

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
«Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и
океанографии»
(ФГБНУ «КамчатНИРО»)

На правах рукописи

МИХАЙЛОВА ОКСАНА ГЕННАДЬЕВНА

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

03.02.10 — гидробиология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
Доктор биологических наук
Дулепова Елена Петровна

Петропавловск-Камчатский — 2017

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
Систематическое положение и краткое описание вида <i>Pandalus eous</i>	9
Глава 1. Материалы и методы.....	14
Глава 2. Физико-географическая характеристика района исследования	24
Глава 3. Распределение северной креветки у берегов Западной Камчатки.....	33
Глава 4. Годовые биологические циклы северной креветки, обитающей у побережья Западной Камчатки	47
4.1. Годовой биологический цикл самок	47
4.2. Динамика личинных процессов.....	52
4.3. Плодовитость.....	60
Глава 5. Размерная структура северной креветки в уловах.....	69
Глава 6. Возраст северной креветки.....	85
Глава 7. Жизненный цикл северной креветки.....	96
Глава 8. Промысел северной креветки у западного побережья Камчатки.....	105
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	118
ВЫВОДЫ	120
ЛИТЕРАТУРА	122

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. Северная креветка *Pandalus eous* Makarov, 1935 имеет важное 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). Из отходов получают такие важные добавки, как хитин, хитозан. Помимо этого возможно использование в качестве кормовой продукции (Справочник..., 1999). 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. Кроме того, в последние годы отмечается увеличение объемов вылова северной креветки в Беринговом море (данные из ОС «Мониторинга»). В Баренцевом море промысел северной креветки в настоящее время практически не ведется, несмотря на хорошее состояние запаса. Как указывает ряд авторов, это связано с различными факторами: нерентабельностью промысла, отсутствием специализированного флота, переходом на другие объекты промысла (Соколов, 1999; Понявин, 2011; Баканев, 2016). До 1990-х годов сходная ситуация сохранялась и в отношении отечественного промысла *P. eous*, обитающей в тихоокеанских водах России. Согласно данным судовых суточных донесений (ССД) из ОС «Мониторинг» (ОСМ) за 2016 г., вылов северной креветки во всех 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 ведется с 1998 г. и 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). Также для

рассматриваемого района она приводится в некоторых определителях (Кобякова, 1937; Виноградов, 1947). Между тем, северная креветка относится к востребованным и перспективным объектам промысла и поэтому подробное и всестороннее исследование северной креветки, обитающей у побережья Западной Камчатки, 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 (ОДУ).

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; Komaі, 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 весь 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 позволяют 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) и ранее опробованный на синем крабе (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. eoius* 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 к.б.н. С.А. Судник за помощь в понимании ряда аспектов работы. Отдельно хочется отметить ценные замечания при рецензировании работы зав. лаб. промысловых беспозвоночных и водорослей КамчатНИРО к.б.н. П.Ю. Иванова, зав. лаб.

гидробиологии КамчатНИРО к.б.н. Е.В. Лепской и главного научного сотрудника лаб. морских промысловых рыб КамчатНИРО д.б.н. Ю.П. Дьякова. Автор искренне благодарен сотрудникам лабораторий промысловых беспозвоночных КамчатНИРО и ТИНРО-Центра за качественно собранный материал.

Систематическое положение и краткое описание вида *Pandalus eous*

Тип Членистоногие Arthropoda

Подтип Ракообразные Crustacea Brünnich, 1772

Надкласс Multicrustacea Regier et al., 2010

Класс Высшие ракообразные Malacostraca Latreille, 1802

Подкласс Настоящие высшие ракообразные Eumalacostraca Grobben, 1892

Надотряд Эвкариды Eucarida Calman, 1904

Отряд Десятиногие Decapoda Latreille, 1802

Подотряд Плеоциматы Pleocyemata Burkenroad, 1963

Инфраотряд Каридные креветки Caridea Dana, 1852

Надсемейство Pandalioidea Haworth, 1825

Семейство Pandalidae Leach, 1814

Род *Pandalus* Leach, 1814

Вид *Pandalus eous* Makarov, 1935

Данная классификация представлена согласно международному регистру морских видов (<http://www.marinespecies.org>). Несмотря на выделение северной креветки, обитающей в северной Пацифике, в отдельный вид, до сих пор не существует единого мнения по вопросу его самостоятельности. Изначально, северная креветка, обитающая в Атлантическом и Тихом океанах, имела общее видовое название *Pandalus borealis* Kröyer, 1838. На основании морфологических отличий тихоокеанской креветки от атлантической, она была выделена в отдельный тихоокеанский подвид *Pandalus borealis eous* Makarov, 1935 (Makarov, 1935). К различиям, на которые опирался исследователь в своей работе, относились разница в длине рострума и строении скафоцерита. Как тихоокеанский подвид северная креветка представлена в «Определителе креветок, крабов и раков Дальнего Востока» (Виноградов, 1950).

В 1992 г. канадским исследователем Х.Дж. Сквайрсом (Squires, 1992) обосновано выделение креветки, обитающей в Тихом океане, в отдельный вид —

Pandalus eous Makarov, 1935. Автор в своей работе опирался на морфологические отличия у взрослых особей, включающие признаки, указанные В.В. Макаровым (1935), и размерные различия для личинок, дифференцирующих креветок из Атлантического и Тихого океанов. Между тем, ряд авторов неоднократно указывали на вариабельность морфологических признаков у северной креветки, обитающей в этих районах (Виноградов, 1950; Makarov, 1935; Butler, 1980; Соколов, 1997). Так, В.И. Соколов (1997) посвятил этому вопросу отдельную работу, где показал, что предложенные Х.Дж. Сквайрсом морфологические отличия не дают повода для выделения подвида в отдельный вид, т.к. 8 из 10 предложенных признаков изменчивы и не могут служить достаточным аргументом для видовой идентификации. Поэтому, несмотря на принятое таксономическое наименование для данного объекта, зачастую в литературе до сих пор используется подвидовое название северной креветки — *Pandalus borealis eous* Makarov, 1935, обитающей в тихоокеанских водах, либо общее видовое название *Pandalus borealis* Kröyer, 1838 (Букин, 2003; Михайлов и др., 2003; Корзун, 2007; Бандурин, Карпинский, 2015). Несмотря на это, в настоящее время северная креветка, обитающая в тихоокеанских водах, имеет статус вида, поэтому в данной работе использовано видовое название северной креветки, принятое в международном регистре — *Pandalus eous* Makarov, 1935.

В странах, ведущих промысел, северная креветка имеет и свои «народные» названия. В английском языке северную креветку, обитающую в Тихом океане, называют «pink shrimp», «deep sea prawn», «northern shrimp» (Allen, 1959; Butler, 1980; Scúladóttir, Péturson, 1999). Японцы используют название «hokko-aka ebi» (Butler, 1980). В нашей стране также применяется нетаксономическое название «северный чилим», а рыбаки, ведущие промысел северной креветки, зачастую называют её «нанбан» (Букин, 2003).

Подробное описание характерных морфологических признаков северной креветки изложено в работах Л.Г. Виноградова (1950), Т.Н. Butler (1980) и Т. Komai (1999).

Северная креветка относится к семейству Pandalidae, для которого характерен протерандрический гермафродитизм (Berkeley, 1930). Известно, что практически все виды, относящиеся к этому семейству, меняют пол в течение своей жизни, за исключением двух недавно описанных (*P. curvatus* и *P. formosanus*), для которых определение типа размножения пока не установлено из-за недостаточности имеющихся сведений (Komai, 1999).

Жизненный цикл северной креветки включает в себя несколько физиологически различных жизненных стадий, таких как личинка, ювенильная особь, самец, переходная особь, включающая два этапа развития: интерсекс и функциональная самка, и самка. Эта закономерность была обнаружена А. Беркли (Berkeley, 1930). Знание о протерандрии стало основой всех исследований креветок-пандалид (Иванов, 2005). Схема жизненного цикла северной креветки представлена на рисунке 1.

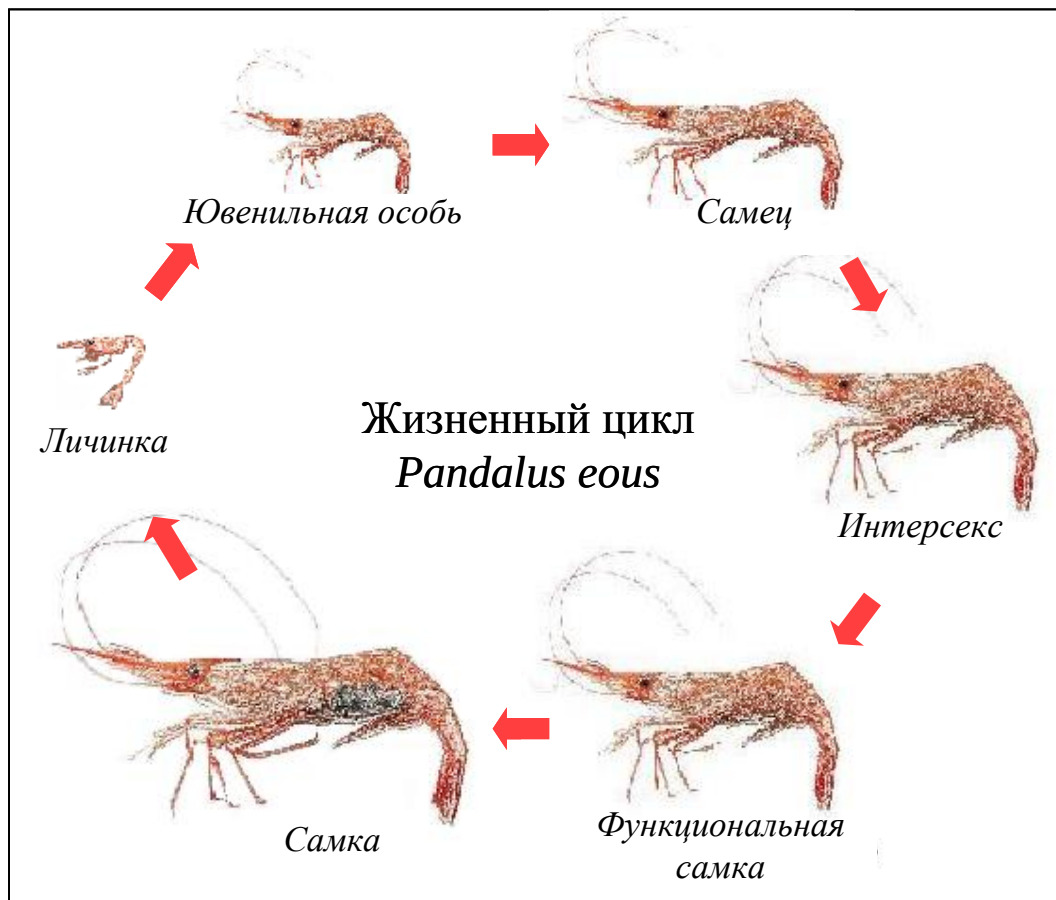


Рисунок 1. Схематичное изображение жизненного цикла северной креветки *P. eous*

P. eous от других видов рода отличают по нескольким признакам. Один из них это форма роострума, который у данного вида слабо или умеренно изогнут в дорсальном направлении и длина его в 1,6–2,1 раза больше длины карапакса. Другим отличительным признаком считается форма скафоцерита. У тихоокеанского вида шип скафоцерита достигает или немного выдается за равномерно округленный передний край (Виноградов, 1950; Makarov, 1935). Помимо этого, спинная сторона 3-го сегмента брюшного отдела имеет ясно выраженный киль, который у *P. eous* острый и более выражен, в отличие от *P. borealis*, у которой он тупой и менее проявлен (Кобякова, 1937; Squires, 1992; Komai, 1999). У тихоокеанского вида существуют и другие отличительные признаки: палец третьей перепоподы в 0,40–0,47 раз больше голени (проподуса), а у пятой пары — в 0,28–0,36 раз, мезиальная поверхность коленца четвертой перепоподы с двумя рядами шипиков. Кроме того, северная креветка, обитающая в тихоокеанских водах, имеет крупные размеры: длина тела взрослой особи может достигать 159 мм (Букин, 2003).

P. eous широко распространена в Северной Пацифике, включая Чукотское море, отмечена на глубинах от 16 до 1380 м (Виноградов, 1947; Komai, 1999). Несмотря на такой широкий диапазон распределения, наиболее плотные скопления северная креветка образует на тех участках, которые отвечают определенным условиям. В первую очередь, это благоприятный термический режим. Известно, что наиболее оптимальная температура воды для северной креветки находится в пределах 0–7 °C (Виноградов, 1947). Второе условие — наличие мягких грунтов, таких как илистые, алевроитовые и алевроитово-глинистые диатомовые илы (Иванов, 1967а; Беренбойм, 1992; Галимзянов, 1993). Немаловажным фактором в образовании скоплений северной креветки является наличие зоны взаимодействия водных масс различного происхождения (Иванов, 1967а, 1975; Бандурин, Карпинский, 2015). Развивающиеся в зоне фронта горизонтальной и вертикальной циркуляции резкие горизонтальные градиенты гидрологических характеристик создают исключительно специфическую

гидрологическую природу этих районов, которая в свою очередь способствует их высокой биологической продуктивности (Грузинов, 1986).

Тесная зависимость между распространением креветок и видом грунта обусловлена способом питания (Паленичко, 1941). Сведения по питанию *P. eoius* в тихоокеанском бассейне немногочисленны (Чучукало, 2006). В настоящий момент наиболее полная информация по питанию северной креветки у побережья Западной Камчатки представлена в работах В.И. Чучукало и М.А. Шебановой (2003, 2008), где указано, что в рационе северной креветки в описываемом районе доминируют полихеты и гаммариды, в отличие от Берингова моря, где в желудках отмечена значительная роль планктонных организмов (Горбатенко и др., 2008). Помимо этого, в желудках отмечена высокая частота встречаемости десятиногих раков, включая креветок. Реже встречаются такие компоненты пищи как детрит, копеподы, макрофиты, фитопланктон, двустворчатые и брюхоногие моллюски, рыбы и т. д. (Чучукало, Шебанова, 2008). В целом, такой широкий спектр питания позволяет отнести северную креветку к эврифагам.

Северная креветка является также составляющей рациона большого числа видов рыб. Она часто встречается в желудках трески, крупных особей минтая и наваги, ликода Солдатова, щитоносного и пятнистого скатов, шлемоносного охотского бычка, широколобого шлемоносца, пестрого и белобрюхого получешуйников, многоиглого керчака (Чучукало, 2006).

По последним данным, наиболее плотные и высокочисленные скопления северной креветки в российских водах отмечены в Татарском проливе и глубоководной части зал. Петра Великого Японского моря (Букин, Березова, 2011; Кобликов, Корнейчук, 2015), в северной и восточной частях Охотского моря (Бандурин, Карпинский, 2015; Михайлова, 2016) и Наваринском районе Берингова моря (Соколов, 2015).

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. 2).

Исследованиями был охвачен район общей площадью более 150 тыс. км² в пределах координат 50°57'–58°02' с. ш. и 149°15'–156°46' в. д., на глубинах 14–945 м. За время написания работы проанализировано более 98000 экземпляров северной креветки из более чем 1500 промысловых и 1200 учетных тралений (табл. 1).

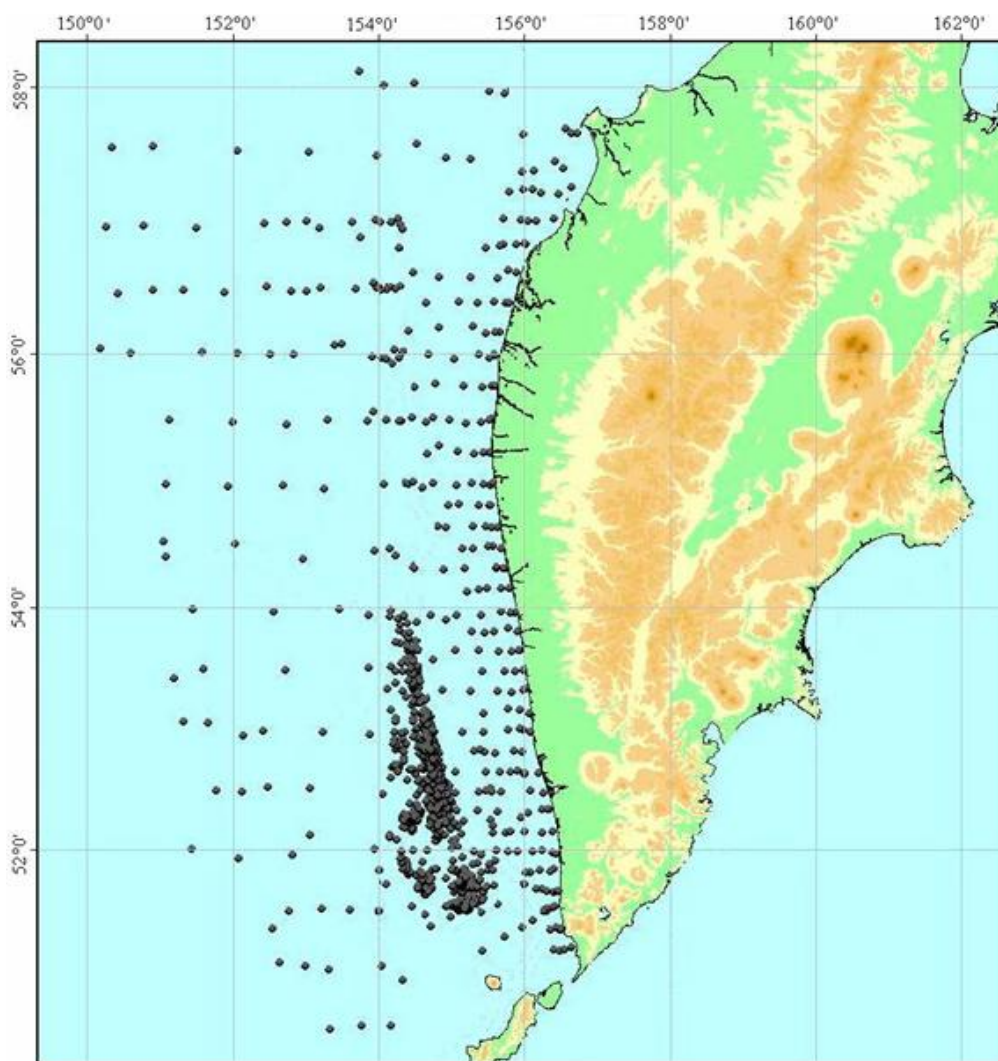


Рисунок 2. Схема расположения района сбора материала вдоль побережья Западной Камчатки (1993 г., 1999–2002 гг., 2004–2014 г.)

Объем материала по северной креветке, собранного у берегов Западной Камчатки в
1993–2014 гг.

Год	Судно	Период работ	Глубины, м	Кол-во экз., взятых на анализ
1993	«Тайсей-Мару 8», «Томи-Мару 51»	14.07–23.09	197–411	15125
1998	ТКП «Пасифик/Бриз»	21.07–12.10	184–310	30500
1999	СРТМ «Вулканный»	09.05–29.05	220–374	3664
2001	МКРТМ «Сапфир-1»	25.10–30.11	225–280	5240
2002	РШ «Асанда»	17.11–24.11	215–375	1585
2004	РК РТМ «Алитус»	21.11–08.12	222–404	3782
2005	РКС «Александрит»	22.09–25.09	175–280	675
		21.11–31.12	356–418	5085
2006	МКРТМ «Сапфир-1»	16.08–28.10	167–321	3495
2007	МКРТМ «Сапфир-1»	07.05–02.06	202–350	2446
2008	РКС «Александрит»	24.02–19.04	220–456	2519
	МКРТМ «Сапфир-1»	12.09–09.10	203–417	2455
2009	РКС «Александрит»	15.04–30.04	235–320	–
2010	МКРТМ «Сапфир-1»	12.02–06.06	220–455	3682
	НИС «Профессор Кизеветтер»	11.07–28.07	14–150	–
		25.08–10.09	200–968	2029
2011	РКС «Александрит»	08.03–07.04	360–465	3754
	НИС «ТИНРО»	02.08–12.08	14–426	2985
2012	РКС «Александрит»	05.02–30.04	210–467	–
2013	РКС «Александрит»	04.04–01.06	226–430	7761
2014	СТР «Капитан Меламуд»	30.03–14.04	217–376	1949

На научно-исследовательских судах в качестве орудия лова использовался донный трал 27,1/33,7, вооруженный мягким грунтропом. Стандартный куток длиной 22 м снабжен двойной «рубашкой» с ячейей верха 30 мм и вставки — 10 мм. Паспортное горизонтальное раскрытие трала составляло 15–16 м.

На промысловых судах использовался специализированный донный трал, применяемый при добыче северной креветки. В подавляющем большинстве случаев трал был оснащен селективной решеткой перед входом в трал, угол наклона которой колебался в пределах 45–49°. Данная конструкция позволяет

отсеивать рыбу из улова. Горизонтальное раскрытие трала находилось в пределах 35–70 м.

В настоящее время трал является традиционным и наиболее надежным инструментом измерения плотности запаса креветок, т.к. позволяет измерить плотность в некотором множестве точек обследуемой области. Наиболее существенным источником ошибок при использовании трала является его сравнительно низкая уловистость для креветки (около 20%). Для устранения данной погрешности применен коэффициент уловистости трала 0,182 (Беренбойм, 1992).

Сбор и обработку материала проводили по стандартной методике, описанной в литературе (Иванов, 2004; Низяев и др., 2006). Из улова отбирали 150–200 экз. креветки, для которых проводили полный биологический анализ. У животных определяли: пол, промысловый размер тела и длину карапакса (с точностью до 0,1 мм) (рис. 3), линочное состояние (у всех особей), нерестовое состояние, индивидуальную массу или вес группы особей одного размерного класса, наполнение желудка, наличие или отсутствие стернальных шипов.

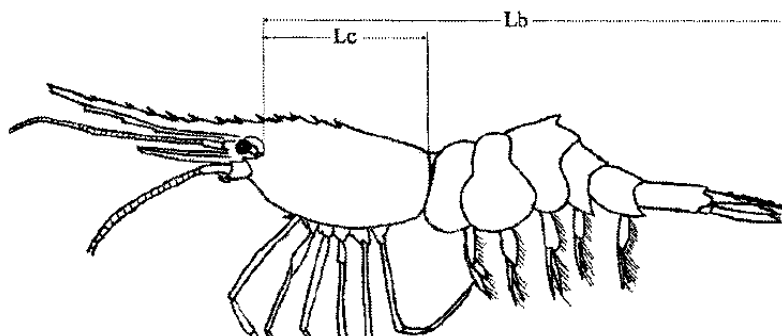


Рисунок 3. Схема измерения промыслового размера тела (Lb) и длины карапакса (Lc) у креветок (Низяев и др., 2006)

Креветки-пандалиды являются протандрическими гермафродитами, т.е. меняют пол в процессе развития. В соответствии с этой особенностью, выделяют три функциональные группы:

1) Самцы (m): эндоподит плеоподы 1 на конце раздвоен (рис. 4); плеопода 2 несет мужской отросток (appendix masculina, a. m.);

2) Переходные особи (h): внутренний вырост на конце эндоподита 1-й плеоподы редуцирован и выглядит как уступ; а. т. редуцируется;

3) Самки (f): эндоподит плеоподы 1 имеет листовидную форму с одной вершиной; а. т. исчезает.

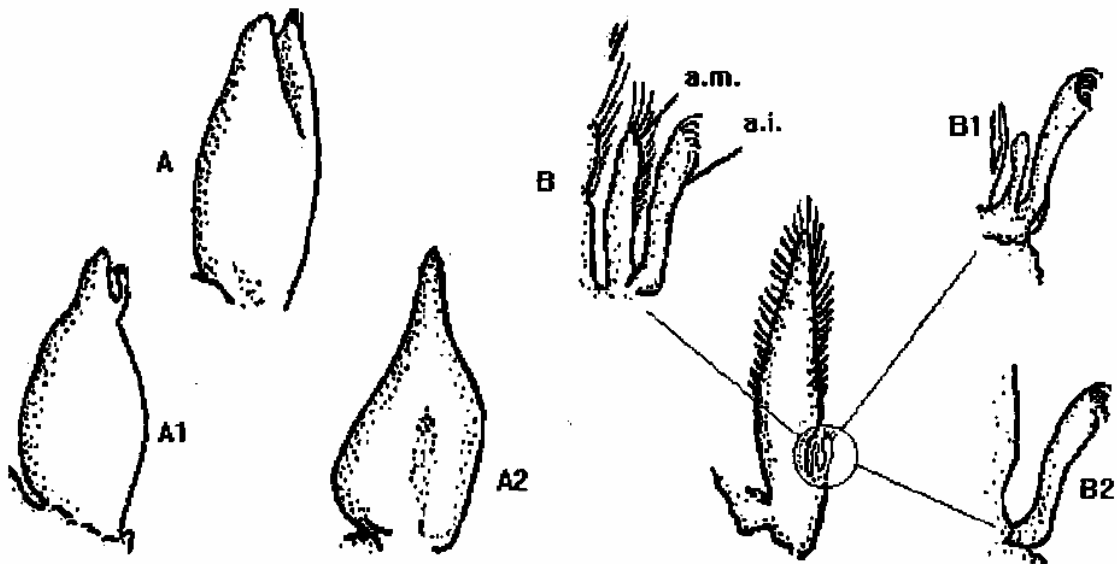


Рисунок 4. Определение пола у креветок-пандалид (Butler, 1980). Эндоподит плеоподы

I: A — самцы, A1 — переходные особи, A2 — самки; эндоподит плеоподы II: B — самцы, B1 — переходные, B2 — самки; а. i. — appendix interna (внутренний отросток), а. т. — appendix masculina (мужской отросток)

В нашей работе переходные особи разделены на две группы — интерсексы и функциональные самки. Согласно последним исследованиям, такое разделение является наиболее верным, т.к. физиологически и функционально они различны (Судник, 2006). Интерсексы это самцы с редуцирующимися совокупительными органами, без визуально определяемого яичника, а функциональные самки — особи, у которых через покровы или при вскрытии визуально определима стадия зрелости яичника. Такие особи уже могут участвовать в спаривании, развивать гонаду и вынашивать яйца (Судник, 2006). В ходе исследования группа «функциональные самки» были объединены с группой «самки», т.к. они имеют схожий биологический цикл.

У неполовозрелых особей креветок-пандалид наружный вырост «вилочки» на конце эндоподита 1-й плеоподы длиннее внутреннего. В этом случае особь относят к ювенильной стадии.

Для характеристики состояния панциря креветок использовали трехбалльную шкалу:

1. панцирь мягкий, «пергаментный», особь находится в процессе линьки;
2. панцирь неокрепший, особь недавно перелиняла;
3. панцирь твердый, не продавливается при легком нажатии.

У функциональных самок и самок без яиц выделяли следующие стадии зрелости гонад: 0 — гонады не просматриваются через карапакс; 1 — гонады занимают не более одной трети дорсальной стороны карапакса (слабо развиты); 2 — особи с умеренно развитыми гонадами, занимающими от одной до двух третей дорсальной стороны карапакса; 3 — гонады сильно развиты, полностью заполняют всю дорсальную часть под карапаксом.

Самки с яйцами дифференцируются по следующим категориям: 1 — особи с недавно отложенными яйцами (ИЗ); 2 — особи с умеренно развитыми яйцами (внутри можно разглядеть небольшую точку — глазок эмбриона, но сам эмбрион еще не сформировался) (НГ); 3 — яйца перед выклевом личинок (эмбрион сформировался, иногда видны конечности) (ИГ); 4 — выклев личинок (ВЛ).

У всех самок определяли состояние стернальных шипов. Шипы разделяли на три типа: 1 — шипы хорошо заметные, острые (С1); 2 — шипы достаточно большие, их вершины притуплены (С2); 3 — шипы имеют вид небольших бугорков или незаметны вовсе (С3).

Помимо биологических показателей, на каждой станции фиксировали информацию о продолжительности и скорости траления. При наличии оборудования проводились замеры температуры и солености воды.

Морфометрический анализ проводили по методике, изложенной в «Пособии по изучению промысловых ракообразных...» (Низяев и др., 2006). Для анализа брали выборку одноразмерных особей в количестве не менее 40–50 экз. (не менее 10 экз. на каждый размерный класс). Морфометрия проводилась отдельно для

каждой размерно-половой группы (ювенильных особей, самцов, самок, переходных особей). При этом, помимо установления ряда размерных признаков (рис. 5), определяли пол.

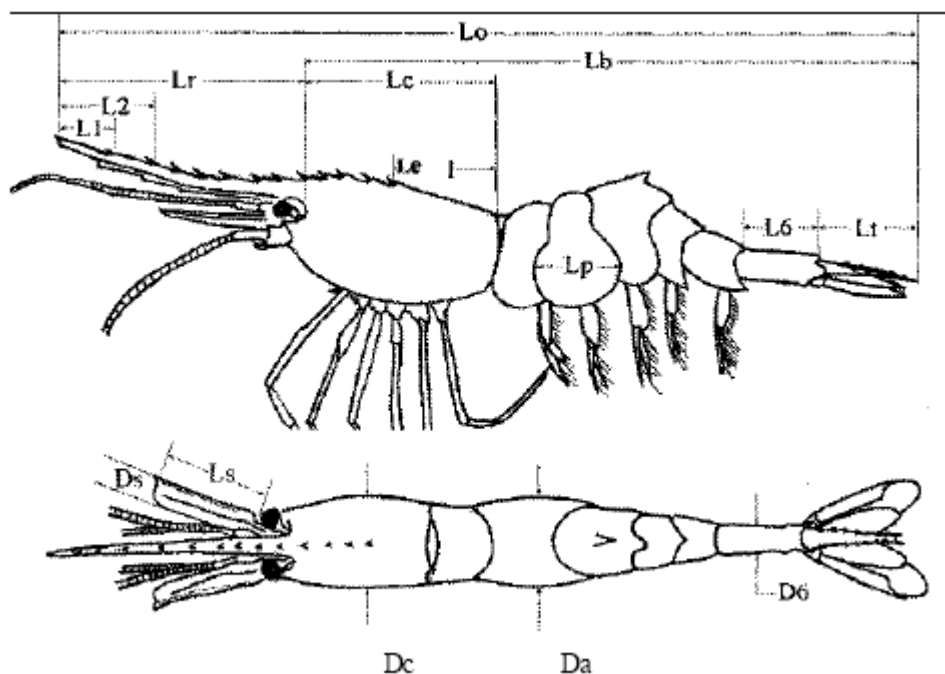


Рисунок 5. Схема выполнения морфометрического анализа у креветок-пандалид (по Низяев и др., 2006)

Морфометрический анализ включал следующие промеры:

Lb — промысловая длина от заднего края орбиты глаза до конца тельсона;

Lo — общая (зоологическая) длина, от конца рострума до конца тельсона;

1) длина карапакса **Lc** — от заднего края орбиты глаза до середины спинной части заднего края карапакса;

2) ширина карапакса **Dc** — самая широкая часть головогруди;

3) длина рострума **Lr** — от заднего края орбиты глаза до конца рострума;

4) длина тельсона **Lt** — от середины спинной стороны 6-го абдоминального сомита до конца тельсона;

5) длина плеврита 2-го сомита брюшка **Lp** — в самой широкой части плеврита;

6) длина скафоцерита **Ls** — от места сочленения листовидной части скафоцерита до конца его закругленной части;

- 7) ширина скафоцерита **Ds** — в самой широкой части листовидной части скафоцерита;
- 8) ширина брюшка **Da** — в самой широкой части брюшка в районе 2-го сомита;
- 9) длина 6-го сомита брюшка **L6** — по продольной оси спинной стороны от переднего края до заднего;
- 10) ширина 6-го сомита брюшка **D6** — в самой широкой части сомита;
- 11) расстояние до 1-го подвижного шипа рострума **L1** — от конца рострума до основания 1-го подвижного шипа на верхнем краю;
- 12) расстояние до 2-го подвижного шипа рострума **L2** — от конца рострума до основания 2-го подвижного шипа на верхнем краю;
- 13) расстояние до последнего подвижного шипа головогруди **Le** — от середины заднего края спинной части карапакса до последнего подвижного шипа на средней линии карапакса.

Из меристических признаков подсчитываются: количество шипов по верхнему краю рострума и карапакса (**Nu**); количество зубчиков по нижнему краю рострума (**Nd**); количество пар боковых шипов на тельсоне (**Nt**); количество члеников на карпусе (запястье) перейоподы 2 с правой (**Nrp**) и левой (**Nlp**) стороны.

Креветки взвешивались с точностью не менее 0,5 г:

- 14) креветка целиком **Ww**;
- 15) отдельно головогрудь **Wc**;
- 16) отдельно брюшко **Wa**.

Сбор материала на плодовитость проводили у берегов Западной Камчатки 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 после осенне-зимней инкубации на плеоподах наблюдается первое появление яиц на 2 стадии развития (глазок с еще несформировавшимся эмбрионом). И, наконец, третий сбор осуществлялся в апреле–мае, перед

выпуском личинок, когда яйца находятся на 3 стадии развития с уже сформировавшимся эмбрионом.

При отборе проб на плодовитость, материал, во избежание потери яиц, заворачивался в марлю и фиксировался 4%-ным раствором формалина. Креветка фиксировалась целиком.

Выделение возрастных групп беспозвоночных по их размерной структуре осуществляли методом Шеперда, который описан в работе Бэссона (Basson et al., 1988) и обозначается аббревиатурой 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). SLCA сравнивает наблюдаемое размерное распределение с тестовой функцией, конструируемой по заданному набору параметров уравнения линейного роста. Эта тестовая функция принимает положительные значения при модальных значениях размеров и отрицательные — при интермодальных. Тестовая функция носит периодический характер, причем ее период уменьшается по мере увеличения размера. Максимумы этой функции соответствуют средним размерам возрастных категорий. По мере увеличения размера различия в максимумах исчезают, что проверяется соответствующими критериями различия, подсчитываются коэффициенты корреляции между исходными данными и тестовой функцией:

$$T(i) = \frac{\sin[\pi(t_{\max} - t_{\min})]}{(t_{\max} - t_{\min})} \cos 2\pi(t_{\text{bar}} - t_s), \quad (1)$$

где $t_{\max}$ и $t_{\min}$ — максимальный и минимальный возраст, рассчитанный по уравнению Берталанффи; t_{bar} — среднее значение между $t_{\max}$ и $t_{\min}$; t_s — часть года, в течение которого осуществлялся сбор данных.

При расчетах задавался набор значений параметров роста уравнения Берталанффи, для которого вычисляется тестовая функция. По виду этой функции определяется количество выделяемых возрастных групп. Поскольку истинные значения параметров уравнения роста неизвестны, для их генерации в пределах определенных заранее заданных диапазонов применяется метод Монте-Карло (Metropolis, Ulam, 1949). Пределы этих диапазонов могут выбираться произвольно, при условии, что истинные значения параметров уравнения роста находятся внутри задаваемых диапазонов. Опытные специалисты располагают сведениями о примерных границах изменения искомых параметров и задают более узкие границы их измерения, что влияет на количество затрачиваемого времени для осуществления расчетов. В случае, если конечный результат оценок параметров будет равным значению какой-либо из границ диапазона, необходимо повторить расчет, расширив эту границу. Мы использовали следующие диапазоны:

$$L_{\infty} = 140\text{--}200 \text{ мм};$$

$$t_0 = -1\text{--}3 \text{ лет};$$

$$K = 0,01\text{--}0,25 \text{ год}^{-1},$$

где L_{∞} — асимптотическая предельная длина; t_0 — теоретический возраст при минимальной длине; K — мгновенный коэффициент роста.

Количество реализаций расчетов в программе может быть задано произвольно большим, но в данном случае оказалось достаточным 10000. Для каждой реализации вычислялся критерий согласия вида:

$$S = \sum T(i)N(i)^{1/2}, \quad (2)$$

где i — номер размерного класса; $N(i)$ — количество особей в пробе данного размерного класса; $T(i)$ — значение тестовой функции на интервале i . Квадратный корень от $N(i)$ используется для стабилизации дисперсии S . Затем выбираются те значения параметров уравнения роста, при которых значение критерия S максимально.

По нашим расчетам получены следующие коэффициенты уравнения роста Берталанффи:

$$L_{\infty} = 171;$$

$$t_0 = 1,9;$$

$$K = 0,2.$$

Анализ промысла проводили с учетом данных судовых суточных донесений (ССД) 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). Поскольку в ночное время креветки поднимаются в толщу воды (Паленичко, 1941; Лысенко, 2000), для определения плотности распределения использовали информацию, полученную при тралениях в светлое время суток. При построении карт распределения и расчете плотности в программе выставляли следующие параметры: размерность сетки — 500x500, параметр сглаживания — 0, параметр влияния глубины — 500.

Анализ и обработку данных проводили в программе «Microsoft Excel v. 7.0» с пакетом статистического анализа, а также в программе «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. Охотское море — типичное материково-окраинное море (Ушаков, 1953; Зинкевич, 1963; Шунтов, 2001). Оно расположено полностью в умеренной зоне. Однако простираение его с севера на юг на 2500 км накладывает большой отпечаток на различия в климате, океанологическом режиме и биологии его северной и южной частей.

Рельеф дна Охотского моря весьма сложен. По общему характеру он напоминает дно Берингова моря: его северная часть мелководная, а юго-западная — глубоководная (Ушаков, 1953). В его южной части находится глубокая котловина, ограниченная изобатой 3000 м и резким склоном от северной части моря. Средняя часть моря занята глубинами 1000–1500 м и образует несколько уступообразных поднятий, которые разделяют центральную котловину моря на две части. Характерная расчлененность рельефа дна и соотношение площадей основных морфологических ступеней в разных районах моря во многом обуславливают характер циркуляции вод и распределение водных масс, которые, в свою очередь, влияют на характер расселения видов. В Охотском море выделяют следующие водные массы: поверхностная, охотоморская (формируется зимой на поверхности, летом залегает на глубине 40–150 м, соленость 32,8–33,2‰, температура на большей части моря ниже 0°C), промежуточная (формируется за счет опускания вод по склонам, залегает на глубинах от 100–150 до 400–700 м, температура 1,5°C, соленость 33,7‰), глубинная тихоокеанская (имеет тихоокеанское происхождение, располагается на горизонтах 600–1350 м, температура 2,3°C, соленость 34,4‰), Курильской котловины (имеет тихоокеанское происхождение, залегает глубже 1350 м, температура 1,85°C,

соленость 34,7‰). По вертикальной структуре водные массы Охотского моря являются субарктическими.

Характерной чертой Охотского моря является высокий темп осадконакопления (Шунтов, 2001). Осадки весьма разнообразны, причем различные грунты, в том числе песчанистые, каменистые и скалистые, встречаются на всех глубинах (Зенкевич, 1963). Распределение и общий характер грунтов в Охотском море, как и во всех дальневосточных морях, характеризуется преимущественно крупнозернистыми грунтами (Ушаков, 1953). В большинстве случаев это сложные комплексы из песка, гальки и камней с примесью ила. Важным источником осадконакопления являются вулканическая деятельность, а также диатомовые водоросли, которые в свою очередь являются причиной широкого распространения диатомовых илов (Шунтов, 2001). В целом, для распределения донных осадков в Охотском море характерна вертикальная зональность, где вдоль берегов моря простираются песчаные грунты, затем следует пояс алевроитов, глубоководную часть моря занимают мягкие илистые или илисто-глинистые грунты (Шунтов, 2001). Зачастую, эта закономерность нарушается, что может быть связано с характером рельефа дна, деятельностью волновых процессов и других факторов. Южная котловина Охотского моря заполнена мягкими илистыми и илисто-глинистыми грунтами, содержащими большое количество аморфного кремнезема (диатомовые водоросли, радиолярии) (Зенкевич, 1963). Наряду с другими факторами, грунты имеют большое значение в распределении донной фауны, в том числе и промысловой (Шунтов, 2001).

Охотское море — самое холодное из дальневосточных морей (Шунтов, 2001). Считается, что его климат, а также термический режим в зимнее время мало отличается от обстановки в арктических морях. Этим оно обязано в первую очередь своим физико-географическим особенностям. Прогрев вод Охотского моря распространяется лишь на 30–75 м. В связи с этим, ниже прогретого слоя до глубины 150 м сохраняется холодный промежуточный слой остаточного зимнего охлаждения, на мелководье этот слой переходит в подстилающий — придонный (Винокурова, 1964). Глубже этого слоя находятся более теплые тихоокеанские

воды, температура которых повышается с глубиной до 2,0–2,5°C на 750–1500 м, а затем — плавно понижается до 1,8°C. В весенний период, когда прогрев поверхностных вод еще не велик, холодные воды, их распределение и интенсивность оказывают большое влияние на температуру воды в придонном слое. Колебания мощности придонного слоя холодной воды и абсолютная величина его температуры и площади соприкосновения с дном являются основными причинами, определяющими значение придонной температуры в конкретном году. В средней части западно-камчатского шельфа в течение почти всего года в придонном горизонте наблюдаются зоны отрицательных температур. Площади их распространения и абсолютные значения температур изменяются от года к году. В этих зонах почти постоянно выделяются, особенно в весеннее и летнее время, два сравнительно холодных ядра, связанных с существованием вихревой зоны, первое — в районе 56°–56°30' с. ш., второе — 54° с. ш. (Винокурова, 1964; Дулепова, 1997). Изменение придонной температуры воды на шельфе Западной Камчатки в весенний прогнозируемый период находится в прямой зависимости от интенсивности северо-западного переноса воздушных масс над Охотским морем, что позволяет использовать для прогноза температуры с месячной заблаговременностью.

Термическая структура морей является важной характеристикой (Гидрометеорология и гидрохимия морей, 1993), необходимой для освоения ресурсов моря. Температура, наряду с освещенностью, является первичным фактором биографической дифференциации в море. Распределение воды по вертикали зависит от теплового баланса поверхности моря, переноса теплыми течениями, процессов конвекции и турбулентности перемешивания, внутренних волн и других факторов, находящихся в сложном взаимодействии друг с другом. По характеру теплового баланса Охотское море может быть разделено на примерно равные части — северо-западную и юго-восточную. В северо-западной части оно интенсивно поглощает тепло, а в юго-восточной, и особенно у западного побережья Камчатки, отдает (Шунтов, 2001). Помимо этого, одной из основных характеристик термической структуры вод Охотского моря является

холодный промежуточный слой. Решающую роль в формировании температурного режима района эти воды играют в весеннее время, когда еще летний прогрев невелик.

Для понимания многих биологических явлений наиболее важными являются следующие особенности температурного режима (Шунтов, 2001): а) южная часть моря значительно теплее северной, а восточная — западной; б) в Охотском море резко выделяются зоны отрицательных аномалий, как проявление активных динамических процессов; в) в результате контакта холодного промежуточного слоя с дном, обширные площади шельфа на севере, западе и северо-востоке моря весь год заняты водами с отрицательной температурой. У западно-камчатского побережья на глубинах 200 м в зимний период промежуточный слой предположительно заполняет полностью шельф (Макаров, 1966), а летом, в связи с обогревающим действием тихоокеанских вод холодный промежуточный слой местами размывается, и остаются только два микроядра холода в средней части шельфа (Шунтов, 2001).

Охотское море находится в зоне суровых климатических условий (Гидрометеорология и гидрохимия морей, 1993). Зимой почти по всей акватории моря поверхностные слои охлаждаются до отрицательных температур, при этом большая часть покрывается льдами (Шунтов, 2001). Практически все виды хозяйственной деятельности в данном районе во многом зависят от знаний ледовой обстановки и возможности ее прогнозирования. В восточной половине Охотского моря ледяной покров образуется вдоль побережья п-ова Камчатка. В центральной части восточной половины моря благодаря интенсивному поступлению теплых вод из южной части акватории моря и Тихого океана образуется обширная область, вытянутая с юга на север, свободная ото льда. Лишь в самые суровые зимы льдом покрывается практически все море, за исключением небольшого участка, прилегающего к Курильским проливам.

Соленость Охотского моря находится под влиянием влагооборота между водной поверхностью и атмосферой, материкового стока в прибрежных районах, ледообразования и таяния льда, течений и процессов перемешивания различного

происхождения (Гидрометеорология и гидрохимия морей, 1993). Сложное взаимодействие этих факторов происходит только в поверхностных слоях моря, а на глубинах Охотского моря на соленость в основном влияет поле течений различного происхождения с широким спектром временных масштабов. Главная особенность вертикального распределения солености — повсеместное и во все периоды года (за исключением времени образования ледяного покрова) возрастание солености с глубиной. Самый верхний динамически наиболее активный слой имеет хорошо развитый сезонный галоклин. За верхним простирается слой главного галоклина, границей которого является горизонт резкого уменьшения вертикальных градиентов солености. В последнем, нижнем слое, обменные процессы слабы, а вертикальные градиенты минимальны. Уже на горизонте 50 м, как правило, изменчивость солености не превышает 0,5‰.

Немаловажным фактором в изучении биологического объекта является знание о течениях. Они играют важную роль в распределении также и северной креветки. Распространение личинок подвержено влиянию поверхностных, приливно-отливных течений, системе добавочных компенсационных течений, водоворотов и т.п., которые также воздействуют на ограничение разноса личинок по всему западно-камчатскому шельфу (Макаров, 1966). Гидрологические условия в водах у берегов Западной Камчатки определяются следующими основными факторами: климатом, постоянными течениями, рельефом дна и приливными явлениями. Характерной чертой динамики вод Охотского моря является циклоническая система течений (Винокурова, 1964) (рис. 6). Она обусловлена в основном двумя причинами: во-первых, преобладающим в среднем за год северо-западным переносом воздуха, который вызывает дрейфовые постоянные течения, составляющие в сумме западную ветвь общей циркуляции вод Охотского моря; во-вторых, океанскими течениями, проникающими в Охотское море и образующими восточную ветвь общей циркуляции его вод. Помимо этих потоков, в Охотском море имеются устойчивые местные циркуляции течений, связанные с общим круговоротом вод. Сток вод из Охотского моря, также как и приток тихоокеанских вод, имеет сезонную и

многолетнюю изменчивость. Как правило, в осенне-зимний период в результате усиления северо-западного переноса воздушных масс сток вод из Охотского моря усиливается, что вызывает усиление подтока теплой глубинной океанской воды, образующей в юго-восточной части моря отепленную, по сравнению с другими районами, зону. Глубинные воды входят в Охотское море из Тихого океана через разрыв во внешней подводной Курильской гряде, в районе пролива Крузенштерна (Морошкин, 1966). От пролива Крузенштерна глубинные воды распространяются в море в соответствии с рельефом дна. Анализ карт геострофических течений в летнее время на горизонтах 0, 300, 500 и 1000 м позволил установить, что в Охотском море характер циркуляции не изменяется с глубиной, чему способствует рельеф дна, оказывающий существенное влияние на направление

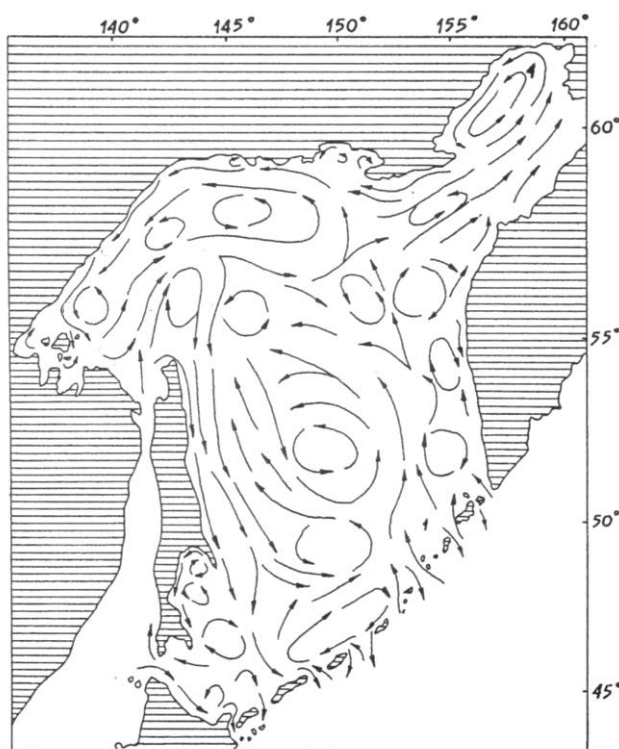


Рисунок 6. Схема течений Охотского моря
(Чернявский и др., 1993)

течений. Поэтому, для исследования особенностей циркуляции вод необходимо знать структуру подводного рельефа и характер береговых линий в пределах рассматриваемого бассейна (Власова и др., 2008). В районе Западной Камчатки вынос холодных вод к Камчатке наиболее часто происходит через возвышенность Лебеда, между 54°–57° с. ш. (Фигуркин, 1997). На схемах течений для теплой половины года эта область известна как зона квазистанционарного циклонического меандра Западно-Камчатского течения

(ЗКТ). Известно, что в прибрежной зоне, между ЗКТ и Камчаткой, возможно существование так называемого Компенсационного течения (КТ). Оно наблюдается в июне, августе, сентябре и ноябре, его интенсивность возрастает от лета к осени, что объясняется ослаблением от весны к осени ЗКТ и осенним

усилением северо-восточных ветров, что приводит к появлению дополнительного прибрежного потока из зал. Шелихова, вливающегося в КТ. Сравнение средних значений температур воды для групп лет с развитым КТ и при его отсутствии показало, что в первом случае фон температуры на всех горизонтах в каждом биостатистическом районе существенно ниже, чем во втором. Исходя из значений температуры воды на горизонте 100 м в годы, когда КТ никак не проявлялось, можно тепловые условия этих лет отнести либо к классу «теплых», либо «нормальных». В случаях, когда КТ было заметно выражено, температурные характеристики, на том же горизонте, позволяли соответствующие годы отнести к классу «холодных», либо «нормальных».

В теплые годы, когда Северо-Охотское противотечение отсутствует, вдоль южного склона возвышенности Лебедя формируется Срединное течение, направленное в сторону банки Кашеварова (Хен и др., 2002). Согласно данным, полученным в 1999–2000 гг., которые считаются аномально холодными, было отмечено отсутствие Срединного течения. На его месте был замечен антициклонический меандр, сформированный на восточной периферии северного течения. На северо-востоке и востоке моря, где отмечается повышенная завихренность в поле течений, температура воды на поверхности на 3–4°С ниже, чем на северо-западном шельфе. Аномальные холодные годы отличаются от теплых лет как по термическим условиям, так и по значениям солёности. Так, весной холодного 2000 г. солёность была в целом ниже на 2°С в восточной части. На шельфе Охотского моря ежегодно формируется два дополнительных очага «холода», один из которых располагается на шельфе западной Камчатки, а второй в зал. Шелихова. Вокруг них образуются фронтальные зоны. Разрыв между ними на шельфе северо-западной Камчатки связан с сильным приливным перемешиванием в устьях горловины зал. Шелихова. В холодные воды отрицательные температуры в этих очагах сохраняются вплоть до осенних штормов.

Сезонная изменчивость океанологических условий во многом определяется дрейфово-компенсационным характером общей циркуляции вод Охотского моря

(Фигуркин, 2002), который наиболее ярко проявляется в осенне-зимний период интенсификацией Восточно-Сахалинского течения, осуществляющего вынос вод моря через южные проливы, и усилением компенсирующего залива океанических вод, формирующих Западно-Камчатское течение. В зимнее время вся акватория Охотского моря подвержена интенсивному перемешиванию, что позволяет накопить достаточное количество питательных солей, что обеспечивает в весенний период первую весеннюю вспышку «цветения фитопланктона» (Чернявский, 1970). В теплое полугодие эти течения ослабевают и циркуляция моря сменяется относительно спокойным инерционным режимом, определяемым за зиму полем плотности. 1997 г. характеризуется одним из самых малоледовитых за всю историю наблюдений (Фигуркин, 2002). Наиболее важной особенностью циркуляции вод в марте-апреле 2000 г. было наличие на всем протяжении шельфа Западной Камчатки хорошо развитого холодного Компенсационного течения. Возникновение КТ обеспечивается не только сильным выхолаживанием вод верхнего шельфа, но и значительным повышением их солености. В холодные зимы значительно увеличивается плотность вод североохотского шельфа, в результате чего наблюдается вынос вод североохотского шельфа во впадину ТИНРО и в район желоба Лебедя. В марте 2000 г. склоновый поток ЗКТ хорошо прослеживался на всем протяжении п-ова Камчатка между 153° и $154^{\circ}30'$ в. д., а шельфовая ветвь наблюдалась до $51^{\circ}40'$ с. ш., откуда она вместе с водами КТ опускалась по склону в направлении банки Лебедя. Трасса вод КТ прослеживалась по ложбине в поле динамических высот и заканчивалась циклоническим вихрем над банкой Лебедя. Южнее банки, в глубоководной котловине перед южным склоном Камчатки, наблюдался стационарный антициклон, где шельфовые воды и воды КТ с температурой менее 0°C заглублялись до 200–280 м. В мае начинается прогрев моря, развитие термоклина, что обуславливает к июню плотностную стратификацию в верхнем слое, что, в свою очередь, препятствует вертикальному обмену. К этому периоду фитопланктон прекращает продуцирование (Чернявский, 1970; Надточий, 1998).

Охотское море является одним из высокопродуктивных водоемов Мирового океана, что подтверждается не только эффективным промыслом, но и результатами исследований планктона, бентоса, рыб, млекопитающих и птиц (Гидрометеорология и гидрохимия морей, 1993; Шунтов и др., 1997; Фигуркин и др., 2005; Власова, 2013; Мордасова, 2014). Высокая динамичность вод Охотского моря как важнейшее условие его повышенной продуктивности хорошо соотносится с другим важнейшим фактором для развития жизни — богатством биогенными элементами, концентрация их увеличивается с глубиной (Шунтов, 2001; Дулепова, 2002; Власова и др., 2008). В целом, по концентрации биогенов, южная часть Охотского моря обычно богаче северной, а восточная — западной. Химический состав вод Охотского моря и осенне-зимнее перемешивание вод способствует созданию запаса минеральных форм биогенов в фотосинтетическом слое, что, в свою очередь, благоприятствует развитию фитопланктона (Шунтов, 2001; Дулепова, 2002). В Охотском море первая, наиболее мощная, вспышка «цветения» фитопланктона происходит в конце марта–апреле, когда прекращается льдообразование и устанавливается сравнительно устойчивая ясная погода.

Район исследования по географическому признаку относится (Шунтов, 2001) к отдельной гидродинамической системе, в пределах которой происходит сложное взаимодействие и трансформация вод, приводящие к обогащению продуктивного слоя моря питательными веществами. Эта система называется восточно-склоновая шельфовая. Эта система включает в себя апвеллинги топографического характера у юго-западной Камчатки и перед входом в зал. Шелихова, антициклонический круговорот над банкой Лебеда (в водах юго-западной Камчатки). Хорошая аэрация вод и богатая кормовая база Охотского моря (Шунтов, 2001) способствуют развитию донных гидробионтов.

Глава 3. Распределение северной креветки у берегов Западной Камчатки

Важным этапом в исследовании популяции является изучение пространственного распределения: это позволяет оконтурить места скоплений, рассчитать плотность, проследить флуктуационные процессы, что дает возможность наиболее полно оценить состояние и запас, в данном случае, северной креветки. Согласно литературным данным, *P. eous* распространена довольно широко. Этот вид, относящийся к семейству Pandalidae, 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 у Западной Камчатки сосредоточены у её юго-западного побережья и ограничены следующими координатами: $51^{\circ}00' - 54^{\circ}00'$ с. ш. и $154^{\circ}30' - 155^{\circ}30'$ в. д. (рис. 7). Согласно данным учетных траловых съемок в 2009–2014 гг., креветка встречается и севернее, вдоль всего западного побережья Камчатки вплоть до зал. Шелихова, но уловы её здесь не превышают 2000 кг/км^2 . Помимо этого, Р.Р. Макаров (1966) и Н.А. Седова (2004) отмечали, что личинки северной креветки распространены практически вдоль всего побережья Западной Камчатки. 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 алевроитов (Шунтов, 2001).

Наши исследования показали, что северная креветка, обитающая вдоль западного побережья Камчатки, также предпочитает алевроитовые и алевроитово-глинистые диатомовые илы. Наибольшие площади, занимаемые илистыми грунтами, сконцентрированы у юго-западного побережья Камчатки, где и отмечаются высокие показатели плотности креветки. Севернее этого района

увеличивается площадь участков, занимаемых песчаными грунтами (Безруков, 1960).

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, наиболее ярко выраженных в весеннее и летнее время и связанных с существованием вихревой зоны: первое — в районе $56^{\circ}00' - 56^{\circ}30'$ с. ш., второе — на участке 54° 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). Подобное явление известно для северной креветки, обитающей в Притауйском районе (Бандурин, Карпинский, 2015). Таким образом, наличие зон с отрицательными температурами может оказывать значительное влияние на структуру ареала северной креветки у берегов Западной Камчатки.

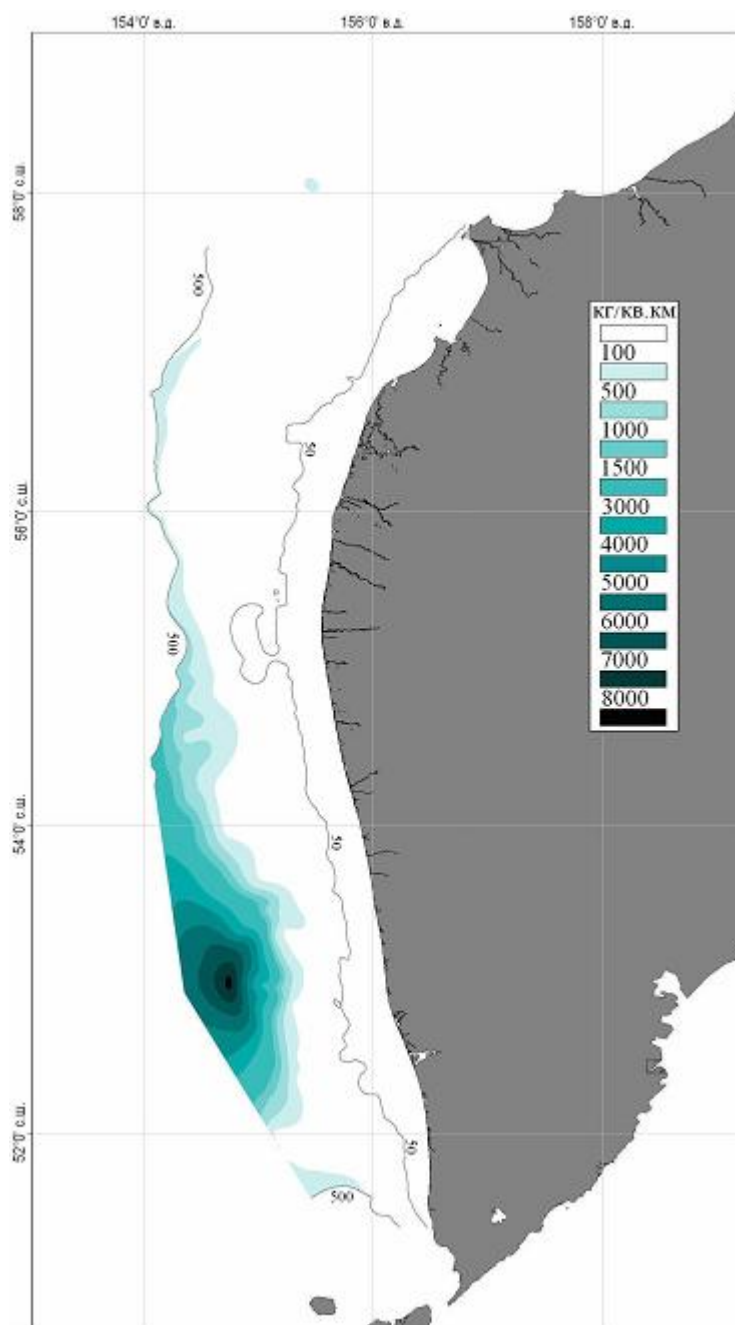


Рисунок 7. Осредненное распределение северной креветки вдоль западного побережья Камчатки по данным учетных донных траловых съемок в летний период (по среднемноголетним данным)

При выборе подхода к анализу материала было 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.

Наиболее важным для промысла является зимне-весенний сезон. В это время ежегодно добывают более 50% северной креветки от всего объема общего допустимого улова, что связано с образованием хороших скоплений перед началом вылупления личинок (Шагинян и др., 2012, Михайлова, 2014, 2016б). Поскольку зимне-весенний сезон характеризуется важными функциональными перестройками в организме северной креветки, заметные изменения наблюдаются и в её распределении. Данный период рассмотрен на примере трех лет — 2010, 2011 и 2012 гг.

Как уже отмечалось выше, в зимне-весенний сезон креветка образует хорошо очерченные скопления. В это время также наблюдаются заметные смещения плотных концентраций креветки с больших глубин на меньшие. Согласно имеющимся данным, 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 Лебедя (рис. 8). Этот район является одной из важнейших продуктивных зон Охотского моря, что определяется стабильным антициклоническим круговоротом у юго-западного побережья Камчатки (Чернявский, 1981). Еще в 1975 г. В.Н. Барсуков указывал на то, что основным фактором, определяющим распределение промысловых скоплений креветки, является граница смешения водных масс и течений (Барсуков, 1975). Исследования в Беринговом море также показали, что северная креветка предпочитает концентрироваться у верхних горизонтов вод теплого промежуточного слоя, который примыкает к зоне соприкосновения с дном холодного промежуточного слоя, т.е. оказывает предпочтение зонам смешения водных масс (Иванов, 1967а; Андронов, 2001). В нашем случае наиболее плотное скопление с высокими концентрациями северной креветки располагается в координатах $51^{\circ}43' - 51^{\circ}57'$ с. ш./ $154^{\circ}20' - 154^{\circ}31'$ в. д. в диапазоне глубин 355–450 м, а его площадь достигает 230 км^2 (рис. 8). Средняя плотность здесь, за весь исследуемый период, составила 5 т/км^2 . Максимальная плотность, по среднегодовым данным, отмечена на глубине 444 м в координатах $52^{\circ}37'$ с. ш. и $154^{\circ}21'$ в. д. (11 т/км^2).

Второй участок с высокой концентрацией креветки расположен юго-восточнее банки Лебеда, в координатах $51^{\circ}30'–51^{\circ}34'$ с. ш./ $154^{\circ}60'–155^{\circ}22'$ в. д. Средняя плотность на этом участке равна $6,5 \text{ т/км}^2$. Наиболее плотное скопление отмечено в координатах $51^{\circ}33'$ с. ш./ $155^{\circ}15'$ в. д., где на глубине 418 м зафиксирована плотность 10 т/км^2 .

Помимо этих двух участков, где в зимний период наблюдаются наиболее высокие показатели уловов, севернее отмечено еще одно достаточно плотное скопление *P. eous*. Оно располагается в координатах $52^{\circ}24'–52^{\circ}38'$ с. ш./ $154^{\circ}45'–154^{\circ}56'$ в. д., в диапазоне глубин 200–300 м. Средняя плотность распределения креветки на этом участке составляет $3,5 \text{ т/км}^2$.

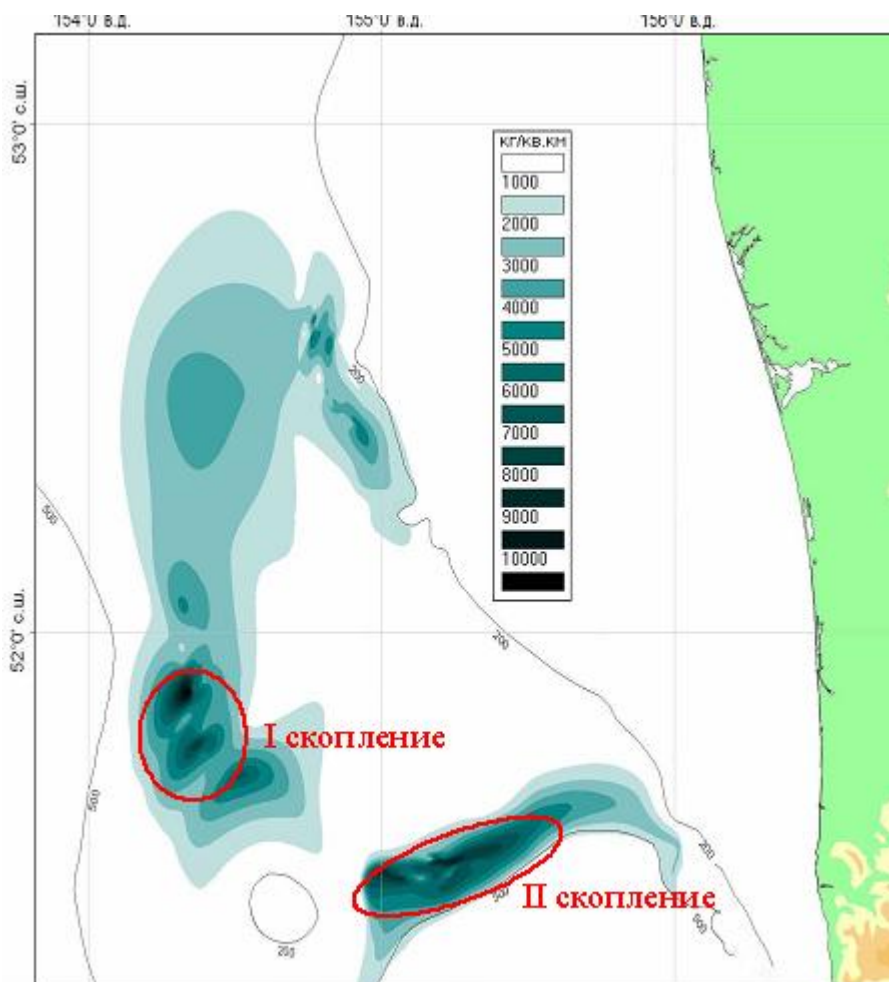


Рисунок 8. Распределение северной креветки у юго-западного побережья Камчатки по данным мониторинга на промысловых судах в феврале 2010–2012 гг.

В марте, как и в феврале, основные концентрации наблюдаются в районе банки Лебеда, но происходит изменение характера скоплений (рис. 9). Фиксируется уменьшение площади скопления (примерно до 60 км²), расположенного северо-западной от банки Лебеда (I скопление) и увеличение его средней плотности с 5 до 9 т/км². Скопление, расположенное юго-восточнее банки Лебеда (II скопление), также претерпевает некоторые изменения — наблюдается уменьшение его площади до 58 км². В отличие от I скопления, средняя плотность на этом участке уменьшается с 6,5 до 4,5 т/км². Помимо этого, в марте отмечается увеличение площади скопления, расположенного севернее в диапазоне глубин 200–300 м. При этом наблюдается небольшое увеличение средней плотности распределения креветки на этом участке (до 3,6 т/км²).

Кроме описанных выше участков с высокой концентрацией северной креветки, в районе банки Лебеда в первый весенний месяц наблюдается образование нового промыслового скопления в диапазоне глубин 300–400 м, которое, по всей видимости, формируется путем смещения креветки с глубин более 400 м на меньшие (Mikhaylova, 2012). В этом месяце скопление имеет небольшую площадь (25 км²), а средняя плотность достигает 7 т/км².

Март для северной креветки в рассматриваемом районе является переходным периодом, т.к. в этом месяце начинается формирование преднерестовых скоплений. Если в феврале среди яйценосных самок большинство имеет яйца на 1 стадии развития (яйца зеленые), то в апреле–начале мая наблюдается увеличение количества самок с яйцами на 3 стадии развития, которая предшествует нересту (Михайлова, 2011).

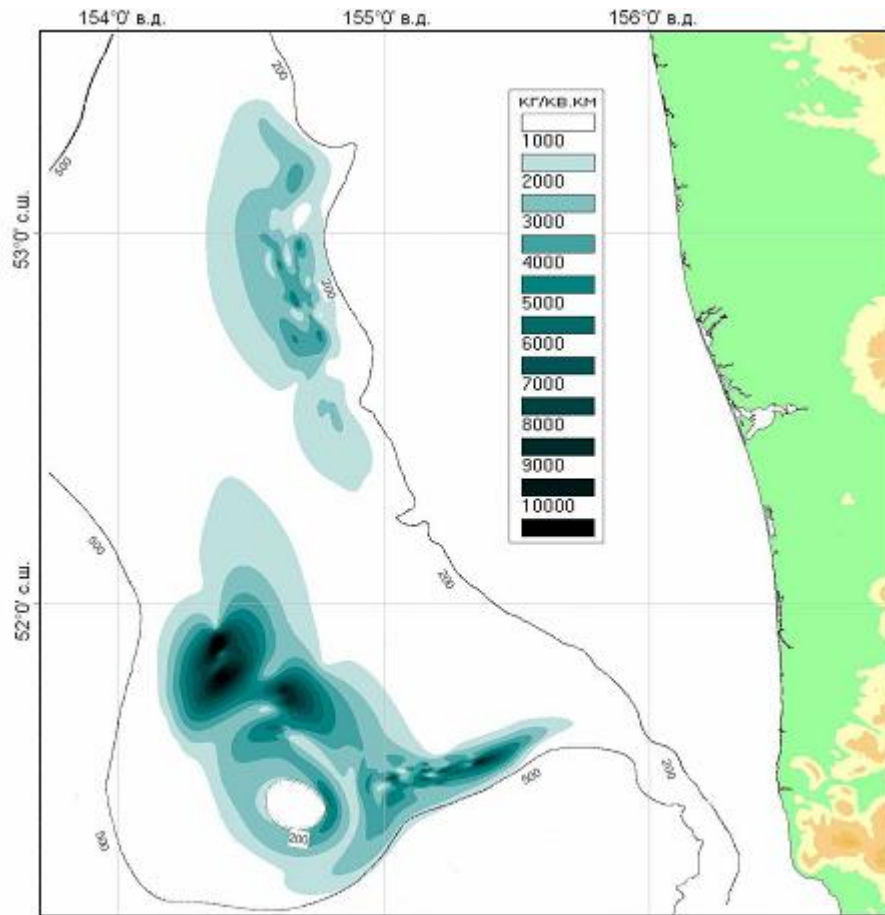


Рисунок 9. Распределение северной креветки у юго-западного побережья Камчатки по данным мониторинга на промысловых судах в марте 2010–2012 гг.

Если в феврале–марте наблюдается два четких скопления в районе банки Лебедя на глубине более 400 м, то в апреле наблюдается смещение плотных концентраций креветки на меньшие глубины и увеличение площади скопления на глубинах от 200 до 400 м (рис. 10). Первый участок с высокими плотностями находится в координатах $51^{\circ}41'–51^{\circ}57'$ с. ш./ $154^{\circ}36'–155^{\circ}12'$ в. д., в диапазоне глубин 329–372 м, его площадь составляет около 323 км^2 . Средняя плотность распределения здесь за весь исследуемый период составляет 4 т/км^2 , максимальная, по многолетним данным, отмечена на глубине 365 м в координатах $51^{\circ}47'$ с. ш. и $154^{\circ}40'$ в. д. (12 т/км^2). Второй участок, характеризующийся меньшей плотностью, располагается в координатах $52^{\circ}09'–52^{\circ}56'$ с. ш./ $154^{\circ}35'–155^{\circ}02'$ в. д., в пределах изобат 225–300 м. Средняя плотность на этом участке равна 3 т/км^2 . Максимальные значения этого показателя отмечены на глубине 265 м (7 т/км^2).

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, что, по всей видимости, связано с изменениями придонной температуры, происходящими в весенний период. Температура воды является важным фактором, влияющим на распределение северной креветки. В Охотском море оптимальный температурный диапазон, пригодный для ее существования, находится в пределах от 0 до 2°C (Виноградов, 1947). С середины весны наблюдается увеличение температуры у дна на глубинах более 400 м, на некоторых участках — до 2,8°C (Mikhaylova, 2014). Согласно нашим данным, при температуре воды у дна свыше 2,4°C *P. eous* в Камчатско-Курильской подзоне не обнаруживается.

В этот период идет подготовка к нересту, о чем говорят результаты исследования динамики развития яиц на плеоподах (Михайлова, 2011, Шагинян и др., 2012). У северной креветки рассматриваемого района начинают появляться особи с пустыми оболочками от яиц на плеоподах, т.е. начинается выпуск личинок. При сопоставлении данных о температуре и распределении самок, находящихся в различном физиологическом состоянии, выявлено, что наибольшая концентрация самок с яйцами обнаруживается в диапазоне температур 1,0–1,5°C. При этих же значениях температуры отмечено наибольшее количество самок, которые недавно выпустили личинок. Проанализировав материалы по распределению и объединив с данными по гидрологии, можно сделать вывод, что выпуск личинок северной креветкой у юго-западного побережья Камчатки проходит в диапазоне глубин 300–400 м (рис. 10), при температуре 1,0–1,5°C. Схожая зависимость распределения самок от температуры была отмечена для северного шримса-медвежонка *Sclerocrangon boreas* в северо-западной части Берингова моря (Букин, 1992).

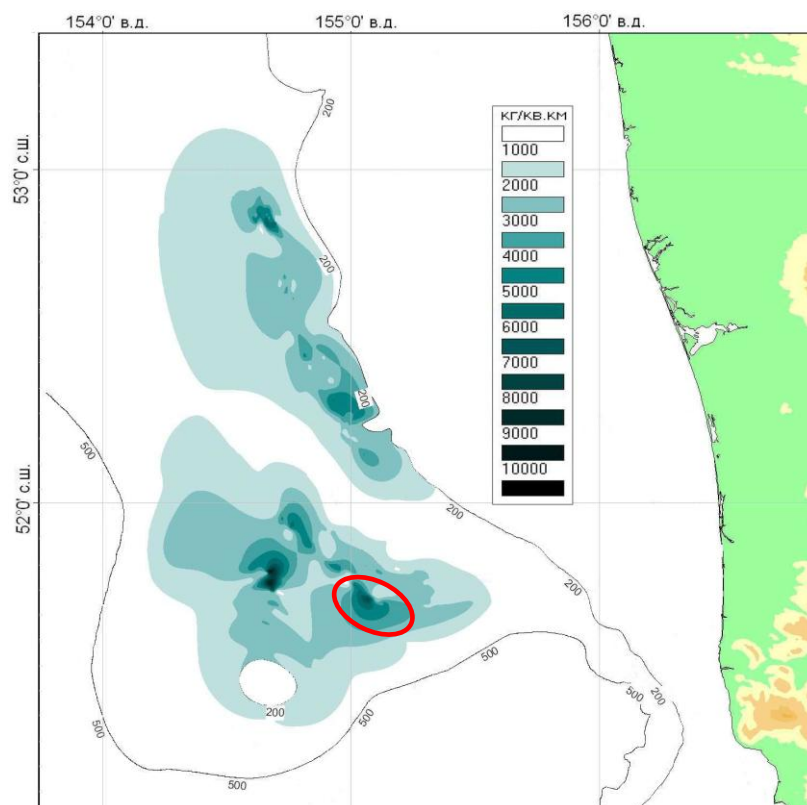


Рисунок 10. Распределение северной креветки у юго-западного побережья Камчатки по данным мониторинга на промысловых судах в апреле 2010–2012 гг.

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 (рис. 11). 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. Отмечается небольшая концентрация северной креветки у 300 м изобаты в координатах $51^{\circ}46'–52^{\circ}01' \text{ с. ш.}$ и $154^{\circ}59'–155^{\circ}17' \text{ в. д.}$ Средняя плотность распределения креветки на этом участке составила более 8 т/км^2 .

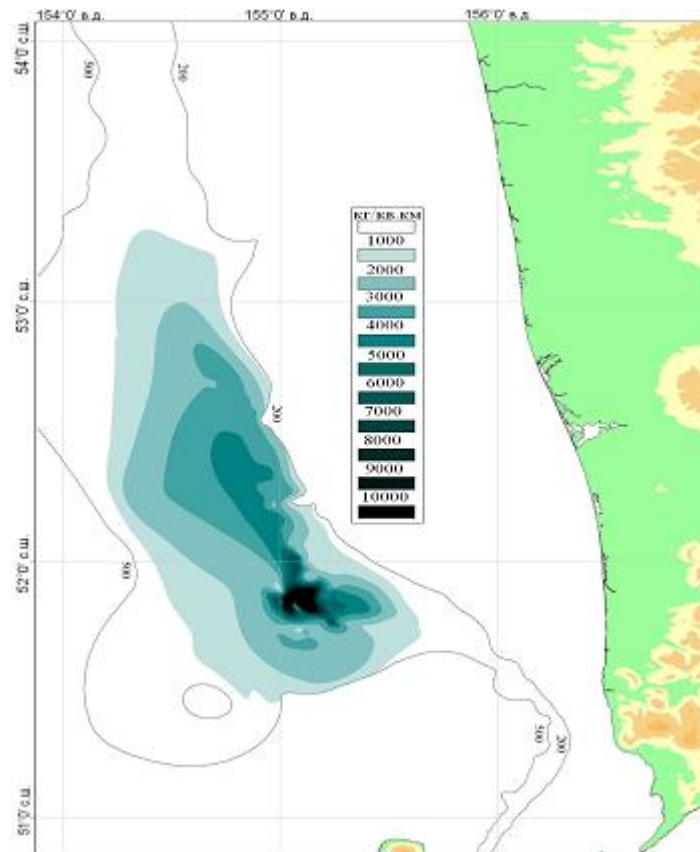


Рисунок 11. Распределение северной креветки у юго-западного побережья Камчатки по данным мониторинга на промысловых судах в мае 2010 и 2013 гг.

Вторым определяющим периодом в жизненном цикле креветки является лето. В этот сезон у западного побережья Камчатки идут два тесно 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, отсутствием стернальных шипов и наличием длинных волосков на плеоподах (Михайлов и др., 2003). Наши исследования в этот период подтверждает, что большая часть креветки имела мягкий панцирь с вновь отложенными яйцами на плеоподах. северная креветка распределена вдоль всего западного побережья Камчатки от $51^{\circ}59'$ до $55^{\circ}30'$ с. ш. в диапазоне глубин 200–300 м (рис. 12). При этом наибольшая ее плотность на протяжении всех лет исследований отмечена у юго-западного побережья, 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.

Смещения креветки вдоль изобаты в разные годы незначительны. Плотность на этом участке в период с 2009 по 2014 гг. варьировала от 3,5 до 7,1 т/км², максимальное ее значение отмечено в 2014 г. Еще одно небольшое скопление оконтурено севернее 54° с.ш., на глубине 250 м, его средняя плотность составляла 3,7 т/км².

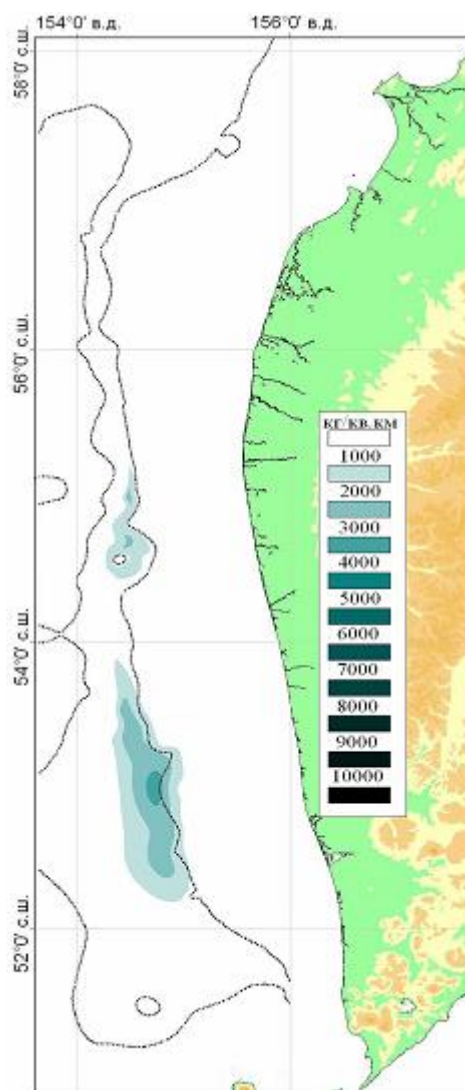


Рисунок 12. Распределение северной креветки вдоль Западного побережья Камчатки по данным учетных донных траловых съемок в июне–июле 2010 г.

Распределение креветки в осенне-зимний период изучено не так полно, как в зимне-весенний, что связано с особенностями сбора материала — он осуществлялся в режиме мониторинга на промысловых судах, ведущих добычу в ограниченном диапазоне глубин. Тем не менее, анализ имеющихся материалов по

распределению северной креветки у западного побережья Камчатки в этот период и сопоставление их с данными из ОС «Мониторинг» (ОСМ), позволили получить некоторые результаты. Данный период характеризуется постепенной миграцией креветки на большие глубины, где происходит её нагул.

Интенсивных миграционных процессов в сентябре не отмечается. Скопления северной креветки, сформированные в летний период вдоль 200 м изобаты, остаются достаточно плотными, но имеют более разреженный характер, по сравнению с летним периодом (рис. 13А). В это время ядро скопления четко не выделяется, а 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 $4,5 \text{ т/км}^2$. Максимальная плотность в этот период отмечается на глубине 230 м и составляет $8,2 \text{ т/км}^2$. Таким образом, скопления, образованные в летний сезон, в сентябре несколько рассредоточиваются, но основная масса креветки в этот период всё ещё продолжает находиться в диапазоне глубин 200–300 м.

В октябре, согласно среднемноголетним данным, картина распределения северной креветки у западного побережья Камчатки меняется: она рассредоточивается практически вдоль всей исследованной акватории (рис. 13Б). В этот период средняя плотность распределения в районе с наибольшими уловами равна $1,8 \text{ т/км}^2$. Очевидно, что снижение средней плотности и разреженность скопления северной креветки на данном участке связаны с её миграцией на большие глубины в этот период. Так как сбор материала осуществлялся на промысловых судах, которые работали на глубинах меньше 300 м, участок, расположенный глубже, исследован в этом месяце не был. Поэтому дополнительно проведен анализ данных судовых суточных донесений (ССД), который показал, что в целом показатели уловов северной креветки на разных глубинах в районе промысла отличаются незначительно. Небольшое увеличение среднесуточных уловов отмечается на глубине более 300 м. При сравнении данных с судов, имеющих схожие технические характеристики, выяснилось, что в

октябре, по среднемноголетним данным, среднесуточный показатель уловов в диапазоне глубин 200–300 м составляет 1 т, а на глубине более 300 м — 1,3 т.

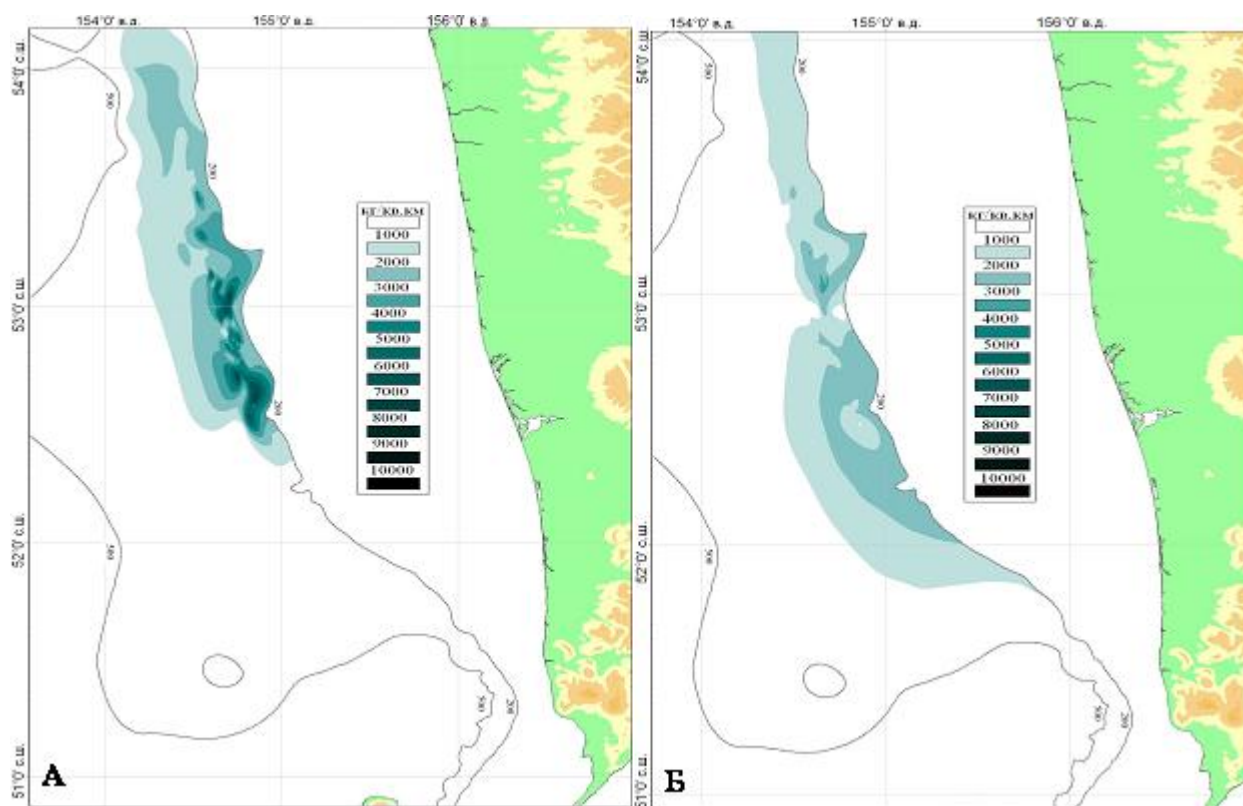


Рисунок 13. Распределение северной креветки у Западного побережья Камчатки по данным мониторинга на промысловых судах в сентябре (А) и октябре (Б) в 2005–2006 гг.

Распределение северной креветки в ноябре и декабре характеризуется её смещением на ещё большие глубины. Несмотря на то, что промысел ведется в ограниченном диапазоне глубин от 200 до 400 м, основные концентрации наблюдаются у 400 м изобаты (рис. 14). Согласно данным ОСМ, в декабре средний вылов на судосутки на глубине более 400 м составил 2 т, тогда как в пределах глубин 200–300 м этот показатель равен 0,5 т. Таким образом, последние месяцы календарного года характеризуются увеличением плотности креветки на глубинах более 300 м и ее снижением в диапазоне 200–300 м.

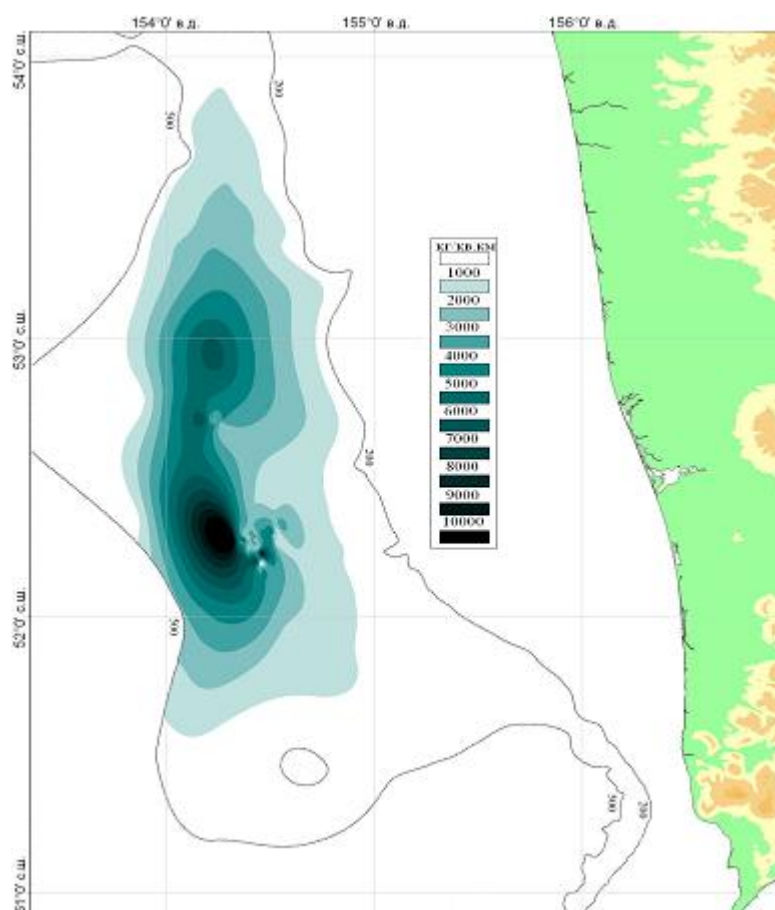


Рисунок 14. Распределение северной креветки у Западного побережья Камчатки по данным мониторинга на промысловых судах в ноябре–декабре 2004–2006 гг.

В результате анализа распределения северной креветки вдоль побережья Западной Камчатки выяснено, что наибольшая миграционная активность отмечается с февраля по июнь, когда идет подготовка к размножению и нересту. В этот период отмечается смещение плотных концентраций креветки с глубин более 400 м на меньшие, в результате чего летом прослеживается четко выраженная концентрация креветки вдоль 200 м изобаты. 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.

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.

Располагая массивом данных, охватывающем все важные жизненные периоды креветки, можно дать описание биологического цикла самок в районе исследований. В их жизненном цикле чередуются два важных физиологических процесса: размножение и нерест. Термин «размножение» характеризует выход личинок в планктон, «нерест» — вымет зрелых ооцитов из гонады с последующим прикреплением их к плеоподам (Сапрыкина, 1997).

Размножение рассмотрено на основании исследования динамики развития яиц, с последующим вылуплением личинок и откладкой новых яиц (рис. 15). В феврале основу уловов самок составляют особи с яйцами на начальной стадии развития (яйца зеленые). Единично в это время появляются самки с яйцами на второй стадии развития, внутри которых уже отмечается глазок эмбриона, но сам эмбрион еще не сформировался. В марте больший процент самок несут яйца с начальным глазком, а также начинают появляться особи, которые имеют яйца со сформировавшимся эмбрионом. В апреле отмечено увеличение доли самок с яйцами с эмбрионом и уменьшение — с яйцами на более ранних этапах развития. Помимо этого, в конце апреля в популяции северной креветки единично были встречены самки с пустыми оболочками на плеоподах, что свидетельствует о недавнем выклеве личинок. В мае наблюдалось заметное увеличение количества самок с яйцами на последних стадиях развития, а также отмечался 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 составляли самки с яйцами на третьей стадии развития, предшествующей вылуплению личинок.

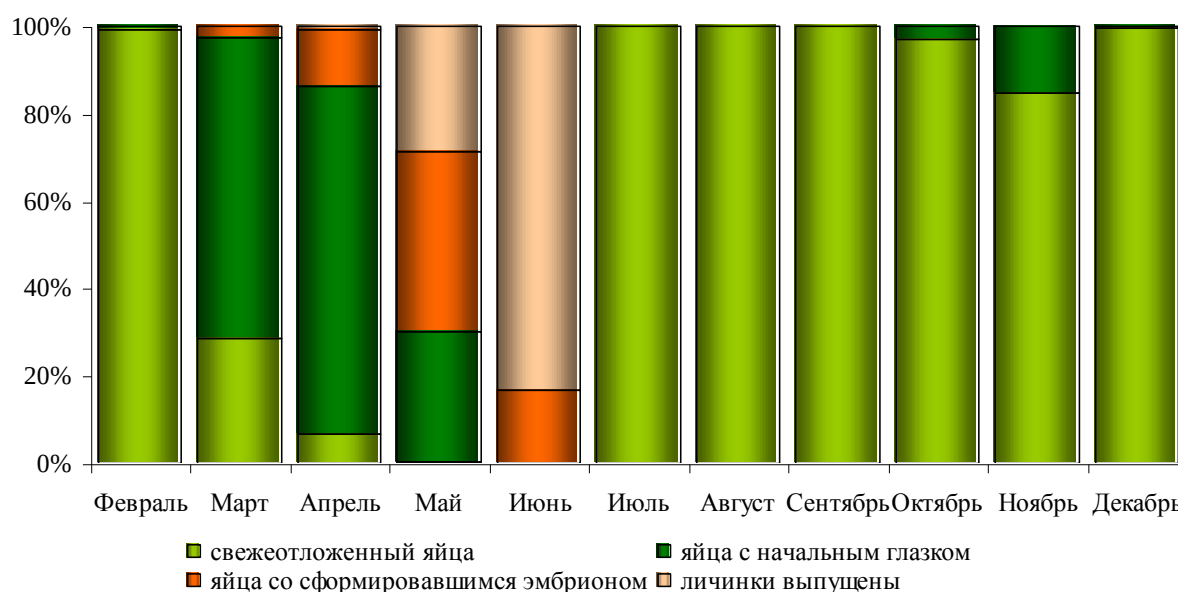


Рисунок 15. Динамика развития яиц у самок северной креветки у берегов Западной Камчатки по среднегодовым данным

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. С середины июля до середины августа 1999 г. была проведена планктонная съемка, в которой также отмечены личинки северной креветки уже на последних стадиях развития (Седова, 2004). Согласно данным по соседним районам (Татарский пролив и Притауйский район), выпуск личинок здесь происходит в близкие к рассматриваемому району сроки. Около о. Сахалин он проходит на месяц раньше — в марте–апреле (Букин, 2003), а в северной части Охотского моря — в июне (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). На такую связь не раз указывали и другие авторы (Torson, 1950; Сапрыкина, 1997).

Нерест у северной креветки будет рассмотрен на основании анализа динамики зрелости гонад. Сам нерест осуществляется за счет откладки оплодотворенных яиц на плеоподы. Северную креветку относят к К-стратегам (Судник, 2008), о чем свидетельствует нахождение яиц на плеоподах вплоть до выклева личинок. Одним из основных этапов подготовки к нересту является развитие гонад, которые располагаются под карапаксом на спинной стороне тела.

В гонадах выделяют несколько клеток, соответствующих этапам их развития (Сапрыкина, 1997): 1 — мелкие клетки, которые не дифференцированы на мужские и женские, в силу невозможности визуального определения их клеточных структур; 2 — клетки цитоплазматического роста; 3 — клетки трофоплазматического роста. К активному периоду роста гонад относится этап трофоплазматического 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 визуально не отмечаются (рис. 16). Самки с гонадами на первых стадиях зрелости присутствуют практически в течение всего года. Увеличение доли таких самок в уловах наблюдается в марте. В этом же месяце в уловах появляются самки с гонадами на II и III стадиях зрелости, которые характеризуются наличием активного вителлогенеза в яичниках, т.е. гонада находится в преднерестовой стадии. 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 визуально 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 (см. рис. 15). Единичные самки с гонадами на III стадии зрелости еще встречаются в сентябре, после чего, по нашим данным, вновь появляются в уловах в феврале.

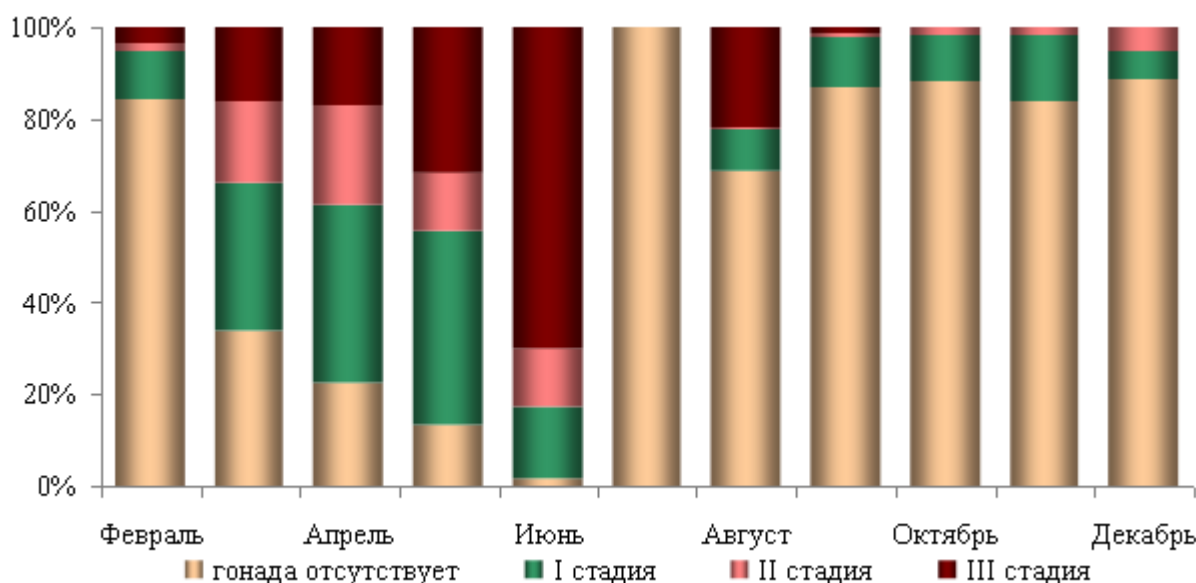


Рисунок 16. Динамика развития гонад у самок северной креветки у берегов Западной Камчатки

Период «покоя» у креветки длится довольно продолжительный период с августа по февраль. В это время в уловах в большинстве присутствуют самки с гонадами на I и II стадиях.

Следует отметить, что нами было отмечено нахождение в уловах самок с развивающимися гонадами при наличии у них на плеоподах яиц, что говорит о синхронном развитии гонад и эмбрионов на плеоподах, что более типично для теплолюбивых видов (Судник, 2015). Для соседних районов исследователи указывают на отсутствие таких самок (Букин, 2003, Михайлов и др., 2006), и только в Татарском проливе отмечено единичное их нахождение (Букин, 2003). Также одновременное нахождение у самок гонад и яиц было описано для

близкородственного вида *P. borealis* Б.И. Беренбоймом и Г.К. Шевелевой (1988) в Баренцевом море. На примере гребенчатой креветки *Pandalus hypsinotus* показано (Сапрыкина, 1997), что такие самки существуют, при этом одновременное наличие гонад и яиц характерно для более крупных особей. Помимо этого, по предположению некоторых авторов, к сезону размножения иногда наблюдается запаздывание созревания гонад, в результате чего самка креветки может участвовать в оплодотворении только в следующем году (Иванов, Соколов, 1997).

Последние самки с гонадами на III стадии зрелости отмечаются в сентябре — их встречаемость в уловах в этот период не превышает 1,5%. Считается, что активный период репродуктивного цикла у креветок-пандалид (на примере гребенчатой) длится около месяца (Сапрыкина, 1997). Согласно нашим данным, у берегов Западной Камчатки данный период имеет схожие сроки и протекает с июля по август (Михайлова, 2015б). В некоторых районах отмечается более длительный период. К примеру, нерест северной креветки, обитающей в Баренцевом море, длится с июня по сентябрь (Беренбойм, Шевелева, 1988). Нахождение в уловах самок с гонадами на III стадии зрелости в августе-сентябре может объясняться тем, что самки линяют постепенно. Известно, что сначала линяют впервые нерестящиеся самки, а затем — повторно линяющие. Соответственно и откладывание яиц на плеоподы наблюдается, в первую очередь, у молодых самок, а затем — у вторично нерестящихся. Б.Г. Иванов (1969) также описал последовательную откладку яиц у разноразмерных самок в Беринговом море, при этом отметил, что более мелкие самки откладывают яйца раньше, чем впервые линяющие крупные.

Таким образом, учитывая данные по размножению и нересту, видно, что период посленерестового покоя у северной креветки в районе Западной Камчатки 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). Впоследствии наблюдается активное развитие яиц в течение трех месяцев, с последующим вылуплением личинок. После этого самки, участвующие в

размножении, линяют, и затем начинается развитие гонад (Табунков, 1982; Михайлов и др., 2003, Судник, 2013). Согласно литературным данным, количество нерестов у северной креветки определяется возрастом. Молодые креветки участвуют в нересте раз в два года (Беренбойм, 1982; Букин, 2003; Михайлов и др., 2003), в отличие от более взрослых крупноразмерных самок, которые принимают участие в нересте раз в год. Помимо возрастного показателя, на число нерестов влияет район обитания северной креветки, где к решающему фактору относится температурный режим (Беренбойм, 1982). С уменьшением глубины и с понижением температуры также наблюдается смещение сроков нереста (Табунков, 1982). Помимо этого на сроки размножения значительное влияние оказывают температура поверхностных вод, а также наличие пищи (Милейковский, 1970; Касьянов и др., 1978).

4.2. Динамика линочных процессов

Линька — сложный физиологический процесс, на который затрачивается большое количество энергии (Тейлор и др., 2004). Специфика роста членистоногих определяется в первую очередь тем, что жесткий экзоскелет не допускает свободного увеличения размеров, в связи с чем, линейный рост происходит в период линьки (Мина, Клевезаль, 1976). Северная креветка не является исключением: для нее характерен детерминированный рост от линьки к линьке (Крамаренко, 2006). В физиологии ракообразных весь этот цикл разделяется на четыре фазы: а — первый период после линьки (непосредственно после сбрасывания старого панциря) — период поглощения воды через кишечник, разбухание тканей, увеличение размеров и веса тела; б — период укрепления интегумента, в том числе карапакса; в — период полного формирования интегумента, роста тканей и накопления резервов; г — период подготовки к новой линьке (Сущеня, 1972). Помимо роста, у половозрелых особей в период отторжения экзоскелета происходит нерест. Развитие вторичных

половых признаков у северной креветки происходит исключительно после прохождения линьки (Carlisle, 1959).

В период линьки, из-за хрупкости панциря, креветка очень уязвима. Северная креветка является востребованным промысловым видом, поэтому знание сроков линьки имеет большое прикладное значение, помогая регулировать сроки промысла. Помимо этого, сведения о сроках линьки позволяют определить длительность межлиночных периодов, что, в свою очередь, обогащает наши знания о росте этого вида.

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 у берегов Западной Камчатки был продолжен, что позволило более тщательно исследовать динамику линочных процессов (Михайлова, 2015а).

Северная креветка относится к протерандрическим гермафродитам, т.е. меняет пол в течение своей жизни, по мере созревания проходя четыре стадии. Количество линек у северной креветки зависит от возраста: по мере асимптотического приближения к предельному размеру, длительность межлиночных периодов, как правило, увеличивается (Мина, Клевезаль, 1976; Дулепов, 1995). Таким образом, чем моложе креветка, тем чаще она линяет. Для получения цельной картины динамики линочных процессов в течение годового цикла, проанализирована отдельно каждая функциональная группа. Ювенильные особи и самцы рассмотрены вместе, так как данные группы относятся к мелкоразмерной части популяции и имеют схожую картину динамики встречаемости линяющих особей. Помимо этого, ювенильные особи и самцы, как правило, большую часть времени держатся отдельно от крупноразмерной части популяции, к которой относятся переходные особи и самки (Кузнецов, 1964; Букин, 2003; Михайлов и др., 2003).

В течение года в уловах фактически постоянно присутствуют мелкоразмерные особи с мягким панцирем (рис. 17). 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.

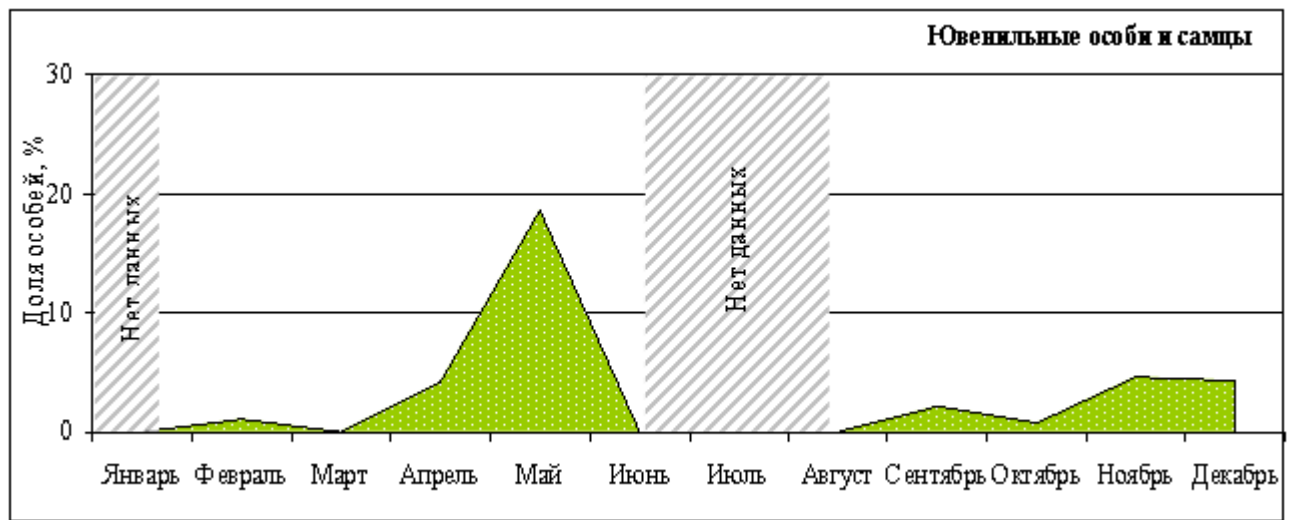


Рисунок 17. Частота встречаемости линяющих ювенильных особей и самцов в уловах северной креветки у берегов Западной Камчатки по многолетним данным

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. Их средний размер равен 65 мм. 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 (рис. 18). Небольшое увеличение доли линяющих особей креветки в уловах отмечается и в сентябре. В остальные месяцы они либо отсутствуют, либо встречаются единично.

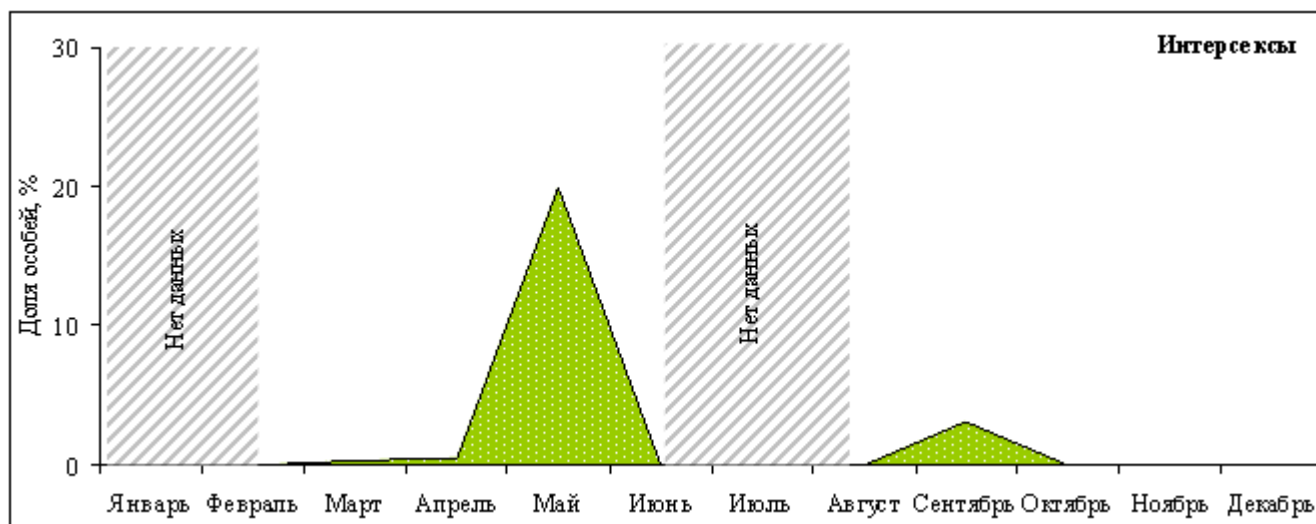


Рисунок 18. Частота встречаемости линяющих переходных особей в уловах северной креветки у берегов Западной Камчатки по многолетним данным

Линяющие самки в уловах начинают отмечаться в мае, в июне их количество скачкообразно увеличивается (рис. 19). 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 количества в уловах линяющих функциональных самок.

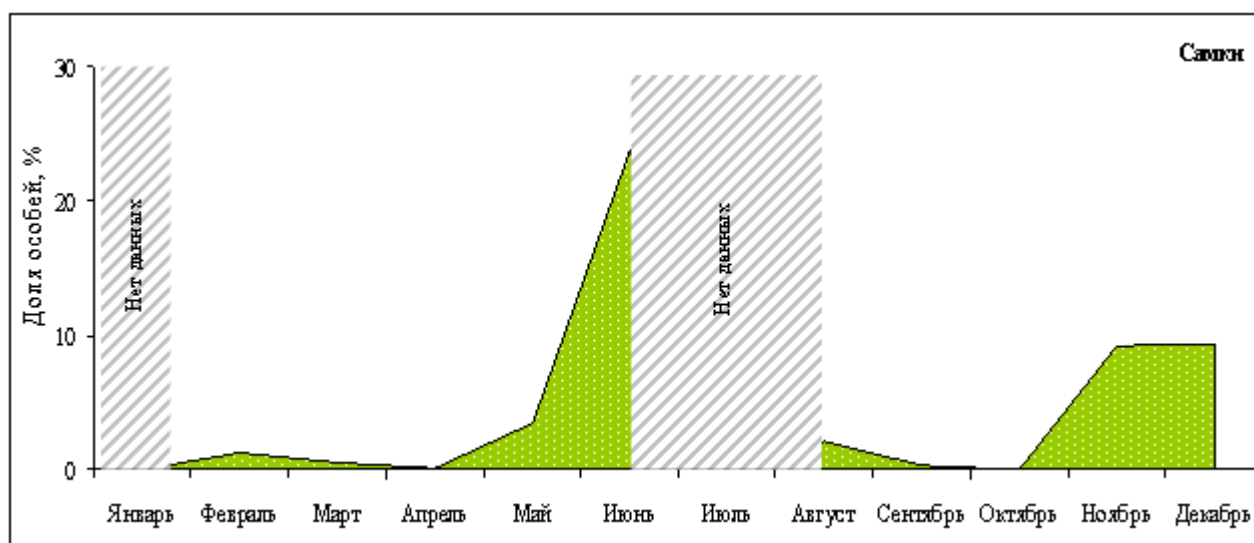


Рисунок 19. Частота встречаемости линяющих самок в уловах северной креветки у берегов Западной Камчатки по многолетним данным

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 (рис. 20). 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. Известно, что северная креветка относится к К-стратегам, для которых характерна хорошо развитая забота о потомстве: установка на развитие относительно крупного яйца, из которого вылупляется зоза, вынашивание эмбрионов на плеоподах (Судник, 2008). Исключением могут быть самки, недавно отложившие оплодотворенную икру на плеоподы и прошедшие преднерестовую линьку, после которой их панцирь еще не окреп. В мае–начале июня отмечается увеличение количества самок без яиц с мягким панцирем (рис. 20). В этот период начинают линять самки, выпустившие личинок. Такая ситуация характерна для данной группы северной креветки: линька у самок, несущих яйца на плеоподах, проходит после выклева личинок (Михайлов и др., 2003; Бандурин, Карпинский, 2007). Что мы и наблюдаем в конце весны после сезона выклева личинок, который проходит в начале–середине мая (Макаров, 1966; Шагинян и др., 2012). Встреченные в уловах в августе линяющие самки северной креветки с яйцами на плеоподах, относятся к особям, участвующим в нересте, проходящем с июля по август. Небольшое количество особей рассматриваемой группы отмечается и в ноябре–декабре, когда в уловах встречаются самки с яйцами на 1 стадии развития, т.е. вновь отложенными.

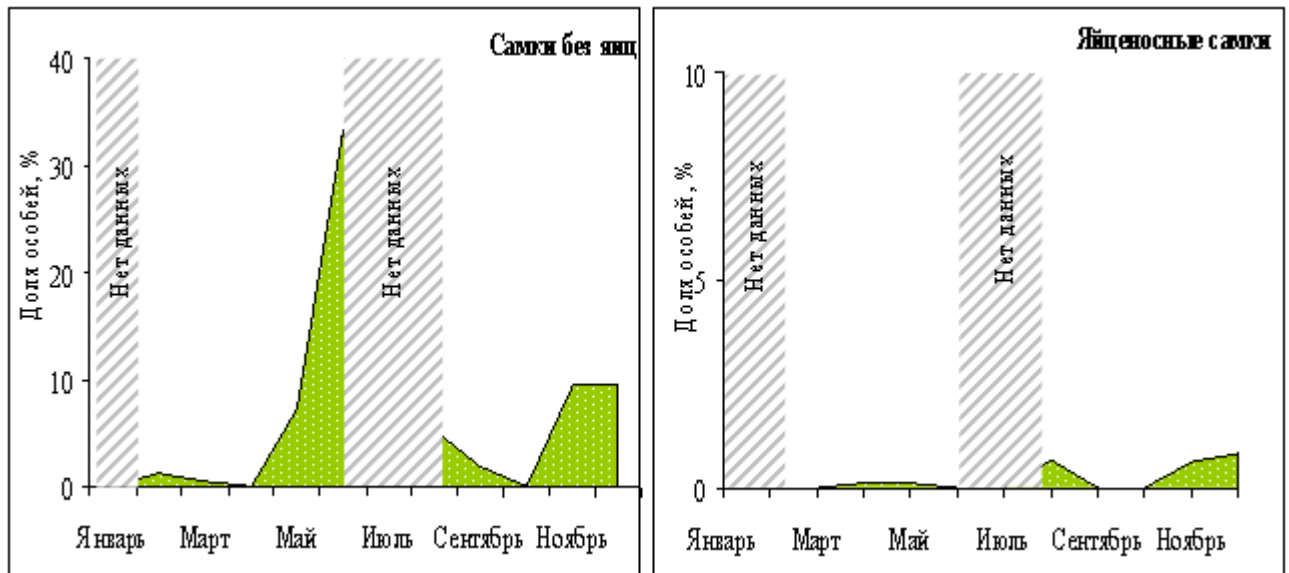


Рисунок 20. Частота встречаемости линяющих самок без яиц и яйценосных самок в уловах северной креветки у берегов Западной Камчатки по многолетним данным

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%. Как видно на рисунке 19, в начале осени отмечается снижение доли линяющих самок до 2%. Самки, участвующие в нересте, массово начинают линять в июле. В августе–сентябре наблюдается постепенное снижение количества самок с мягким панцирем, несущих яйца, до 1%. 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% (рис. 21).

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

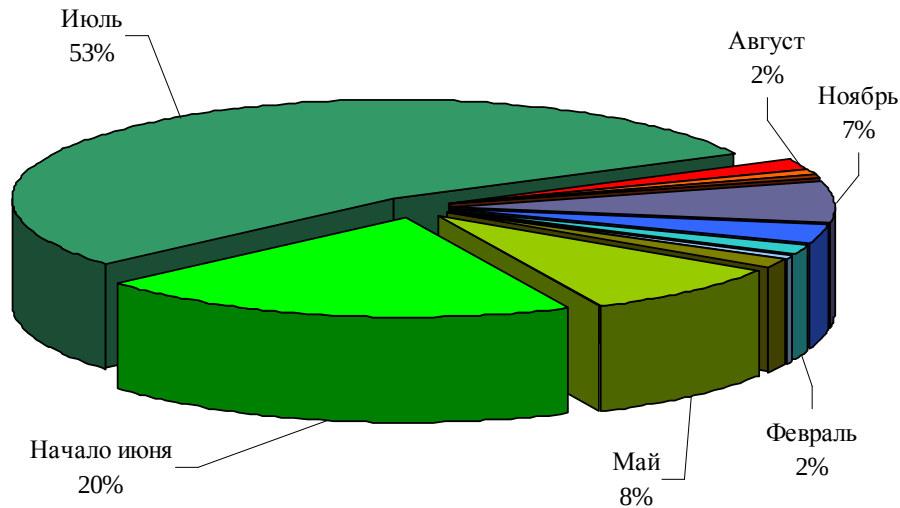


Рисунок 21. Доля встречаемости в уловах промысловых особей с мягким панцирем в течение всего календарного года у берегов Западной Камчатки (по многолетним данным)

Первые промысловые особи с мягким панцирем начинают встречаться в мае, после чего их количество в уловах увеличивается, достигая своего максимума в июле. Такая картина вполне объяснима, т.к. линька — это период, являющийся составляющей частью жизненного цикла северной креветки, который включает такие важные этапы, как размножение и нерест. С конца апреля у *P. eous*, обитающей вдоль западного побережья Камчатки, происходит выпуск личинок. После чего у самок, участвующих в этом процессе, начинается линька, которая массово наблюдается в мае. После окончания линьки самцов, происходящей в апреле–мае, в линочный процесс включаются самки, готовые к нересту.

При рассмотрении подекадной динамики отчетливо видно, что, начиная с третьей декады мая, прослеживается плавная тенденция увеличения общего количества линяющих особей промыслового размера (рис. 22). В конце июля

отмечается постепенное снижение доли креветки с мягким панцирем. В это же время количество креветок с неокрепшим панцирем увеличивается. В конце августа в уловах заметно снижение числа особей с мягким и неокрепшим панцирем, и увеличение — с твердым панцирем. Таким образом, массовая линька у промысловых особей северной креветки проходит с середины июня по конец июля.

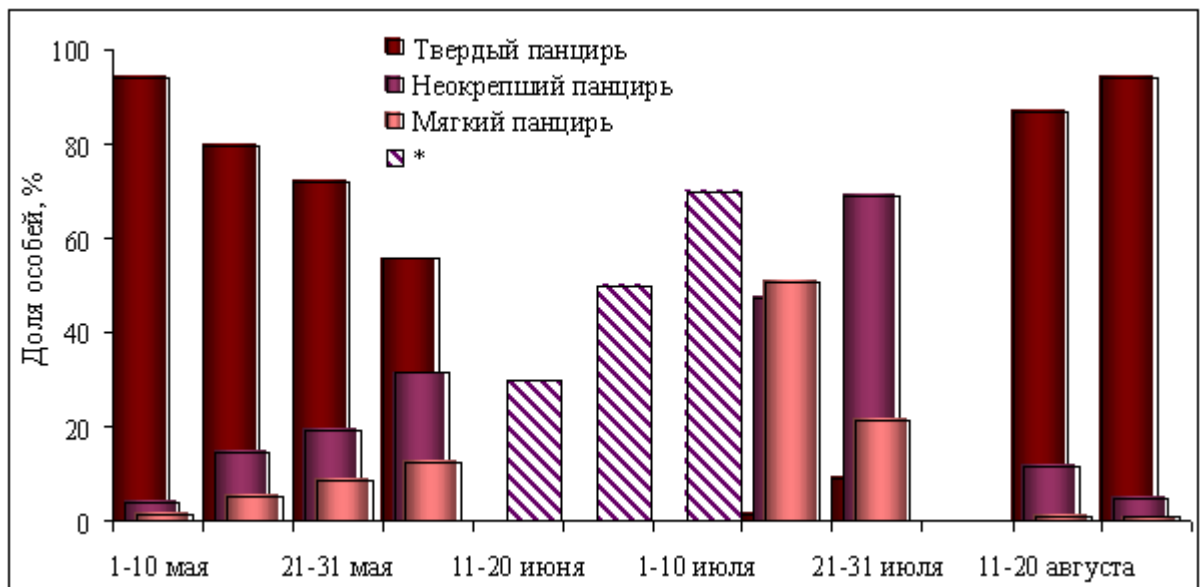


Рисунок 22. Соотношение промысловых особей в уловах на разных линочных стадиях в период массовой линьки подекадно по среднемноголетним данным (* — вероятная доля линяющих особей)

В результате проведенного анализа выяснено, что максимальное количество линек наблюдается у мелкоразмерной части популяции (ювенильные особи и самцы), что характерно для этой размерной группы. Снижение частоты линек (до одного раза в год) и, соответственно, увеличение межлиночных периодов отмечается у старшевозрастной группы — самок.

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 у разных функциональных групп креветки у берегов Западной Камчатки различаются. Большой процент встречаемости

ювенильных особей и самцов в состоянии линьки наблюдается на протяжении всего года. У переходных особей, с учетом летней линьки, отмечается два периода смены хитинового покрова. Наименьшее количество линек наблюдается у самок. При этом первыми в уловах встречаются самки с мягким панцирем, которые выпустили личинок. Линочный процесс у самок, готовых к нересту, начинается в июле и заканчивается в августе.

Согласно действующей редакции Правил рыболовства для дальневосточного рыбохозяйственного бассейна, специализированный промысел северной креветки в Камчатско-Курильской подзоне запрещен с 1 июля по 31 августа. Тем не менее, последние годы промысел приостанавливается уже в начале июня, когда в уловах тралов судов-креветколовов начинает значительно увеличиваться доля линяющей креветки. Таким образом, проведенные исследования показывают целесообразность изменения сроков закрытия района для промысла северной креветки у берегов Западной Камчатки.

4.3. Плодовитость

Важным этапом в исследовании северной креветки является изучение плодовитости, которую можно отнести к одному из основных показателей способности популяции к воспроизводству. Наиболее точное определение данному физиологическому признаку дано в «Экологическом энциклопедическом словаре»: «Плодовитость — эволюционно сложившаяся способность животных организмов компенсировать естественную смертность размножением, скорость, с которой особь продуцирует потомков» (Дедю, 1989). Анализу плодовитости посвящено большое количество трудов, ни одно полноценное исследование не обходится без изучения этого вопроса. Работы по северной креветке не являются исключением (Михайлова, Иванов, 2015).

На настоящий момент плодовитость *P. eoius* 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, была рассчитана абсолютная индивидуальная плодовитость (АИП). Для определения данного типа плодовитости были 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.

Подсчет 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). Границы диапазона количества яиц на первой стадии были равны 1395–4648 шт., со средним количеством в кладке, равным 2799 ± 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 (яйца с начальным глазком и яйца с глазком, соответственно). При подсчете яиц у самок на этих стадиях развития получены следующие значения. Среднее количество яиц на 2 стадии составляет 2638 шт., с экстремальными значениями 1470–3862 шт. На 3 стадии среднее количество яиц равно 2485 шт. (1074–3910 шт.).

Рассчитанная АИП северной креветки у берегов Западной Камчатки оказалась несколько ниже, чем для креветки из близлежащих регионов — Северо-Охотморского 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. Схожая ситуация описана в работе D.G. Parsons и G.E. Tucker (1986) на примере различных районов северо-западной Атлантики.

Изменение параметров окружающей среды также может значительно влиять на изменение количества яиц у самок, собранных в одном районе, где в момент их оплодотворения и откладки большее воздействие оказывает температура воды (Методы определения..., 1968; Дулепов, 1995). 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. На эту связь обращают внимание все авторы, изучавшие плодовитость креветки. Такая же взаимосвязь была обнаружена в результате наших исследований. Это соотношение описывается простым линейным уравнением (3):

$$\text{АИП} = a + b \cdot \text{Lb}, (3)$$

где **a**, **b** — коэффициенты линейной регрессии, **Lb** — длина тела.

Эта линейная зависимость представлена на графике (рис. 23), где достаточно наглядно видно, что при увеличении размера самок растет количество яиц. Исключение составляют самки с длиной тела свыше 130 мм, у которых наблюдается снижение численности яиц.

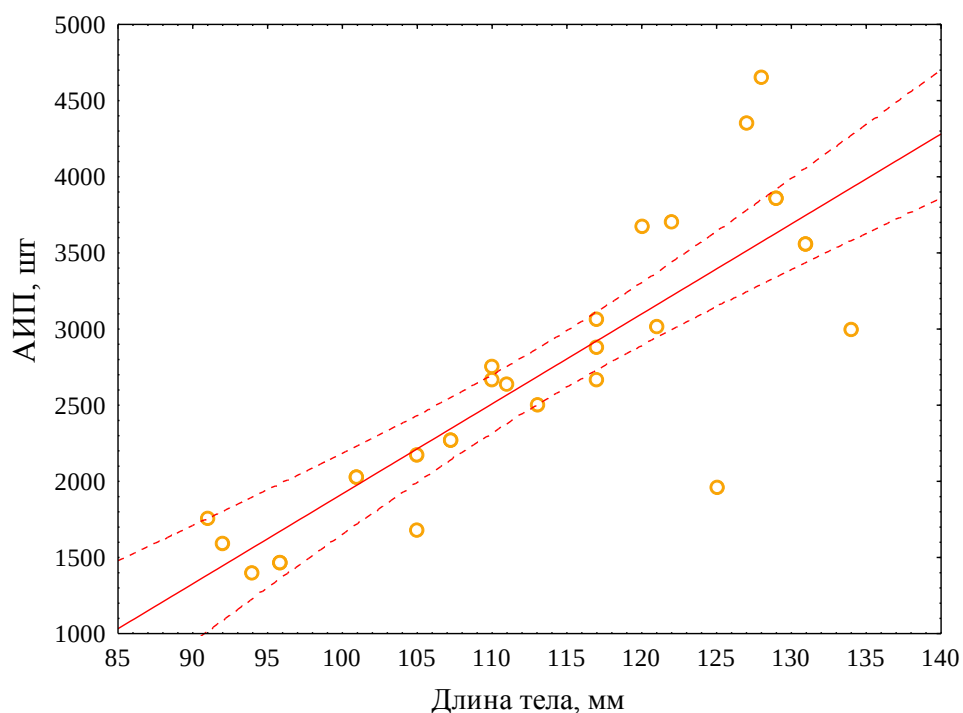


Рисунок 23. Линейная зависимость АИП от длины тела

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 (рис. 24, 25).

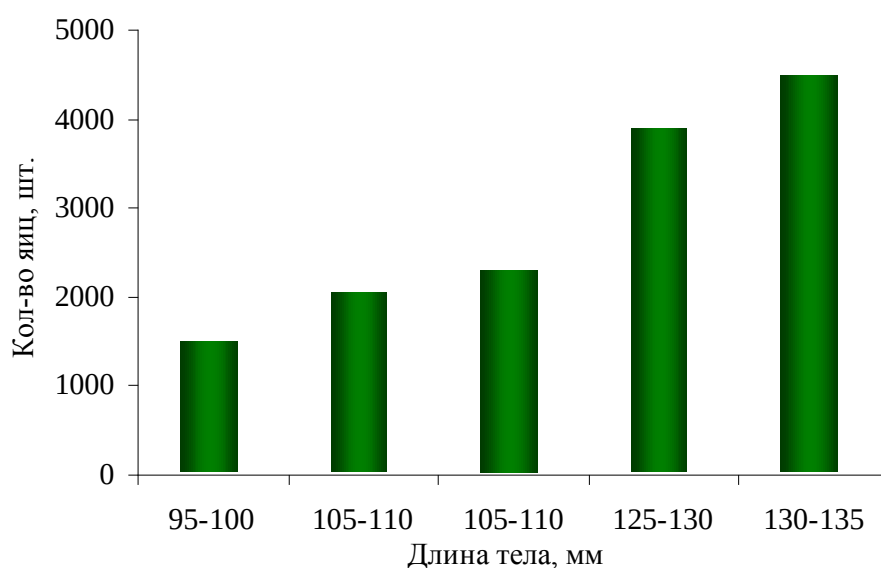


Рисунок 24. Динамика изменения АИП северной креветки в зависимости от длины тела самок с яйцами на 2 стадии развития

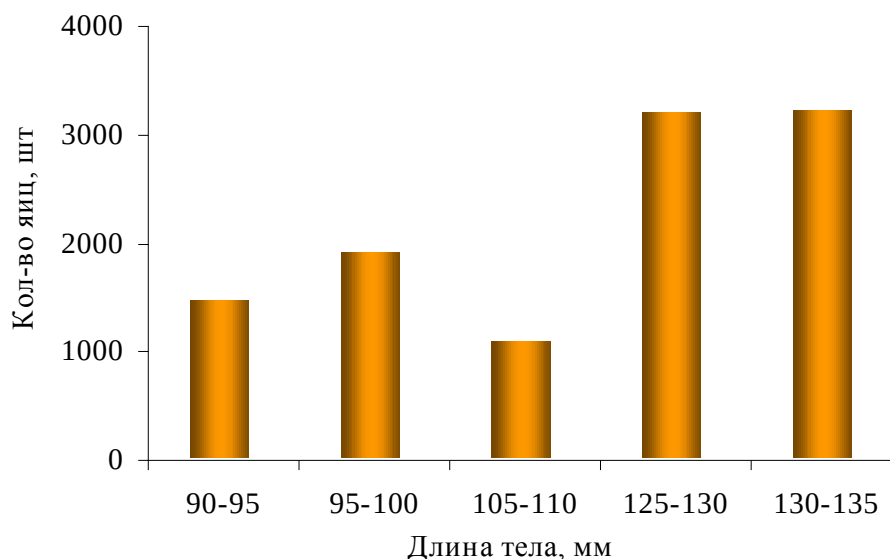


Рисунок 25. Динамика изменения АИП северной креветки в зависимости от длины тела самок с яйцами на 3 стадии развития.

Исключение было выявлено у самок с яйцами на 3 стадии развития в размерном диапазоне 105–110 мм. В настоящее время, на основе имеющегося объема полученных материалов, не представляется возможным выявить явные причины низкой плодовитости этой группы креветки.

Хорошо известно, что АИП меняется с возрастом. Такую зависимость рассмотрел в своей работе С.Д. Букин (2003). Основываясь на этих данных, нами также была предпринята попытка рассмотреть изменение плодовитости по мере взросления северной креветки, обитающей у берегов Западной Камчатки. 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 (рис. 26). Такая ситуация характерна для ракообразных, и снижение плодовитости у старшевозрастных групп не раз отмечалась в литературе (Хмелева, Голубев, 1984; Дулепов, 1995).

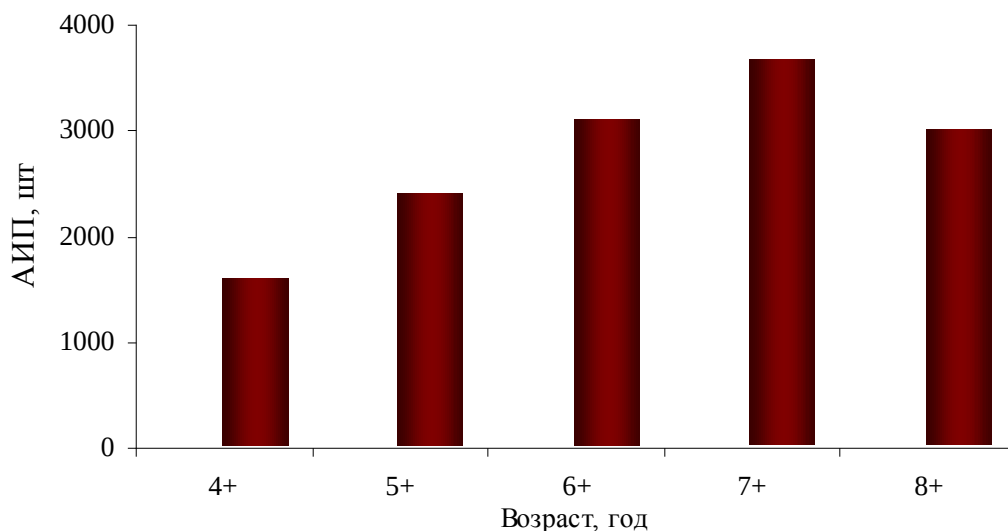


Рисунок 26. Динамика изменения численности яиц у самок северной креветки в зависимости от возраста у берегов Западной Камчатки

Помимо АИП, определена относительная индивидуальная плодовитость (ОИП) северной креветки у берегов Западной Камчатки, рассчитанная как соотношение количества яиц к длине тела креветки. Она имеет критические значения 14,8–36,3 шт./мм со средним значением 23,4 шт./мм (ошибка средней равна 1,1). При нахождении ОИП по отношению к массе креветки, выяснено, что минимальное значение составило 101,9, а максимальное — 199,9 шт./г. 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 (табл. 2, рис. 27). При расчете ОИП, вычисленной как соотношение количества яиц к массе особи, установлено, что данный вид относительной плодовитости не имеет линейной связи (рис. 28). К подобным результатам пришли ряд исследователей для Берингова моря (Романова и др., 1978).

Параметры линейного уравнения, описывающего связь ОИП с длиной тела и массой северной креветки

	a	b	R
ОИП (шт./мм) — длина тела (мм)	–13,31	0,32392	0,73603
ОИП (шт./мм) — масса (г)	11,087	0,72052	0,73664
ОИП (шт./г) — длина тела (мм)	202,65	–0,3692	–0,1833
ОИП (шт./г) — масса (г)	182,68	–1,280	–0,2858

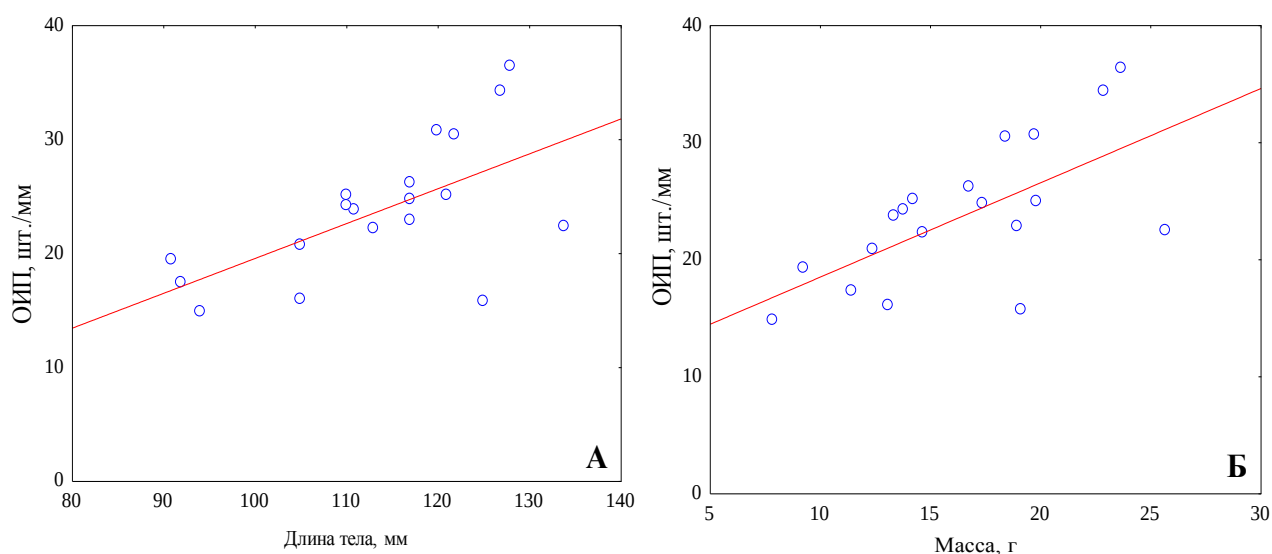


Рисунок 27. Линейная зависимость ОИП (шт./мм) северной креветки от длины (А) и от массы тела (Б) у берегов Западной Камчатки

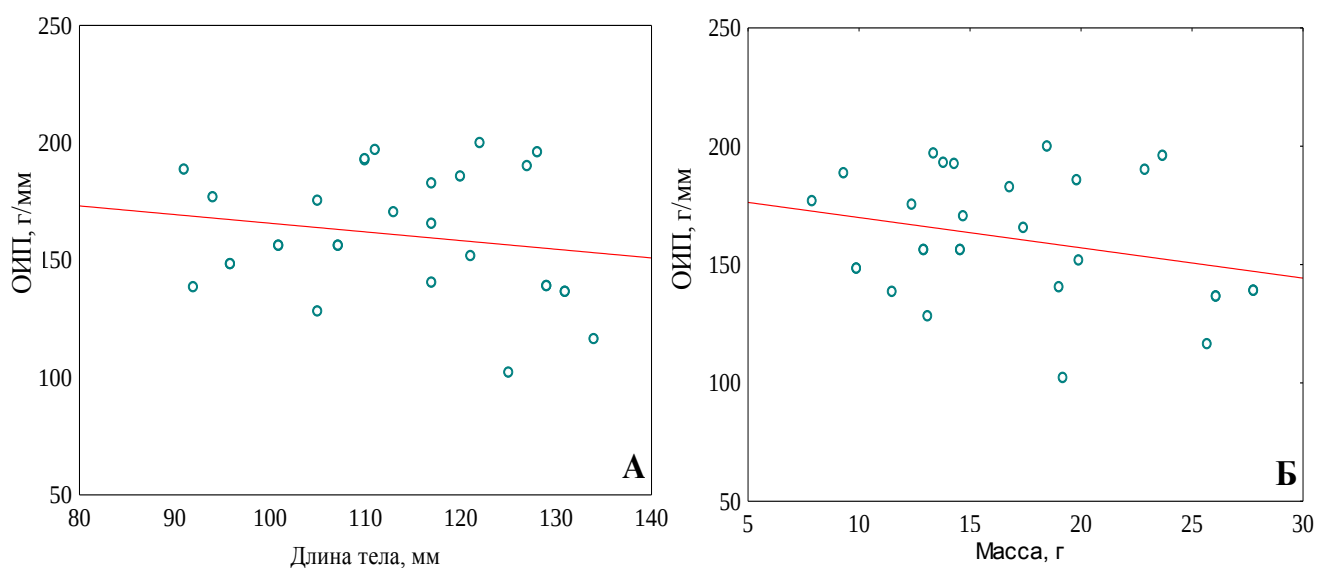


Рисунок 28. Линейная зависимость ОИП (г/мм) северной креветки от длины (А) и от массы тела (Б) у берегов Западной Камчатки

Благодаря тому, что данные были собраны в разные периоды, появилась возможность проследить динамику изменения количества яиц на разных стадиях развития. Согласно исследованиям в Баренцевом море, абсолютная плодовитость перед выклевом личинок может снижаться на 27,6%, а относительная — на 32,6% (Беренбойм, Шевелева, 1988). В районе наших исследований потери отложенных яиц на плеоподах в период инкубации очень низкие. Согласно средним показателям количества яиц на плеоподах, при переходе с 1 стадии развития яиц на 2 и, в последующем, на 3 стадию, во всех случаях потери составляют не более 6%. 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. Согласно литературным данным, 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. Согласно литературным данным, связь индивидуальной плодовитости с размером яйца хорошо описывается гиперболической зависимостью, которая показывает, что чем больше плодовитость, тем значительно меньше размер яйца (Дулепов, 1995). Такая же закономерность была обнаружена для креветки Берингова моря (Андропова, 2003), где отмечено, что при повышении АИП размер яиц снижался, в результате чего масса кладки не претерпевала значительных изменений.

Как не раз отмечалось другими авторами, форма икринок у северной креветки имеет форму эллипса (Низяев и др., 2006; Kurata, 1979). В результате наших исследований получены следующие размерные показатели для креветки в районе Западной Камчатки: длина яиц на 1 стадии развития в среднем равна 0,9 мм, диаметр — 0,7 мм; длина яиц на 2 стадии в среднем равна 1,5 мм, диаметр — 1,0 мм; размер яйца на 3 стадии, когда уже отчетливо определяются глазки эмбриона, увеличивается (1,6 и 1,1 мм, соответственно). При сравнении среднего размера яиц северной креветки в изучаемом районе на 1 стадии развития с

данными других исследований, можно сделать вывод, что этот показатель в районе Западной Камчатки несколько ниже. Так, согласно материалам по размеру яиц креветки в Беринговом море, средние значения равны 1,3 и 1,0 мм (Андронов, 2003). В Татарском проливе длина икринок в среднем равна 1,08 мм, а диаметр — 0,8 мм (Букин, 2003). Как правило, на данный показатель наиболее значимое влияние оказывают условия окружающей среды. Как отмечает В.И. Дулепов (1995), более крупные яйца самки имеют на границах ареала и у видов, размножающихся в неблагоприятных условиях. Такая же связь была описана в работе П.Ю. Андропова (2003), где отмечена зависимость размера яиц от места сбора материала. Согласно этим данным, на материковом склоне средний размер яиц достоверно выше, чем у креветок, обитающих на шельфе. Дополнительное влияние на размер яиц может оказывать температура. При более высоких ее показателях размер яиц меньше, чем при низких (Дулепов, 1995). Между размерами яиц и длиной и весом самок закономерности обнаружено не было.

Результаты наших исследований показали, что абсолютная индивидуальная плодовитость *P. eous*, обитающей вдоль западного побережья Камчатки, имеет более низкие значения этого параметра, по сравнению с показателями из близлежащих мест обитания креветки. Выяснено, что имеется линейная зависимость АИП от длины и массы креветки. Наибольшая плодовитость отмечена у креветок в возрасте 7+. Обнаружено, что относительная индивидуальная плодовитость имеет выраженную зависимость от длины тела. За весь инкубационный период, который длится у данной группировки креветки 9–10 месяцев, потери яиц не превышают 12%.

Глава 5. Размерная структура северной креветки в уловах

Одним из наиболее важных этапов исследования любой популяции является анализ ее размерной структуры, позволяющий выявить определенные отклонения в разных показателях развития особей, таких как рождаемость, смертность, интенсивность роста, плодовитость. Северная креветка не имеет регистрирующих возраст структур, и анализ размерных рядов позволяет заложить основу в определении размерно-возрастного состава популяции.

Объем накопленного за время исследования материала по размерному составу северной креветки, обитающей у западного побережья Камчатки, позволил всесторонне изучить размерную структуру описываемой группировки (Михайлова, 2016в).

Согласно данным, полученным в 2001–2014 гг., длина тела *P. eous*, обитающей у берегов Западной Камчатки, колебалась в уловах в пределах 24–148 мм (табл. 3, рис. 29). Практически в течение всего периода исследования доминировали крупноразмерные особи с длиной тела 110–120 мм. Встречаемость в уловах мелкоразмерных экземпляров с длиной тела менее 45 мм была незначительной и зачастую не превышала 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).

Размерные характеристики по длине тела северной креветки, обитающей у побережья Западной Камчатки с 2001 по 2014 гг.

Год	N, экз.	Min, мм	Max, мм	Средняя, мм
2001	7024	35	138	85,5±0,2
2002	1585	41	140	99,1±0,4
2004	3782	59	141	104,1±0,2
2005	5760	44	144	107,4±0,2
2006	3495	43	140	100,5±0,3
2007	2446	52	139	103,6±0,4
2008	2519	50	148	102,6±0,4
2010	3682	24	140	96,7±0,3
2011	3754	50	143	103,8±0,2
2013	7761	50	145	110,8±0,1
2014	1949	53	141	111,5±0,3

Проведенный анализ показал, что фактически каждый год выделяется три–четыре модальные группы (рис. 29). 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 на графике менее выражены, то четвертая хорошо просматривается на протяжении всех лет. Доля встречаемости данной группы от всего количества особей в уловах варьирует от 21 до 63%. Она представлена в основной своей массе самками (рис. 30), которые формируют основу уловов северной креветки в районе Западной Камчатки. Их доля от общего улова на протяжении всех лет исследования не опускалась ниже 50%.

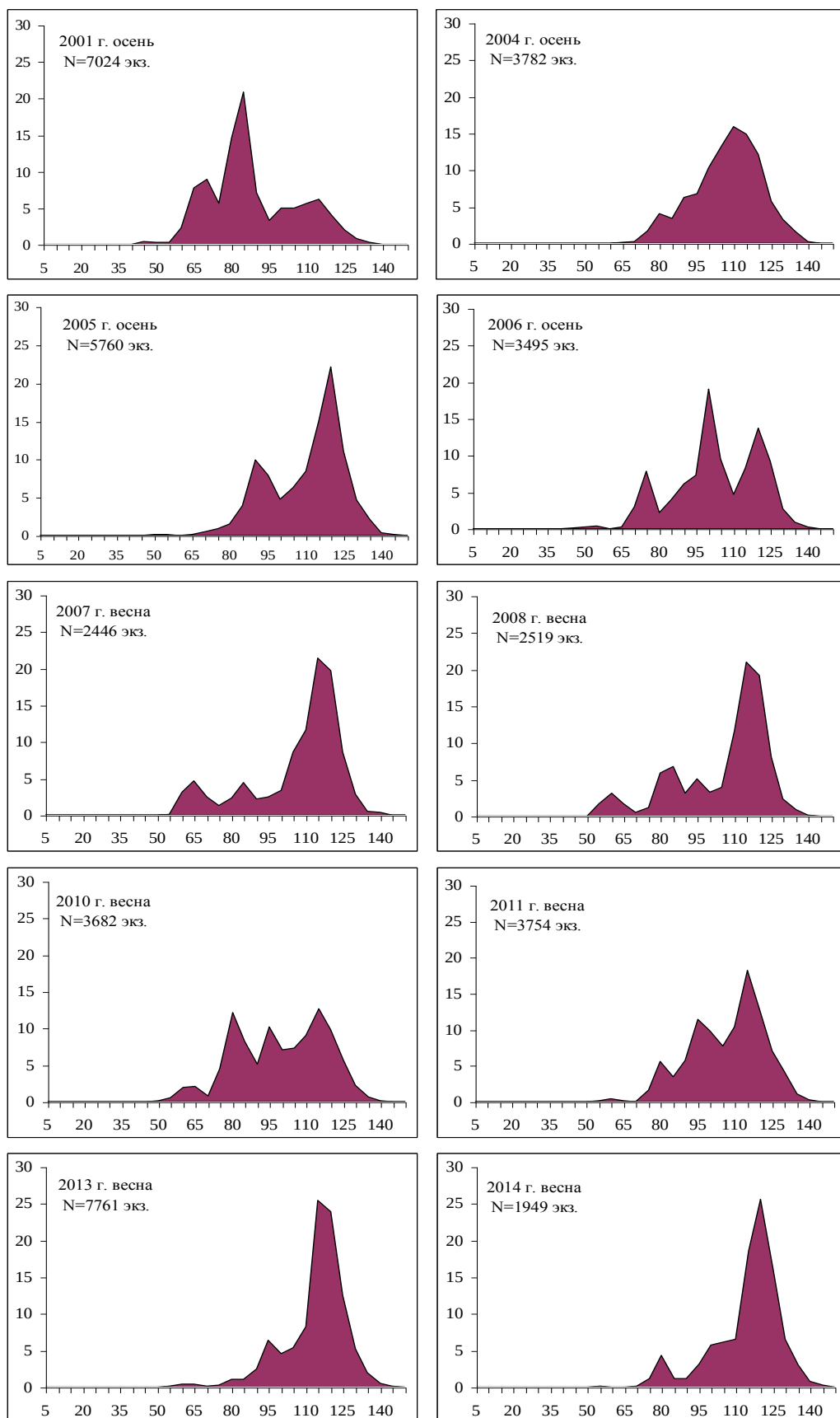


Рисунок 29. Размерные ряды северной креветки, обитающей в районе Западной Камчатки (по данным 2001–2014 гг.) Примечание: по оси X — длина тела (мм), по оси Y — доля особей в уловах, %.

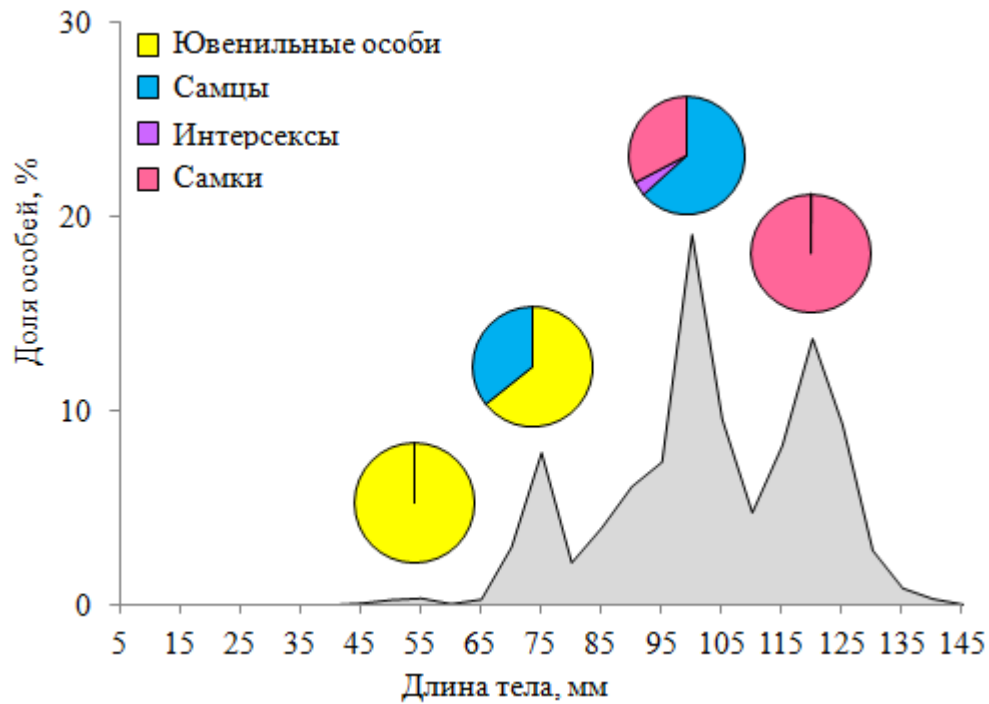


Рисунок 30. Соотношение функциональных групп, в зависимости от роста у северной креветки, обитающей у побережья Западной Камчатки (по данным 2001–2014 гг.)

В целом, по многолетним данным установлено, что средняя длина тела креветки в уловах варьировала от 85,5 до 111,5 мм (см. табл. 3). Самые низкие значения данного показателя наблюдались в 2001–2002 и 2010 гг. При анализе материалов 2001 г. выявлено, что в августе-сентябре в уловах преобладали ювенильные особи и самцы, т.е. мелкоразмерная креветка. Её доля от общего количества всех функциональных групп была равна 77%, что и оказало влияние на снижение средней длины тела в этом году. Увеличение молоди в уловах может быть связано с глубиной и сезоном сбора материала: данные получали в пределах изобат 200–300 м, в августе-сентябре, когда у северной креветки, обитающей в рассматриваемом районе, завершается процесс оплодотворения, происходящий в этом глубинном диапазоне. По нашим наблюдениям, на указанных изобатах наблюдается высокая концентрация мелкоразмерных особей, к которым относятся и самцы, принимающие непосредственное участие в данном процессе.

Проведенный анализ размерной структуры показал, что снижение средней длины тела в 2010 г. не было связано с увеличением доли самцов и молоди.

Однако именно в этом году отмечалась минимальная средняя длина тела у самок (рис. 31). Снижение размера самок может быть связано с такими факторами, как увеличение плотности популяции и температурные колебания. Кроме того, на снижение данного показателя оказывает влияние активный промысел. Подобное явление описано для травяной креветки *Pandalus lathirostres* в зал. Измены, где отмечали уменьшение размера половозрелых особей в результате активного промысла (Чербаджи, Попова, 2003; Букин, Бегалова, 2011).

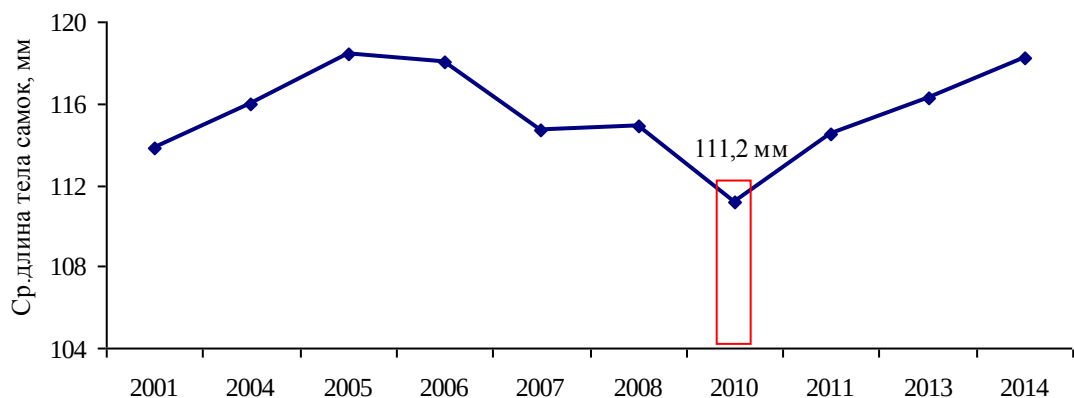


Рисунок 31. Изменение средней длины тела самок северной креветки, обитающей у побережья Западной Камчатки с 2001 по 2014 гг.

Анализ динамики средней длины тела промысловых особей показал, что в течение 2001–2014 гг. она изменялась в пределах 106,8–114,4 мм (табл. 4), при генеральной средней, равной $109,0 \pm 0,05$ мм. В 2013–2014 гг. наблюдается положительная динамика в увеличении средней длины северной креветки.

Размерные характеристики по длине тела промысловых особей северной креветки ($L_b \geq 90$ мм), обитающей у побережья Западной Камчатки с 2001 по 2014 гг.

Год	N, экз.	Min, мм	Max, мм	Средняя, мм
2001	2250	90	138	106,8±0,2
2002	1146	90	140	107,0±0,3
2004	3190	90	141	108,4±0,2
2005	4775	90	144	112,4±0,2
2006	2653	90	140	107,9±0,2
2007	1942	90	139	112,0±0,2
2008	1910	90	148	111,8±0,2
2010	2379	90	140	107,8±0,2
2011	3117	90	143	108,6±0,2
2013	7298	90	145	112,9±0,1
2014	1793	90	141	114,4±0,2

Сравнение длины тела *P. eous*, обитающей у западного побережья Камчатки с тем же показателем у особей их близлежащих районов показало, что в описываемом районе этот признак характеризуется более низкими значениями (Михайлова, 2006). Согласно среднемноголетним данным, в северном промысловом районе Охотского моря (Притауйский район) и в Японском море, в уловах доминируют особи с длиной тела 100–130 мм (Букин, 2003; Кобликов, Корнейчук, 2008; Бандурин, Карпинский, 2015). Тогда как у западного побережья Камчатки в преобладающем большинстве встречаются особи с размерами 105–120 мм. 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 (к югу от м. Золотой) — 147 мм (Букин, 2003; Корнейчук, 2006; Бандурин, Карпинский, 2015). В отличие от описываемых районов, 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 были изучены и описаны такие соотношения, как длина тела–длина карапакса (**Lb–Lc**) и длина тела–масса (**Lb–W**). Для этого проанализировали данные по морфометрии, полученные в 2005 г.: подробно исследованы такие показатели, как длина тела (**Lb**), длина карапакса (**Lc**) и масса (**W**) для каждой особи. Данные соотношения представлены на рисунках 32 и 33.

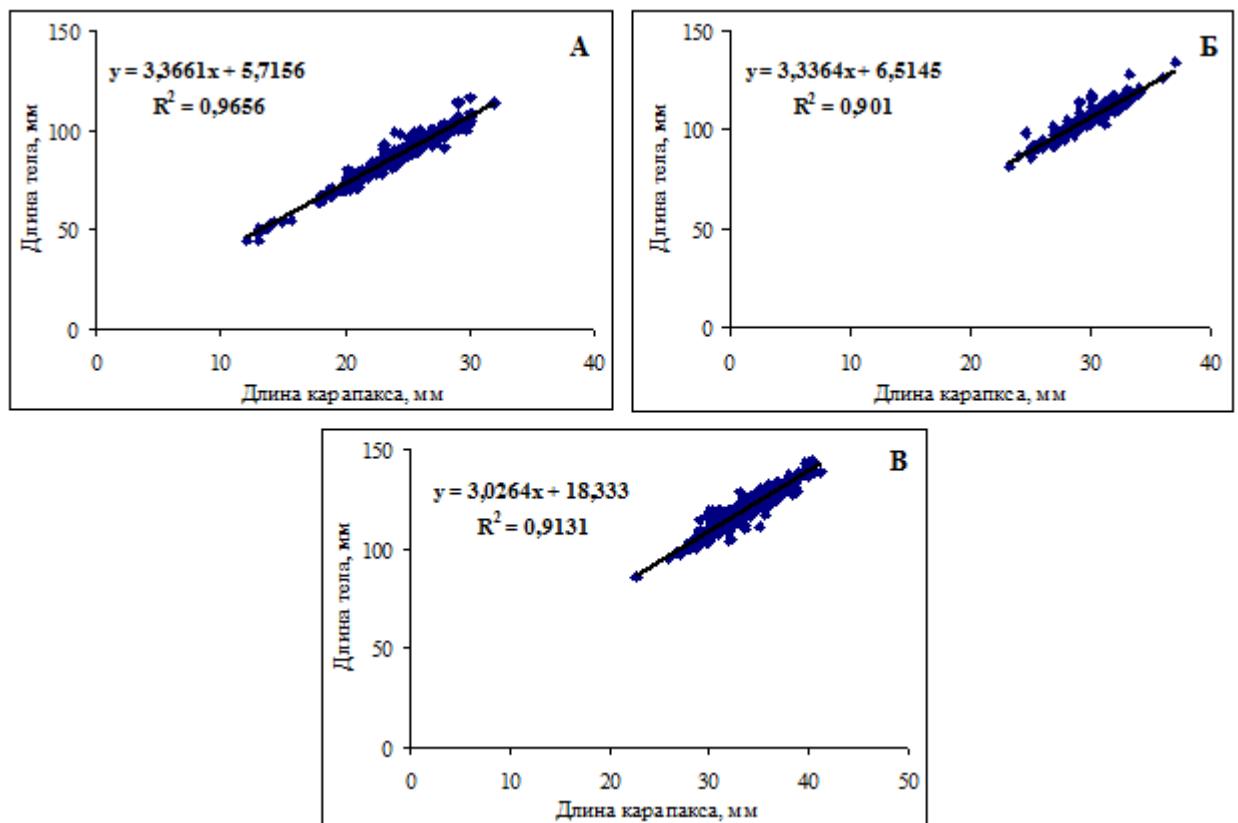


Рисунок 32. Соотношение **Lb–Lc** для северной креветки, обитающей у берегов Западной Камчатки по данным 2005 г. для ювенильных особей и самцов (А), для переходных особей (Б) и для самок (В)

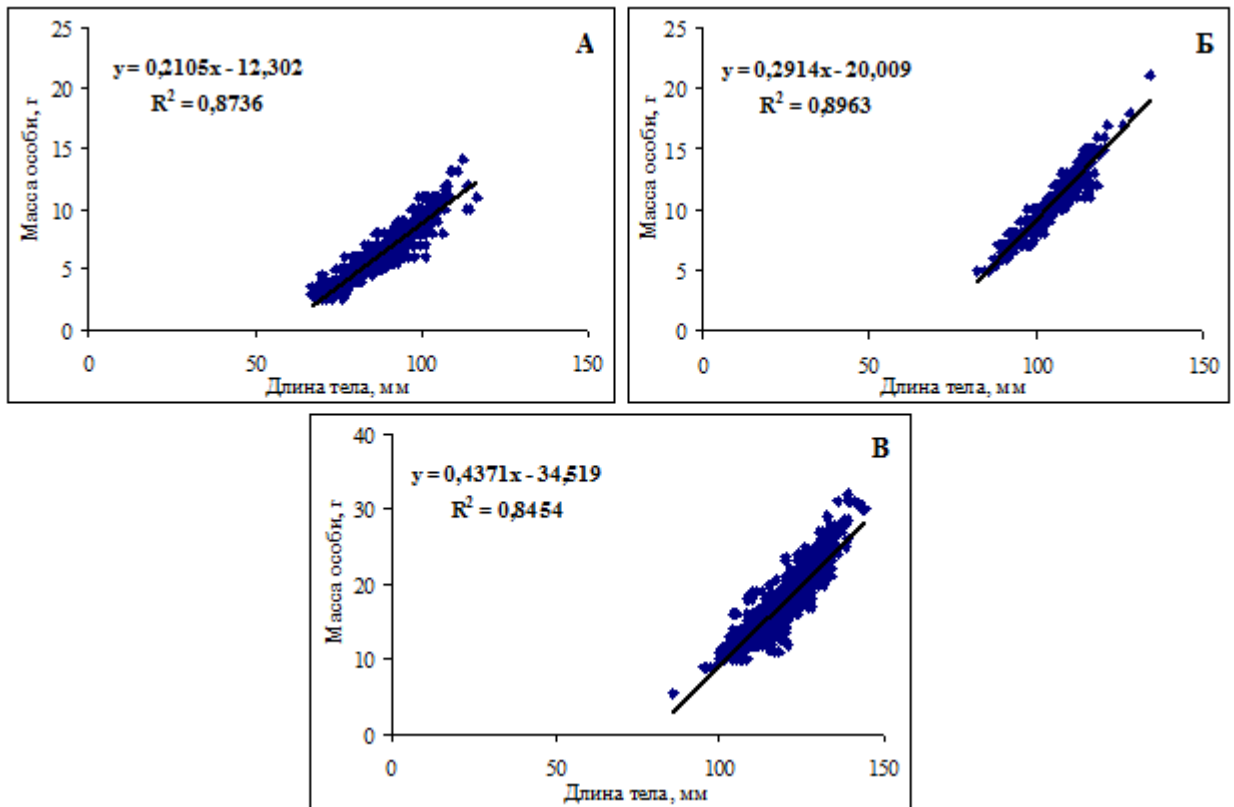


Рисунок 33. Соотношение **Lb–W** для северной креветки, обитающей у берегов Западной Камчатки по данным 2005 г. для ювенильных особей и самцов (А), для переходных особей (Б) и для самок (В)

Исследования, проведенные в 2010–2011 гг. у берегов Западной Камчатки, 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 (рис. 34). Весной первая модальная группа представлена особями с длиной тела 55–65 мм, вторая — с длиной 75–80 мм. К третьей группе относится креветка с длиной тела 90–95 мм, к четвертой — с длиной 110–115 мм. Заметно выделяются четыре модальные группы и в летний период. В первой длина тела находится в диапазоне 60–70 мм. Вторая группа представлена экземплярами с длиной тела 80–85 мм, третья — 95–100 мм, в четвертой — выделяются особи 110–115 мм.

Первые модальные группы формируются, как правило, мелкоразмерными особями — ювенильными и самцами (см. рис. 30). По мере увеличения длины

тела, растет доля интерсексов и самок. Крупные размеры имеют, в основном, самки. Как видно на рисунке 34, 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.

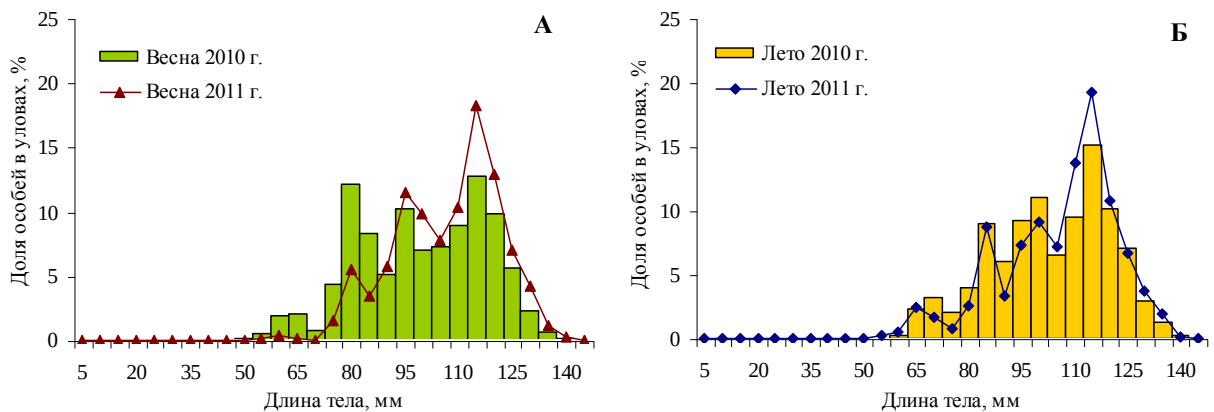


Рисунок 34. Размерный ряд северной креветки у берегов Западной Камчатки в весенний и летний периоды. А — весна 2010–2011 гг.; Б — лето 2010–2011 гг.

Противоположная картина наблюдается при сравнении двух сезонов одного года (данные 2008 г.). В летний период отмечается заметное смещение длины тела в сторону увеличения, за исключением модальной группы 110–120 мм (рис. 35), которая оставалась неизменной. Сдвиг каждой модальной группы 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 этот модальный класс состоит из нескольких поколений, то рост здесь незаметен и не приводит к смещению моды (Букин, 2003).

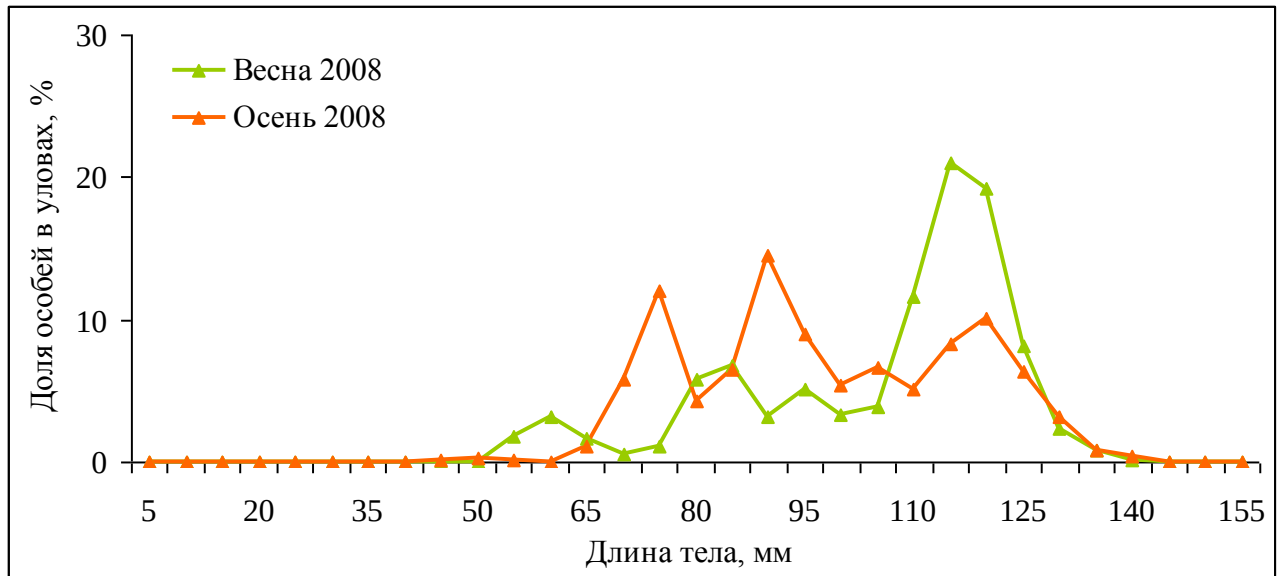


Рисунок 35. Размерный ряд северной креветки у берегов Западной Камчатки в весенний и осенний периоды в 2008 г. по данным, полученным в режиме мониторинга промысла

Помимо анализа размерной структуры северной креветки, обитающей у побережья Западной Камчатки, 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. lathirostres* (Паняева, 2011) и северной креветки, обитающей в Притауйском районе Охотского моря (Бандурин, Карпинский, 2015).

Простая аллометрия предполагает неравномерный рост частей тела в процессе индивидуального развития, при этом большинство значений переменных связаны линейной зависимостью (4):

$$y=a+bx, (4)$$

где a , b — параметры уравнения, определяющие соотношение между аргументом и функцией; y — зависимая переменная; x — независимая переменная.

Перед началом работы имеющиеся данные были подвергнуты факторному анализу (в программе Statistica 8.0), который используется для исследования взаимосвязей между значениями переменных. Для вращения был использован ортогональный метод Варимакса (рис. 36).

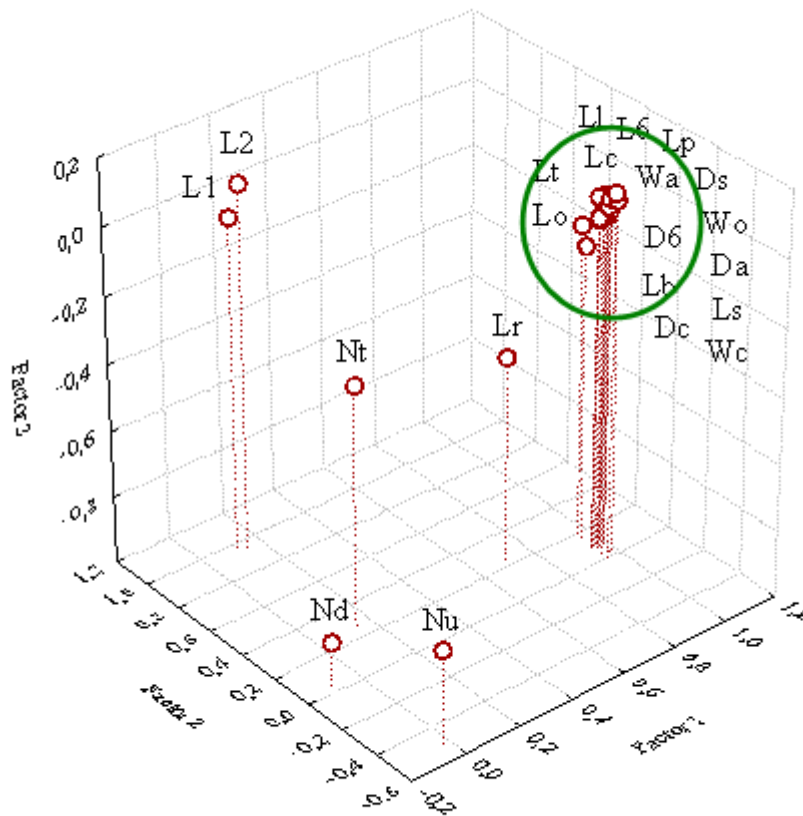


Рисунок 36. Результат факторного анализа исходных данных

В результате выделили три фактора с наибольшими абсолютными значениями. Как видно на рисунке 36, в первой группе объединилась большая часть морфометрических признаков северной креветки. В неё вошли и весовые показатели: **Wo** (общая масса), **Wa** (масса абдомена) и **Wc** (масса головогруды). В данной группе наблюдается некоторая дифференциация такого показателя, как длина рострума (**Lr**). Его коэффициент корреляции равен 0,71. Это связано с тем, что данный признак достаточно нестабильный — зачастую у северной креветки, главным образом в период интенсивного промысла и линьки, наблюдается поломка рострума. Второй фактор объединил два метрических признака —

расстояние от конца роострума до 1 и 2-го шипиков (**L1, L2**). Счетные признаки выделены в отдельный, третий фактор, в котором наблюдается слабая корреляция (коэффициент не превышает 0,15). По итогам факторного анализа принято решение в дальнейшем анализировать признаки из первого и второго факторов, исключая третий.

Следующей задачей исследования было провести сравнительный анализ на основе выделенных значимых признаков между четырьмя половыми группами северной креветки, используя методику С.Д. Букина (2003).

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. Перед началом работ проведена нормировка признаков для того, чтобы приблизить распределение к нормальному и получить возможность сравнивать разноразмерных особей (Букин, 2003). Для сравнения использованы параметрические критерии, которые обладают большей мощностью, чем непараметрические при нормальном распределении (Лакин, 1990). Для наибольшей достоверности были использованы два критерия: *t*-критерий Стьюдента, который используют для сравнения средних величин, и *F*-критерий Фишера, делающий сравнительную оценку дисперсий.

Итоги полученных результатов представлены в таблице 5.

Результаты анализа морфометрических признаков с применением критерия Стьюдента (t -критерий Стьюдента) и критерия Фишера (F -критерий Фишера)

	C Φ	C Φ	C Φ	C Φ	C Φ	C Φ
	♂ ♀♂	♂ ♀ без яиц	♂ ♀ с яцами	♀♂ ♀ без яиц	♀♂ ♀ с яйцами	♀ без яиц ♀ с яйцами
Lb	— —	+ —	— —	— —	— +	— +
Lo	— —	+ —	+ —	+ —	— —	— +
Lc	+ —	+ —	+ +	+ —	— +	— +
Dc	— —	+ +	+ +	— —	— —	— —
Lr	— —	+ —	— —	+ —	— —	— +
Lt	— —	— —	— —	— +	— +	— —
Lp	+ +	+ +	+ +	+ —	+ —	+ +
Ls	+ —	+ —	+ —	— —	— —	— —
Ds	+ +	+ —	+ —	— +	— +	— —
Da	— —	+ —	+ —	+ —	+ —	+ —
D6	— —	+ —	+ —	— —	— —	— —
L6	— —	— —	— —	— —	— +	— —
L1	— —	— —	— +	— —	— +	— +
L2	— —	— —	— +	— —	— —	— +
Le	— —	— —	— —	— —	— —	— —
Wo	+ —	+ +	+ +	+ —	+ +	— +
Wc	— +	+ +	— +	— —	+ +	+ +
Wa	— +	+ +	— +	— —	+ —	+ —

Примечание: C — t -критерий Стьюдента, Φ — F -критерий Фишера.

♂ — самец; ♀♂ — переходная особь; ♀ — самка.

«—» — различия недостоверны; «+» — различия достоверны (при $P=0,05$).

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**): $t_{\Phi}=3,03 > t_{st}=2,09$; $F_{\Phi}=3,9 > F_{st}=3,6$, и длина плеврита 2-

го членика брюшка (**Lp**): $t_{\phi}=2,6>t_{st}=2,09$; $F_{\phi}=4,2>F_{st}=3,6$. 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 масса абдомена (**Wa**). Менее схожими по размерным и весовым признакам оказались самцы с самками, как без яиц, так и с яйцами на плеоподах. Самцы и самки без яиц отличаются по 13 признакам, из которых достоверно — по 5: **Dc**, **Lp**, **Wo**, **Wc** и **Wa**. По остальным значимые различия обнаружены по критерию Стьюдента. У самцов и самок с яйцами на плеоподах также выделено 13 признаков, из которых 5 имели достоверные различия по двум критериям: **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**, **Da** 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. Известно, что у самцов северной креветки по мере роста происходит редуцирование совокупительных (Судник, 2006) и после смены пола 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 (**Lp**). Также отмечено, что ширина карапакса (**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. Достоверные отличия наблюдаются только между самцами и самками без яиц: $t_{\phi}=2,31>t_{st}=2,03$; $F_{\phi}=2,7>F_{st}=2,3$, и самцами и самками, несущими яйца на плеоподах: $t_{\phi}=3,56>t_{st}=1,99$; $F_{\phi}=2,03>F_{st}=1,95$. По всей видимости, изменение этого метрического признака, по отношению ко всей длине происходит у переходной особи после первой линьки.

По аналогии с северной креветкой, обитающей у восточного Сахалина (Букин, 2003), обнаружено, что практически у всех попарно сравниваемых групп различия достоверны для признака **Lp**. При этом у четырех пар из шести эти различия достоверны по двум критериям (см. табл. 5). В итоге построено распределение этого признака, в зависимости от изменения длины тела. Обнаружено три видимых облака (рис. 37), относящихся к разным половым группам — это самцы, самки без яиц на плеоподах и яйценосные самки. Переходные особи оказались близки к самцам и самкам без яиц, поэтому перекрываются с ними. Как было отмечено ранее (Букин, 2003), «креветка в процессе роста становится короче, но шире», что также наблюдается и в наших расчетах.

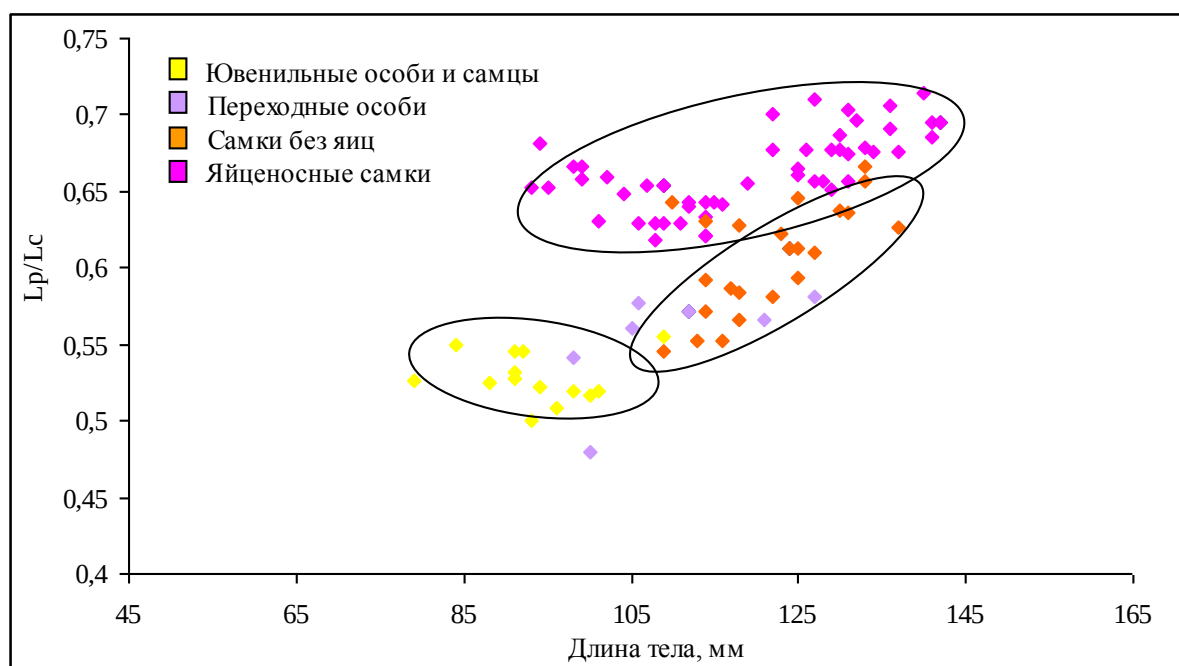


Рисунок 37. Соотношение длины плевроита второго членика брюшка к длине карапакса (L_p/L_c) и длины тела у северной креветки, обитающей в юго-восточной части Охотского моря

В результате анализа размерной структуры северной креветки, обитающей у западного побережья Камчатки, выяснилось, что максимальный размер тела особей в уловах достигает 148 мм. По многолетним данным установлено, что

средняя длина тела креветки в уловах варьирует от 85,5 до 111,5 мм. В некоторые годы наблюдалось снижение средней длины тела, по сравнению с данными других лет. За весь период исследований в выборке выделяется, как правило, три–четыре модальные группы, при этом основу уловов формируют крупноразмерные особи. Анализ размерных рядов двух сезонов одного года показал заметное смещение длины тела в сторону увеличения на 5–10 мм, что связано с приростом после линьки, которая массово проходит в начале–середине лета. Проведенный морфометрический анализ показал, что менее схожими по размерным и весовым признакам оказались самцы с самками, как без яиц, так и с яйцами на плеоподах: данные группы показали значимые различия по 4 признакам.

Анализ размерной структуры показал, что, несмотря на 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 в последние годы. На это указывают и устойчивые показатели группы, сформированной 4–6-летними особями, которая наиболее подвержена промысловой смертности и пополнение которой происходит стабильно и своевременно за счет мелкоразмерной части группировки. Согласно морфометрическому анализу, для северной креветки характерен аллометрический рост отдельных частей тела, который связан с развитием и дифференцировкой органов размножения. В процессе роста креветки 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 плевроита второго членика брюшка).

Глава 6. Возраст северной креветки

Определение возраста промысловых объектов — одна из важнейших характеристик для расчета запаса и его прогноза. Знание возраста дает возможность определить структуру популяции, пополнение, смертность, продолжительность жизни и многие другие важные биологические характеристики. У ракообразных не существует структур, регистрирующих возраст. В то же время, существует большой объем математических методов для определения возраста ракообразных. В основе этих методик, как правило, лежит анализ размерного ряда.

Для северной креветки характерен детерминированный рост от линьки к линьке, в результате чего разделение структуры популяции производится с использованием геохронологической единицы — года (Крамаренко, 2006). Согласно нашим наблюдениям, смена жесткого покрова у северной креветки проходит один раз в год, в летний период. Осенью наблюдается общий сдвиг размерного ряда в сторону увеличения длины тела.

Разные авторы придерживаются различных методик определения возраста. Некоторые используют метод отклонений, основанный на модальном анализе, при котором наблюдают за смещением мод в размерных рядах (Hansen, Aschan, 2000; Буяновский и др., 2007; Бегалов, Бегалова, 2008). Метод преемственности поколений, являющийся усовершенствованным методом отклонений, предполагает, что в популяции имеются поколения разной силы, при этом урожайное поколение и на следующий год остается урожайным, а неурожайное — неурожайным. По мере роста, эти поколения закономерно смещаются по оси размеров вправо (Ivanov, Stolyarenko, 1995; Низяев и др., 2006). Чаще всего используется метод Хардинга (Harding, 1949), который является наиболее простым в использовании (Simard et al., 1990; Букин, 2003). Этот метод предполагает, что когорты, выделяемые в размерном ряду, являются возрастными единицами. Все эти и другие методики достаточно подробно описаны ранее (Низяев и др., 2006). Как указывают авторы, методы имеют некоторые недостатки

и требуют высокой репрезентативности собранного материала (Низяев и др., 2006; Михеев, 2011), что не всегда возможно. Слабой стороной указанных методов является также их искусственность, которая не учитывает отклонения от нормального развития особи.

В настоящее время многие специалисты совершенствуют методы определения возраста ракообразных, используя математические модели, которые учитывают различные параметры роста. В частности, для определения возраста северной креветки используется метод Бхаттахарья и программа Normsep, объединенные в пакет программы FiSAT II (Корнейчук, 2006). С помощью этого метода были выделены первые три размерно-возрастные когорты, на основании которых рассчитана линейная регрессия, позволяющая определить размеры старших возрастных групп. Также разработан метод определения возраста, в основе которого лежит модель смеси вероятностных распределений, SEM-подобный алгоритм разделения смеси и эволюционный стохастический оптимизатор решений (Михеев, 2011).

Ранее в КамчатНИРО для определения возраста у северной креветки использовался метод расщепления смеси нормальных распределений, предложенный А.М. Бронеvским и З.И. Сахаповым (1991). Нашей задачей было выбрать наиболее оптимальную методику для определения возраста северной креветки в Камчатско-Курильской подзоне. В данной работе описывается метод определения возраста, разработанный в КамчатНИРО (Гайдаев и др., 2004) и ранее опробованный на синем крабе (Лысенко, Гайдаев, 2005). Несмотря на то, что в настоящий момент существуют и другие методы определения возраста, предлагаемый нами подход является более доступным для биологов, не имеющих специальных познаний в области математического моделирования. Помимо этого, данный метод позволяет использовать более простое программное обеспечение.

Для расчета возраста по методике SLCA использовали данные, собранные во время ведения промысла северной креветки у юго-западного побережья Камчатки, в Камчатско-Курильской подзоне. Проведен полный биологический

анализ 24111 экз. северной креветки. Было выявлено, что диапазон размеров особей в уловах составил 55–148 мм.

В результате расчетов методом SLCA и дальнейшего усреднения данных, в уловах в Камчатско-Курильской подзоне было выделено 6 возрастных групп северной креветки (табл. 6) (Михайлова, Гайдаев, 2013а). Так как материал в основном собирался во время промысловых работ на скоплениях, на глубинах свыше 200–300 м, в уловах практически отсутствовали особи с минимальной длиной тела. Как отмечалось многими авторами, мелкоразмерная часть северной креветки предпочитает держаться отдельно крупноразмерных особей, на более мелких глубинах (Лысенко, 2000; Букин, 2003; Михайлов и др., 2003). По этой причине, у северной креветки размерно-возрастная структура была рассчитана с третьего года жизни.

Таблица 6

Размерно-возрастной состав северной креветки в уловах у берегов Западной Камчатки, 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

Как отмечалось выше, ранее для определения возраста использовали метод расщепления смеси нормальных распределений (Бронеvский, Сахапов, 1991), который предполагает нормальное распределение исследуемого признака в каждой выделенной группе. Для того чтобы оценить возможность применимости этих данных в дальнейших работах, было проведено сравнение полученных нами результатов по методу SLCA с этим методом. Результатом метода разделения

смеси нормальных распределений являлось выделение размерных групп из массива данных, которые в дальнейшем гипотетически относят к определенному возрасту. Согласно данным В.Н. Лысенко (2000), в Камчатско-Курильской подзоне в уловах было обнаружено наличие пяти размерных классов северной креветки (табл. 7). В дальнейшем был обнаружен еще один размерный класс с диапазоном 39–47 мм, впоследствии выделенный в отдельную размерную группу. Для удобства анализа были выведены среднемноголетние размеры для каждой размерной группы.

Таблица 7

Вычисленные параметры возрастных групп по длине тела северной креветки в 1998–2001 гг., по методу расщепления смеси нормальных распределений

Возрастная группа, год	Средняя длина тела, мм
0	44,500
1	71,950
2	86,375
3	100,725
4	115,150
5	129,350

Дальнейшей задачей было сравнение обоих методов, используемых для определения возраста. Необходимость этого вызвана тем, что по методу, предложенному А.М. Броневским и З.И. Сахатовым (1991), продолжительность жизни северной креветки у берегов Западной Камчатки была определена в 6–6,5 лет (Лысенко, 2000), а расчеты методом SLCA показали, что продолжительность жизни у северной креветки в данном районе существенно больше. Результат сравнения двух методов представлен в таблице 8 и на рисунке 38.

Сравнение параметров поколений северной креветки, рассчитанных двумя методами, по осредненным данным

Размерно-возрастная категория, год	Метод SLCA, мм	Метод расщепления смеси нормальных распределений, мм
2	—	44,500
3	75,18017	71,950
4	93,07511	86,375
5	107,453	100,725
6	119,0085	115,150
7	128,2983	129,350
8	135,7687	—

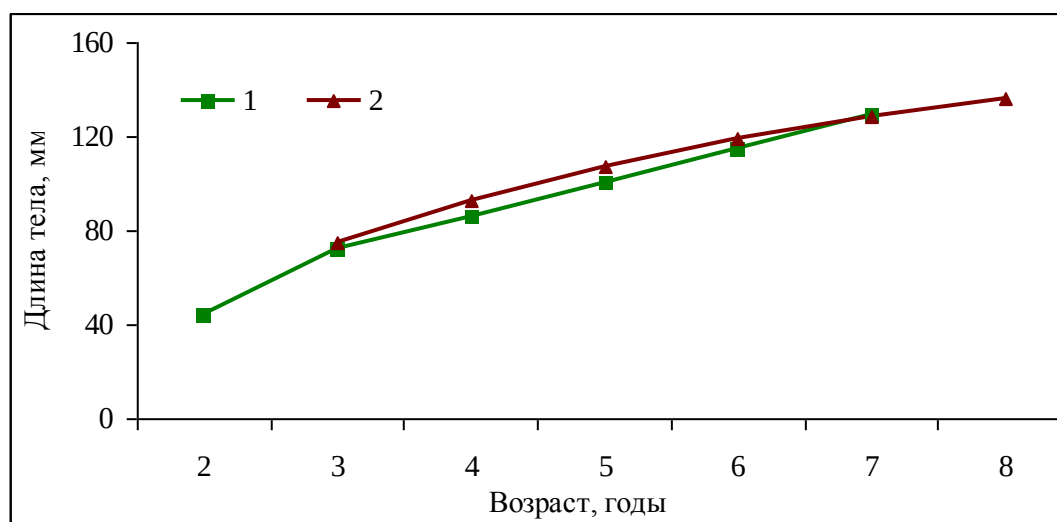


Рисунок 38. Сравнение параметров роста поколений северной креветки, рассчитанных двумя методами (1- метод расщепления смеси нормальных распределений, 2 -SLCA)

Очевидно, что средние значения длины тела северной креветки, полученные двумя методами, схожи. Отличительной чертой метода SLCA является то, что он выделяет не размерные группы, которые можно отнести к определенным возрастам, а возрастные группы, к которым относятся определенные размерные диапазоны. При анализе данных, полученных по методу SLCA, появилась возможность соотнести размерные группы, выделенные ранее методом расщепления смеси нормальных распределений, с определенным возрастом. При

сравнении результатов двух методов видно, что, по всей видимости, В.Н. Лысенко (2000) относил первую размерную группу к первому году жизни (см. табл. 7, 8). 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+, что согласуется с данными других авторов (Ito, 1976; Simard et al., 1990; Hansen, Aschan, 2000). Проведенные расчеты, основанные на предложенном методе, дают основание предполагать, что для северной креветки в данном районе характерна бóльшая продолжительность жизни, которая может достигать 8 лет и более.

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, по всей видимости, 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.

Полученные данные позволили рассчитать прирост у северной креветки. Было проведено сравнение изменения длины тела при росте в течение жизни, определенной двумя указанными выше методами (рис. 39). Согласно методу расщепления смеси нормальных распределений, прирост идет достаточно сглажено, не изменяясь с возрастом, за исключением периода между 3+ и 4+. В результате использования метода SLCA наблюдается прирост, подверженный правилу Брукса–Дайэра. Это правило утверждает, что размеры членистоногих, имеющих жесткий экзоскелет, увеличиваются в геометрической прогрессии от линьки к линьке и изменяются по мере взросления (Мина, Клевезаль, 1976; Бегалов, Бегалова, 2008). Согласно полученным данным, знаменатель прогрессии был относительно постоянен и менялся от 1,2 до 1 вследствие увеличения возраста.

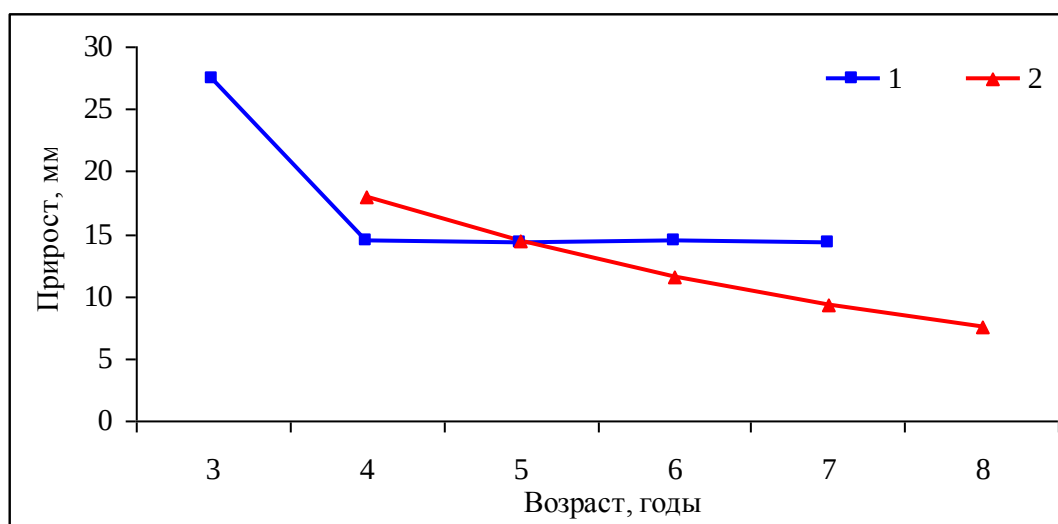


Рисунок 39. Прирост тела у северной креветки в уловах, полученный двумя предложенными методами (1- метод расщепления смеси нормальных распределений, 2 - SLCA)

Помимо двух методов, описываемых выше, на имеющихся данных был опробован метод Хардинга. Согласно ему, распределение особей в каждой когорте, как правило, носит нормальный характер, благодаря чему можно определить число когорт, а также принадлежность каждой особи к той или иной из них, используя нормальную вероятностную бумагу (Harding, 1949). Такое распределение может быть произведено с использованием процедуры кластерного анализа (методом k-средних) на основании двух показателей — размеров тела и теоретически ожидаемых значений нормальной кривой (Крамаренко, 2006). Для этой задачи были использованы данные, полученные весной 2006 г. Именно в этот период года существует большая вероятность нахождения в скоплениях как мелких, так и крупных особей северной креветки. На основе полученного материала построена гистограмма размерного ряда, на которой отчетливо выделяются четыре пика, соответствующие четырем годам (рис. 40, 41). Первый пик включает ювенильные особи с длиной тела 60 мм, далее в ювенильной стадии наблюдается второй пик — 80 мм, который перекрывается с пиком самцов с длиной тела 85 мм. По всей видимости, в этот период у основной части малоразмерных особей происходит превращение в самцов. В стадии самца наблюдается и второй пик при средней длине тела 95 мм. В состав этого пика уже

входят переходные особи — интерсексы и функциональные самки, то есть начинается смена пола. Далее у последней группы отмечается пик со средней длиной 110 мм, у самок — 120 мм. В связи с тем, что в уловах не встречались особи с длиной тела меньше 50 мм, для определения ранних пиков нами были использованы данные канадских ученых (Simard et al., 1990) по северной креветке в зал. Святого Лаврентия, Канада. В результате этих исследований были обнаружены ранние когорты 0+ (2,5–4,5 мм), 1+ (4,5–9,5 мм) и 2+ (9,5–14,5 мм). Поскольку в работе указывается длина карапакса, с помощью полученного нами уравнения зависимости длины тела от длины карапакса произведен перерасчет на длину тела (5):

$$Lb=3,829 \times Lc+5,9911 (R^2=0,9888), (5)$$

где **Lb** — длина тела, мм, **Lc** — длина карапакса, мм.

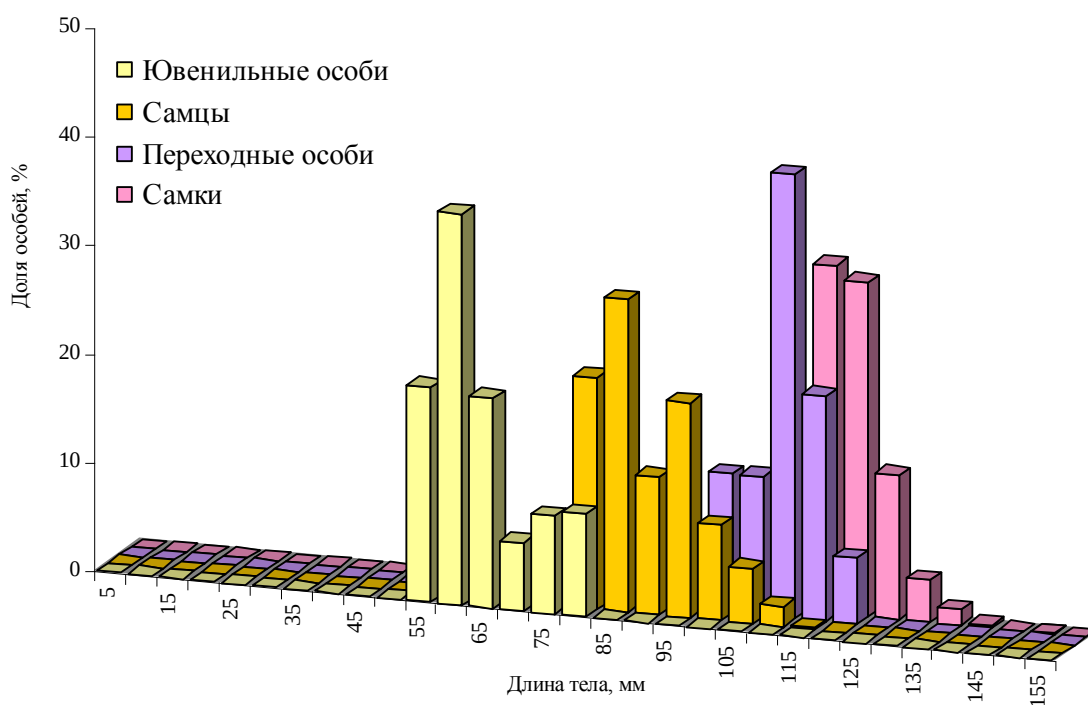


Рисунок 40. Размерный ряд северной креветки *P. eoys* в уловах у юго-западного побережья Камчатки в весенний период 2008 г.

В результате обнаружено совпадение первого пика нашей гистограммы (60 мм) и средней длины тела креветки во второй когорте (53 мм), выделенной

канадскими учеными. Это дало возможность использовать полученные данные для расстановки возрастных пиков с целью большей наглядности. Таким образом, при добавлении литературных данных (Simard et al., 1990), отчетливо выделяются два первых пика (рис. 41), которые относятся к когортам 0+ и 1+. Визуальный анализ размерного ряда, представленного на рисунке 41, позволяет выделить 6 когорт, которые соотносятся со средними длинами, представленными в результате расчета по методу SLCA, что дает возможность отнести их к определенной возрастной группе.

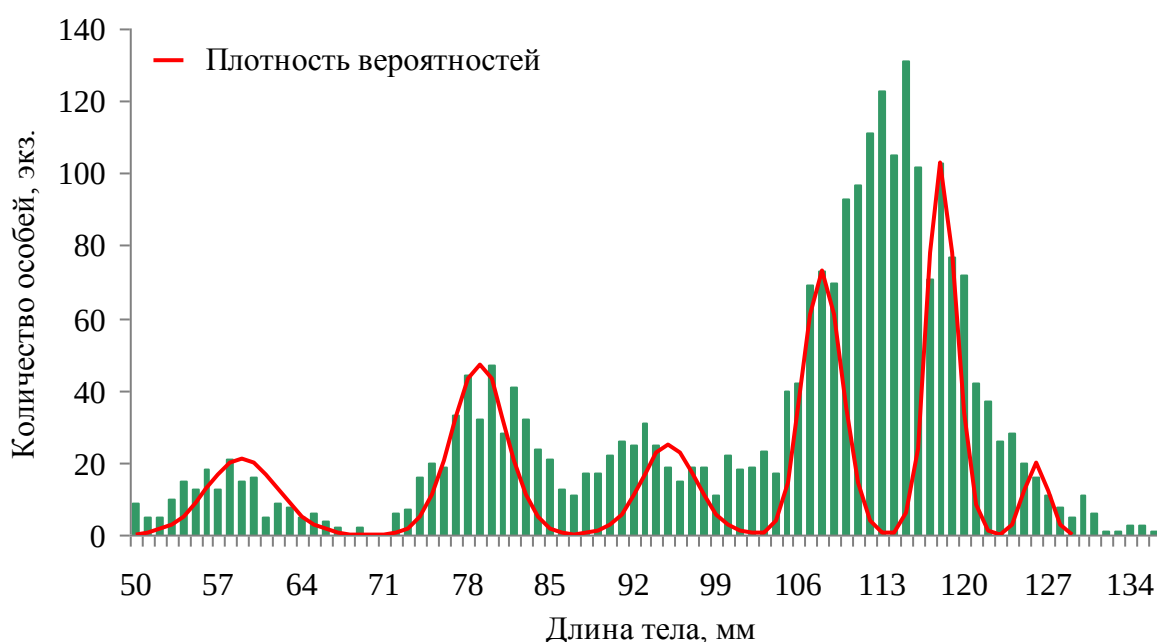


Рисунок 41. Результат распределения особей в каждой когорте на основе метода Хардинга для северной креветки у юго-западного побережья Камчатки

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 северная креветка у берегов юго-западной Камчатки имеет 8 возрастных групп и ее продолжительность жизни в данном районе составляет 8 и более лет.

При сравнении методов SLCA и метода расщепления смеси нормальных распределений выяснено, с чем ранее было связано определение продолжительности жизни северной креветки в описываемом районе в 6–6,5 лет. Применяв три метода для определения возраста, установили, что применение метода SLCA дает удовлетворительные результаты оценки размерно-возрастной структуры северной креветки, обитающей у Западной Камчатки. Метод позволяет выделять и старше-возрастные группы, которые, в отличие от более ранних групп, менее различимы.

Благодаря имеющимся данным о возрасте креветки, у нас появилась возможность использовать их в различных областях изучения данного объекта. Основной задачей было применение этих знаний при расчете запаса и его прогнозе. Благодаря расчету с использованием ВПА на основе настроенной процедуры Сэвилла (Pore, Shepherd, 1983) получены данные, которые позволяют судить о доле разных поколений в уловах северной креветки, что дает возможность проанализировать изменения в соотношении разных возрастных групп (рис. 42).

В результате анализа этих данных выяснено, что в уловах наблюдается высокий процент 5+ и 6+ летних особей. Доля самой старшей группы, 8+ летних особей, в уловах незначительна и в последние годы не превышает 6%.

Установлено, что на протяжении последних пяти лет в уловах происходит небольшое снижение численности особей в возрасте 6+ (Михайлова, Гайдаев, 2013б). На это, по всей видимости, оказывает влияние промысел, т.к. в эту группу входит наиболее облавливаемая креветка. Согласно имеющимся данным о выпуске продукции из северной креветки, добытой в Камчатско-Курильской подзоне (у юго-западного побережья Камчатки), основной тип такой продукции — это сорт «LA», доля которого превышает 50% от всей вырабатываемой продукции. Средняя длина тела креветки, используемой для продукции такого сорта, составляет 113–114 мм (Михайлов и др., 2003), что соответствует 6-летнему возрасту. Сопоставляя процентное соотношение возрастов в уловах за последние пять лет, мы выявили колебания численности у 3-х летних особей.

После снижения их численности в уловах в 2009–2010 и 2013 гг., в остальные годы отмечено увеличение их количества. Эта группа уже в следующем году пополнит промысловую часть популяции северной креветки. Колебания численности данного возрастного класса характерно для северной креветки (Иванов, 1967а).

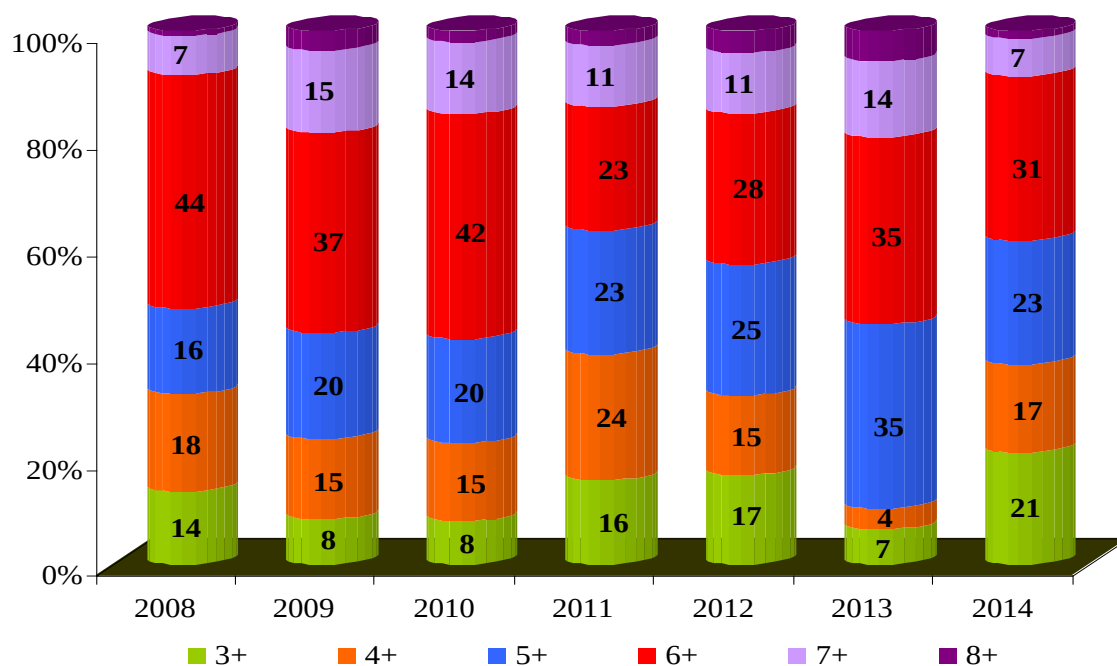


Рисунок 42. Доля особей северной креветки разных возрастных групп у юго-западного побережья Камчатки в 2008–2014 гг.

В настоящее время данные о размерно-возрастной структуре северной креветки используются в КамчатНИРО при расчете и прогнозе запаса математическими методами, что находит применение в материалах, обосновывающих общий допустимый улов.

Глава 7. Жизненный цикл северной креветки

В данной главе 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):

I стадия. Глаза сидячие, переоподы не развиты. Длина 5,5–6,0 мм.

II стадия. Глаза на ножках, базальная часть антенны I сегментирована, переоподы развиты, основание эндоподита антенны II уже отчленилось. Рostrum несет один шип. Длина 7,5–8,0 мм.

III стадия. Рostrum имеет один–два дорзальных зубца, уropоды свободные, тельсон с одной парой латеральных шипов. Длина 11,0 мм.

IV стадия. Внешний жгутик I антенны сегментирован, плеоподы с двумя сегментами, первый плеопод неразвитый с одной ветвью. Рostrum имеет пять–шесть дорзальных шипов. Длина 12,5–13,0 мм.

V стадия. Плеоподы достаточно длинные и обе ветви на самом конце несут перистые щетинки, внутренний жгутик первой антенны сегментирован, на I переоподе клешня. Рostrum несет восемь–десять дорзальных зубцов. Длина 14,0–15,0 мм.

VI стадия. Можно увидеть appendix interna на плеоподах. На роstrуме вентрально располагаются три–четыре зубца. Длина 16,0 мм.

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 в апреле–мае, 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 и, соответственно, не принимает участия в размножении. В литературе ювенильную особь также обозначают как «неполовозрелый самец», у которого еще не сформированы совокупительные органы (Судник, 2006).

По нашим данным, длина тела ювенильных особей в уловах варьирует в пределах 24–85 мм. 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). Если у молодого самца он относительно тонкий и длинный, выходящий за пределы вершины эндоподита, то у взрослых самцов он утолщается и едва выходит за пределы вершины. На эндоподите второй пары плеопод наблюдается развитие appendix masculina.

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 обнаружено не было. Тем не менее, такие креветки встречались у берегов Западной Камчатки. В 1995 г. В.И. Соколовым (2000) во время проведения летней донной траловой съемки были выявлены две первичные самки. Помимо этого, встречаются креветки, называемые некоторыми авторами вторичными самками (secondary female): у этих особей отмечается начало развития мужских половых признаков, которое практически сразу подавляется, и в возрасте около 2 лет они начинают

функционировать как самки (Allen, 1959). Эти случаи также являются единичными. В связи с тем, что в наших сборах таких особей обнаружено не было, в данной работе приводится описание жизненного цикла креветки в классическом его понимании.

По нашим данным, в уловах в подавляющем большинстве встречались самцы с длиной тела от 70 до 115 мм. Это говорит о том, что креветка в возрасте 3+ и 4+ функционирует как самец. В некоторые годы в уловах единично попадались особи на этой стадии с длиной тела более 120 мм. Такое же явление наблюдалось у Шпицбергена, где первая половая зрелость самцов наступает в возрасте 4 лет (Rasmussen, 1946), и иногда встречаются подобные особи в возрасте 5+, 6+. Наличие в уловах самцов в более зрелом возрасте можно объяснить несколькими факторами. Известно, что самцы северной креветки не всегда превращаются в самок и остаются самцами до конца жизни (Thorson, 1940), что объясняет такие большие размеры у некоторых самцов, обитающих у берегов Западной Камчатки. Помимо этого, на нормальное протекание жизненного цикла могут оказывать влияние абиотические факторы среды. Исследователи, проводившие изучение влияния температуры на биологию и экологию близкородственного вида *Pandalus borealis*, обитающего в заливе Мэн, обнаружили, что даже небольшое изменение температуры на 1–3°C оказывает существенное влияние на рост, развитие и распределение северной креветки (Apollonio et al., 1986).

В целом, северная креветка, обитающая у западного побережья Камчатки, в стадии самца находится около двух лет, но, несмотря на функциональное созревание репродуктивной системы, как правило, в первый год не участвует в размножении. Известно, что в оплодотворении самок принимают участие только самцы второго года жизни, т.к. среди особей этой группы в популяциях *P. eous* наблюдается сильная конкуренция за самок, и возможность спаривания более вероятна для крупных самцов (Михайлов и др., 2003).

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, у западного побережья Камчатки такие креветки встречаются при длине тела от 75 мм, но они представлены в уловах единично. Большое количество креветки на этой стадии имеет длину тела в диапазоне от 90 до 115 мм. В данном переходном состоянии креветка находится не более одного года и после линьки превращается в самку. Как показал сезонный анализ линочных процессов, проходящих у северной креветки в районе побережья Западной Камчатки, это превращение происходит в конце весны, середине лета и в ноябре.

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 жизни самок выделяют несколько морфологически и функционально отличных этапов, которые можно дифференцировать на 4 группы (Иванов, Соколов, 1997):

1. Впервые созревшие самки, еще не участвующие в оплодотворении, но уже утратившие все мужские половые признаки.
2. Самки, которые находятся в состоянии «брачная линька», но еще не отнерестившиеся, с развитыми гонадами под карапаксом.
3. Самки с яйцами на плеоподах.

4. Самки без яиц, нерестившиеся уже ранее. У таких самок наблюдается отсутствие стернальных шипов.

В наших первичных материалах встречались все представленные группы самок. Длина тела у самок северной креветки у западного побережья Камчатки варьировала от 85 до 148 мм (рис. 43). Стадия самки является завершающим этапом в жизненном цикле креветки. В этом физиологическом состоянии северная креветка, обитающая у берегов Западной Камчатки, при нормальных условиях проживает не менее 2 лет. За исключением тех случаев, когда мы имеем дело с primary и secondary females и подобными отклонениями от типичного развития для *P. eous*.

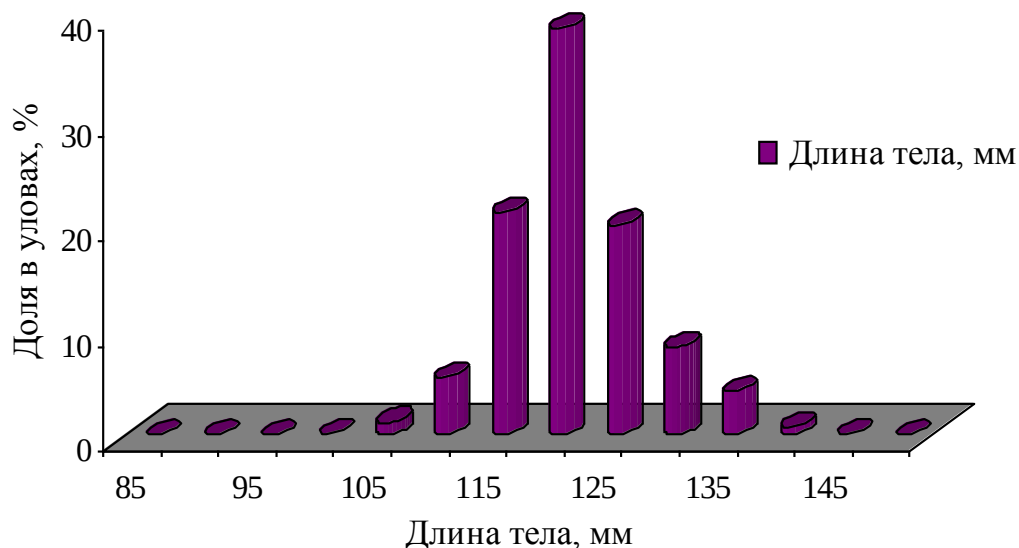


Рисунок 43. Размерный ряд самок северной креветки *P. eous* у западного побережья Камчатки.

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 за период 2005–2014 гг. мы исследовали самок с отложенными яйцами и самок с пустыми оболочками на плеоподах, оставшимися после выклева личинок. Размерный ряд таких самок был разбит на 5-миллиметровый интервал. Для получения

эмпирических данных применили уравнение Ферхюльста, преобразованное для работы с ракообразными (Лакин, 1990; Низяев и др., 2006) (6):

$$\lg\left(\frac{100-P}{P}\right) = a + bL_b, \quad (6)$$

где L_b — длина тела, a и b — коэффициенты, P — доля самок в процентах.

В результате анализа выяснено, что критические значения коэффициента a находятся в пределах 3,1–20,1 (колебания ошибки составили $\pm 1,04$ – $\pm 6,5$), коэффициента b — -0,19–0,02 ($\pm 0,01$ – $\pm 0,2$), коэффициент детерминации, при полученных значениях, варьировал в пределах — -0,90–-0,75 ($\pm 0,15$ – $\pm 0,25$) (табл. 9). 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.

Таблица 9

Параметры уравнения Ферхюльста и размер 50%-го наступления половозрелости для северной креветки, обитающей у побережья Западной Камчатки

a	b	r	$L_{50}, \text{ мм}$
3,1–20,1	-0,19–0,02	-0,90–-0,75	106,3–129,6
10,4 $\pm$ 2,4	-0,1 $\pm$ 0,02	-0,75 $\pm$ 0,02	113,9 $\pm$ 3,2

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 (рис. 44). 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).

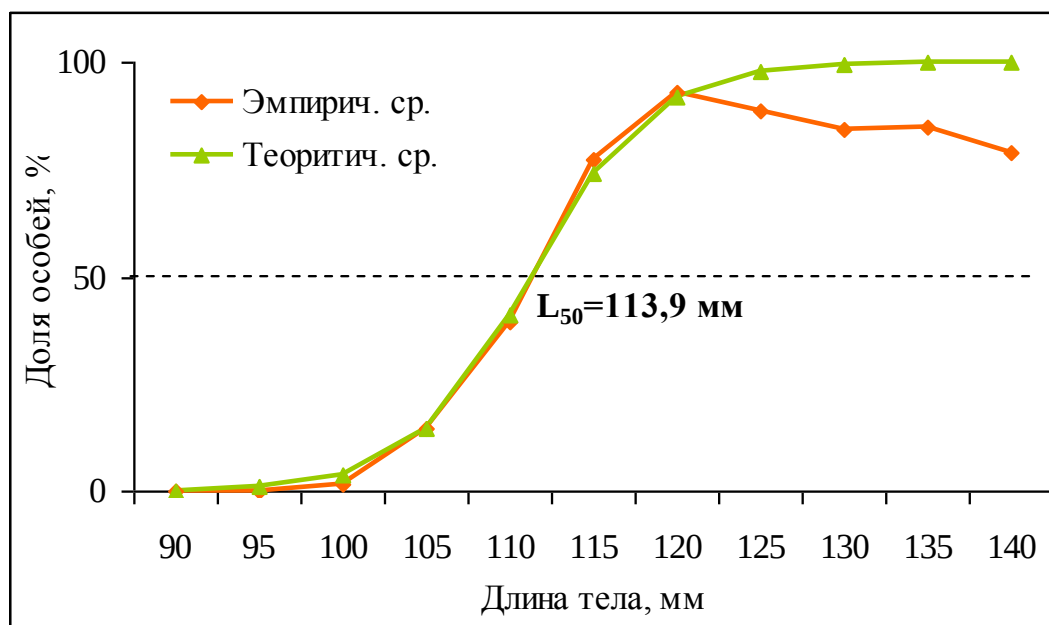


Рисунок 44. Графическое выражение размера 50%-го наступления половозрелости у самок северной креветки, обитающей у побережья Западной Камчатки, по данным 2005–2014 гг.

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 по длине тела (Букин, 2003). В северной части Охотского моря наступление 50% половозрелости происходит при длине тела, равной 104,7 мм (Бандурин, Карпинский, 2015). Раннее или позднее наступление половозрелости у самок в разных районах, а также в одном районе в разные годы, может быть связано с различными факторами (Skuladottir, Petursson, 1999). 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, Petursson, 1999).

Таким образом, самка северной креветки в описываемом районе достигает половозрелости в возрасте 5–6+ лет. Для того, чтобы выяснить количество нерестов для *P. eous*, обитающей у побережья Западной Камчатки, мы применили

формулу, рассчитывающую общее количество кладок за жизненный цикл (Хмелева, Гигиняк, 1982; Хмелева, Голубев, 1984) (7):

$$N = 1,35 \left(\frac{L_{\max}}{L_{\min}} \right)^{2.5}, \quad (7)$$

где N — количество нерестов, $L_{\max}$ и $L_{\min}$ — минимальная и максимальная длина тела половозрелых самок.

Согласно полученному результату, количество нерестов у северной креветки, обитающей у побережья Западной Камчатки, равно 3,8 кладкам, что вполне осуществимо, учитывая то, что самки нерестятся один–два раза в год и живут не менее 3 лет.

Подводя итог анализа жизненного цикла северной креветки, обитающей у западного побережья Камчатки, можно констатировать, что 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+ у большей части креветок развивается семенник и вторичные половые признаки, т.е. особь начинает функционировать как половозрелый самец, который способен участвовать в размножении. Далее, у самца наблюдается редукция мужских половых признаков и креветка, проходя интеркалярный этап, включающий интерсексов и функциональных особей, в возрасте 5–6 лет становится самкой. В этом состоянии северная креветка проживает не менее 2 лет. Схема жизненного цикла северной креветки, обитающей в районе побережья Западной Камчатки представлена на рисунке 45.

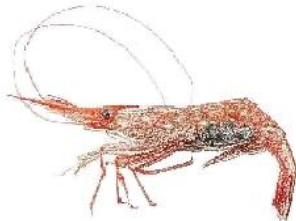
Возраст, год									
3–4 месяца	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+
	→		→		→				
Личинка	Ювенильная особь		Самец		Интерсексы и функциональные самки		Самка		
Функциональная группа									

Рисунок 45. Схематичное изображение жизненного цикла северной креветки, обитающей у побережья Западной Камчатки

Глава 8. Промысел северной креветки у западного побережья Камчатки

В 1993 г. у юго-западного побережья Камчатки были «вторично открыты» скопления северной креветки (Лысенко, 2000; Иванов, 2001, 2005). Эти скопления ранее, в 1970–1976 гг., активно облавливались японским флотом (Kurata, 1979). Добыча велась на глубине 200–300 м, в районе, ограниченном координатами 52° и 54° с. ш., с мая по декабрь. Годовой вылов Японии в этом районе достигал 5000 т (1973 г.). Запас в 1970 г. оценивался в 10–15 тыс. т, но в 1974 г. снизился до 5 тыс. т. Наиболее вероятной причиной снижения запаса является интенсивный лов (Лысенко, 2000; Иванов, 2001). По оценкам японских ученых, допустимый биологический вылов может быть на уровне примерно 3500 т в год при промысловых усилиях в 18000 часов тралений (по данным ССД из ОСМ, в последние годы промысловые усилия не превышают 10000 часов). Несмотря на открытые скопления, отечественный промысел в данном районе не велся вплоть до 1998 г. Перелом в развитии отечественного креветочного промысла произошел в 1993–1994 гг., когда были предприняты первые попытки тралового промысла северной креветки, что оказалась более рентабельно, чем ловушечный лов этого вида. Помимо этого, изменились и приоритеты рыбаков: после снижения интереса к гребенчатой креветке северная креветка вышла на первое место по добыче (Соколов, 1999).

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 (Камчатско-Курильская промысловая подзона — район 61.05.4). На рисунке 46 представлена динамика вылова северной креветки по данным ОСМ с 1998 по 2015 гг. В первый год промысла вылов северной креветки у юго-западного побережья Камчатки составил 0,519 тыс. т. Вплоть до 2001 г. происходило ежегодное увеличение вылова. Самый высокий его показатель наблюдался в 2001 г., когда было добыто

4,1 тыс. т креветки. В дальнейшем отмечается заметное снижение общего вылова. Установлено, что в период с 2002 до 2008 гг. вылов креветки ежегодно не превышал 3 тыс. т. К 2008 г. данный показатель снизился до 0,7 тыс. т.

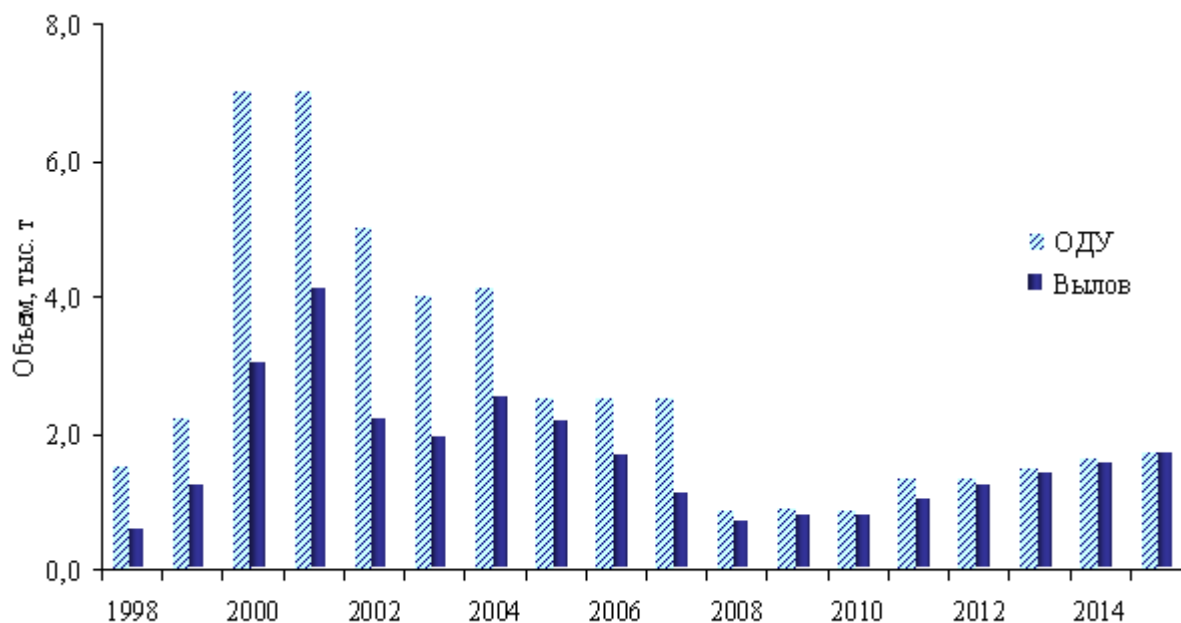


Рисунок 46. Динамика ОДУ и вылова северной креветки с 1998 по 2015 гг. у юго-западного побережья Камчатки

Здесь необходимо отметить, что в связи с недостаточной информационной обеспеченностью материалов, обосновывающих общий допустимый улов северной креветки в данном районе, до относительно недавнего времени при определении ОДУ применяли репродуктивный принцип Малкина, в основе которого лежит следующая концепция: «при возрасте половозрелости 3 года, допустимое изъятие составляет 31%» (Малкин, 1999). Благодаря исследованиям, проведенным в 2005 г., было выяснено, что запас северной креветки у юго-западного побережья Камчатки значительно уменьшился по сравнению с 2000 г. (рис. 47), что не позволило добывающему флоту освоить весь рекомендуемый в этом году вылов.

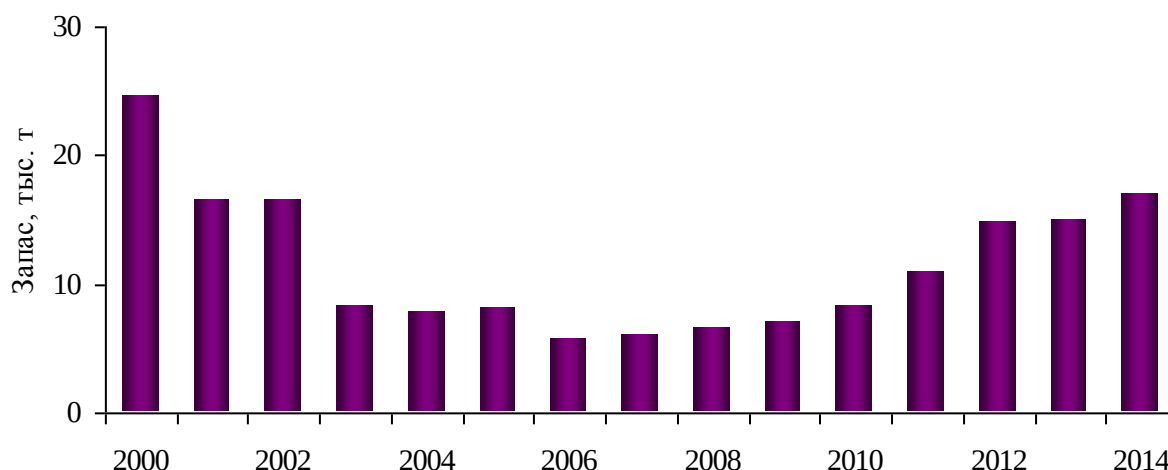


Рисунок 47. Динамика запаса северной креветки у западного побережья Камчатки в 2000–2014 гг.

В дальнейшем, на основе накопленного к тому времени материала и новых данных, был применен иной метод расчета и прогноза запаса, в основе которого лежит виртуально-популяционный анализ (ВПА), учитывающий пополнение, естественную и промысловую смертности, а также общий вылов за истекший год. Помимо этого, величина изъятия была снижена до 15%, что позволило более предосторожно отнестись к определению величины ОДУ.

В итоге, в период с 2008 по 2014 гг. вылов стабилизировался, а освоение рекомендуемых объемов ОДУ, в среднем, составляло 90,5%. В последние три года данный показатель не опускался ниже 94%.

Примечательно, что на протяжении всей истории промысла северной креветки российскими пользователями вылов ни разу не достигал 100% от ОДУ. Часть компаний, за которыми закреплены минимальные доли квот на вылов северной креветки, не принимают участие в промысле вообще. Те же компании, которые участвуют в добыче этого объекта, как правило, регулярно недоосваивают 2–3% своих квот.

В настоящий момент на промысле северной креветки работают исключительно среднетонажные суда 4 типов — СРМС, СРТР, СРТМ и СТР. Из них СРТМ и СТР — серийные суда отечественной постройки, модернизированные под лов креветки СРТМ типа «Василий Яковенко» пр.

502ЭМ, СРТМ типа «Железный поток» пр. 502Э и СТР типа «Альпинист» пр. 503. В период с 2003 по 2014 гг., средний вылов таких судов за судо-сутки промысла варьирует от 1,0 до 2,8 т.

СРМС и СРТР, добывающие северную креветку у побережья Западной Камчатки, являются несерийными судами норвежской постройки, специально сконструированными и построенными для добычи креветки. Вылов этих судов в среднем в сутки находится в пределах 1,4–4,1 тонны. Более высокие показатели среднесуточного вылова специализированных судов-креветколово объясняются, в том числе, и наличием на судах автоматизированных комплексов для сортировки улова и производства продукции. На судах серийного типа отечественной постройки значительное число этапов производства, в том числе сортировка улова, до настоящего времени осуществляется вручную. Очевидно, что автоматизация производства позволяет значительно уменьшить время на обработку уловов и увеличить объем производимой продукции.

Промысел северной креветки у западного побережья Камчатки можно разделить на два периода: зимне-весенний (февраль–май, в отдельные годы — июнь) и осенне-зимний (сентябрь–декабрь). Два этих периода 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 добычи креветки в Камчатско-Курильской подзоне, промысел ее фактически ежегодно ведется на двух скоплениях, в зависимости от месяца (рис. 48А). В начале зимне-весеннего периода отмечается концентрация судов в координатах $51^{\circ}33'$ с. ш./ $155^{\circ}15'$ в. д., а вылов идет в диапазоне глубин 400–450 м, где плотность креветки достигает 10 т/км^2 . В марте-мае большая часть судов смещается к изобатам 200–300 м, в район с координатами $52^{\circ}09'$ – $52^{\circ}56'$ с. ш./ $154^{\circ}35'$ – $155^{\circ}02'$ в. д. Максимальная плотность креветки на этом участке достигает 7 т/км^2 .

Весной 2010 г. в результате поисковых работ в режиме мониторинга промысла, обнаружен еще один участок с высокой концентрацией северной

креветки. Выяснилось, что формирование этого промыслового скопления происходит в феврале–марте (рис. 48Б). Располагается оно северо-западнее банки Лебеда, на глубинах свыше 400 м. Несмотря на его небольшую площадь (157 км^2), средняя плотность распределения креветки на этом участке составляет около $5,5 \text{ т/км}^2$. Уловы на усилие здесь в среднем равны 369 кг. Открытие этого скопления, по всей видимости, повлияло на увеличении минимальных объемов вылова, что подтверждают данные о росте среднесуточных уловов: этот показатель в феврале за последние пять лет составляет 2,8 т (до 2010 г. — не превышал 2,0 т). Скопление судов севернее, вдоль 200 м изобаты, наблюдается в середине–конце весны (рис. 48А). В это время северная креветка концентрируется на меньших глубинах.

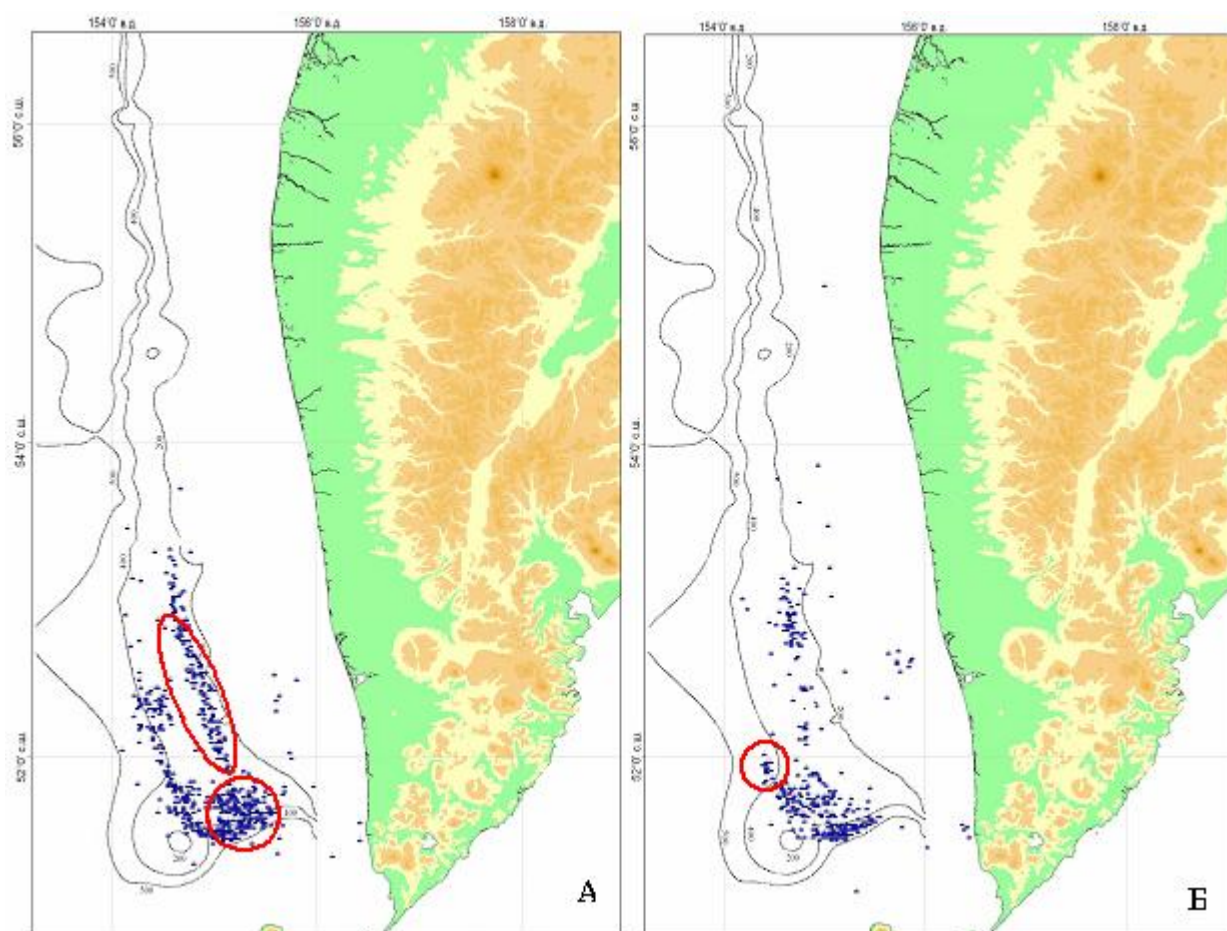


Рисунок 48. Позиционирование судов в зимне-весенний период по данным ОС «Мониторинг». Среднегодовое (А) и данные мониторинга 2010 г. (Б)

В последние годы предприятия, ориентированные на вылов северной креветки у берегов Западной Камчатки, стараются выбрать свои квоты в зимне-весенний период, т.к. этот сезон характеризуется образованием хорошо очерченных плотных скоплений. Согласно данным ОСМ, в это время года число судов, работающих на промысле креветки, максимально, в отличие от осенне-зимнего периода, когда наблюдается резкое снижение их количества. В 2004 г. число судов в этом сезоне равнялось 16 единицам (рис. 49), в последние годы в осенний период их количество не превышает 2–3 единиц, а осенью-зимой 2012 г. на промысле не было зафиксировано ни одного судна.

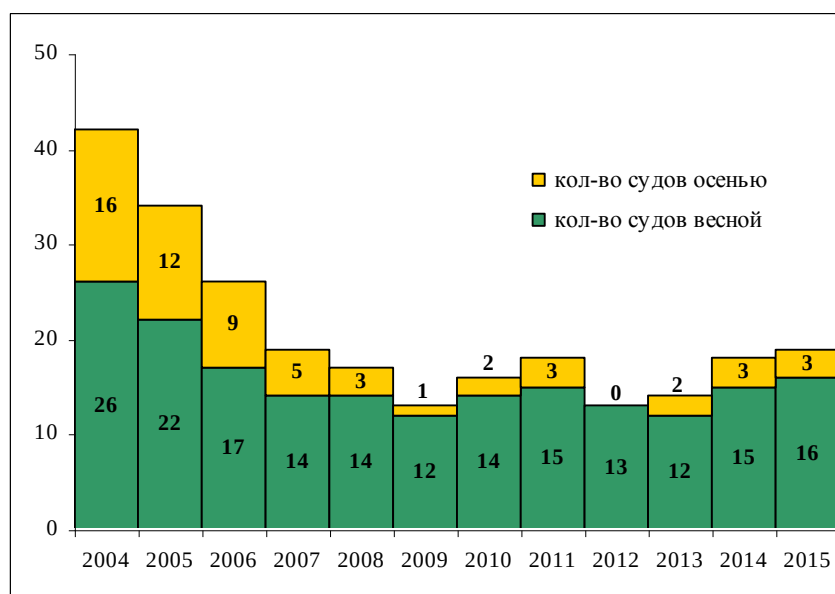


Рисунок 49. Соотношение судов, работающих на промысле креветки в зимне-весенний и летне-зимний периоды у юго-западного побережья Камчатки

По многолетним данным промысел северной креветки у берегов Западной Камчатки начинается в первой половине января. В это время к добыче обычно уже приступает несколько судов. В феврале количество судов, специализирующихся на промысле креветки, увеличивается в среднем до 7 единиц (рис. 50). Максимальное их количество отмечается в апреле: согласно среднему многолетнему данным, на промысле в этот период работает 14 судов. В последующие месяцы, вплоть до закрытия промысла в подзоне в июле,

количество единиц добывающего флота снижается. К этому времени большая часть пользователей выбирает свои лимиты.

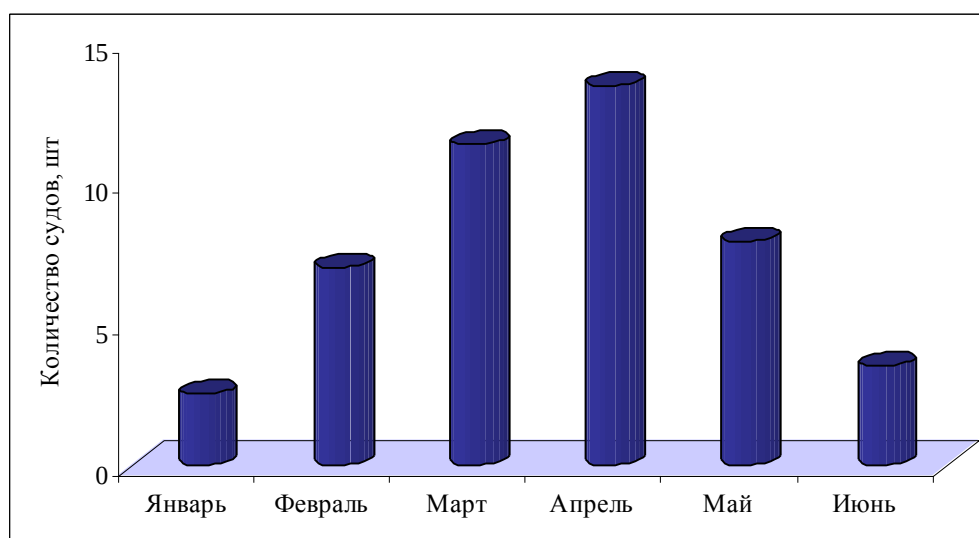


Рисунок 50. Количественный состав судов, работающих на промысле северной креветки в Камчатско-Курильской подзоне по осредненным данным в зимне–весенний период 2004–2014 гг.

При рассмотрении динамики вылова в разные месяцы зимне-весеннего периода наблюдается схожая картина. На рисунке 51 представлен осредненный вылов с 2004 по 2014 гг. Хорошо видно, что основной вылов приходится на март–апрель, после чего интенсивность промысла снижается. В июне общий вылов не превышает в среднем 50 т, при этом заметное отклонение от среднего многолетнего показателя наблюдалось только в 2004 и 2005 гг. (152 и 124 т, соответственно). Для последних лет исследований характерна стабилизация показателей вылова в июне. Описывая весь сезон зимне-весеннего промысла в целом, можно констатировать, что весна является наиболее результативным промысловым периодом, в это время осваивается бóльшая часть квот. При этом наиболее эффективными месяцами в этот сезон являются март и апрель, когда вылов составляет не менее 60% ОДУ (Михайлова, 2014). В марте среднемноголетний улов на промысловое усилие достигает 3 т. Согласно материалам прошлых лет (2003–2010 гг.), максимальные уловы были отмечены в

апреле, за исключением последних лет (2011–2014 гг.), когда наблюдается смещение максимальных уловов на март и февраль. Увеличение уловов в марте, по всей видимости, связано с тем, что в 2010 г. был обнаружен участок плотных скоплений северной креветки, что позволило судам в более короткие сроки освоить выделенные квоты.

Как правило, в мае бóльшая часть судов покидает район промысла. В данный период наблюдается увеличение плотности скоплений северной креветки на глубинах от 200 до 300 м. Этот месяц характеризуется началом массового выпуска личинок, что совпадает с периодом «цветения» фитопланктона, который появляется в апреле (Дулепова, 2002). В уловах отмечается увеличение доли линяющих особей, что является показателем начала подготовки к массовой линьке и размножению.

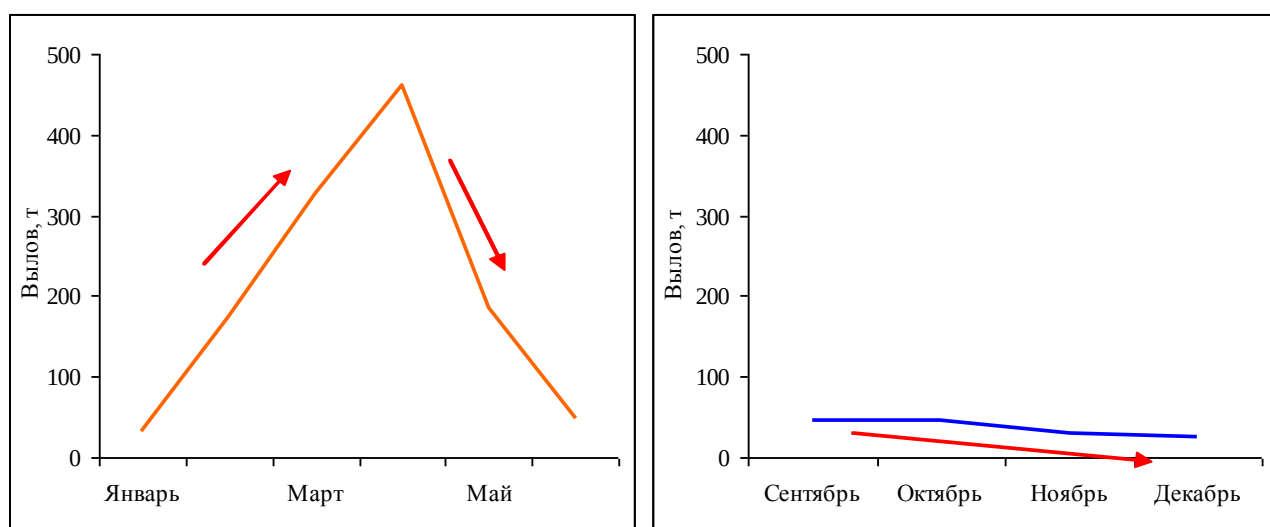


Рисунок 51. Динамика вылова северной креветки в Камчатско-Курильской подзоне по месяцам в 2004–2014 гг. (усредненные данные)

В результате анализа распределения северной креветки и динамики промысла в зимне-весенний период в 2010–2012 гг., обнаружена зависимость величины уловов от глубины. Ранее на это было указано при описании летнего периода (Лысенко, 2000). Как видно на рисунке 52, февраль и март характеризуются наиболее высокими показателями вылова на глубинах свыше

400 м. В марте отмечается увеличение вылова в диапазоне глубин 300–400 м, который достигает наивысшего своего показателя в апреле. В этом же месяце наблюдается характерное для данного периода снижение уловов на глубине более 400 м и увеличение на более мелких глубинах. В мае, согласно данным последних лет, лучшие показатели вылова отмечены в диапазоне глубин 200–400 м, что также согласуется с дислокацией судов, задействованных на промысле северной креветки в этом районе в описываемый период (по данным ОСМ).

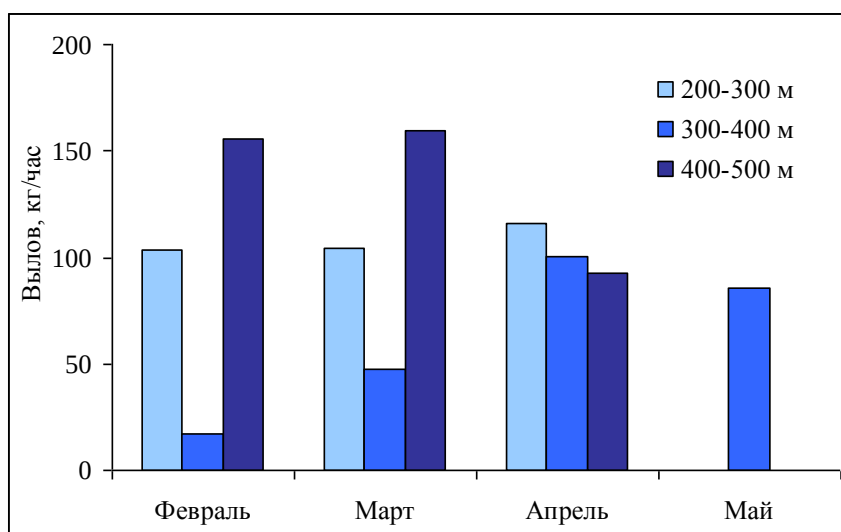


Рисунок 52. Зависимость показателей вылова северной креветки от глубины в Камчатско-Курильской подзоне Охотского моря в 2010–2012 гг.

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 добирают свои квоты.

Помимо количественного анализа вылова, нами рассмотрены данные по выпускаемой из креветки продукции. Для этого использовали материалы из ОСМ с 2004 по 2015 гг. При сравнении двух промысловых сезонов установлено, что сыро-мороженная продукция составляет основу выпускаемой продукции из северной креветки в обоих периодах. В среднем, доля данного вида продукции составляет в январе–июне 96%, в сентябре–декабре она несколько ниже и равна

90%. На варено-мороженную продукцию приходится незначительная доля выпуска (рис. 53). Наибольшее количество этого вида продукции было изготовлено в 2004–2005 гг. и в 2013–2015 гг. Выпускался этот тип продукции и в осенне-зимний период 2010 г. Она, как правило, вырабатывается из креветки небольшого размера, относящейся к группам М, ММ и L. В весовой группе М количество экземпляров в 1 кг должно быть от 80 до 90, масса 1 экз. креветки — не менее 11 г; в группе L допускается креветка массой 13 г и более (71–80 экз./кг). Для группы ММ масса 1 экз. составляет не менее 10 г, при количестве экз. в 1 кг не более 100.

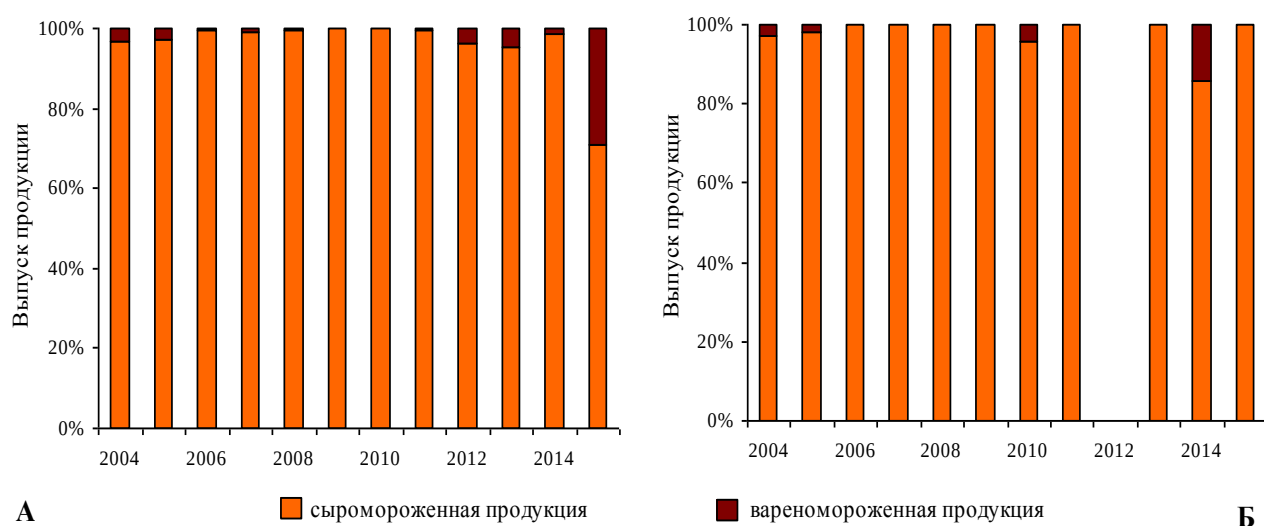


Рисунок 53. Соотношение сыро-мороженой и варено-мороженой продукции из северной креветки в январе–июне (А) и сентябре–декабре (Б) за 2004–2015 гг. по данным ОСМ

Наибольшее разнообразие сортов представлено для сыро-мороженой продукции (рис. 54). К основным сортам в данном типе продукции относятся несколько — это L, 2L и 3L. К группе 2L относятся креветки массой не менее 17 г и количеством в кг от 51 до 60 экз./кг, к 3L — масса не менее 19 г и от 46 до 50 экз./кг. Данные категории продукции выпускаются как в период зимне-весеннего промысла, так и осенне-зимнего, с небольшими отличиями в процентном соотношении. Такие группы, как 4L и 5L присутствовали практически в течение всех лет, их доля от всей продукции была небольшой, составляя 3–6%, за

исключением сорта 5L в зимне-весенний период 2004–2005 гг., когда его доля от всей продукции составила 10% и в осенне-зимний период 2004–2005 и 2015 гг., когда его доля варьировала от 12 до 17%. За период исследования увеличение выпуска сорта 4L наблюдалось однократно в осенне-зимний период 2014 г. (до 15%). К данным группам относится креветка массой более 22 г и количеством не более 45 экз./кг.

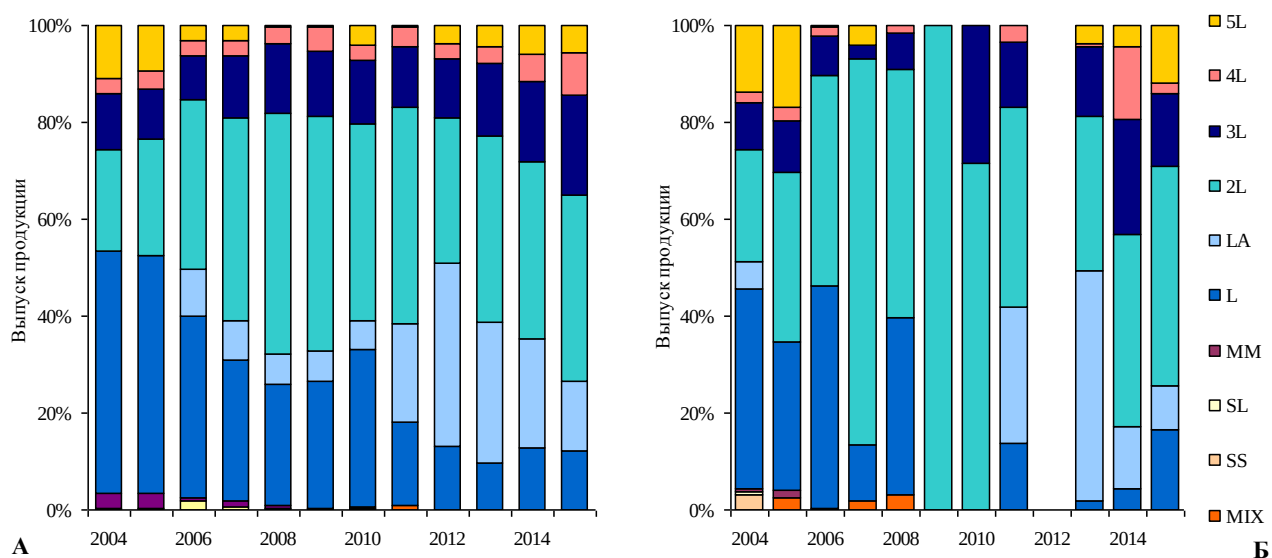


Рисунок 54. Выпуск продукции северной креветки по весовым категориям, в зимне-весенний (А) и осенне-зимний (Б) периоды с 2004 по 2015 гг. по данным ОСМ

Продукция, для которой используется креветка массой менее 11 г (сорта S, SS, SL, MM, M) выпускалась до 2008 г. В последние же годы отдаётся предпочтение таким группам, как LA, 2L и 3L. Заметно увеличение продукции из креветки сорта LA (количество экз. в 1 кг должно быть от 61 до 70, масса 1 экз. креветки — не менее 14 г) и снижение группы L. Производство сортов продукции из креветки мелких размеров вплоть до 2008 г., по всей видимости, связано со слабой промысловой обстановкой в эти годы, когда для изготовления продукции вынужденно брали креветку мелких размеров. Об этом свидетельствуют незначительные вариации в размерных соотношениях за весь описываемый период промысла, что, соответственно, не могло быть причиной такой избирательности. После 2008 г. основу продукции составляют такие сорта, как

LA, 2L и 3L. Опираясь на опыт магаданских коллег (Михайлов и др., 2003), для выяснения размерного состава креветки, используемой для выпуска продукции, было осуществлено определение средней длины тела для всех сортов продукции (табл. 10). В результате выяснено, что до 2008 г. в обработку в основном шла креветка с длиной тела свыше 100 мм. В последнее время, согласно данным ОСМ, для производства продукции используется креветка только с длиной тела не менее 108 мм.

Таблица 10

Результат определения размеров креветки в различных видах продукции

Сорт	Среднее количество креветок в 1 кг	Средняя масса, г	Средняя длина тела, мм
5L			более 137
4L	42,5	23,5	136,8
3L	48	20,8	129,4
2L	55,5	18,0	121,6
LA	65,5	15,3	114,0
L	75,5	13,2	108,5
M	85,5	11,7	104,2
MM	95,5	10,5	100,8
группа S			менее 101

Тралы современных судов, специализирующихся на промысле креветки, имеют специальное оснащение, ограничивающее попадание в трал мелкой креветки (селективные решетки). Между тем, как показывает анализ данных по размерному ряду, в уловах тралов, снабженных селективной решеткой, все-таки присутствуют мелкоразмерные особи. Анализ состава уловов тралов промысловых судов показал, что доля особей в размерном диапазоне 90–108 мм составляет в среднем 27% (рис. 55). 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).

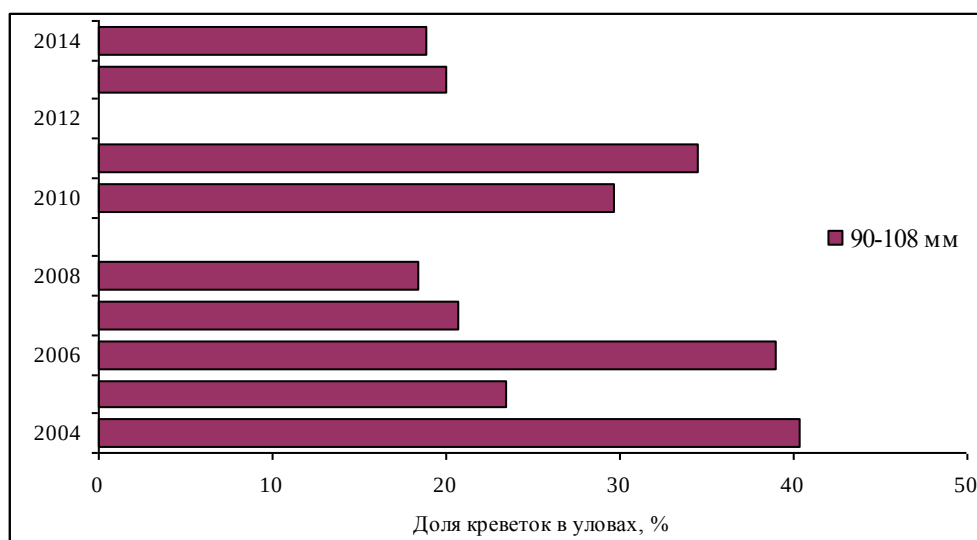


Рисунок 55. Доля креветки с длиной тела от 90 до 113 мм включительно в уловах у берегов Западной Камчатки по данным 2004–2014 гг.

По результатам анализа промысла северной креветки в Камчатско-Курильской подзоне и сопоставления с данными о численности, можно сказать, что на настоящий момент «выбросы» не отражаются на состоянии запаса данного объекта. В последние годы у западного побережья Камчатки наблюдается положительная тенденция в динамике изменения запаса северной креветки, что соответствующим образом отражается на вылове. Согласно данным ОСМ, в последние годы освоение рекомендуемого ОДУ не опускается ниже 90%. Наиболее результативным периодом для промысла является зимне-весенний, в это время вылавливается не менее 60% объема ОДУ северной креветки. Осень характеризуется снижением интенсивности промысла, что связано с уменьшением уловов в этом районе из-за рассеивания скоплений. В настоящее время из северной креветки на судах выпускается, главным образом, сыро-мороженная продукция. При этом в последние несколько лет для изготовления продукции используются почти исключительно крупноразмерные особи с длиной тела не менее 108 мм, что впоследствии может неблагоприятно отразиться на запасе креветки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование позволило оценить современное состояние популяции северной креветки, обитающей у берегов Западной Камчатки и дополнило сведения о биологии вида в целом.

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, 1966; Михайлов и др., 2003; Табунков, 1982; Berkley, 1930; Butler, 1964; Ito, 1976; Komai, 1999; Kurata, 1979). Тем не менее, к началу настоящих работ оставался практически неохваченным исследованиями район Охотского моря у Западной Камчатки, где скопления креветки были обнаружены еще в 1970 г. (Kurata, 1979), а в настоящий момент ведется её активный промысел.

За время работы обработан весь материал по северной креветке, обитающей у берегов 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.

Выяснено, что северная креветка распространена повсеместно вдоль побережья Западной Камчатки, при этом основные её скопления отмечены у его южной части. Наивысшая миграционная активность отмечается с февраля по июнь, когда идет подготовка к размножению и нересту. Подробно описана размерно-возрастная структура уловов. Установлено, что, несмотря на промысел северной креветки у берегов Западной Камчатки с конца 1990-х гг., размерные показатели рассматриваемого вида оказались устойчивыми к его воздействию, о чем свидетельствует постоянство в модальном распределении, положительная динамика в увеличении средней длины тела креветки в уловах в последние годы. Проведенный морфометрический анализ указывает на наличие аллометрического роста отдельных частей тела, связанного с развитием и дифференцировкой

органов размножения. В работе приведены новые данные по продолжительности жизни креветки, которые свидетельствуют о том, что *P. eous*, обитающая у берегов юго-западной Камчатки, имеет продолжительность жизни 8 лет и более.

Впервые для данного района описана динамика линьки в течение года, определена плодовитость, описаны биологический и жизненный циклы северной креветки. Установлены сроки размножения и нереста, характерные для описываемого района. Определены сроки массовой линьки объекта, что является актуальным в связи с активным промыслом *P. eous* у берегов Западной Камчатки. Проведен ретроспективный анализ отечественного промысла северной креветки, который имеет уже более чем пятнадцатилетнюю историю.

Результаты работы позволили оценить современное состояние популяции северной креветки и дополнили сведения о биологии вида в целом. Знания о распределении и миграциях позволяют более рационально планировать промысел северной креветки у побережья Западной Камчатки. Определение возраста позволило усовершенствовать методику расчета запаса северной креветки с использованием математического моделирования. Результаты проведенного исследования используются непосредственно при подготовке прогнозов ОДУ и организации практических и теоретических исследований.

В настоящее время на основании полученных результатов по распределению, срокам линьки, размножению и нересту, возрасту, плодовитости разрабатываются рекомендации по рациональному использованию северной креветки у берегов Западной Камчатки.

ВЫВОДЫ

1. Северная креветка повсеместно распространена вдоль побережья Западной Камчатки, при этом основные её скопления отмечены у его южной части, в пределах 51° и 54° 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. eoius*, 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.

ЛИТЕРАТУРА

1. Андронов П.Ю. Условия формирования скоплений северной креветки *Pandalus borealis* (Crustacea, Decapoda, Pandalidae) в северо-западной части Берингова моря // Промыслово-биологические исследования морских беспозвоночных. Сб. науч. трудов. М.: ВНИРО. 2001. С. 205–211.
2. Андронов П.Ю. Оценка индивидуальной и популяционной плодовитости северной креветки, *Pandalus borealis* (Decapoda, Pandalidae), в западной части Берингова моря // Зоол. журн. 2003. Т. 82. №1. С. 13–21.
3. Баканев С.В. 2016. Промысловые беспозвоночные Баренцева моря: состояние ресурсов и промысел // Вопросы рыболовства. 2016. Т. 17. №4. С. 406–420.
4. Бандурин К.В. Результаты эксперимента по оценке выживаемости северной креветки (*Pandalus borealis eous* Макаров, 1935) притауйского района северной части Охотского моря // Состояние рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. Сб. науч. трудов Магаданского НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Магадан: МагаданНИРО. 2004. Вып. 2. С. 67–72.
5. Бандурин К.В., Карпинский М.Г. Изменения биологического состояния северной креветки в Притауйском районе Охотского моря // Труды ВНИРО. 2007. Т. 147. С. 173–180.
6. Бандурин К.В., Карпинский М.Г. Креветки северной части Охотского моря. М.: ВНИРО, 2015. 214 с.
7. Барсуков В.Н. Закономерности распределения углохвостой креветки (*Pandalus goniurus*) в Охотском море // Биол. ресурсы морей Дальнего Востока: Тез. докладов Всесоюзного совещания, Владивосток, октябрь, ТИНРО, 1975. С. 68–69.
8. Бегалов А.И., Бегалова Г.В. Некоторые аспекты биологии травяного чилима *Pandalus latirostris* зал. Измены // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях: Тр. СахНИРО. Южно-Сахалинск: СахНИРО. 2008. Т. 10. С. 135–146.

9. Безруков П.Л. Донные отложения Охотского моря // Тр. ИОАН СССР. 1960. Т. 32. С. 15–95.
10. Беренбойм Б.И. Воспроизводство популяций креветки *Pandalus borealis* Кг. в Баренцевом море // Океанология. 1982. Т. 22. Вып. 1. С. 118–124.
11. Беренбойм Б.И. Северная креветка (*Pandalus borealis*) Баренцева моря (биология и промысел). Мурманск: ПИНРО, 1992. 135 с.
12. Беренбойм Б.И., Шевелева Г.К. Плодовитость северной креветки *Pandalus borealis* Кг. в регионе Баренцева моря и у Западного Шпицбергена. // Морские промысловые беспозвоночные: Сборник научных трудов. М.: ВНИРО. 1988. С. 86–98.
13. Бронеvский А.М., Сахатов Э.И. Метод разделения смеси распределений в исследовании популяции животных / ИБМ ДВО РАН. Владивосток. 1991. 18 с. Деп. в ВИНТИ. № 4866–В 91.
14. Букин С.Д. Распределение, численность и биология северного шримс-медвежонка *Sclerocrangon boreas* в северо-западной части Берингова моря // Промыслово-биологические исследования морских беспозвоночных. Сборник научных трудов под ред. Б.Г. Иванова. М.: ВНИРО, 1992. С. 68–77.
15. Букин С.Д. Северная креветка *Pandalus borealis* eous сахалинских вод / Бюллетень журнала "Вопросы рыболовства", М.: ФГУП "Нацрыбресурсы". 2003. 136 с.
16. Букин С.Д. Плодовитость некоторых видов креветок в водах Сахалина // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акватория: Труды СахНИРО. Южно-Сахалинск: СахНИРО. 2006. Т. 8. С. 107–127.
17. Букин С.Д., Бегалова Г.В. Изменение основных биологических показателей травяной креветки *Pandalus latirostris* в заливе Измены под воздействием промысла // Морские прибрежные экосистемы. Водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки: Тез. докладов Четвертой Международной научно-практической конференции (19–22 сентября 2011 г., Южно-Сахалинск, Россия). Южно-Сахалинск: СахНИРО, 2011. С. 14–15.

18. Букин С.Д., Березова О.Н. Современное состояние и перспективы промысла северной креветки (*Pandalus borealis*) в Татарском проливе // Вопросы рыболовства. 2011. Т. 12. №4(48). С. 690–701.
19. Буруковский Р.Н. Методика биологического анализа некоторых тропических и субтропических креветок // Промыслово-биологические исследования морских беспозвоночных: Сборник научных трудов ВНИРО. М.: ВНИРО, 1992. С. 77–84.
20. Буяновский А.И. Функциональная структура популяций морских донных беспозвоночных: дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.18/ Буяновский Алексей Ильич. М., 2005. 345 с.
21. Буяновский А.И., Огурцов А.Ю., Полонский В.Е. К функциональной структуре Южно-Курильских поселений травяной креветки *Pandalus latirostris* (Crustacea, Decapoda, Pandalidae) // Тр. ВНИРО. 2007. Т. 147. С. 204–225.
22. Виноградов Л.Г. Десятиногие ракообразные Охотского моря // Изв. ТИНРО. 1947. Т. 25. С. 67–124.
23. Виноградов Л.Г. Определитель креветок, раков и крабов Дальнего Востока // Изв. ТИНРО. 1950. Т. 33. С. 179–307.
24. Винокурова Т.Т. О распределении придонной температуры воды у западного побережья Камчатки // Изв. ТИНРО. 1964. Т. 55. С. 165–174.
25. Власова Г.А. История океанографических исследований в Охотском море с XVII в. и до наших дней // Вопросы истории естествознания и техники. 2013. № 2. С. 56–66.
26. Власова Г.А., Васильев В.С., Шевченко Г.В. Пространственно-временная изменчивость структуры и динамики вод Охотского моря // М.: Наука. 2008. С. 343–353.
27. Волобуев М.В. Шельфовые промысловые виды креветок рода *Pandalus* северной части Охотского моря и Камчатско-Курильского района // Состояние рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. Сб. науч. трудов Магаданского НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 1. Магадан: МагаданНИРО. 2001. С. 81–93.

28. Гайдаев В.Э., Максименко В.П., Лысенко В.Н. Компьютерные методы выделения возрастных групп по размерной структуре // Математическое моделирование и информационные технологии в исследованиях биоресурсов Мирового океана: тезисы докладов Материалы отраслевого семинара. Владивосток: ТИНРО-Центр. 2004. С. 16–17.

29. Галимзянов Г.К. Креветки // Промысловые рыбы, беспозвоночные и водоросли морских вод Сахалина и Курильских островов (ред. Зверькова Л.М.). Южно-Сахалинск: Дальневост. книж. изд-во, Сахалинское отделение. 1993. С. 11–19.

30. Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. IX. Охотское море. Вып. 2. Гидрометеорологические условия и океанологические основы формирования биологической продуктивности под ред. Ф.С. Терзиева и др. СПб.: Гидрометеиздат. 1993. 168 с.

31. Горбатенко К.М., Кияшко С.И., Лаженцев А.Е., Надточий В.А., Савин А.Б. Трофические связи пелагических и донных животных западной части Берингова моря по данным содержания желудков и анализа стабильных изотопов углерода и азота // Изв. ТИНРО. 2008. Т. 154. С. 144–164.

32. Грузинов В.М. Гидрология фронтальных зон мирового океана. Л.: Гидрометеиздат. 1986. 272 с.

33. Дедю И.И. Экологический энциклопедический словарь. Кишинев: Гл. ред. Молдавской советской энциклопедии. 1989. 406 с.

34. Дулепов В.И. Продукционные процессы в популяциях водных животных. Владивосток: Дальнаука. 1995. 246 с.

35. Дулепова Е.П. Некоторые тенденции в межгодовой динамике планктонного сообщества западнокамчатских вод // Изв. ТИНРО. 1997. Т. 122. С. 299–306.

36. Дулепова Е.П. Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем Дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО. 2002. С. 41.

37. Зенкевич Л.А. Биология морей России. М.: АН СССР. 1963. 739 с.

38. Иванов Б.Г. Распределение и биология северного шримса (*Pandalus borealis* Kr.) в Беринговом море и заливе Аляска // Автореф. диссер. ... канд. биол. наук. Москва. 1967а. 23 с.

39. Иванов Б.Г. Закономерности распределения северного шримса (*Pandalus borealis* Kr.) в Беринговом море и зал. Аляска // Океанология. 1967б. Т. VII. Вып. 5. С. 920–926.

40. Иванов Б.Г. Биология северного шримса (*Pandalus borealis* Kr.) в Беринговом море и заливе Аляска // Тр. ВНИРО. 1969. Т. 65. С. 392–416.

41. Иванов Б.Г. Географическое распространение северного шримса *Pandalus borealis* Kr. (Crustacea, Decapoda) // Тр. ВНИРО. 1972. Т. 77. С. 93–109.

42. Иванов Б.Г. Состояние запасов креветок (Crustacea, Decapoda, Pandalidae) в Беринговом море (результаты работ экспедиции ТИНРО–ВНИРО по изучению биологических ресурсов шельфа Дальневосточных морей) // Тр. ВНИРО. 1974. Т. 99. Бонитет Мирового океана. Вып. 5. С. 18–28.

43. Иванов Б.Г. Некоторые массовые креветки западной части Берингова моря // Тез. Докл. Всес. Совещания «Биологические ресурсы Дальнего Востока», октябрь 1975, Владивосток. 1975. С. 67–68.

44. Иванов Б.Г. Исследования и промысел креветок-пандалид (Crustacea, Decapoda, Pandalidae) в Северном полушарии: итоги в канун XXI века (с особым вниманием к России) // Исследования биологии промысловых ракообразных и водорослей морей России. Сборник научных трудов под ред. Б.Г. Иванова. М.: ВНИРО. 2001. С. 9–31.

45. Иванов Б.Г. Изучение экосистем рыбохозяйственных водоемов, сбор и обработка данных о водных биологических ресурсах, техника и технология их добычи и переработки. Выпуск 2. Методическое пособие по промыслово-биологическим исследованиям морских креветок (съемки запасов и полевые анализы). М.: ВНИРО. 2004. 110 с.

46. Иванов Б.Г. Научное обеспечение российского промысла креветок на севере Тихого океана (история поисковых креветочных работ) // Тр. ВНИРО. 2005. Т. 144. С. 24–54.

47. Иванов Б.Г., Соколов В.И. Аномалии в развитии вторичных половых признаков у северной креветки *Pandalus borealis* (Crustacea, Decapoda, Pandalidae) // Зоол. журн. 1997. Т. 76. №2. С. 1–9.

48. 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.

49. Касьянов В.Л., Коновалова Г.В., Крючкова Г.А., Горохова В.Н. Динамика численности личиночного планктона и фитопланктона в заливе Восток Японского моря // Закономерности распределения и экология прибрежных биоценозов. Л.: Наука. 1978. С. 27–29.

50. Кафанов А.И., Кудряшов В.А. Морская биогеография: Учебное пособие. М.: Наука. 2000. 176 с.

51. Кобликов В.Н., Корнейчук И.А. Об эффективности запрета промышленного лова глубоководных креветок в южной части подзоны Приморье // Современное состояние водных биоресурсов: материалы научной конференции, посвященной 70-летию С.М. Коновалова. Владивосток: ТИНРО-Центр. 2008. С. 122–126.

52. Кобликов В.Н., Корнейчук И.А. Состояние запасов и перспективы промысла глубоководных креветок в водах Приморья // Вопросы рыболовства. 2015. Т. 16. №1. С. 96–106.

53. Кобякова З.И. Десятиногие раки (Decapoda) Охотского и Японского морей // Ученые Зап. ЛГУ. 1937. Т. 3. №15. С. 93–154.

54. Корзун Ю.В. О биологии северной креветки *Pandalus borealis* Kr. на Большой Ньюфаундленской банке в период, предшествующий линьке // Морские промысловые беспозвоночные и водоросли: биология и промысел. К 70-летию со дня рождения Б.Г. Иванова. Труды ВНИРО. М.: ВНИРО. 2007. Т. 147. С. 204–225.

55. Корнейчук И.А. К оценке параметров роста северной креветки (*Pandalus borealis*) в северо-западной части Японского моря // VII Всероссийская

конференция по промысловым беспозвоночным (памяти Б.Г. Иванова): Тезисы докладов. М.: ВНИРО. 2006. С. 159–161.

56. Крамаренко С.С. Математические методы в экологии: Методы оценки обилия и пространственной структуры популяций // Экологический мониторинг: Методы биологического и физико-химического мониторинга. 2006. Ч. 6. Н. Новгород: ННГУ. С. 117–145.

57. Кузнецов В.В. Биология массовых и наиболее обычных видов ракообразных Баренцева и Белого моря. М.–Л.: Наука. 1964. 242 с.

58. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа. 1990. 351 с.

59. Лысенко В.Н. Биология северной креветки *Pandalus borealis* у побережья юго-западной Камчатки // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2000. Вып. 5. С. 113–120.

60. Лысенко В.Н., Гайдаев В.Э. Рост камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в северной части западнокамчатского шельфа // Изв. ТИНРО. 2005. Т. 143. С. 119–127.

61. Макаров Р.Р. Личинки креветок, раков-отшельников и крабов западно-камчатского шельфа и их распределение. М.: Наука. 1966. 163 с.

62. Максименко В.П., Лысенко В.Н. Оценка промыслового запаса и возможного вылова синего краба северо-восточной части Охотского моря методом виртуально-популяционного анализа // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2002. Вып. 6. С. 131–134.

63. Малкин Е.М. Репродуктивная и численная изменчивость промысловых популяций рыб. М.: ВНИРО. 1999. 146 с.

64. Методы определения продукции водных животных. Под ред. Г.Г. Винберга. Минск: Высшая школа. 1968. 238 с.

65. Милейковский С.А. Зависимость размножения и нереста морских шельфовых беспозвоночных от температуры воды // Тр. ИО АН СССР. 1970. Т. 88. С. 113–149.

66. Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. Анализ на уровне организма. М.: Наука. 1976. 291 с.

67. Михайлов В.И., Бандурин К.В., Горничных А.В., Карасев А.Н. Промысловые беспозвоночные шельфа и континентального склона северной части Охотского моря: монография. Магадан: МагаданНИРО. 2003. 284 с.

68. 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 Пушкинская школа-конференция молодых ученых, Пушкино, 17–21 апреля, 2006. С. 192–193.

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

70. 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.

71. 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. 2015а. Вып. 36. С. 42–47.

72. 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». 2015б. С. 123–125.

73. 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. 2016а. Т. 1. С. 212–215.

74. 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. 2016б. Вып. 40. С. 42–49.

75. 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. 2016в. Вып. 42. С. 32–43.

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

77. 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. 2013б. С. 250–256.

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

79. Михеев А.А. Возрастная детерминация размерного состава улова на основе разделения смеси вероятностных распределений // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2011. Вып. 22. С. 77–91.

80. Мордасова Н.В. Косвенная оценка продуктивности вод по содержанию хлорофилла // Среда обитания водных биологических ресурсов: Труды ВНИРО. М.: ВНИРО. 2014. Т. 152. С. 41–56.

81. Морошкин К. В. Водные массы Охотского моря. М.: Наука. 1966. 67 с.

82. Надточий В.В. Сезонное развитие планктона в зонах разных типов вертикальной структуры вод северо-западной части Японского моря // Изв. ТИНРО. 1998. Т. 123. С. 150–167.

83. Низяев С.А., Букин С.Д., Клитин А.К., Первеева Е.Р., Крутченко А.А., Абрамова Е.В. Пособие по изучению промысловых ракообразных дальневосточных морей России. Южно-Сахалинск: СахНИРО. 2006. 114 с.

84. Паленичко З.Г. Распространение и биология креветки *Pandalus borealis* Kr. в Баренцевом море // Зоол. журн. 1941. Т. 20. Вып. 3. С. 298–414.

85. Паняева И.Ю. Анализ морфометрических параметров у травяного чилима *Pandalus latirostris* (Rathbun, 1902) в лагуне Буссе, о. Сахалин // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях. Тр. СахНИРО. 2011. Т. 12. Южно-Сахалинск: СахНИРО. С. 167–179.

86. Понявин Д.И. Забытая креветка // Рыбные ресурсы. 2011. №2. С. 31.

87. Романова З.А., Хмелева Н.Н., Стрельникова В.М. Энергетический эквивалент кладок у креветок из разных географических зон обитания // Тезисы докладов II Всесоюзной конференции по биологии шельфа, Севастополь. Киев: «Наукова думка». 1978. С. 84–85.

88. Сапрыкина М.А. Некоторые данные по биологии размножения гребенчатой креветки (*Pandalus hypsinotus* Brandt) в Японском море // Изв. ТИНРО. 1997. Т. 122. С. 579–590.

89. Седова Н.А. Распределение личинок креветки в районе западно-камчатского шельфа в 1999 и 2001 гг. // Вопросы рыболовства. 2004. Т. 5. №2(18). С. 193–205.

90. Соколов А.С. Распределение и некоторые особенности биологии северной креветки (*Pandalus borealis*) Западно-Беринговоморской зоны в 2010 г. // Тезисы докладов XI Всероссийской конференции по проблемам рыбопромыслового прогнозирования, посвященной 150-летию со дня рождения Н.М. Книповича (22–24 мая 2012 г.). Мурманск: ПИНРО. 2012. 226 с.

91. Соколов А.С. Биологическое состояние промысловых креветок рода *Pandalus* в ИЭЗ Западно-Беринговоморской зоны по результатам донной траловой съемки, выполненной ФГУП «ТИНРО-Центр» (октябрь 2014 г., НИС «ТИНРО») // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование: материалы VI Всероссийской научно-практической конференции (24–26 марта 2015 г.). Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ. 2015. С. 68–73.

92. Соколов В.И. Изменчивость северной креветки *Pandalus borealis* (Crustacea, Decapoda, Pandalidae) // Зоол. журн. 1997. Т. 76. №3. С. 281–286.

93. Соколов В.И. Мировой промысел креветок. Перспективы России // Рыб. хозяйство. 1999. №6. С. 24–27.

94. Соколов В.И. Замечания по биологии северной, гребенчатой и японской креветок (Decapoda, Pandalidae) в Дальневосточных морях // Зоол. журн. 2000. Т. 79. №7. С. 787–799.

95. Соколов В.И. Распространение северной креветки *Pandalus borealis* Kröyer (Crustacea, Decapoda) в высокоширотной Арктике // VI Всероссийская конференция по промысловым беспозвоночным: Тезисы докладов. М.: ВНИРО. 2002. С. 83–86.

96. Справочник по химическому составу и технологическим свойствам водорослей, беспозвоночных и морских млекопитающих. Под ред. В.П. Быкова. М.: ВНИРО. 1999. 262 с.

97. Столяренко Д.А., Иванов Б.Г. Метод сплайн-аппроксимации плотности запаса применительно к многовидовым съемкам // Сырьевые ресурсы и биологические основы рационального использования промысловых беспозвоночных. Тезисы докл. Всес. совещ. 22–24 ноября 1988 г., г. Владивосток. Владивосток: ТИНРО. 1988. 156 с.

98. Судник С.А. О репродуктивной биологии креветки *Pandalus borealis* банки Флемиш Кап // Гидробиологические исследования в бассейне Атлантического океана: труды АтлантНИРО. Калининград: АтлантНИРО. 2000. Т. 2. С. 85–92.

99. Судник С.А. О физиологическом и функциональном созревании репродуктивной системы северной креветки *Pandalus borealis* Kr. (Crustacea, Decapoda) // Тезисы докладов IX Съезда гидробиологического общества РАН. Тольятти, 18–22 сентября 2006 г. Тольятти: ИЭВБ РАН. 2006. Т. II. С. 175.

100. Судник С.А. Экологические аспекты репродуктивных стратегий креветки: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Калининград. 2008. 26 с.

101. Судник С.А. О связи линчного и репродуктивного циклов у самок креветок (Crustacea, Decapoda, Natantia) // Международная научно-практическая конференция «Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоемов» (г. Калининград, 25–26 сентября 2013 г.). 2013. С. 290–292.

102. Судник С.А. Созревание яичников глубоководной пелагической креветки *Systelaspis debilis* (A. Milne Edwards, 1881) (Crustacea: Decapoda: Caridea) // Современные проблемы использования потенциала морских акваторий и прибрежных зон: материалы XI международной научной конференции: в 2-х ч. М.: ЧОУВО «МУ им. С.Ю. Витте». 2015. С. 242–256.

103. Судник С.А. О проблеме определения пола у креветок-гермафродитов (Crustacea, Decapoda, Caridea) // Морские биологические исследования: достижения и перспективы: в 3-х томах: Всероссийская научно-практическая конференция с международным участием, приуроченной к 145-летию Севастопольской биологической станции (Севастополь, 19–24 сентября, 2016 г.). Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. 2016. Т. 1.

104. Сущеня Л.М. Интенсивность дыхания ракообразных. Киев: Наукова думка. 1972. 196 с.

105. Табунков В.Д. Экология, репродуктивный цикл и условия воспроизводства трех видов креветок рода *Pandalus* в Татарском проливе // Изв. ТИНРО. 1982. Т. 106. С. 42–53.

106. Тейлор Д., Грин Н., Стаут У. Биология: В 3-х т. Т. 2: Пер. с англ. Под ред. Р. Сопера. 3-е изд. М.: Мир. 2004. 436 с.

107. Ушаков П.В. Фауна Охотского моря и условия ее существования. Под ред. Е.Н. Павловского. М: Изд-во академии наук СССР. 1953. 459 с.

108. Фигуркин А.Л. Циркуляция вод западнокамчатского шельфа весной 1983–1995 гг. // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. М.: ВНИРО. 1997. С. 25–28.

109. Фигуркин А.Л. Развитие океанологических условий западной Камчатки по данным мониторинговых наблюдений 1997 и 2000 гг. // Изв. ТИНРО. 2002. Т. 130. С. 103–116.

110. Фигуркин А.Л., Жигалов И.А., Лобода С.В. Особенности гидрометеорологических условий Охотского моря в 2004 г. // Вопросы промысловой океанологии. М.: ВНИРО. 2005. Вып. 2. С. 90–100.

111. Хен Г.В., Ванин Н.С., Фигуркин А.Л. Особенности гидрологических условий в северной части Охотского моря во второй половине 90-х гг. // Изв. ТИНРО. 2002. Т. 130. С. 24–43.

112. Хмелева Н.Н., Гигиняк Ю.Г. Способ определения числа пометов у ракообразных // А.с. 910140 (СССР). Бюл. №9. 1982. С. 1–4.

113. Хмелева Н.Н., Голубев А.П. Продукция кормовых и промысловых ракообразных. Минск: Наука и техника. 1984. 216 с.

114. Чербаджи И.И., Попова Л.И. Влияние промысла на структуру популяции травяной креветки и пути ее воспроизводства в заливе Измены (о. Кунашир) // Роль климата и промысла в изменении структуры зообентоса шельфа (камчатский краб, исландский гребешок, северная креветка и др.) (г. Мурманск, 19–21 марта 2003 г.) Мурманск: ММБИ КНЦ РАН. 2003. С. 100–102.

115. Чернявский В.И. О высокой биологической продуктивности в северной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. 1970. Т. 71. С. 13–22.

116. Чернявский В.И. Циркуляционные системы Охотского моря // Изв. ТИНРО. 1981. Т. 105. С. 13–19.

117. Чернявский В.И., Жигалов И.А., Матвеев В.И. Океанологические основы формирования зон высокой биологической продуктивности // Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. 9. Охотское море, вып. 2. С-Пб: Гидрометеиздат. 1993. С. 157–160.

118. Чучукало В.И. Питание и пищевые отношения nekтона и nekтобентоса в дальневосточных морях: Монография. Владивосток: ТИНРО-Центр. 2006. 484 с.
119. Чучукало В.И., Шебанова М.А. Характеристика питания некоторых видов креветок в Охотском море весной 2002 г. // Изв. ТИНРО. 2003. Т. 138. С. 190–196.
120. Чучукало В.И., Шебанова М.А. Питание некоторых массовых видов креветок в Охотском море // Изв. ТИНРО. 2008. Т. 153. С. 312–316.
121. 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.
122. Шунтов В.П. Биология дальневосточных морей России. Том 1. Владивосток: ТИНРО-центр. 2001. 580 с.
123. Шунтов В.П., Радченко В.И., Дулепова Е.П., Темных О.С. Биологические ресурсы дальневосточной российской экономической зоны: структура пелагических и донных сообществ, современный статус, тенденции многолетней динамики // Изв. ТИНРО. 1997. Т. 122. С. 3–15.
124. Ярочкин А.П., Блинов Ю.Г., Мизюркин М.А., Тимчишина Г.Н., Покровский Б.И., Спицын И.А. Использование мелких креветок: проблемы и пути решения // Рыбное хозяйство. 2014. №3. С. 120–125.
125. Allen J.A. On the biology of *Pandalus borealis* with reference to a population off the Northumberland coast // J. Mar. biol. Ass. U. K. 1959. V. 38. №1. P. 189–220.
126. Apollonio S., Stevenson D.K., Dunton E.E. Effect of temperature on the biology of the northern shrimp. *Pandalus borealis*, in the Gulf of Maine // NOAA Technical Report NMFS. 1986. №42. 22 p.
127. Basson M., Rosenberg A., Beddington J.R. The accuracy and reliability of two new methods for estimating growth parameters from length-frequency data // J. Cons. Int. Explor. Mer. 1988. Vol. 44. P. 277–285.

128. Berkeley A. The post-embryonic development of the common pandalids of British Columbia // Contrib. Canadian Biol., N.S. 1930. №6. P. 79–163.
129. Bertalanffy L. von. Quantitative laws in metabolism and growth // Q. Rev. Biol. 1957. Vol. 32. P. 217–231.
130. Butler T.H. Growth, reproduction, and distribution of pandalid shrimps in British Columbia // J. Fish. Res. Bd. Canada. 1964. Vol. 21. №6. P. 1403–1452.
131. Butler T.H. Shrimps of the Pacific Coast of Canada // Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. Bull. 202. 1980. 280 p.
132. Carlisle B. On the sexual biology of *Pandalus borealis* (Crustacea Decapoda) // J. mar. Ass. U.K. Printed Great Briatan. 1959. P. 493–506.
133. Clark S.H., Cadrin S.X., Schick D.F., Diodati P.J., Armstrong M.P., McCarron D. The Gulf of Maine northern shrimp (*Pandalus borealis*) fishery: a review of the record. Journal of Northwest Atlantic Fisheries Science. 2000. V. 27. P. 193–226.
134. Hansen H.Ø., Aschan M. Growth, size- and age-at-maturity of shrimp, *Pandalus borealis*, at Svalbard related to environmental parameters // J. Norwth. Atl. Fish. Sci. 2000. Vol. 27. P. 83–89.
135. Harding J.P. The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions // J. Mar. Biol. Ass. U. K. 1949. Vol. 28. №1. P. 141–153.
136. Ito H. On the distribution and life history of a deep-sea shrimp, *Pandalus borealis* Kroyer, in the Japan Sea // Bull. Jap. Sea Reg. Fish. Res. Lab. 1976. №27. P. 75–89.
137. Ivanov B.G., Stolyarenko D.A. Relationship between water currents and orientation of shrimp, and the effect on trawl catchability, with special reference to *Pandalus borealis* // ICES mar. Sci. Symp. 1995. P. 357–363.
138. Komai T. A revision of the genus *Pandalus* (Crustacea: Decapoda: Caridae: Pandalidae) // Journal of Natural History. 1999. Vol. 33. P. 1265–1372.
139. Kurata H. Larvae of decapod Crustacea of Hokkaido // 3. Pandalidae. Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab. 1964. V. 28. 23–24 pp.

140. Kurata H. Pandalid shrimp fisheries of Japan // Proceedings of the International Pandalid Shrimp Symposium, Feb. 13–15. Kodyak, Alaska. 1979. P. 89–153.
141. Makarov W.W. Beschreibung neuer Decapoden-formen aus den Fernen Osten // Zool. Ans. Bd. 109, Heft 11/12. 1935. P. 319–325.
142. Mena I. Northern prawn (*Pandalus borealis*) length distribution and fecundity in Flemish Cap: NAFO SCR Doc. 91/29. 1991. 7 pp.
143. Metropolis N., Ulam S. The Monte Carlo Method // J. Amer. statistical assoc. 1949. Vol. 44. №247. P. 335–341.
144. 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.
145. 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.
146. Parsons D.G., Tucker G.E. Fecundity of northern shrimp, *Pandalus borealis*, (Crustacea, Decapoda) in areas of the northwest Atlantic // Fish. Bull. 1986. Vol. 84(3). P. 549–558.
147. Pope J.G., Shepherd J.G. A comparison of the performance of various methods for tuning VPA's using effort data. ICES CM, G9. 1983. 33 p.
148. Rasmussen B. Life history of *Pandalus borealis* // Nature. 1946. Vol. 157 №. 3981. 203 p.
149. Savard L., Parsons D.G., Carlsson D.M. Estimation of Age and Growth of Northern Shrimp (*Pandalus borealis*) in Davis Strait (NAFO Subareas 0+1) Using Cluster and Modal Analyses // J. Northw. Atl. Fish. Sci. 1994. Vol. 16. P. 63–74.
150. Skuladottir U., Petursson G. Defining populations of northern shrimp, *Pandalus borealis* (Krøyer, 1938), in Icelandic waters using the maximum length and maturity ogive of females // Rit Fiskideildar 16. 1999. P. 247–262.

151. Shepherd J.G. A weakly parametric method for the analysis of length composition data // Length-based methods in fisheries research (in eds: Pauly, D. and Morgan, G.R.). ICLARM, Manila, Philippines and KISR, Safat, Kuwait. 1987. P. 113–120.
152. Shumway S.E., Perkins H.C., Schick D.F., Stickney A.P. Synopsis of Biological Data on the Pink Shrimp *Pandalus borealis* Krøyer // NOAA Technical Report NMFS 30. 1985. 59 p.
153. Simard Y., Brunel P., Lacelle J. Distribution and growth of pre-recruit cohortsof the norther shrimp (*Pandalus borealis*) in the western Gulf of St. Lawrence as related to hydrographic conditions // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1990. Vol. 47. P. 1526–1533.
154. Squires H.J. Recognition of *Pandalus eous* Makarov, 1935, as a pacific species not a variety of the atlantic *Pandalus borealis* Krøyer, 1838 (Decapoda, Caridea) // Crustaceana. 1992. Vol. 63(3). P. 257–262.
155. Stolyarenko D.A. Data analysis of trawl shrimp survey with spline approximation of stock density. Internat. Council Explor. Sea (I.C.E.S.), Shellfish Committee. Doc. № C.M. 1986/K:25. 1986. 16 p.
156. Stolyarenko D.A. The spline approximation method and survey design using interaction with microcomputer: Spline Survey Designer Software System. Ibid. Doc. № K:29. 1987. 24 p.
157. Sudnik S.A. On absolute individual fecundity of shrimp (*Pandalus borealis*) at Flemish Cap // NAFO SCR. Doc. N 88, ser. № 3089. 1998. 6 p.
158. Sudnik S.A. The method of biological analysis for caridean shrimps (Decapoda: Natantia: Caridea) with emphasis on pelagic shrimps // Наука и общество в условиях глобализации: материалы Н34 международной научно-практической конференции (г. Уфа, 21–22 апреля 2014 г.). 2014. С. 7–11.
159. Torson G. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates // Biol. 1950. Vol. 25. №1. P. 1–45.
160. Vasilets P.M. FMS analyst — computer program for processing data from Russian Fishery Monitoring System. DOI: 10.13140/RG.2.1.5186.0962. 2015.