской Научной Организации (PICES) (2012, 2014 гг.), на межлабораторном Гидробиологическом, Ихтиологическом и Экологическом семинаре ННЦМБ ДВО РАН (2017 г.).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 15 работ. Из них 7 статей в журналах, рекомендуемых ВАК, материалы в сборниках 8 конференций, из них 2 — в международных.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация состоит из введения, систематического положения и краткого описания вида, 8 глав, заключения, выводов, списка цитируемой литературы. Работа изложена на 138 страницах, проиллюстрирована 55 рисунками и 10 таблицами. Список литературы включает 160 наименований, из них 36 — на иностранных языках.

**Благодарности.** Автор выражает искреннюю благодарность научному руководителю, заведующей Лабораторией мониторинга кормовой базы и питания рыб ТИНРО-Центра д.б.н. Е.П. Дулеповой за всестороннюю поддержку и ценные замечания в процессе работы, старшему научному сотруднику СахНИРО к.б.н. С.Д. Букину за неоценимую помощь в обработке и анализе материалов, за ценные

советы в течение всего периода работ. За помощь в статистической обработке материалов по возрастному составу креветки автор искренне благодарит сотрудника КамчатНИРО В.Э. Гайдаева. Автор выражает благодарность доценту кафедры ихтиопатологии и гидробиологии ФГОУ ВО "КГТУ" к.б.н. С.А. Судник за помощь в понимании ряда аспектов работы. Отдельно хочется отметить ценные замечания при рецензировании работы зав. Лабораторией промысловых беспозвоночных и водорослей КамчатНИРО к.б.н. П.Ю. Иванова, зав. Лабораторией гидробиологии КамчатНИРО к.б.н. Е.В. Лепской и главного научного сотрудника Лаборатории морских промысловых рыб КамчатНИРО д.б.н. Ю.П. Дьякова. Автор искренне благодарен сотрудникам Лабораторий промысловых беспозвоночных КамчатНИРО и ТИПРО-Центра за качественно собранный материал.

## ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Систематическое положение и краткое описание вида *Pandalus eous*

Рассмотрено современное систематическое положение северной креветки, предоставлено краткое описание вида. Рассматривается история присвоения статуса вида для северной креветки, обитающей в тихоокеанских водах. Описаны распространение, условия распределения и питания креветки, обитающей у берегов Западной Камчатки.

### Глава 1. Материал и методика

В основу настоящего исследования положена информация, полученная у берегов Западной Камчатки на научно-исследовательских и промысловых судах в 1993, 1998–2002 и 2004–2014 гг. (рис. 1). Исследованиями охвачен район общей площадью более 150 тыс. км<sup>2</sup> в пределах координат 50°57'–58°02' с. ш. и 149°15'–156°46' в. д., на глубинах 14–945 м. Проанализировано более 98000 экземпляров северной креветки из более чем 2500 тралений.

Сбор и обработку материала проводили по стандартной методике (Иванов, 2004; Низяев и др., 2006). Проводили полный биологический анализ, определяли: пол, промысловый размер тела и длину карапакса, личное и нерестовое

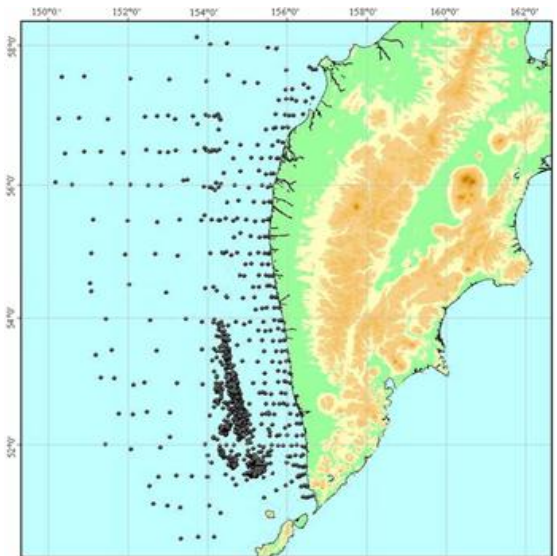


Рисунок 1. Схема расположения района сбора материала вдоль побережья Западной Камчатки (1993 г., 1999–2002 гг., 2004–2014 гг.)

состояние, индивидуальную массу или вес группы особей одного размерного класса, наполнение желудка, наличие или отсутствие стернальных шипов.

Креветки-пандалиды являются протандрическими гермафродитами, т.е. меняют пол в процессе развития. В соответствии с этой особенностью, выделяют следующие функциональные группы: ювенильные особи, самцы, переходные особи, самки. В данной работе переходные особи разделены на две группы — интерсексы и функциональные самки. У функциональных самок и самок без яиц выделяли стадии зрелости гонад. Самки с яйцами дифференцируются по следующим категориям: 1 — с недавно отложенными яйцами; 2 — с умеренно развитыми яйцами; 3 — с яйцами перед выклевом личинок; 4 — с яйцами на стадии выклева личинок. Помимо биологических показателей, на каждой станции фиксировали информацию о продолжительности и скорости траления. Морфометрический анализ проводили по методике, изложенной в «Пособии по изучению промысловых ракообразных...» (Низяев и др., 2006).

Сбор материала на плодовитость проводили в разные сезоны 2013–2014 гг. на глубинах 200–400 м. Первый сезон сбора относился к летнему периоду, когда у северной креветки происходит откладка яиц на плеоподы. Во второй сезон сбор осуществлялся в ранний весенний период, когда на плеоподах наблюдается первое появление яиц на 2 стадии развития. Третий сбор осуществлялся в апреле–мае, перед выпуском личинок, когда яйца находятся на 3 стадии развития.

Выделение возрастных групп беспозвоночных по их размерной структуре осуществляли методом Шеперда (SLCA — Shepherd's Length Composition Analysis) (Shepherd, 1987). Он предполагает, что данные о размерном составе содержат в себе информацию о средней длине по возрастным группам, т.е. существует возможность реконструировать зависимость размера от возраста (Максименко, Лысенко, 2002). В качестве такой зависимости использовалось уравнение роста, предложенное Берталанффи (Bertalanffy, 1957). Поскольку истинные значения параметров уравнения роста неизвестны, для их генерации в пределах определенных заранее заданных диапазонов применяется метод Монте-Карло (Metropolis, Ulam, 1949). По нашим расчетам получены следующие средние коэффициенты уравнения роста Берталанффи:  $L_{\infty} = 171$ ;  $t_0 = 1,9$ ;  $K = 0,2$ .

Анализ промысла проводили с учетом данных судовых суточных донесений из отраслевой системы мониторинга Росрыболовства (ОСМ) (Vasilets, 2015). Оценка плотности распределения получена с использованием программы ГИС «КартМастер v. 4.1», методом сплайн-аппроксимации (Stolyarenko, 1986, 1987; Столяренко, Иванов, 1988). Для определения плотности распределения использовали информацию, полученную при тралениях в светлое время суток. Анализ и обработку данных проводили в программах «Microsoft Excel v. 7.0» и «Statistica v. 8.0».

## Глава 2. Физико-географическая характеристика района исследований

Важнейшей особенностью, определяющей географическое распространение организмов, является их способность к расселению и преодолению физико-географических или иных преград (Кафанов, Кудряшов, 2000). Несмотря на большой ареал северной креветки, её распространение ограничено отдельными районами с определенными физико-географическими характеристиками, о чем говорит локальное распределение *Pandalus eous* в Охотском море. В данной главе приведены сведения о географическом положении, рельефе дна, течениях, климатических особенностях, температуре, солености и биопродуктивности Охотского моря и в частности района, где проводили исследования — у Западной Камчатки.

## Глава 3. Распределение северной креветки у берегов Западной Камчатки

Согласно литературным данным, *P. eous* распространена довольно широко. Этот вид встречается в Чукотском, Беринговом, Охотском и Японском морях (Иванов, 1969, 1974; Лысенко, 2000; Андронов 2001; Букин, 2003; Михайлов и др., 2003; Кобликов, Корнейчук, 2008; Михайлова, 2015б).

Промысловые скопления северной креветки сосредоточены у юго-западного побережья Камчатки и ограничены следующими координатами:  $51^{\circ}00'–54^{\circ}00'$  с. ш. и  $154^{\circ}30'–155^{\circ}30'$  в. д. Согласно данным учетных траловых съемок, креветка встречается и севернее, вдоль всего западного побережья Камчатки вплоть до зал. Шелихова, но уловы её здесь не превышают  $2000 \text{ кг/км}^2$ . По всей видимости, отсутствие заметных концентраций креветки на северных участках связано с отсутствием подходящего грунта. Большинство авторов указывают на предпочтение северной креветкой илистых грунтов (Беренбойм, 1992; Галимзянов, 1993), тогда как для более северных районов характерны пески и только узкая полоса алевритов (Шунтов, 2001). Наши исследования показали, что северная креветка, обитающая вдоль западного побережья Камчатки, также предпочитает алевритовые и алевритово-глинистые диатомовые илы. Наибольшие площади, занимаемые илистыми грунтами, сконцентрированы у юго-западного побережья Камчатки, где и отмечаются высокие показатели плотности креветки.

Локальные особенности термического режима также могут ограничивать распространение *P. eous* вдоль побережья Камчатки на север (Иванов, 1967б). Так, известно, что в средней части западнокамчатского шельфа в течение почти всего года выделяются два сравнительно холодных ядра: первое — в районе  $56^{\circ}00'–56^{\circ}30'$  с. ш., второе — на участке  $54^{\circ}$  с. ш. (Винокурова, 1964).

В Северной Пацифике северная креветка найдена в широком температурном диапазоне от  $-1,4$  до  $11,1^{\circ}\text{C}$  (Иванов, 1972). Однако наиболее плотные ее скопления в Охотском море образуются при температуре воды в придонных слоях моря  $0–2^{\circ}\text{C}$  (Виноградов, 1947; Иванов и др., 2013). Вместе с тем известно, что длительное воздействие отрицательных температур может вызывать массовую гибель креветок или яиц, в результате чего наблюдается прекращение процесса размножения



(Иванов, 1972). Таким образом, наличие зон с отрицательными температурами может оказывать значительное влияние на структуру ареала северной креветки у берегов Западной Камчатки.

При выборе подхода к анализу материала выделено три внутригодовых периода: зимне-весенний (февраль–март), летний (июнь–июль) и осенне-зимний (сентябрь–декабрь). Каждый из них характеризуется своими особенностями биологии и промысла северной креветки. В зимний период более высокие концентрации этого вида образуются на глубинах свыше 400 м, где в последние годы наблюдаются два плотных скопления, которые располагаются в районе банки Лебеда. Этот район является одной из важнейших продуктивных зон Охотского моря (Чернявский, 1981). В этот период отмечено два скопления с высокой концентрацией северной креветки: в координатах  $51^{\circ}43'–51^{\circ}57'$  с. ш./ $154^{\circ}20'–154^{\circ}31'$  в. д. в диапазоне глубин 355–450 м ( $S = 230 \text{ км}^2$ , средняя плотность —  $5 \text{ т/км}^2$ ) и в координатах  $51^{\circ}30'–51^{\circ}34'$  с. ш./ $154^{\circ}60'–155^{\circ}22'$  в. д. со средней плотностью, равной  $6,5 \text{ т/км}^2$ . Еще одно скопление *P. eous* располагается в севернее в диапазоне глубин 200–300 м (средняя плотность составляет  $3,5 \text{ т/км}^2$ ).

В марте основные концентрации наблюдаются в районе банки Лебеда, но происходит изменение характера скоплений. Фиксируется уменьшение площади скоплений, в отличие от скопления, расположенного севернее, где наблюдается небольшое увеличение средней плотности до  $3,6 \text{ т/км}^2$ . Также в первый весенний месяц в районе банки Лебеда наблюдается образование нового промыслового скопления в диапазоне глубин 300–400 м ( $S = 25 \text{ км}^2$ , плотность достигает  $7 \text{ т/км}^2$ ), которое формируется путем смещения креветки с глубин более 400 м на меньшие (Mikhaylova, 2012). Март для северной креветки в рассматриваемом районе является переходным периодом, т.к. в этом месяце начинается формирование преднерестовых скоплений (Михайлова, 2011). В апреле наблюдается смещение плотных концентраций креветки на меньшие глубины и увеличение площади скопления на глубинах от 200 до 400 м.

При анализе распределения функциональных групп в зависимости от глубины обитания в этот период выяснено, что на глубинах 300–400 м основу скопления составляют самки с яйцами — их количество превышает 70% от общего количества самок. Самки без яиц смещаются ближе к изобате 200 м (Михайлова, 2011; Шагинян и др., 2012).

В мае высокие концентрации креветки располагаются на изобатах 200–300 м, что связано с предстоящими линькой и размножением. В этот период здесь отмечаются максимальные уловы. Средняя плотность на всем исследованном участке равна  $3,0 \text{ т/км}^2$ . В этот период не наблюдается четко выраженных скоплений, креветка распределяется достаточно равномерно, в диапазоне глубин 200–300 м.

Вторым определяющим периодом в жизненном цикле креветки является лето. В этот сезон идут два взаимосвязанных друг с другом процесса — линька и размножение. Известно, что процесс оплодотворения и откладки яиц на плеоподы

происходит, когда самка находится в так называемом «брачном наряде», который характеризуется мягким панцирем, хорошо развитыми гонадами под карапаксом (Михайлов и др., 2003). Наши исследования в этот период подтверждают, что большая часть креветки имеет мягкий панцирь с вновь отложенными яйцами на плеоподах. Северная креветка летом распределена вдоль всего западного побережья Камчатки от  $51^{\circ}59'$  до  $55^{\circ}30'$  с. ш. в диапазоне глубин 200–300 м (рис. 2), где у 200 м изобаты формируется четко выраженное ядро скопления, ограниченное координатами  $52^{\circ}20'$ – $53^{\circ}45'$  с. ш. и  $154^{\circ}30'$ – $154^{\circ}50'$  в. д. (плотность варьировала от 3,5 до  $7,1 \text{ т/км}^2$ ).

Распределение креветки в осенне-зимний период характеризуется постепенной миграцией креветки на большие глубины, где происходит её нагул. В сентябре интенсивных миграционных процессов не отмечается. Скопления северной креветки, сформированные в летний период вдоль 200 м изобаты, остаются достаточно плотными, но имеют более разреженный характер, по сравнению с весенним периодом. Наиболее высокие показатели плотности отмечены в районе, ограниченном координатами  $52^{\circ}30'$ – $53^{\circ}09'$  с. ш. и  $154^{\circ}34'$ – $154^{\circ}51'$  в. д. (средняя плотность на этом участке равняется  $4,5 \text{ т/км}^2$ ). В октябре, согласно среднеголетним данным, картина распределения меняется: креветка рассредоточивается практически вдоль всей исследованной акватории. В этот период средняя плотность распределения в районе с наибольшими уловами равна  $1,8 \text{ т/км}^2$ . Распределение северной креветки в ноябре и декабре характеризуется её смещением на ещё бóльшие глубины. Основные концентрации наблюдаются у 400 м изобаты.

В результате анализа распределения северной креветки выяснено, что наибольшая миграционная активность отмечается с февраля по июнь, когда идет подготовка к размножению и нересту. В осенний и зимний периоды, практически до февраля, после завершения таких важных физиологических процессов, как нерест и размножение, наблюдается постепенная миграция креветки на глубины более 300 м, где начинается период нагула.

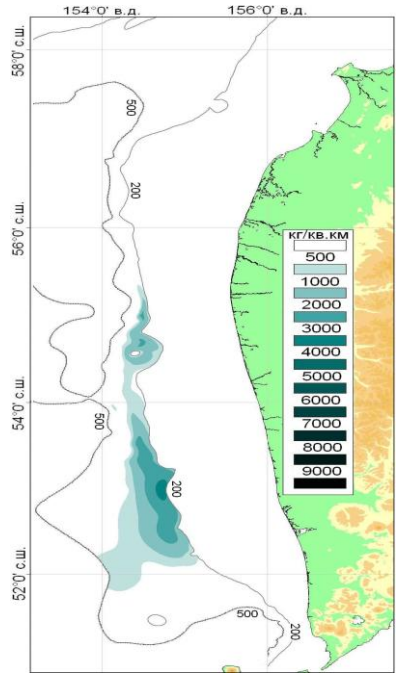


Рисунок 2. Распределение северной креветки вдоль западного побережья Камчатки в июне–июле 2010 г.

## Глава 4. Годовой биологический цикл северной креветки, обитающей у побережья Западной Камчатки

### 4.1. Годовой биологический цикл самок

Детальное изучение данной группы северной креветки, несомненно, относится к приоритетному, в связи с тем, что самки принадлежат к крупноразмерной части популяции, являясь, соответственно, основной составляющей промысла. В их жизненном цикле чередуются два важных физиологических процесса: размножение и нерест.

Размножение рассмотрено на основании исследования динамики развития яиц, с последующим вылуплением личинок и откладкой новых яиц (рис. 3). В феврале

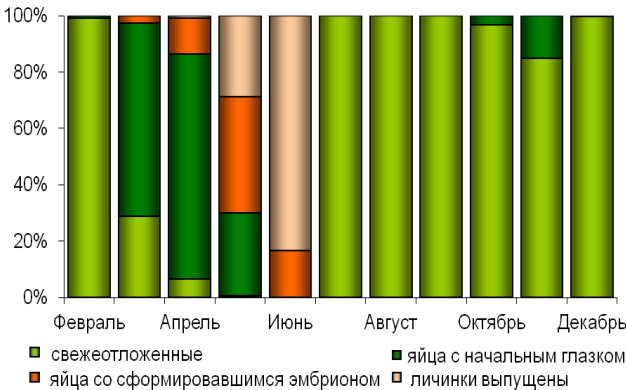


Рисунок 3. Динамика развития яиц у самок северной креветки у берегов Западной Камчатки по среднееголетним данным

основу уловов самок составляют особи с яйцами на начальной стадии развития. Единично в это время появляются самки с яйцами на 2 стадии развития. В марте больший процент самок несут яйца с начальным глазком, а также начинают появляться особи, которые имеют яйца со

сформировавшимся эмбрионом. В апреле отмечается увеличение

доли самок с яйцами с эмбрионом и уменьшение — с яйцами на 1 и 2 стадиях развития. Помимо этого, в конце апреля в популяции северной креветки единично встречаются самки с пустыми оболочками на плеоподах, что свидетельствует о недавнем выклеве личинок. В мае наблюдается заметное увеличение количества самок с яйцами на последних стадиях развития, а также отмечается значительный рост доли самок с пустыми оболочками от яиц на плеоподах — до 30% от всех яйценосных самок в уловах. В следующем месяце доля их встречаемости в пробах увеличивается до 80%, остальную часть составляют самки с яйцами на третьей стадии развития, предшествующей вылуплению личинок.

Полученные нами результаты согласуются с данными Р.Р. Макарова (1966) о распределении и нахождения в планктоне личинок северной креветки у берегов Западной Камчатки. Согласно анализу появления личинок на разных стадиях развития, их выход происходит в начале—середине мая, в отличие от близлежащих районов, где сроки размножения смещены на месяц (около о. Сахалин — в марте—апреле; в северной части Охотского моря — в июне) (Букин, 2003; Михайлов и др.,

2006). По всей видимости, на выпуск личинок здесь оказывают влияние сроки начала цветения фитопланктона. При исследовании планктона в Японском море обнаружено сходство в динамике численности фитопланктона и личиночного планктона, и высказано предположение о зависимости размножения беспозвоночных от динамики численности фитопланктона (Касьянов и др., 1978).

Нерест у северной креветки рассмотрен на основании анализа динамики зрелости гонад. Сам нерест осуществляется за счет откладки оплодотворенных яиц на плеоподы. Одним из основных этапов подготовки к нересту является развитие гонад, которые располагаются под карапаксом на спинной стороне тела.

К активному периоду роста гонад относится этап трофолазматического роста клеток или вителлогенез (Буруковский, 1992; Sudnik, 2014) (по нашей шкале это клетки II и III группы). Длительность каждого этапа репродуктивного цикла зависит от сроков наступления нереста и его продолжительности. Также отмечено, что важную роль в репродуктивном цикле креветок играет так называемая линька половозрелости, которая инициирует созревание яичников. Для каридных креветок выделяются две такие линьки — послеинкубационная и преднерестовая (Судник, 2013). С сентября по февраль в уловах в большинстве встречаются самки, у которых гонады под карапаксом визуалью не отмечаются. Самки с гонадами на первых стадиях зрелости присутствуют практически в течение всего года. В марте в уловах появляются самки с гонадами на II и III стадиях зрелости, которые характеризуются наличием активного вителлогенеза в яичниках. В июне в уловах начинают преобладать самки с гонадами на III стадии зрелости. Их встречаемость в это время составляет около 70% от всех самок. В августе отмечается заметное снижение доли таких особей и увеличение количества самок, у которых гонады визуалью не просматриваются. В этот период у креветки в гонадах наблюдается период «покоя» (Судник, 2013). В это же время в уловах отмечается высокий процент самок с яйцами, отложенными на плеоподы. Считается, что активный период репродуктивного цикла у креветок-пандалид (на примере гребенчатой) длится около месяца (Сапрыкина, 1997). Согласно нашим данным, данный период имеет схожие сроки и протекает с июля по август (Михайлова, 2015б). Таким образом, учитывая данные по размножению и нересту, видно, что период посленерестового покоя в районе исследования длится с июля по февраль. Согласно литературным данным, такая продолжительность характерна для северных популяций креветки. В южных районах длительность этого периода может составлять всего 4,5 месяца (Иванов 1969).

#### **4.2. Динамика личиных процессов**

Северная креветка является востребованным промысловым видом, поэтому знание сроков линьки имеет большое прикладное значение, помогая регулировать сроки промысла. Впервые вопросы линьки северной креветки в описываемом районе затронуты В.Н. Лысенко (2000), который проанализировал материалы, полученные КамчатНИРО в летний период 1993 г. По этим данным установлено

наличие массовой линьки креветки у берегов Западной Камчатки. В дальнейшем сбор материала по северной креветке был продолжен, что позволило более тщательно исследовать динамику линочных процессов (Михайлова, 2015а).

Для получения цельной картины динамики линочных процессов в течение годового цикла проанализирована отдельно каждая функциональная группа.

В течение года в уловах фактически постоянно присутствуют мелкоразмерные особи с мягким панцирем. Увеличение количества особей этой группы в уловах зафиксировано в апреле–мае, сентябре и ноябре–декабре. Единично они были встречены и в октябре. Полное отсутствие ювенильных особей и самцов с мягким панцирем в уловах отмечено в марте, июне и августе. Анализ средних размеров особей этой группы показал, что в апреле–мае линяют более мелкие особи. Из них 80% являются самцами, которые, по всей видимости, после этой линьки будут участвовать в оплодотворении самок. Также мелкие линяющие особи отмечены в ноябре (66 мм). В остальные месяцы средний размер креветок на этой стадии развития — не ниже 71 мм.

Длительность межлиночных периодов у интерсексов увеличивается. В отличие от предшествующей группы, в уловах наблюдается один пик встречаемости этой физиологической группы с мягким панцирем — в мае. Небольшое увеличение доли линяющих особей креветки в уловах отмечается и в сентябре. В остальные месяцы они либо отсутствуют, либо встречаются единично.

Линяющие самки в уловах начинают отмечаться в мае. В июне их количество увеличивается, а в августе наблюдается снижение их числа. Из этого следует, что основной период линьки этой функциональной группы креветки приходится на середину июня–конец июля. Небольшое увеличение доли линяющих самок наблюдается в ноябре–декабре, что происходит за счет роста в уловах количества линяющих функциональных самок.

При исследовании динамики линьки у самок в разном физиологическом состоянии (с яйцами и без), отмечено, что в уловах отсутствуют линяющие самки с яйцами на 2, 3 и 4 стадиях развития. Такие самки не участвуют в линьке. По всей видимости, сохранение жесткого экзоскелета до выпуска личинок связано с защитой икринок от внешних воздействий для сохранения потомства. В мае–начале июня отмечается увеличение количества самок без яиц с мягким панцирем. В этот период начинают линять самки, выпустившие личинок.

Объединив результаты анализа динамики линьки для выделенных групп северной креветки, обитающей у западного побережья Камчатки, получили следующую картину. В весенний период (апрель–май) интенсивная линька наблюдается у мелкоразмерной части популяции (ювенильные особи и самцы) и интерсексов. Впоследствии среди линяющих особей креветки начинают встречаться самки. Первыми из данной группы в уловах попадают самки, которые выпустили личинок. К июню их встречаемость увеличивается до 33%. Самки, участвующие в нересте, массово начинают линять в июле. В конце осени линька наиболее заметно

проходит у функциональных самок: доля линяющей креветки в этой группе равна 7%.

Поскольку северная креветка у берегов Западной Камчатки служит объектом интенсивного промысла, одним из наиболее важных аспектов в изучении её биологического цикла является знание о периоде массовой линьки, когда доля линяющих промысловых особей превышает 25–30%. В период линьки, из-за хрупкости панциря, креветка очень уязвима.

Согласно многолетним данным наших наблюдений, этот период приходится на середину июня–конец июля (рис. 4).

В целом, данные, полученные в ходе исследований, позволяют сделать вывод о том, что в настоящее время сроки массовой линьки у северной креветки, обитающей вдоль берегов Западной Камчатки, отличаются от указанных ранее (Лысенко, 2000). Сроки линьки различаются и у разных функциональных групп креветки — по мере взросления количество линек уменьшается.

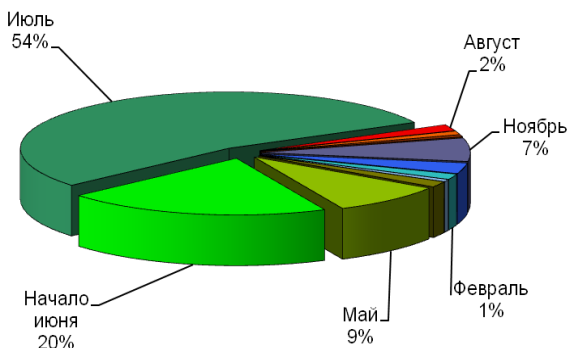


Рисунок 4. Доля встречаемости в уловах промысловых особей креветки с мягким панцирем в течение всего календарного года у берегов Западной Камчатки (по многолетним данным)

#### 4.3. Плодовитость

На настоящий момент плодовитость *P. eous* описана довольно подробно для Берингова и Японского морей (Андронов, 2003; Букин, 2003), а также для северной части Охотского моря (Михайлов и др., 2003). Известны также зарубежные работы, посвященные изучению плодовитости северной креветки в Японском море (Ito, 1976; Kurata, 1979).

В первую очередь, нами рассчитана абсолютная индивидуальная плодовитость (АИП). Для определения данного типа плодовитости подсчитаны вновь отложенные яйца у самок, собранных в летний период. Исследования показали, что количество преднерестовых гонад сопоставимо с количеством вновь отложенных яиц, что говорит об отсутствии значимой их потери при откладке на плеоподы у самок северной креветки (Судник, 2000; Sudnik, 1998) и позволяет анализировать плодовитость по яйцам, отложенным на плеоподы.

Количество яиц на 1 стадии развития (вновь отложенные) относят к истинному значению плодовитости, т.к. впоследствии в процессе вынашивания, по различным причинам, происходят их потери (Хмелева, Голубев, 1984). По нашим данным

среднее количество таких яиц в кладке равно  $2799 \pm 190$  шт. Также подсчитано количество яиц на 2 и 3 стадиях развития у самок, собранных в весенний период. В марте–апреле завершается процесс инкубации, который у креветки данного района длится 8–10 месяцев. В этот сезон основная часть яиц находится на 2 или 3 стадии. Среднее количество яиц на 2 стадии составляет 2638 шт., на 3 стадии — 2485 шт.

Рассчитанная АИП северной креветки у берегов Западной Камчатки оказалась несколько ниже, чем для креветки из близлежащих регионов — Северо-Охотоморского района и Татарского пролива. Согласно данным С.Д. Букина (2003), средняя АИП креветок в Татарском проливе равна 3366 шт. В северной части Охотского моря (Притауйский район) этот показатель немного ниже и равен 3067 шт. (Михайлов и др., 2003). На изменение абсолютной плодовитости в разных районах могут влиять различные окружающие факторы. К наиболее важному стрессору многие исследователи относят температуру воды. Согласно исследованиям В.И. Дулепова (1995), репродуктивный потенциал креветки *P. borealis* (тихоокеанский вид) на холодноводных участках меньше, чем в более теплых водах.

Также у пойкилотермных животных отмечена зависимость изменения плодовитости от трофических условий в среде обитания (Методы определения..., 1968). Но в большей степени эти изменения связаны с размером яйценосной самки: при увеличении размера самок растет количество яиц. Исключение составляют самки с длиной тела свыше 130 мм, у которых наблюдается снижение численности яиц. При построении линейной зависимости выяснено, что достоверность аппроксимации АИП с размерами тела самок северной креветки равна 0,8547. При подсчете яиц на 2 и 3 стадиях развития также определена прямая зависимость количества яиц от размера самки.

Хорошо известно, что АИП меняется с возрастом (Букин, 2003). Выяснено, что младшевозрастные самки имеют меньшую плодовитость, в отличие от старшевозрастных. За исключением последней возрастной группы 8+, у которой отмечается снижение количества яиц, с возрастом наблюдается увеличение количества яиц и, соответственно, АИП. Такая ситуация характерна для ракообразных, и снижение плодовитости у старшевозрастных групп не раз отмечалась в литературе (Хмелева, Голубев, 1984; Дулепов, 1995).

Помимо АИП, определена относительная индивидуальная плодовитость (ОИП) северной креветки у берегов Западной Камчатки, рассчитанная как соотношение количества яиц к длине тела креветки. Она имеет среднее значение 23,4 шт./мм (ошибка средней — 1,1). При нахождении ОИП по отношению к массе креветки, выяснено, что среднее значение равно 160,8 шт./г, при ошибке — 4,9. Полученные значения ОИП креветки у побережья Западной Камчатки несколько ниже, чем в других районах исследований. К примеру, в Татарском проливе этот показатель варьирует в среднем от 174,7 до 192,7 шт./г (Букин, 2003).

В процессе нахождения зависимости ОИП от длины тела и массы креветки выяснено, что относительная индивидуальная плодовитость, рассчитанная как

соотношение количества яиц у самки к длине тела, имеет выраженную зависимость от длины тела, которую хорошо описывает линейное уравнение ( $R=0,74$ ). При расчете ОИП, вычисленной как соотношение количества яиц к массе особи, установлено, что данный вид относительной плодовитости не имеет линейной связи ( $R=-0,3$ ). К подобным результатам пришли ряд исследователей для креветки Берингова моря (Романова и др., 1978).

Благодаря тому, что данные собирались в разные периоды, появилась возможность проследить динамику изменения количества яиц на разных стадиях развития. В районе наших исследований потери отложенных яиц на плеоподах в период инкубации очень низкие. В целом, за весь период инкубации, с откладки яиц на плеоподы до выклева личинок, потери составляют около 11%. При сравнении с другими районами, данный показатель достаточно низкий, что говорит о хорошей сохранности яиц у креветки, обитающей в данном районе. К примеру, у западного побережья о-ва Сахалин потери при инкубации составляют не менее 44% (Букин, 2003).

Проанализированы размеры яиц в зависимости от стадии зрелости. Данные о размерах позволяют определить индивидуальную плодовитость и хорошо описываются гиперболической зависимостью, которая показывает, что чем больше плодовитость, тем значительно меньше размер яйца (Дулепов, 1995). При сравнении среднего размера яиц северной креветки в изучаемом районе на 1 стадии развития с данными других исследований (Андронов, 2003; Букин, 2003), можно сделать вывод, что этот показатель в районе Западной Камчатки несколько ниже. Как правило, на данный показатель наиболее значимое влияние оказывают условия окружающей среды. Как отмечает В.И. Дулепов (1995), более крупные яйца имеют самки на границах ареала и у видов, размножающихся в неблагоприятных условиях. Дополнительное влияние на размер яиц может оказывать температура. При более высоких ее показателях размер яиц меньше, чем при низких (Дулепов, 1995).

Результаты наших исследований показали, что абсолютная индивидуальная плодовитость *P. eous* у Западной Камчатки имеет более низкие значения этого параметра, по сравнению с показателями из близлежащих мест обитания креветки. Наибольшая плодовитость отмечена у креветок в возрасте 7+.

## **Глава 5. Размерная структура северной креветки в уловах**

Северная креветка не имеет регистрирующих возраст структур, и анализ размерных рядов позволяет заложить основу в определении размерно-возрастного состава популяции.

Согласно полученным данным, длина тела *P. eous*, обитающей у берегов Западной Камчатки, колеблется в уловах в пределах 24–148 мм. Практически в течение всего периода исследования доминируют крупноразмерные особи с длиной тела 110–120 мм. Встречаемость в уловах мелкоразмерных экземпляров с длиной тела менее 45 мм незначительна и зачастую не превышает 0,1% от всех выловленных креветок. Отсутствие мелкоразмерных особей в уловах характерно



для десятиногих ракообразных. В большей степени это связано с пространственной сегрегацией молоди (Буяновский, 2005).

Проведенный анализ показал, что фактически каждый год выделяется три–четыре модальные группы. К первой из них относятся особи с длиной тела 55–70 мм, их доля в уловах варьирует в пределах 1–19%. Вторая группа включает особей с длиной тела от 75 до 85 мм, третья представлена размерами 90–100 мм, а четвертая — 105–120 мм. Если первые три группы менее выражены, то четвертая хорошо просматривается на протяжении всех лет. Она представлена в основной своей массе самками, которые формируют основу уловов. Их доля от общего улова на протяжении всех лет исследования не опускалась ниже 50%. Анализ динамики средней длины тела промысловых особей показал, что она изменялась в пределах 106,8–114,4 мм, при генеральной средней, равной  $109,0 \pm 0,05$  мм. В 2013–2014 гг. наблюдается положительная динамика в увеличении средней длины северной креветки.

Сравнение длины тела *P. eous*, обитающей у западного побережья Камчатки с тем же параметром у особей их близлежащих районов показало, что в описываемом районе этот признак характеризуется более низкими значениями (Михайлова, 2006). В целом, северная креветка, обитающая в Охотском и Японском морях, относится к достаточно крупным особям. Так, в северной части Охотского моря максимальная длина тела северной креветки составляет 155,7 мм, у берегов Западной Камчатки — 148 мм, в Татарском проливе — 159 мм, в приматериковых водах северо-западной части Японского моря — 147 мм (Букин, 2003; Корнейчук, 2006; Бандурин, Карпинский, 2015). К примеру, в российских водах Берингова моря максимальный размер самок, встреченных в уловах, по данным последних лет не превышает 126 мм (Соколов, 2012, 2015).

Необходимо отметить, что многие авторы (Волобуев, 2001; Butler, 1964; Ito, 1976; Simard et al., 1990; Mena, 1991; Savard et al., 1994; Komai, 1999; и др.) применяют для описания размера креветки длину карапакса, что зачастую усложняет процесс анализа, сравнения и объединения данных из разных районов. Для решения этой проблемы в работе изучены и описаны такие соотношения, как длина тела–длина карапакса и длина тела–масса.

Исследования, проведенные как в весенний, так и в летний периоды, позволили сравнить размерные ряды в одинаковые сезоны двух смежных лет. Выяснено, что в оба года, как весной, так и летом в размерном ряду креветки наблюдается четыре заметные модальные группы. При наложении размерных рядов, полученных в одном и том же сезоне, но в разные годы, не наблюдается каких-либо сдвигов в сторону снижения или увеличения длины тела, а модальные группы имеют близкие значения. Такая картина характерна как для весеннего, так и для летнего периодов. Противоположная картина наблюдается при сравнении двух сезонов одного года. В летний период отмечается заметное смещение длины тела в сторону увеличения, за исключением модальной группы 110–120 мм, которая оставалась неизменной. Сдвиг модальных групп с первой по третью составил 5 мм. Смещение в модальных

группах между двумя сезонами связано с приростом после линьки, которая массово проходит в начале–середине лета. Размеры последней группы не меняются, т.к. она сформирована 4–6-летними особями, которые наиболее подвержены промысловой смертности. Устойчивые показатели моды говорят о том, что, несмотря на воздействие промысла на данную размерную группу, пополнение за счет мелкоразмерных особей происходит стабильно и своевременно. Помимо этого, поскольку данный модальный класс состоит из нескольких поколений, то рост здесь незаметен и не приводит к смещению моды (Букин, 2003).

Кроме анализа размерной структуры северной креветки в работе проведен полный морфометрический анализ особей (Михайлова, 2016а), что позволило проследить онтогенетическую изменчивость *P. eous* в исследуемом районе. Подобные исследования осуществлялись С.Д. Букиным (2003), который впервые описал аллометрию северной креветки, обитающей у о-ва Сахалин. Впоследствии аналогичные исследования проведены в отношении травяного чилима *P. latirostris* (Паняева, 2011) и северной креветки, обитающей в Притауйском районе Охотского моря (Бандурин, Карпинский, 2015).

Сравнительный анализ проводился между самцами, переходными особями, самками без яиц и самками с яйцами на плеоподах. В процессе анализа применяли попарное сравнение по 18 признакам. Для сравнения использованы параметрические критерии: *t*-критерий Стьюдента, который используют для сравнения средних величин, и *F*-критерий Фишера, делающий сравнительную оценку дисперсий (Лакин, 1990).

Согласно полученным результатам, наиболее близкими по размерным показателям оказались самцы и переходные особи, у которых различия оказались достоверно значимыми при уровне значимости  $p < 0,5$  только по двум признакам — ширина скафоцерита (**Ds**) и длина плеврита 2-го членика брюшка (**Lp**). По пяти признакам также имеются отличия, но только по одному из представленных критериев. К ним относятся: длина карапакса (**Lc**), длина скафоцерита (**Ls**) и весовые признаки — общая масса (**Wo**), масса карапакса (**Wc**) и абдомена (**Wa**). Менее схожими по размерным и весовым признакам оказались самцы с самками, как без яиц, так и с яйцами на плеоподах. Они отличаются по 13 признакам, из которых достоверно — по 5: ширина карапакса (**Dc**), **Lp**, **Wo**, **Wc** и **Wa**. По остальным значимые различия обнаружены по критерию Стьюдента.

Таким образом, по мере взросления заметно изменяются такие признаки, как **Lc**, **Dc**, **Lp**, **Ds**, ширина абдомена и весовые показатели. По всей видимости, эти признаки меняются в связи с трансформацией половой функции креветки, которая является протерандрическим гермафродитом и в определенном возрасте меняет пол, после чего наблюдается изменение функций некоторых частей и органов. У самок под карапаксом начинают развиваться гонады. После смены пола, плеоподы у самок служат местом прикрепления яиц, которые с боков защищены увеличивающимися в размере плевритами 2-го членика брюшка. Также отмечено, что **Dc** достоверно не различается для самцов и переходных особей, несмотря на то,

что у части переходных особей, относящихся к функциональным самкам, под карапаксом уже начинает развиваться гонада. По всей видимости, изменение этого метрического признака, по отношению ко всей длине происходит у переходной особи после первой линьки.

### Глава 6. Возраст северной креветки

У ракообразных не существует структур, регистрирующих возраст и для его определения применяются математические методы в основе которых, как правило, лежит анализ размерного ряда.

Разные авторы придерживаются различных методик определения возраста: метод отклонений (Hansen, Aschan, 2000; Буяновский и др., 2007; Бегалов, Бегалова, 2008), метод преемственности поколений (Ivanov, Stolyarenko, 1995; Низяев и др., 2006), метод Хардинга (Harding, 1949). Все эти и другие методики достаточно подробно описаны (Низяев и др., 2006). Как указывают авторы, методы имеют некоторые недостатки и требуют высокой репрезентативности собранного материала (Низяев и др., 2006; Михеев, 2011). В настоящее время многие специалисты совершенствуют методы определения возраста ракообразных, используя математические модели, которые учитывают различные параметры роста: метод Бхаттахарья и программа Normser, объединенные в пакет программы FiSAT II (Корнейчук, 2006), метод определения возраста, в основе которого лежит модель смеси вероятностных распределений, SEM-подобный алгоритм разделения смеси и эволюционный стохастический оптимизатор решений (Михеев, 2011).

В данной работе описывается метод определения возраста, разработанный в КамчатНИРО (Гайдаев и др., 2004) и ранее опробованный на синем крабе (Лысенко, Гайдаев, 2005). В результате расчетов методом SLCA и дальнейшего усреднения данных, в уловах выделено 6 возрастных групп северной креветки (табл. 1) (Михайлова, Гайдаев, 2013а). В уловах практически отсутствовали особи с минимальной длиной тела. Как отмечалось многими авторами, мелкоразмерная часть северной креветки предпочитает держаться отдельно от крупноразмерных особей (Лысенко, 2000; Букин, 2003; Михайлов и др., 2003). По этой причине, у северной креветки размерно-возрастная структура была рассчитана с третьего года жизни.

Как отмечалось выше, ранее для определения возраста креветки использовали метод расщепления смеси нормальных распределений (Броневский, Сахапов, 1991). В работе было проведено сравнение обоих методов. Необходимость этого вызвана тем, что по методу, используемому ранее, продолжительность жизни северной

Таблица 1. Размерно-возрастной состав северной креветки в уловах, полученный методом SLCA, по осредненным данным

Размерно-возрастная категория, год	Длина тела, мм
3	75,2
4	93,1
5	107,5
6	119,0
7	128,3
8	135,8

креветки у берегов Западной Камчатки была определена в 6–6,5 лет (Лысенко, 2000), а расчеты методом SLCA показали, что продолжительность жизни у северной

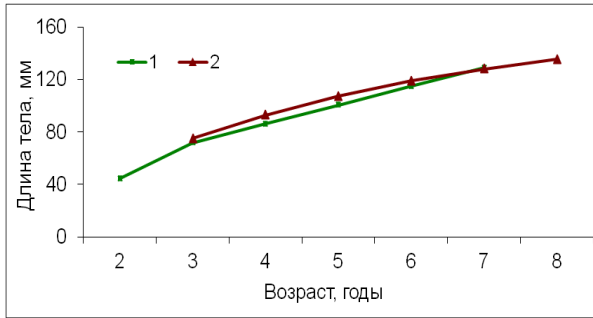


Рисунок 5. Сравнение параметров роста поколений северной креветки, рассчитанных двумя методами (1 — метод расщепления смеси нормальных распределений, 2 — SLCA)

креветки в данном районе существенно больше. Результат сравнения двух методов представлен на рисунке 5.

Очевидно, что средние значения длины тела северной креветки, полученные двумя методами, схожи. При анализе данных, полученных по методу SLCA, появилась возможность соотнести размерные группы, выделенные ранее с определенным возрастом. При

сравнении результатов двух методов видно, что, по всей видимости, В.Н. Лысенко (2000) относил первую размерную группу к первому году. В результате было сделано предположение, что северная креветка, обитающая в районе Западной Камчатки, имеет продолжительность жизни 6–6,5 лет. Согласно нашим расчетам, эта размерная группа не может соответствовать первому году жизни, а относится к возрасту 2+. Также в работе В.Н. Лысенко (2000) возрастная группа 8+ не выделяется, однако указывается, что особи с длиной тела более 130 мм встречались, при этом их доля в уловах была невелика. Вследствие чего, эти особи не были выделены в отдельную возрастную группу. По нашим данным, доля этой группы в последние несколько лет составляет 1–1,5%. Этого оказалось достаточно, чтобы в программе, основанной на методе SLCA, выделить их в отдельную размерно-возрастную группу. Программа расчета возраста позволяет выделить возрастные группы и у крупноразмерных особей. В этот период жизни прирост тела менее заметен, чем на начальных этапах развития, поэтому на гистограмме эти пики отчетливо не выделяются (Букин, 2003).

Таким образом, в результате применения метода SLCA было установлено, что продолжительность жизни северной креветки у берегов юго-западной Камчатки составляет 8 и более лет.

## Глава 7. Жизненный цикл северной креветки

Для описания жизненного цикла северной креветки *Pandalus eous*, обитающей у берегов Западной Камчатки, объединены результаты анализа биологии северной креветки и сведения, полученные из литературных источников.

Северная креветка, обитающая у западного побережья Камчатки, начинает свой цикл с вылупившейся личинки. Согласно нашим исследованиям, первые личинки

креветки в этом районе появляются в конце апреля (Михайлова, 2011; Шагинян и др., 2012).

С самого начала развития личинка из этого семейства имеет характерную «креветочную форму» (Макаров, 1966). Личиночный период включает в себя 6 стадий развития (Макаров, 1966; Shumway et al., 1985). Некоторые авторы указывают на наличие еще одной, дополнительной, 7 стадии (Kurata, 1964).

Личиночный этап у креветки на западно-камчатском шельфе завершается в августе (Макаров, 1966; Седова, 2004). По нашим наблюдениям, учитывая сроки выпуска личинок в планктон, можно заключить, что этот период у северной креветки в исследуемом районе длится 3,5–4 месяца. После чего наблюдается превращение личинки в ювенильную особь, которая характеризуется отсутствием развитых половых признаков. При сопоставлении имеющихся сведений о размерах с данными по возрасту, выяснено, что северная креветка в пределах исследуемой акватории остается неполовозрелой не менее 2 лет. Исследования в близлежащих районах показали схожие результаты (Букин, 2003; Михайлов и др., 2003).

Далее в онтогенезе наблюдается превращение ювенильной особи в самца. Самец *P. eous* характеризуется наличием развитого копулятивного органа на эндоподите первой плеоподы, форма которого зависит от возраста креветки (Allen, 1959). В жизненном цикле северной креветки отмечены редкие исключения, когда особь, не проходя стадию самца, превращается в самку (primary female) (Butler, 1964; Clark et al., 2000). В наших материалах первичных самок не обнаружено. Тем не менее, такие креветки встречались у берегов Западной Камчатки (Соколов, 2000). В связи с тем, что в наших сборах таких особей мы не обнаружили, в данной работе приводится описание жизненного цикла креветки в классическом его понимании. В целом, северная креветка, обитающая у западного побережья Камчатки, в стадии самца находится около двух лет.

На пятый–шестой год в жизни креветки наблюдается интеркалярный этап, когда происходит смена пола (Судник, 2008, 2016): особь характеризуется редуцированием внутреннего отростка на эндоподите первой плеоподы до едва заметного выроста. Помимо этого, наблюдается вытягивание дистальной части эндоподита, что сдвигает отросток от края в базальном направлении. Длина *a. masculina* часто уменьшается до едва заметного бугорка (Иванов, Соколов, 1997). Данный этап характеризуется наличием двух стадий: интерсексы и функциональные самки. По нашим данным, в данном переходном состоянии креветка находится не более одного года и после линьки превращается в самку.

После превращения в самку, в физиологическом состоянии креветки наблюдаются значительные перестройки. К основным изменениям можно отнести полную редукцию копулятивного органа на эндоподите первой плеоподы и *a. masculina* — на эндоподите второй плеоподы. Помимо этого, согласно результатам морфометрического анализа, происходит изменение таких размерных показателей как длина и ширина карапакса, длина плеврита 2-го сомита брюшка и ширина абдомена. В целом, наблюдается увеличение этих показателей, относительно всего

тела. В этом физиологическом состоянии северная креветка при нормальных условиях проживает не менее 2 лет.

Важным этапом в онтогенезе креветки является наступление половозрелости. Методически данный показатель определяется как длина тела (или карапакса), при которой 50% самок несет на плеоподах яйца (Низяев и др., 2006; Букин, Березова, 2011). Для определения этого показателя мы исследовали самок с отложенными яйцами и с пустыми оболочками на плеоподах, оставшимися после выклева личинок. Для получения эмпирических данных применили уравнение Ферхюльста, преобразованное для работы с ракообразными (Лакин, 1990; Низяев и др., 2006). Выяснено, что размер 50%-го наступления половозрелости у северной креветки, обитающей у берегов Западной Камчатки, в последние годы (2005–2014 гг.) варьировал от 106,3 до 129,6 мм. При попарном сравнении выборок за каждый год, установлено, что различия в размерах оказались недостоверными. Таким образом, размер 50%-го наступления половозрелости для северной креветки, обитающей у берегов Западной Камчатки, равен  $113,9 \pm 3,2$  мм. В процессе анализа отмечено, что для данной группировки характерно уменьшение количества яйценосных самок с длиной тела более 120–125 мм. Это может быть связано как со снижением репродуктивной способности взрослых самок, так и быть объяснено наличием так называемого «резерва», который характерен для популяций креветок, эксплуатация которых находится на приемлемом уровне (Букин, 2006).

Подобные работы были проведены и в других районах обитания креветки. Так, для западного и восточного побережья о. Сахалин установлен размер 50% половозрелости, равный 110,3 мм, в северной части Охотского моря — 104,7 мм (Букин, 2003; Бандурин, Карпинский, 2015). Считается, что возраст созревания имеет четко выраженную корреляцию со смертностью, и чем ниже смертность, тем позже наступает половозрелость. На сроки наступления половозрелости оказывает влияние и температура. При этом для северной креветки характерен меньший размер наступления половозрелости при более высоких температурах (Skuladottir, Retursson, 1999). Таким образом, самка северной креветки в описываемом районе достигает половозрелости в возрасте 5–6+ лет.

Схема жизненного цикла северной креветки, обитающей в районе побережья Западной Камчатки, представлена на рисунке 6.



Рисунок 6. Схематичное изображение жизненного цикла северной креветки, обитающей у побережья Западной Камчатки

## Глава 8. Промысел северной креветки у западного побережья Камчатки

Скопления северной креветки у юго-западного побережья Камчатки были «вторично открыты» в 1993 г. (Лысенко, 2000; Иванов, 2001, 2005). Эти скопления ранее, в 1970–1976 гг., активно облавливались японским флотом (Kurata, 1979).

Лов северной креветки у берегов Западной Камчатки ведется в течение всего года, за исключением времени, когда промысел запрещен в связи с массовой линькой (1 июля–31 августа) (Михайлова, 2016б). Несмотря на распространение северной креветки практически вдоль всего побережья Западной Камчатки, её вылов осуществляется только в юго-западном районе. Промысел северной креветки здесь можно разделить на два периода: зимне-весенний (февраль–май, в отдельные годы — июнь) и осенне-зимний (сентябрь–декабрь). Они значительно отличаются друг от друга по промысловым показателям. В большей степени это связано с физиологическими процессами, оказывающими влияние на распределение северной креветки (Михайлова, 2014). На протяжении всего исторического периода добыча креветки фактически ежегодно ведется на двух скоплениях. В начале зимне-весеннего периода отмечается концентрация судов в координатах 51°33' с. ш./155°15' в. д., и промысел идет в диапазоне глубин 400–450 м, где плотность креветки достигает 10 т/км<sup>2</sup>. В марте-мае большая часть судов смещается к изобатам 200–300 м, в район с координатами 52°09'–52°56' с. ш./154°35'–155°02' в. д. Максимальная плотность креветки на этом участке достигает 7 т/км<sup>2</sup>.

В последние годы предприятия стараются выбрать свои квоты в зимне-весенний период, т.к. этот сезон характеризуется образованием хорошо очерченных плотных скоплений. Основной вылов приходится на март–апрель, после чего интенсивность промысла снижается. В июне общий вылов не превышает в среднем 50 т. В мае большая часть судов покидает район промысла. В уловах отмечается увеличение доли линяющих особей. В сентябре–декабре вылов северной креветки в среднем не превышает 50 т (улов на судосутки в среднем равен 1,5 т). К окончанию календарного года, как правило, он ещё более снижается. Основной вылов в этот период приходится на первые месяцы осени, когда суда добывают свои квоты.

Помимо количественного анализа вылова, рассмотрены данные по выпускаемой из креветки продукции. Выяснено, что до 2008 г. в обработку в основном шла креветка с длиной тела свыше 100 мм (промысловая мера  $\geq 90$  мм). В последнее время, согласно данным ОСМ, для производства продукции используется креветка только с длиной тела не менее 108 мм. Анализ состава уловов тралов промысловых судов показал, что доля особей в размерном диапазоне 90–108 мм составляет в среднем 27%. В связи с тем, что креветка данной размерной группы практически не используется для выпуска продукции, эта часть улова, как правило, выпускается в естественную среду обитания (т.н. «выбросы»). При этом согласно результатам эксперимента магаданских исследователей, практически все особи северной креветки, поднятые на борт, смываются за борт уже не жизнеспособными (Волобуев, 2001; Бандурин, 2004). На настоящий момент «выбросы» не отражаются

на состоянии запаса данного объекта, но впоследствии это может оказать неблагоприятное воздействие.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ВЫВОДЫ

Результаты работы позволили оценить современное состояние популяции северной креветки и дополнили сведения о биологии вида в целом. В настоящее время на основании полученных результатов по распределению, срокам линьки, размножению и нересту, возрасту, плодовитости разрабатываются рекомендации по рациональному промысловому использованию северной креветки у берегов Западной Камчатки. В итоге были сделаны следующие выводы:

1. Северная креветка повсеместно распространена вдоль побережья Западной Камчатки, при этом основные её скопления отмечены у его южной части, в пределах  $51^{\circ}$  и  $54^{\circ}$  с. ш. и ограничены изобатами 200–500 м. Наивысшая миграционная активность отмечается с февраля по июнь, когда идет подготовка к размножению и нересту.

2. Период посленерестового покоя у северной креветки в районе Западной Камчатки длится с июля по февраль. Впоследствии, в течение трех месяцев наблюдается активное развитие яиц, с последующим вылуплением личинок в апреле–мае. Нерест длится с июля по август.

3. Анализ линьки у северной креветки для разных функциональных групп показал снижение частоты линек по мере созревания особи. Отмечено, что самки с яйцами на 2, 3 и 4 стадиях развития не участвуют в линьке. Сроки массовой линьки у северной креветки в рассматриваемом районе отличаются от известных ранее. Начинается линька в середине июня и продолжается до конца июля. Проведенные исследования показывают целесообразность изменения сроков закрытия района для промысла северной креветки у берегов Западной Камчатки.

4. Индивидуальная абсолютная плодовитость северной креветки, обитающей вдоль западного побережья Камчатки, имеет более низкие значения этого параметра, по сравнению с показателями из близлежащих мест её обитания. Наибольшая плодовитость отмечена у креветок в возрасте 7+. За весь инкубационный период, который длится у данной группировки 9–10 месяцев, потери яиц не превышают 12%.

5. В результате анализа размерной структуры уловов *P. eous*, обитающей у западного побережья Камчатки, установлено, что максимальный размер тела особей в уловах достигает 148 мм. При этом основу уловов формируют крупноразмерные особи. Несмотря на интенсивный промысел северной креветки у берегов Западной Камчатки с конца 1990-х гг., её размерные показатели оказались устойчивыми к его воздействию, о чем свидетельствует постоянство в модальном распределении, положительная динамика в увеличении средней длины тела креветки в последние годы. Для северной креветки характерен аллометрический рост отдельных частей тела, который связан с развитием и дифференцировкой органов размножения. В процессе роста северной креветки у западного побережья Камчатки наиболее



заметные изменения отмечены для тех частей тела, которые играют защитную роль для гонад и яиц самок. Наиболее достоверным в этом отношении оказался признак **Lp** (длина плеврита второго членика брюшка).

6. Применение метода SLCA для оценки размерно-возрастной структуры показало, что у *P. eous* у берегов юго-западной Камчатки имеется 8 возрастных групп, при этом продолжительность её жизни составляет 8 и более лет.

7. Северная креветка, обитающая у побережья Западной Камчатки, в своем жизненном цикле проходит ряд этапов. Личинка креветки находится в планктоне около 3,5–4 месяцев, проходя 6–7 стадий. В дальнейшем она превращается в ювенильную особь, период существования которой длится не менее 2 лет. К возрасту 3+ особь начинает функционировать как половозрелый самец, который способен участвовать в размножении. После редукции мужских половых признаков креветка, проходя стадию переходной особи, в возрасте 5–6 лет становится самкой. В этом состоянии *P. eous* проживает не менее 2 лет.

## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### *Статьи, опубликованные в ведущих рецензируемых научных журналах:*

1. Шагинян Э.Р., Иванов П.Ю., Михайлова О.Г. Состояние и перспективы освоения запасов промысловых ракообразных в прикамчатских водах // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2012. Вып. 25. С. 123–144.

2. Михайлова О.Г., Гайдаев В.Э. Новые данные о возрасте северной креветки *Pandalus borealis* у берегов Западной Камчатки // Известия ТИНРО. 2013. Т. 175. С. 173–181.

3. Михайлова О.Г., Иванов П.Ю. Плодовитость северной креветки *Pandalus borealis*, обитающей у западного побережья Камчатки // Известия ТИНРО. 2015. Т. 182. С. 81–87.

4. Михайлова О.Г. Распределение и динамика уловов северной креветки *Pandalus borealis* в зимне-весенний период у юго-западного побережья Камчатки // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2014. Вып. 34. С. 22–28.

5. Михайлова О.Г. Новые данные о линьке северной креветки *Pandalus borealis* у западного побережья Камчатки // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2015. Вып. 36. С. 42–47.

6. Михайлова О.Г. Промысел северной креветки *Pandalus borealis* у Западной Камчатки в 2004–2015 гг. // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2016. Вып. 40. С. 42–49.

7. Михайлова О.Г. Размерная структура северной креветки *Pandalus eous* Макаров, 1935, обитающей в восточной части Охотского моря у Западной Камчатки // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2016. Вып. 42. С. 32–43.

**Работы, опубликованные в материалах конференций:**

1. **Михайлова О.Г.** Размерно-половая характеристика северной креветки *Pandalus borealis* Северо-Охотоморского и Камчатско-Курильского районов Охотского моря в осенне-зимний период 2005 года // Биология – наука XXI века: 10 Пушинская школа-конференция молодых ученых, Пушино, 17–21 апреля, 2006. С. 192–193.

2. **Михайлова О.Г.** Состояние камчатско-курильской популяции северной креветки *Pandalus borealis* весной 2011 г. // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: тезисы докладов XII международной научной конференции, посвященной 300-летию со дня рождения С.П. Крашенинникова. П-Камчатский: Камчатпресс. 2011.С. 182–184.

3. **Mikhaylova O.G.** Coastal monitoring the state of pink shrimp *Pandalus borealis* population on West Kamchatka // North Pacific Marine Science Organization. PICES-2012. Program and Abstracts. October 12–21, 2012. Hiroshima, Japan. 2012. P. 62.

4. **Михайлова О.Г.**, Гайдаев В.Э. Возрастной состав популяции северной креветки *Pandalus borealis* у юго-западного побережья Камчатки // Материалы отчетной сессии ФГУП «КамчатНИРО» по итогам научно-исследовательских работ в 2012 г. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2013. С. 232–237.

5. **Mikhaylova O.G.** Effects of water temperature on distribution and life cycle of northern shrimp at the southwest coast of Kamchatka // North Pacific Marine Science Organization. PICES-2014. Program and Abstracts. October 16–24, 2014. Yeosu, Korea. 2014. P. 140.

6. **Михайлова О.Г.** Современное состояние популяции северной креветки *Pandalus eous*, обитающей у западного побережья Охотского моря // Промысловые беспозвоночные: VIII Всероссийская научная конференция по промысловым беспозвоночным: материалы докладов. Калининград: Изд-во ФГБОУ ВПО «КГТУ». 2015. С. 123–125.

7. **Михайлова О.Г.** Морфометрический анализ северной креветки *Pandalus borealis*, обитающей у западного побережья Камчатки // Морские биологические исследования: достижения и перспективы. Сборник материалов Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, приуроченной к 145-летию Севастопольской биологической станции (Севастополь, 19–24 сентября 2016 г.). Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. 2016. Т. 1. С. 212–215.

8. Иванов П.Ю., Шагинян Э.Р., **Михайлова О.Г.**, Дунаев Р.В. Результаты исследований, проведенных лабораторией промысловых беспозвоночных и водорослей // Материалы отчетной сессии ФГУП «КамчатНИРО» по итогам научно-исследовательских работ в 2012 г. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2013. С. 44–57.