

УДК 595.384.12(265.54)

М.В. Калинина, Е.Н. Дробязин*

Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр,
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

**О ПЛОДОВИТОСТИ ШРИМСА-МЕДВЕЖОНКА
SCLEROCRANGON SALEBROSA
(CRUSTACEA, DECAPODA, CRANGONIDAE)
В ЗАЛИВЕ ПЕТРА ВЕЛИКОГО (ЯПОНСКОЕ МОРЕ)**

Получены данные по плодовитости шримса-медвежонка, обитающего в зал. Петра Великого на юге ареала. Прослежена динамика стадий эмбрионального развития в течение инкубационного периода, продолжительность которого у *S. salebrosa* составляет около 24 мес. Установлено, что абсолютная индивидуальная плодовитость (АИП) самок варьирует от 1251 до 2078 яиц, а реализованная плодовитость (РП) — от 518 до 2232 яиц. Проведен сравнительный анализ между АИП и РП в начале и в конце инкубационного периода. Показано, что в пределах модальной размерной группы (общая длина 135–145 мм) средние значения АИП, начальной и конечной РП достоверно различаются. При этом потери яиц на эмбриональном этапе онтогенеза (во время нереста и в процессе инкубации) составляют около 30 %.

Ключевые слова: креветка *Sclerocrangon salebrosa*, эмбриогенез, плодовитость, эмбриональная смертность.

Kalinina M.V., Drobzyazin E.N. Fecundity of the sculptured shrimp *Sclerocrangon salebrosa* (Crustacea, Decapoda, Crangonidae) in Peter the Great Bay (Japan Sea) // Izv. TINRO. — 2010. — Vol. 161. — P. 92–100.

Peter the Great Bay is the south border of the shrimp *Sclerocrangon salebrosa* natural habitat. However, the shrimp has commercial value here. To investigate its fecundity, ovigenous females were collected by trawl from commercial aggregations of the shrimp at the depths 60–80 m. In total, 167 individuals were sampled. The eggs were taken from pleopods of vital females and observed by microscope. Embryonic development is divided into 4 stages based on morphological changes of eggs. Absolute individual fecundity (AIF), initial realized fecundity (IRF), and finite realized fecundity (FRF) are determined by the weight method. AIF varies from 1251 to 2078 eggs. The number of eggs (embryos) attached to the pleopods is ranged from 518 to 2282. AIF, IRF and FRF are different significantly for the modal size group of shrimp (GL 135–145 mm). About 30 % of eggs are lost because of embryonic mortality. Dynamics of the embryonic stages during the incubation period is monitored. The length of incubation period for Peter the Great Bay is estimated as 24 months. Generally, reproduction of *S. salebrosa* in Peter the Great Bay corresponds to reproductive strategy of this species and allows to realize its reproductive potential successfully.

* Калинина Марианна Витальевна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, e-mail: kalininamv@tinro.ru; Дробязин Евгений Николаевич, научный сотрудник, e-mail: eugeny999@mail.ru.

Key words: sculptured shrimp, *Sclerocrangon salebrosa*, embryogenesis, fecundity, embryo loss.

Введение

Шримс-медвежонок *Sclerocrangon salebrosa* — тихоокеанский приазиатский высокобореальный вид — является ценным объектом промысла. В зал. Петра Великого, на южной границе ареала, он образует устойчивое поселение, которое является самостоятельной популяцией (Дробязин, 2008). Важным условием сохранения биологического потенциала этого вида и рациональной эксплуатации его ресурсов является знание особенностей биологии размножения *S. salebrosa* на шельфе Приморья, которые до настоящего времени остаются малоисследованными. Характеристики воспроизводства являются центральными проблемами промысловой и популяционной биологии, поскольку отражают приспособленность вида к конкретной среде обитания (Касьянов, 1989). Плодовитость — один из основных параметров репродуктивной стратегии, характеризующий воспроизводительную способность ракообразных (Хмелева, 1988). Для креветок с единовременным нерестом плодовитость — главный параметр функционального созревания самок (Судник, 2008). Кроме того, она является косвенным показателем условий существования вида в определенном местообитании.

Шримс-межвежонок относится к полициклическим животным с длительным инкубационным периодом (Калинина, Дробязин, 2009), что предполагает неизбежные потери на эмбриональном этапе онтогенеза. Цель настоящей работы — оценка абсолютной индивидуальной и реализованной плодовитости шримса-медвежонка на разных этапах эмбриогенеза.

Материалы и методы

Материалом для работы послужили яйценосные самки шримса-медвежонка, собранные в зал. Петра Великого в 2008 и 2009 гг. Сбор проб осуществлялся ежемесячно, с марта по ноябрь на глубинах 60–80 м тралом типа ДТ/ТВ (длина 23 м, ширина раскрытия 13 м, диаметром ячеи в кутце 30 мм). У самок измеряли общую длину (ОД) от конца рострума до конца тельсона штангенциркулем с точностью до 0,1 мм, определяли массу особи — с эмбрионами и без них — на электронных весах с точностью 0,1 г.

Стадии эмбрионального развития устанавливали по 4-балльной шкале, просматривая под микроскопом яйца, снятые с плеопод живых самок (Калинина, Дробязин, 2009): 1 (ИР) — стадия дробления и гастрюляции, зародыш не виден; 2 (НГ) — начало дифференциации глаз и органогенеза, зародыш в виде тонкого полумесяца; 3 (ИГ) — зародыш с хорошо выраженной глазной пигментацией, желток занимает $\frac{3}{4}$ – $\frac{1}{2}$ объема яйца; 4 (СЛ) — стадия личинки, желток занимает менее $\frac{1}{2}$ объема яйца.

Абсолютную индивидуальную плодовитость (АИП), начальную реализованную плодовитость (НРП) и конечную реализованную плодовитость (КРП) определяли весовым методом (Буруковский, 1992; Низяев и др., 2006). За АИП принимали количество зрелых ооцитов в яичнике на преднерестовой стадии, за НРП — количество яиц в начале инкубационного периода, а за КРП — в конце.

Для подсчета АИП было использовано 23 экз., для подсчета РП — 144 экз. Статистическую обработку данных проводили с помощью программ MS Excel и Statistica 6.0.

Результаты и их обсуждение

Эмбриогенез. У членистоногих дробление яиц относится к поверхностному типу и связано с накоплением большого количества желтка. В связи с этим у них распространено явление эмбрионизации, т.е. удлинения эмбрионального раз-

вития за счет сокращения начальных личиночных стадий, которые проходят внутри яйцевых оболочек (Иванова-Казас, 1979). В результате этого из яйца вылупляется личинка или молодое животное, состоящее из большего или окончательного количества сегментов. Сокращение продолжительности жизни личинок чаще наблюдается у холодолюбивых форм, у которых эмбриогенез происходит по принципу прямого либо укороченного развития (Кауфман, 1976). У шримса-медвежонка — высокобореального холодолюбивого вида — постэмбриональное развитие также укорочено (Макаров, 1966).

По нашим данным, в зал. Петра Великого инкубационный период у шримса-медвежонка протекает в течение 2 лет (Калинина, Дробязин, 2009), а выклев личинок и нерест отмечаются каждый год в конце зимы — начале весны (Дробязин и др., 2006). Было замечено, что в течение всего периода наблюдений одновременно в выборках присутствовали яйценосные самки с эмбрионами на разных стадиях развития, которых мы впоследствии разделили на две группы — 1 и 2-го годов развития. В весенние и летние месяцы самки первой группы (отнерестившиеся в этом году) несли на плеоподах яйца на 1-й стадии эмбриогенеза (ИР), в то время как у самок второй группы (отнерестившихся годом раньше) яйца находились на 3-й стадии (ИГ). В осенние месяцы у самок первой группы наблюдались яйца на 2-й стадии развития (НГ), а у самок второй группы — на 4-й (СЛ).

В целом динамика эмбриогенеза выглядит следующим образом. В течение весенних и летних месяцев яйца шримса-медвежонка находятся на 1-й стадии эмбрионального развития: в них протекают процессы дробления и гастрюляции. На протяжении этого времени видимых внешних изменений в яйцах не наблюдается (рис. 1, А). Можно отметить изменение формы яйца от сферической к эллипсоидной к концу этой стадии (рис. 1, Б). В октябре (примерно через 7 мес после нереста) яйца переходят на 2-ю стадию эмбрионального развития: с началом органогенеза в них появляются зачатки глаз, которые в начале стадии имеют вид узкой полоски, а потом приобретают клинообразную форму (рис. 1, В). На этой стадии тело зародыша обособляется от желточного мешка и имеет вид тонкого полумесяца (рис. 1, Г). В течение осенних и зимних месяцев желток занимает от $\frac{3}{4}$ до $\frac{1}{2}$ объема яйца. В апреле следующего года (примерно через 12–13 мес после нереста) в яйцах уже виден зародыш с хорошо пигментированными глазами, имеющими форму вытянутого овала (3-я стадия эмбрионального развития) (рис. 1, Д). Желток при этом занимает около $\frac{1}{2}$ объема яйца. В течение следующих месяцев у зародыша продолжается органогенез, а объем желтка уменьшается (рис. 1, Е). В октябре (примерно через 19–20 мес после нереста) яйца переходят на стадию личинки (4-я стадия эмбрионального развития). К этому времени зародыш занимает более $\frac{1}{2}$ объема яйца и имеет сформированные сложные глаза эллипсоидной формы (рис. 1, Ж). Через оболочку яйца хорошо просматриваются конечности и другие части тела зародыша. В течение зимних месяцев происходит дальнейшее формирование личинки и заметно уменьшается количество желтка (рис. 1, З). В конце зимы — начале весны следующего года, т.е. примерно через 24 мес после нереста, происходит выклев.

Таким образом, ежегодный выпуск личинок осуществляют чередующиеся группы самок, вынашивающие яйца в течение двух лет, что объясняет одновременное присутствие в зал. Петра Великого яйценосных самок *S. salebrosa* с эмбрионами на разных стадиях развития.

Плодовитость. Половозрелыми самки *S. salebrosa* становятся в возрасте 5 лет, при этом размер 50 %-ной половозрелости у них равен 125 мм (Дробязин и др., 2006). Плодовитость определяли у разноразмерных самок со средними значениями ОД $140,3 \pm 0,7$ мм (пределы: 122–162 мм). Модальная группа (57 %) была представлена особями с размерами от 135 до 145 мм (рис. 2). Индивидуальные значения АИП для всех исследованных животных варьировали от 1251 до 2078 яиц, а РП — от 518 до 2232 яиц.

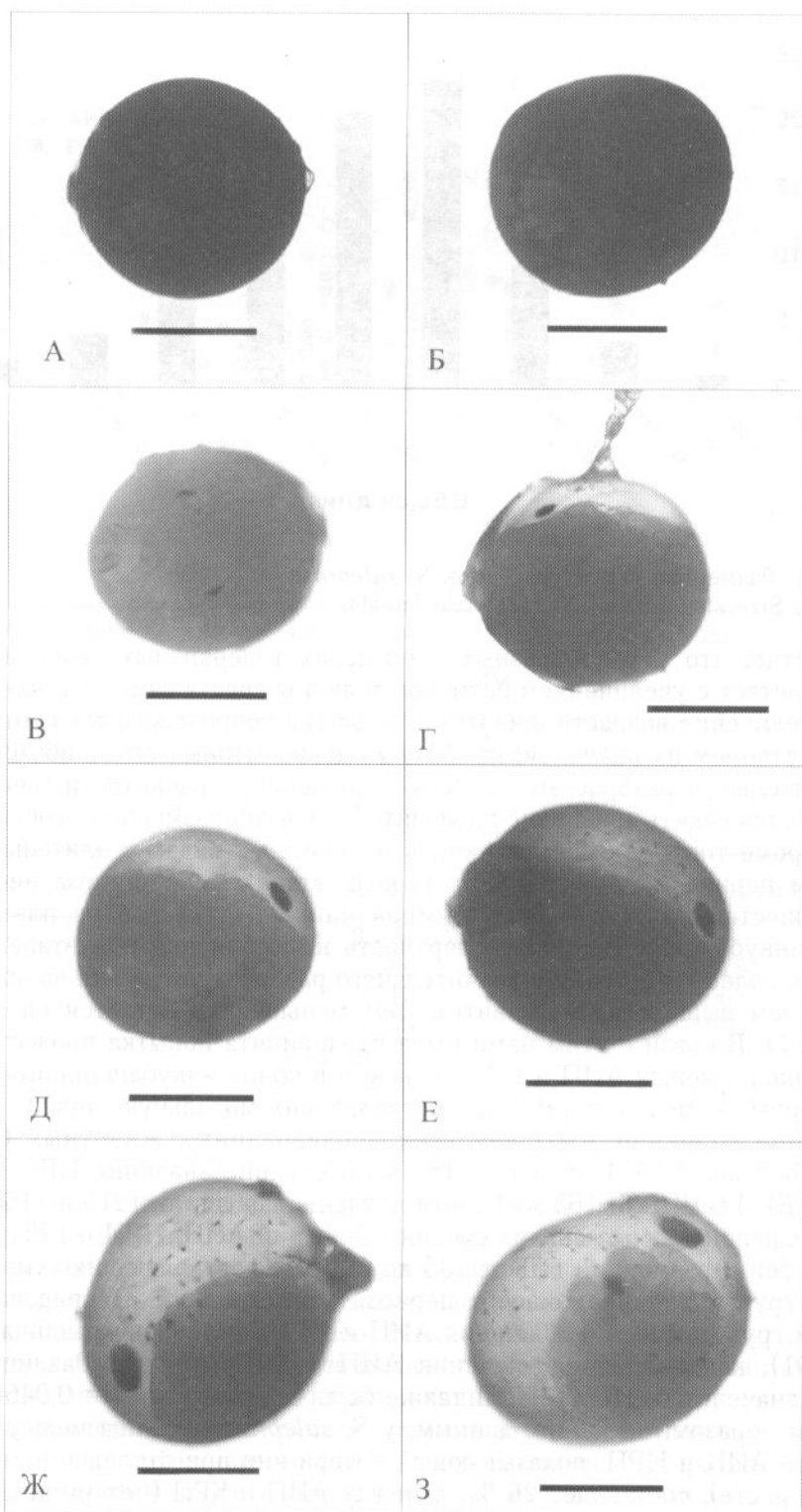


Рис. 1. Стадии эмбрионального развития *S. salebrosa*: **А, Б** — стадии дробления и гаструляции (ИР); **В, Г** — начало дифференциации глаз и органогенеза (НГ); **Д, Е** — зародыш с хорошо выраженной глазной пигментацией (ИГ); **Ж, З** — стадия личинки (СЛ). Масштаб 1 : 1000

Fig. 1. Stages of embryonic development for *S. salebrosa*: **А, Б** — stages of cleavage and gastrulation; **В, Г** — stages of eye pigmentation beginning and organogenesis; **Д, Е** — stage of pigmented eye; **Ж, З** — stage of larva. Scale 1 : 1000

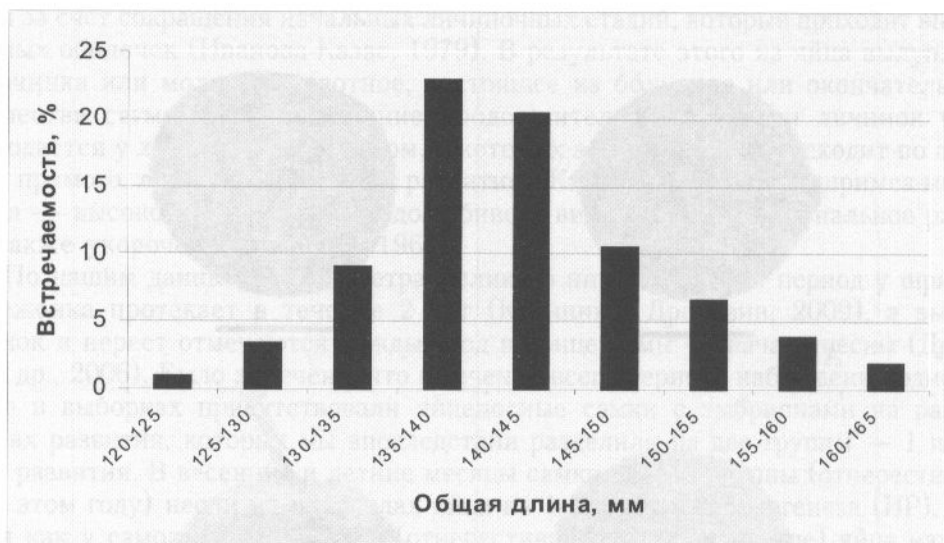


Рис. 2. Размерная структура самок *S. salebrosa*

Fig. 2. Size structure of *S. salebrosa* females

Известно, что у ракообразных в пределах толерантных условий плодовитость возрастает с увеличением размеров тела и возраста самок (Хмелева, 1988). Однако увеличение возраста животных не всегда сопровождается соответствующим возрастанием их размеров, поэтому у одноразмерных самок обычно отмечается значительный разброс эмпирических значений плодовитости (рис. 3). Следовательно, проводить сравнение плодовитости у разноразмерных особей не имеет смысла. Кроме того, шримс-медвежонок относится к видам с длительным инкубационным периодом, у которых на разных этапах эмбриогенеза число яиц в кладке существенно различается. Потери яиц при откладке на плеоподы и в процессе инкубации показывают смертность на эмбриональном этапе онтогенеза, которая является причиной значительного разброса числа яиц во время вынашивания: чем выше стадия развития, тем меньше яиц остается на плеоподах (Kuris, 1991). В связи с этим нами была предпринята попытка провести сравнительный анализ между АИП и РП в начале и в конце инкубационного периода у одноразмерных самок *S. salebrosa*, составляющих модальную группу.

Средние значения АИП для всех исследованных животных (ОД 128–159 мм) составили 1684 ооцитов. При этом средние значения НРП (ОД 125–162 мм) и КРП (ОД 126–163 мм) соответственно достигали 1215 и 1165 яиц (см. таблицу). Сравнительный анализ средних значений АИП, НРП и КРП проводился для особей с размерами ОД от 135 до 145 мм, составляющих основную (модальную) группу в течение всего периода исследований. В пределах данной размерной группы средние значения АИП и НРП достоверно различались ($p = 0,000001$), как и средние значения АИП и КРП ($p = 0$). Различия между средними значениями НРП и КРП также были достоверны ($p = 0,046696$).

Таким образом, по нашим данным, у *S. salebrosa* разница между средними значениями АИП и НРП, показывающая потери яиц при откладке их на плеоподы (при нересте), составляет 26 %, а между АИП и КРП (потери яиц при нересте и инкубации) — 36 %. Разница между НРП и КРП, показывающая потери яиц при инкубации, составляет 13 %. Учитывая высокую вариабельность индивидуальных значений плодовитости даже внутри одного размерного класса, Р.Н. Буруковский (1992) рекомендует проводить сравнение не средних, а максимальных значений АИП и РП на каждой стадии эмбрионального развития креветок, как более точных. Этим методом установлено, что у шримса-медвежонок потери яиц при нересте составили 18 %, а с учетом потерь при инкуба-

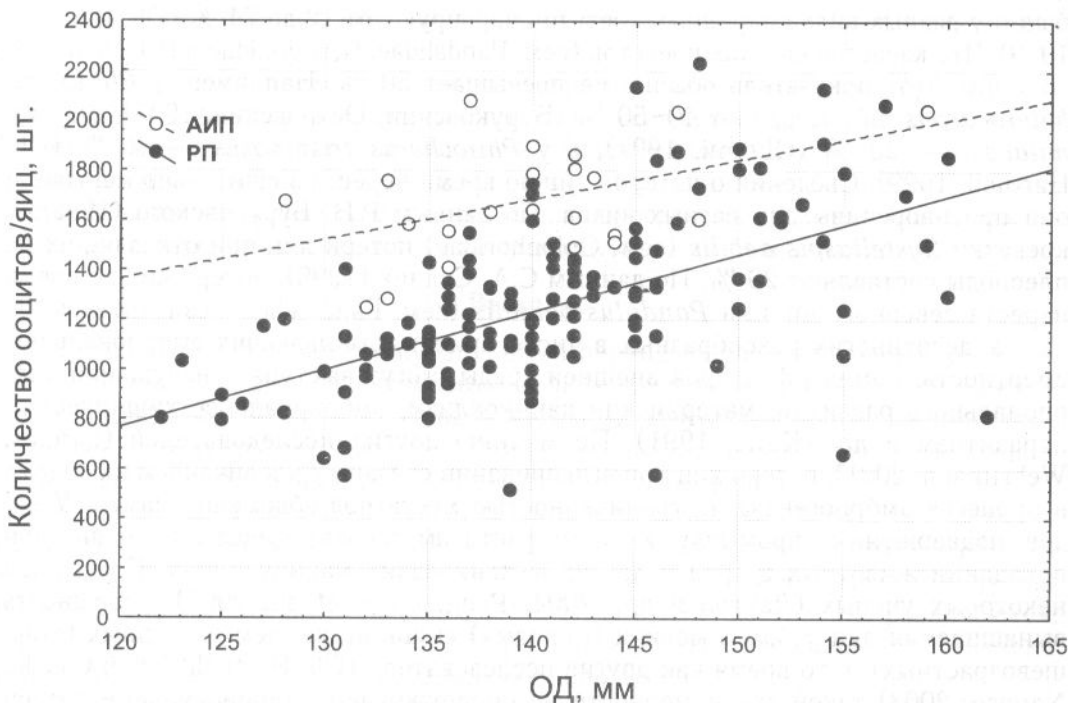


Рис. 3. Зависимость количества ооцитов/яиц от общей длины *S. salebrosa*
 Fig. 3. Dependence of oocytes/eggs number on total length of *S. salebrosa*

Количество ооцитов/яиц у *S. salebrosa*
 Number of oocytes/eggs from *S. salebrosa*

Плодовитость	Количество животных, экз.	Среднее	Минимум	Максимум	Ошибка средней
<i>Все особи</i>					
АИП	23	1684	1251	2078	47
НРП	24	1215	571	2065	66
КРП	25	1165	518	1853	60
<i>Модальная группа</i>					
АИП	15	1700	1412	2078	49
НРП	15	1252	931	1705	52
КРП	15	1083	518	1446	63

ции — 30 %; потери при вынашивании яиц — 15 %. Следовательно, общие данные, полученные при сравнении максимальных значений, несколько ниже, чем при сравнении средних значений плодовитости.

В большинстве работ, посвященных плодовитости каридных креветок (Буруковский, Островский, 1983; Calado, Narciso, 2003; Penha-Lores et al., 2007; и др.), авторы исследуют только количество отложенных самкой яиц (РП) и подсчитывают их потери в процессе вынашивания, т.е. эмбриональную смертность на этапе инкубации. В других работах помимо этого подсчитывалось количество ооцитов в яичнике перед нерестом (АИП) и оценивались потери яиц при откладке их на плеоподы и в процессе инкубации, т.е. в целом на эмбриональном этапе онтогенеза (Буруковский, 1992; Судник, 1999). Следует отметить довольно значительный разброс показателей, характеризующих эмбриональную смертность даже у представителей одного вида. Так, у морской креветки *Letreutes pumoeus* эмбриональная смертность в период инкубации варьирует от 19 до 42 % (Penha-Lopes et al., 2007), у *Philocheras trispinosus* — от 12 до 74 % (Oh, Hartnoll, 1999), у пресноводной креветки *Macrobrachium carcinus* — от 4 до 21 % (Lara, Wehrtmann, 2009). Средние значения эмбриональной смертности в период инку-

бации у разных видов каридных креветок варьируют от 12 до 74 % (Oh, Hartnoll, 1999). Что касается высших креветок (сем. Pandalidae, Crangonidae и Palaemonida), то у них этот показатель обычно не превышает 50 %. Например, у *Plesionika heterocarpus* он составляет 40–50 % (Буруковский, Островский, 1983), у *P. semilaevis* — 23 % (Ohtomi, 1997), а у *Philocheras trispinosus* — 30 % (Oh, Hartnoll, 1999). Сведений о потерях яиц во время нереста значительно меньше, и они противоречивы для разных видов. По данным Р.Н. Буруковского (1992), у креветки *Systellaspis debilis* (сем. Ophrophoridae) потери яиц при откладке их на плеоподы составляют 20 %. По данным С.А. Судник (1999), потери яиц во время нереста северного чилима *Pandalus borealis* (сем. Pandalidae) незначительны.

У десятиногих ракообразных в числе причин, вызывающих эмбриональную смертность, помимо факторов внешней среды, могут выступать нарушения эмбрионального развития, материнский каннибализм, эмбриональное хищничество, паразитизм и др. (Kuris, 1991). По мнению других исследователей (Lardies, Wehrtmann, 2001), потери яиц при вынашивании связаны с увеличением их объема в процессе эмбриогенеза и ограниченностью места под абдоменом самки. У видов, подверженных промыслу, к таким факторам относятся еще потери яиц при попадании животных в трал и других механических манипуляциях. По данным некоторых ученых (Даутов и др., 2004; Penha-Lores et al., 2007), успешность вынашивания яиц у более мелких (молодых) самок выше, чем у крупных (старшевозрастных), в то время как другие исследователи (Oh, Hartnoll, 1999; Calado, Narciso, 2003) такой закономерности не обнаруживают. Эмбриональные потери во время нереста могут быть связаны с не всегда успешным оплодотворением, недостаточно хорошим прикреплением яиц к плеоподам, а также с размером самок, от которого зависит объем места под абдоменом, куда крепятся яйца (Kuris, 1991; Lardies, Wehrtmann, 2001).

Оценка убыли численности на начальных стадиях развития поколения является одной из основных характеристик репродуктивной стратегии вида. У морских креветок существует два типа экологически обусловленных репродуктивных стратегий, отражающих степень заботы о потомстве: слабая и хорошо развитая (Судник, 2009). Высшие креветки, к которым относится *S. salebrosa*, характеризуются хорошо развитой заботой о потомстве, которая проявляется в вынашивании яиц на плеоподах, наличии относительно крупных, богатых желтком яиц и эмбрионизации развития, поэтому выживание молоди у них меньше зависит от изменчивости окружающей среды (Иванова-Казас, 1979). По нашим данным, у шримса-медвежонка, обитающего в зал. Петра Великого на юге ареала, средние размеры яиц составляют 1,7 мм (Авдеев, Дробязин, 2008), реализованная плодовитость характеризуется относительно невысокими значениями (до 2232 яиц), а инкубационный период длится около 24 мес. При этом потери яиц на эмбриональном этапе онтогенеза (во время нереста и в процессе инкубации) составляют около 30 %.

Ракообразные характеризуются высокой репродуктивной пластичностью: самки одного размера или массы в разных условиях обитания имеют неодинаковую плодовитость (Хмелева, 1988). Это особенно проявляется на краях ареала, где на животных оказывает влияние комплекс неблагоприятных факторов среды. В ряде случаев это приводит к перераспределению запасов энергии в теле самки с соматического на генеративный рост и повышению плодовитости: таким образом существование вида в неоптимальных условиях обеспечивается за счет увеличения репродуктивного потенциала. Смертность эмбрионов также в значительной степени зависит от условий обитания особи и косвенно характеризует условия среды на данном участке ареала. К сожалению, сведений о плодовитости шримса-медвежонка в других частях ареала крайне мало и они носят фрагментарный характер. Так, по данным В.И. Михайлова с соавторами (2003), в северной части Охотского моря, в центре ареала *S. salebrosa*, максимальные

значения РП составляют 1762 яйца, что несколько ниже значений, полученных нами.

В целом условия в местах обитания шримса-медвежонка в зал. Петра Великого являются благоприятными для его существования (Дробязин, 2008), а основные характеристики воспроизводства (полицикличность, размер и возраст половозрелости, размер яиц, плодовитость, двухлетний инкубационный период, эмбрионизация развития) согласуются с его репродуктивной стратегией и позволяют ему успешно реализовывать свой репродуктивный потенциал на юге ареала.

Выводы

В зал. Петра Великого инкубационный период у шримса-медвежонка протекает в течение 24 мес, при этом выклев личинок и нерест отмечаются каждый год в конце зимы — начале весны. Ежегодный выпуск личинок осуществляют чередующиеся группы самок, что объясняет одновременное присутствие яйценосных самок с эмбрионами на разных стадиях развития.

Средние значения АИП у *S. salebrosa* составляют 1684 ± 47 ооцитов (пределы: 1251–2078), НРП — 1215 ± 66 яиц (пределы: 571–2065) и КРП — 1165 ± 60 яиц (пределы: 518–1853). В пределах модальной размерной группы (ОД 135–145 мм) средние значения АИП, НРП и КРП достоверно различаются.

У самок шримса-медвежонка потери яиц при нересте в среднем составляют около 20 %, а в процессе инкубации — около 15 %.

Характеристики воспроизводства шримса-медвежонка в зал. Петра Великого позволяют успешно реализовывать свой репродуктивный потенциал на юге ареала.

Список литературы

Авдеев С.В., Дробязин Е.Н. Плодовитость *Sclerocrangon salebrosa* и *Sclerocrangon boreas* в водах зал. Петра Великого и северного Приморья // Мат-лы науч. конф. "Современное состояние водных биоресурсов", посвящ. 70-летию С.М. Коновалова. — Владивосток : ТИПРО-центр, 2008. — С. 18–21.

Буруковский Р.Н. О биологии креветки *Systellaspis debilis* (A. Milne-Edwards, 1881) (Decapoda, Natantia, Oplophoridae) // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1992. — Т. 97, № 2. — С. 60–70.

Буруковский Р.Н., Островский И.С. О биологии креветки *Plesionika heterocarpus* (Costa, 1871) (Decapoda, Natantia, Pandalidae) у Атлантического побережья Марокко // Биол. науки. — 1983. — № 1. — С. 44–49.

Даутов С.Ш., Попова Л.И., Бегалов А.И. Плодовитость травяного чилима *Pandalus kessleri* (Decapoda: Pandalidae) у южных Курильских островов // Биол. моря. — 2004. — Т. 30, № 3. — С. 230–235.

Дробязин Е.Н. Экологические условия, определяющие формирование скоплений шримса-медвежонка (*Sclerocrangon salebrosa*) в заливе Петра Великого Японского моря // Изв. ТИПРО. — 2008. — Т. 155. — С. 194–209.

Дробязин Е.Н., Мокрецова Н.Д., Шевченко Г.Г. Размерная структура, сезонная и межгодовая динамика биологических показателей самок шримса-медвежонка *Sclerocrangon* залива Петра Великого (Японское море) // Вопр. рыб-ва. — 2006. — Т. 7, № 3(27). — С. 491–504.

Иванова-Казас О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Членистоногие : монография. — М. : Наука, 1979. — 224 с.

Калинина М.В., Дробязин Е.Н. К вопросу о плодовитости шримса-медвежонка в заливе Петра Великого (Японское море) // Развитие Дальнего Востока и Камчатки. Региональные проблемы : мат-лы науч.-практ. конф., посвящ. памяти Р.С. Моисеева. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2009. — С. 77–80.

Касьянов В.Л. Репродуктивная стратегия морских двустворчатых моллюсков и иглокожих : монография. — Л. : Наука, 1989. — 179 с.

Кауфман З.С. Экологические закономерности нереста массовых видов беломорских беспозвоночных // Зоол. журн. — 1976. — Т. 55, вып. 1. — С. 5–16.

Макаров Р.Р. Личинки креветок, раков-отшельников и крабов западнокамчатского шельфа и их распределение : монография. — М. : Наука, 1966. — 163 с.

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

Низяев С.А., Букин С.Д., Клитин А.К. и др. Пособие по изучению промысловых ракообразных ДВ морей России. — Южно-Сахалинск : СахНИРО, 2006. — 114 с.

Судник С.А. О репродуктивной биологии *P. borealis* банки Флемиш Кап // Тез. докл. конф. мол. ученых "Биомониторинг и рациональное использование морских и пресноводных гидробионтов". — Владивосток : ТИНРО-центр, 1999. — С. 96–98.

Судник С.А. Экологические аспекты репродуктивных стратегий креветок : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Калининград, 2008. — 26 с.

Хмелева Н.Н. Закономерности размножения ракообразных : монография. — М. : Наука и техника, 1988. — 208 с.

Calado R., Narciso L. Seasonal variation on embryo production and brood loss in Monaco shrimp *Lysmata seticaudata* (Decapoda: Hippolytidae) // J. Mar. Biol. Assoc. UK. — 2003. — Vol. 83. — P. 959–962.

Kuris A.M. A review of patterns and causes of crustacean brood mortality // *Crustacean Issues*. Vol. 7: *Crustacean egg production*. — Rotterdam : A.A. Balkema, 1991. — P. 117–141.

Lara L.R., Wehrtmann I.S. Reproductive biology of the freshwater shrimp *Macrobrachium carcinus* (L.) (Decapoda: Palaemonidae) from Costa Rica, Central America // J. Crustacean Biol. — 2009. — Vol. 29(3). — P. 343–349.

Lardies M.A., Wehrtmann I.S. Latitudinal variation in the reproductive biology of *Betaeus truncatus* (Decapoda: Alpheidae) along the Chilean coast // *Ophelia*. — 2001. — Vol. 55. — P. 55–67.

Oh C.W., Hartnoll R.C. Size at sexual maturity, reproductive output and seasonal reproduction of *Philocheirus trispinosus* (Decapoda) in Port Erin Bay, Isle of Man // J. Crustacean Biol. — 1999. — Vol. 19. — P. 252–259.

Ohtomi J. Reproductive biology and growth of the deep-water pandalid shrimp *Plesionica semilaevis* (Decapoda : Caridea) // J. Crustacean Biol. — 1997. — Vol. 17. — P. 81–89.

Penha-Lores G., Torres P., Macia A., Paula J. Population structure, fecundity and embryo loss of the sea grass shrimp *Letreutes pumoeus* (Decapoda: Hippolytidae) at Inhaca Island, Mozambique // J. Mar. Biol. Assoc. UK. — 2007. — Vol. 87. — P. 879–884.

Поступила в редакцию 10.02.10 г.