

УДК 595.36/383 : 597—19

**ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ СЕВЕРНОГО ШРИМСА  
PANDALUS BOREALIS KR. (CRUSTACEA, DECAPODA)****Б. Г. Иванов**

Северный шримс, или северная розовая креветка (*Pandalus borealis* Kr.), — один из наиболее массовых и часто встречающихся видов в умеренных водах северного полушария. Благодаря обилию этот вид стал одним из наиболее важных промысловых объектов среди ракообразных. Вследствие важного хозяйственного значения *P. borealis* изучен сравнительно хорошо. Тем не менее некоторые черты его биологии и распространения освещены в литературе недостаточно.

Настоящая статья посвящена особенностям распространения северного шримса. Кроме литературных сведений, мы использовали собственные материалы о местонахождении этого вида в Беринговом море и неопубликованные данные проф. Л. Г. Виноградова и А. А. Нейман о распространении его в Охотском море, любезно предоставленные автору.

*P. borealis* Kr. распространен в северных частях Атлантического и Тихого океанов и является, таким образом, амфибореальным видом. Подобно большинству таких форм (Eckman, 1953) северный шримс имеет тихоокеанское происхождение. В соответствии со взглядами Л. С. Берга (1918) можно полагать, что он проник в Атлантику в верхнем плиоцене (около 1 млн. лет назад) через американский сектор Арктики, когда Берингов пролив был, по-видимому, гораздо глубже (150—300 м), чем сейчас, а климат в Арктике значительно теплее современного (Несис, 1961, 1962).

В. В. Макаров (Makarow, 1935) считает, что в Тихом океане обитает подвид *P. borealis eous* Makarow, отличающийся от типичной атлантической формы большей длиной рostrума (длина его составляет 1,6—1,7 длины карапакса у тихоокеанской и 1,4—1,5 — у типичной формы) и строением передней части скафоцерита. Однако Л. Г. Виноградов (1947) указывает, что охотоморские экземпляры северного шримса по строению скафоцерита приближаются к типичной атлантической форме, а Н. А. Заренков (1960а) показал, что у берингоморских экземпляров длина рostrума составляла от 1,5 до 1,9 длины карапакса, а форма передней части скафоцерита весьма изменчива. Таким образом, ни форма скафоцерита, ни относительная длина рostrума не могут служить надежными критериями для различения подвидов. Вследствие этого, нам кажется, что выделение тихоокеанского подвида на основании таких изменчивых признаков не оправдано, и этот вопрос требует дополнительного изучения.

*P. borealis* был обнаружен на глубинах от 9 до 1450 м (Заренков, 1960б; Haynes a. Wigley, 1969; Виноградов, 1947): в Атлантике — от 9

до 900 м (Haynes a. Wigley, 1969; Hansen, 1908, цит. по Паленичко, 1941) и в Пацифике от 20 до 1450 м (Заренков, 1960б). Указания на обитание креветки в таком широком диапазоне глубин мало дают для понимания биологии вида, тем более что нижние значения диапазона сомнительны (вследствие вертикальных миграций креветок они могли попасть в трал в толще воды при его подъеме).

Гораздо больший интерес представляют горизонты преимущественного обитания северного шримса (табл. 1).

Таблица 1

Распределение *P. borealis* по глубинам в разных частях его ареала (по Паленичко, 1941, с изменениями и дополнениями)

Районы	Диапазон обитания, м	Автор	Глубины преимущественного обитания, м	Автор
<i>Атлантический океан</i>				
Скагеррак	52—570	Stephensen, 1910	200—300	Stephensen, 1910
Норвежские фьорды	100—700		60—120	Aker et al, 1966
Баренцево море	70—425	Паленичко, 1941	100—200	Hjort a. Ruud, 1938
Шпицберген	40—400	Hofsten, 1916	200—325	Stephensen, 1910
Исландия	35—420	Stephensen, 1939	180—400	Паленичко, 1941
Гренландия	10—735	Stephensen, 1935	—	Hofsten, 1916
Лабрадор	—	—	150—500	Stephensen, 1939
Ньюфаундленд	—	—	(особенно 300—200)	Horsted a. Smidt,
Залив Мэн	9—329	Haynes a. Wigley, 1969	200—375	1956, Smidt, 1965
			350—400	Squires, 1965
			200—400	Fontain, 1970
			150—180	Squires, 1961, 1965
				Bigelow a. Schroeder, 1939
<i>Тихий океан</i>				
Британская Колумбия	54—146	Butler, 1964	90—110	Berkeley, 1930
Залив Аляска	—	—	95—155	Иванов, 1971
Берингово море	20—630	Заренков, 1960	(особенно 115—140)	
Охотское море	42—1450	Виноградов, 1947	75—120	Иванов, 1971
Японское море	78—740	Кобякова, 1937	(особенно 85—110)	
		Кобякова, 1937	120—500 и 700	Виноградов, 1947
			Только на больших глубинах	Кобякова, 1937

В северных районах Атлантики *P. borealis* предпочитает более глубокие воды, чем в южных (Паленичко, 1941; Allen, 1959). В Тихом океане, однако, наблюдается обратная картина (Заренков, 1960б).

В течение долгого времени считалось, что северный шримс является стеногалинным видом, обитающим при солености выше 34‰ (Havinga, 1929; Poulsen, 1946 и др.). Аллен (Allen, 1959) дает диапазон солености для этого вида от 34,1 до 35,7‰, и лишь Йорт и Рууд (Hjort a. Ruud, 1938) в Осло-фьорде отмечали его при солености менее 34‰ (33—33,6‰). Только для молодежи указывалось нахождение при солености ниже 30‰ (Poulsen, 1946 — 32‰).

После работ в заливе Аляска, однако, стало ясно, что представление о стеногалинности северного шримса было не точным. В 1961 г. мы обнаружили взрослых особей, причем в промысловом количестве, при солености 32,34‰ (Иванов, 1962, 1963), а затем Батлер (Butler, 1964) — при солености 25,88‰. Минимальная соленость, при которой происходит размножение этой креветки и при которой выживают личинки, не установлена, но судя по данным Батлера (1964), соленость

31‰ достаточна для воспроизводства некоторых популяций. В водах Британской Колумбии северный шримс, возможно, вообще не встречается в водах соленостью более 31‰, поскольку Батлер (1964) находил эту креветку в диапазоне солености от 25,88 до 30,84‰.

Таким образом, северный шримс способен выносить гораздо меньшую соленость, чем это предполагалось ранее. Обнаружение северного шримса в Атлантике всегда в водах соленостью более 34‰ еще не свидетельствует, следовательно, о том, что соленость ниже 34‰ неблагоприятна для этого вида.

В Беринговом море и в западной части залива Аляска, как и в Атлантике, соленость, вероятно, существенно не влияет на распределение северного шримса. Но в Британской Колумбии, где *P. borealis* отмечался при минимальной для него солености, этот фактор, возможно, оказывает влияние на его распределение.

Северный шримс встречается почти исключительно на илистом дне (Wollebaek, 1908 и др.). На зависимость распределения северного шримса от содержания органического вещества в донных осадках указывали Йорт и Рууд (1938). Бигелов и Шредер (Bigelow a. Schroeder, 1939) показали, что *P. borealis* предпочитает не просто ил, а ил, сравнительно богатый органическим веществом (с содержанием  $S_{орг}$  не менее 4,0%). Их вывод поддержал Уигли (Wigley, 1960). Разумеется, связь распределения креветок и содержания  $S_{орг}$  в данном случае, возможно, является косвенной (через распределение кормовых организмов) (Wigley, 1960).

Йорт и Рууд (1938), Хорстед и Смитт (Horsted a. Smidt, 1956) и Аллен (1959) показали, что на креветочных банках в Атлантике фауна донных организмов сходна на всем ареале. Наиболее обычными видами были: *Pandalus montagui*, *Crangon allmani*, *Spirontocaris lilljeborgii*, *Nephrops norvegicus*, *Calocaris macandrea*, *Thyasira flexuosa*, *Glycera gouxi* и *Amphiura chiajeri*.

В Беринговом море и заливе Аляска в районе скоплений северного шримса в траловых уловах наиболее обычными были *Chionoecetes opilio*, *C. bairdi*, *Argis dentata*, *Sclerocrangon communis*, *Gorgonocephalus caryi*. В Беринговом море у о-вов Прибылова и в Анадырском заливе в зоне, где ощущается влияние слоя остаточного зимнего охлаждения, часто попадаются *Pandalus goniurus*, *Eualus macilentus*, *Ophiura sarsi*. В заливе Аляска вместе с северным шримсом часто попадает *Pandalopsis dispar*, *Stenodiscus crispatus*.

В дночерпательных пробах у о-вов Прибылова наиболее обычными формами были: *Thyasira* sp., *Leda pernula*, *Nucula tenuis*, *Maldane sarsi*, *Travisia forbesii*. Расположение прибыловского скопления креветок (Иванов, 1967) совпадает в общем с биоценозами *Ophiura sarsi* и *Travisia forbesii* (Нейман, 1963).

Наиболее полные сведения о распространении *P. borealis* в Атлантике имеются у Гофстена (Hofsten, 1916) и Хейгорда (Heegaard, 1941), а в Пацифике — у Рэтбена (Rathbun, 1904) и Л. Г. Виноградова (1947). Последняя сводка о распространении этого вида в обоих океанах сделана Алленом (1959). К сожалению, этому автору не были известны данные З. Г. Паленичко (1941) и Н. К. Зонтовой (1958) по Баренцеву морю, Г. П. Горбунова (1946) по сибирским морям, В. В. Макарова (1935), Л. Г. Виноградова (1947, 1950), З. И. Кобяковой (1937, 1958), М. Г. Драгулина и А. И. Щепкиной (1937) по дальневосточным морям. После работы Аллена (1959) появились сведения о распространении северного шримса в Белом море (Кузнецов, 1964) и в Северной Атлантике (Кобякова, 1964), у азиатских берегов Тихого океана (Заренков, 1960а), у североамериканского атлантического побережья



(Михалкович, 1964; Squires, 1965, 1966; Fontain, 1970). Вследствие этого мы приводим новую карту распространения северного шримса (рис. 1).

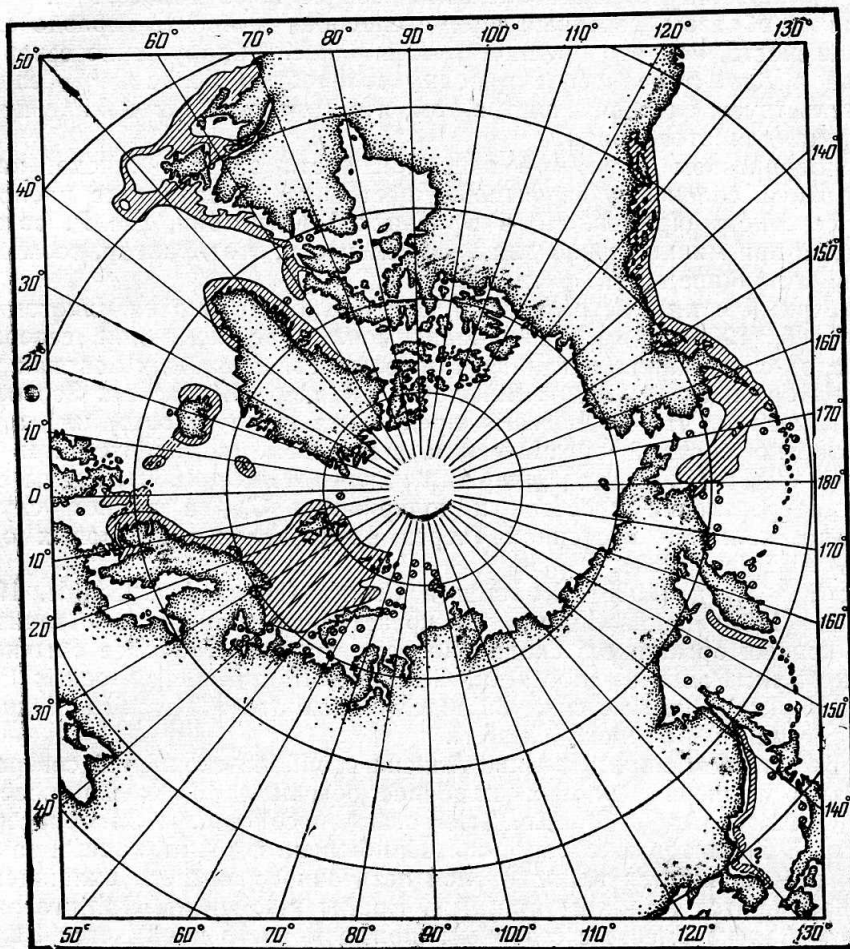


Рис. 1. Географическое распространение шримса:

Сплошная штриховка — многочисленные местонахождения; точки — единичные попадания.

Южная граница распространения *P. borealis* вдоль Европейского побережья проходит по широте  $55^{\circ}$  с. ш., и самая южная популяция сбита у Нортумберленда (Allen, 1959). Только один экземпляр этого вида был отмечен у Доггер-банки на широте  $54^{\circ}24'$  (Wedemeyer, 1912). Таким образом, в европейских водах *P. borealis* проникает на юг до  $54^{\circ}24'$  с. ш. и не выходит, следовательно, за пределы Северобореальной подобласти, южная граница которой проходит южнее Бретани (Pégès, 1961).

Вдоль атлантического побережья Америки северный шримс спускается гораздо южнее, чем у берегов Европы, и достигает мыса Код ( $41^{\circ}$  с. ш.) (Allen, 1959). У мыса Код проходит резкая смена фауны (Екман, 1953). Поскольку южная граница бореальной области находится у мыса Гаттерас (Екман, 1953; Pégès, 1961), можно считать, что у мыса Код проходит граница между Северобореальной и Южно-



реальной подобластями. Правда, Перес (Pégès, 1961) принимает за такую границу мыс Сейбл. Однако его точка зрения справедлива только для фауны верхней части шельфа в заливе Мэн. Нижняя часть шельфа заселена относительно холодолюбивыми животными.

Северная граница распространения этого вида в Атлантике у Европейского побережья проходит по параллели 89° с. ш. (Горбунов, 1932, 1934), а у Гренландии он распространяется до 75—76° с. ш. (Allen, 1959). Таким образом, в Атлантике северный шримс встречается от 41° до 82° с. ш. Здесь, несмотря на широкое распространение, он встречается, разумеется, не везде.

В Северном море он обычен у Нортумберленда (Allen, 1959), встречается у Шотландии (Grieg, 1926; цит. по Allen, 1959), один раз отмечен у Доггер-банки (Wedemeyer, 1912), многочислен в проливе Скагеррак и заходит в Каттегат примерно до Гётеборга (Hjort a. Ruud, 1938; Rasmussen, 1953; Allen, 1959). В центральной части Северного моря отсутствует (Poulsen, 1946; Allen, 1959). Обитает вдоль всего побережья Норвегии, у Ян-Майена (Hofsten, 1916; Heegaard, 1941; Rasmussen, 1953). Широко распространен в Баренцевом море (Hofsten, 1916; Stephensen, 1935; Паленичко, 1941; Зонтова, 1958; Пахомова, 1966), на север идет до Шпицбергена и Земли Франца-Иосифа (Rasmussen, 1953; Горбунов, 1932, 1934; Allen, 1959; Blacker, 1957; Кобякова, 1964).

Из Баренцева моря северный шримс проникает в Карское море, где отмечался до 94°38' в. д. (Горбунов, 1946). В Карском море, вероятно, очень редок и известен по немногочисленным находкам (Горбунов, 1946; Ретовский, 1936). Весьма редкие случаи обнаружения его в Белом море (Кузнецов, 1964) свидетельствуют об эпизодическом заходе сюда этого вида.

В Восточной Атлантике и прилегающих к ней арктических морях северный шримс течениями выносятся далеко за пределы границы между Арктической и Бореальной областями, установленной З. А. Филатовой (1938), В. А. Броцкой и Л. А. Зенкевичем (1939), Зенкевичем (1963). Его можно обнаружить даже в Высокой Арктике (Карское море). Это можно объяснить только пассивным выносом личинок или взрослых животных в стерильную зону выселения этого вида.

Между Ян-Майеном и Исландией вид не был обнаружен, хотя у самих островов многочислен. Встречается у Южной Гренландии и вдоль ее западного побережья доходит до широты 75° (Heegaard, 1941; Horsted a. Smidt, 1956).

Долгое время считали, что в западной части Девисова пролива и у Лабрадора этот вид не обитает (Allen, 1959). Однако Сквайрс (Squires, 1965) показал, что *P. borealis* заходит здесь за полярный круг (примерно до 67° с. ш.) и встречается у южной части Баффиновой Земли, в заливе Унгава, вдоль побережья Лабрадора, придерживаясь преимущественно глубин 200—375 м (Squires, 1965) или 350—400 м (Fontain, 1970), при положительной температуре (в основном 3—4° С, по Fontain, 1970). Он полностью отсутствует на глубине менее 100 м (Squires, 1965). Южнее этот вид обычен, а нередко и многочислен: у о. Ньюфаундленд, в заливе Св. Лаврентия, у Большой Ньюфаундлендской банки и банки Флемиш-Кап, у банки Джоржес и далее к югу — до залива Мэн (мыс Код) (Allen, 1959; Squires, 1961, 1965, 1966; Dow, 1963; Михалкович, 1964; Wigley, 1960; Haynes a. Wigley, 1969; Fontain, 1970).

В Западной Атлантике *P. borealis* выходит за пределы Северо-бореальной подобласти в Низкую Арктику, граница между которыми находится у Сент-Джонса (Несис, 1965), но не заходит за границу

между Высокой и Низкой Арктикой, проходящей по линии Туле — Земля Элсмира (Dunbar, 1953).

Следовательно, в Атлантическом океане северный шримс не заходит в Южнобореальную подобласть, а распространен в Северобореальной и Низкоарктической подобластях, а в восточной части своего атлантическо-арктического ареала заходит даже в Высокую Арктику.

В Тихом океане у Американского побережья южная граница распространения вида проходит примерно по широте  $46^\circ$  близ устья реки Колумбия (Rathbun, 1904; Allen, 1959), т. е. немного заходит к югу за фаунистическую границу у Пьюджет-Саунда, которую установил еще Дана (Dana, 1853, цит. по Hedgpeth, 1957) и которую можно принять за границу между Северо- и Южнобореальной подобластями.

У Британской Колумбии и вдоль всего побережья залива Аляска северный шримс — одна из самых обычных и многочисленных форм среди десятиногих ракообразных (Rathbun, 1904; Senate, 1945; Berkeley, 1930; Roncholt, 1963). Он отмечен также вдоль Алеутских островов (Rathbun, 1904). В Беринговом море этот вид широко распространен. В восточной части моря он обитает как на материковом склоне, так и в сравнительно мелководном заливе Бристоль, где встречается до глубины 53 м (Rathbun, 1904). Последний автор, а также Аллен (1959) не указывают этот вид для западной части Берингова моря, но он был найден здесь Заренковым (1960а) и нами в южной части Анадырского залива, у мыса Наварин, в Олюторском заливе, где является весьма обычной формой.

Вдоль Корякского побережья северный шримс, видимо, отсутствует или очень редок. Здесь преобладают жесткие грунты, а температура у дна — обычно ниже  $0^\circ\text{C}$ . Из креветок здесь обитают холодноводные *Pandalus goniurus*, *Eualus macilentus*, *Sclerocrangon boreas*, *Lebbeus groenlandicus*, *Argis crassa*. Это свидетельствует о неблагоприятных условиях для обитания здесь северного шримса.

*P. borealis* встречается вдоль восточного побережья и у южной оконечности Камчатки, у Курильских островов (Заренков, 1960а).

В Охотском море эта креветка распространена вдоль верхней части западнокамчатского материкового склона (Виноградов, 1947), отмечена у Шантарских островов (Brandt, 1851) и у о. Сахалина (Кобякова, 1958). В Японском море этот вид обнаружен у о. Хоккайдо и северной части с. Хонсю, до залива Тояма (примерно  $37^\circ$  с. ш.) (Yokoуа, 1933; Виноградов, 1947; Kurata, 1957; Allen, 1959), а в Приморье — от  $51^\circ$  с. ш. до залива Петра Великого (Кобякова, 1937; Виноградов, 1947), а также у Кореи, видимо, до Пусана (Yoshida, 1941; Вae, 1963). У Азиатского побережья северный шримс заходит за южную границу Северобореальной подобласти, проходящую по бухте Ольга, о. Монерон, близ города Чехов и по проливу Екатерины (Виноградов, 1948).

Самая северная точка нахождения этого вида приводится Сивертсеном (Sivertsen, 1932) в Чукотском море у о. Врангеля на широте  $73^\circ$  с. ш. Это указание, однако, вызывает большое сомнение (Макаров, 1941; Виноградов, 1947). Вследствие мелководности Чукотского моря зимнее охлаждение у о. Врангеля проникает до дна, где большую часть года, следовательно, наблюдается отрицательная температура, неблагоприятная для северного шримса. Некоторые признаки единственного дефектного экземпляра, имевшегося у Сивертсена (1932) (в частности, отсутствие шипиков на дорзальной стороне заднего края третьего и четвертого абдоминальных сегментов), позволяют считать, что этот экземпляр относится не к *P. borealis*, а к близкому морфологически, но резко отличающемуся по термотипии, холодноводному *Pandalus goniurus* Stimpson, о котором Сивертсен (1932) совсем не



упоминает. В действительности северный шримс, обитающий вдоль азиатского побережья, не заходит, видимо, севернее Анадырского залива, к югу от которого проходит граница между Арктической и Бореальной областями (Виноградов, 1948; Нейман, 1963).

У Американского побережья, вдоль которого в северном направлении идет теплое течение, *P. borealis* проникает далеко на север; он был отмечен даже у мыса Барроу (MacGinitie, 1955), где проходит граница между Высокой и Низкой Арктикой (Макаров, 1941) и где еще чувствуется влияние тихоокеанских вод и присутствуют тихоокеанские бентосные виды (Ушаков, 1952; MacGinitie, 1955).

Если сравнить распространение северного шримса в атлантическом и тихоокеанском секторах Арктики, можно заметить, что в первом секторе этот вид проникает на север значительно дальше, чем во втором, благодаря широкому сообщению между Северным Ледовитым океаном и Атлантикой. Северный шримс заходит далеко на север и восток в Высокую Арктику вместе с водами Гольфстрима и продолжающимися его потоками, которые проникают в Баренцево море, достигают Шпицбергена и Земли Франца-Иосифа. Вдоль восточного побережья Девисова пролива вид следует с Западно-Гренландским течением.

Совершенно иная картина наблюдается на границе Арктики и Пацифики. Два океана, Ледовитый и Тихий, соединены узким и мелководным Беринговым проливом, водообмен через который относительно невелик (Ратманов, 1937; Солянкин, 1965; Coachman a. Aagaard, 1966). Вследствие этого воды тихоокеанского происхождения отепляют очень небольшую часть Чукотского моря, примыкающую к побережью Аляски. Поэтому понятно, что северный шримс, распространение которого в северных частях ареала связано с теплыми течениями, в Чукотском море не идет так далеко на север, как в атлантическом секторе, и вдоль Американского побережья, несмотря на теплое течение, не выходит за пределы Низкой Арктики. Вдоль Азиатского побережья он, видимо, не преодолевает даже анадырский фаунистический барьер и не выходит, следовательно, из Бореальной области.

В географическом распространении северного шримса в Атлантическом и Тихом океанах и соответствующих секторах Арктики имеются и черты сходства. Во-первых, вдоль восточных побережий океанов вид проникает на север дальше, чем вдоль западных (вследствие узкого и мелководного Берингова пролива этот эффект, правда, слабо выражен, хотя и здесь вид проникает у Аляски дальше, чем у азиатских берегов). Во-вторых, вдоль западных побережий обоих океанов северный шримс продвигается гораздо дальше к югу, чем вдоль восточных. Эти сходные черты в распространении вида объясняются, как нам кажется, сходством в системе течений и особенностями экологии северного шримса.

*P. borealis* обитает в северной части Бореальной области и избегает не только арктических, но и сильно прогретых вод. Поэтому в южных частях ареала его распространение связано не с относительно теплыми, как это наблюдается на севере, а с относительно холодными водами, и в таких районах, как Новая Англия (Wigley, 1950; К. Н. Несис, устное сообщение), залив Петра Великого и у северной части о. Хонсю, этот вид является индикатором относительно холодных вод. Если теплые течения способствуют продвижению этого вида далеко на север вдоль восточных берегов океанов, то далекое проникновение *P. borealis* на юг вдоль западных побережий стало возможным, видимо, благодаря холодным течениям, которые идут с севера вдоль западных берегов Атлантики и Пацифики.

Таким образом, холодные течения, препятствующие обитанию *P. borealis* на севере (у Западной Гренландии, у берегов Чукотки и т. д.),



на юге способствуют проникновению вида за южную границу Северобореальной подобласти.

Основным фактором, ограничивающим распространение северного шримса, является температура воды (низкая — на севере; высокая — на юге).

Северный шримс отмечался в Атлантике при температуре от минус 1,92 до плюс 11,13°С (Паленичко, 1941; Allen, 1959), а Поульсен (Poulsen, 1946) обнаружил личинок («стадия шизоподы») при плюс 14°С. В Пацифике этот диапазон более узок — от минус 1,4 до плюс 11,08°С (наши наблюдения; Butler, 1964). Эти цифры, как и аналогичные данные о батиметрическом распределении, мало характеризуют экологию вида. Так, например, хотя *P. borealis* нередко встречается при отрицательной температуре, он не характерен для холодных вод. Так, например, длительное воздействие (2 месяца) низкой температуры (менее чем минус 1°С) вызывает массовую гибель креветок и уничтожает их запасы в изолированных гренландских фьордах.

В фьордах, где у дна преобладает температура ниже 0,4°С, часть самок обычно теряет икру, а в фьордах, где температура около 0°С и ниже, процесс размножения прекращается вследствие гибели икры (Horsted a. Smidt, 1956). Воспроизводство креветок в таких фьордах обеспечивается, как полагают эти авторы, только в результате заноса личинок из более южных фьордов. Поэтому фьорды западного побережья Гренландии севернее залива Диско являются стерильной зоной выселения шримса.

Однако при температуре более 8°С этот вид также немногочислен. До работы Аллена (1959) температура 8°С принималась вообще за верхнюю границу температурного диапазона северного шримса (Rasmussen, 1953, Паленичко, 1941). Температура, при которой наблюдается наибольшее количество *P. borealis*, указана в табл. 2.

Таблица 2

Температурные условия существования северного шримса в разных частях его ареала

Район	Общая амплитуда колебания температуры, °С	Автор	Предпочитаемая температура, °С	Автор
<i>Атлантический океан</i>				
Нортумберленд	6—11,1	Allen, 1959	—	—
Норвежские фьорды	—	—	3—8	Rasmussen, 1953
Баренцево море	—1,9 — +6,0	Паленичко, 1941	0,0—2,0	Паленичко, 1941
Шпицберген	—1,67 — +2,74	Hofsten, 1916	1,0—3,0	Hofsten, 1916
Гренландия	—	—	1—2	Smidt, 1965
Лабрадор	—1,4 — +7,6	Squires, 1965	3—6	Squires, 1965
Ньюфаундленд	—	—	4—6	Squires, 1961, 1967
Залив Мэн	3—10	Bigelow, 1924 (цит. по Паленичко, 1941)	4,4—7,7	Wigley, 1960
<i>Тихий океан</i>				
Британская Колумбия	7,37—11,08	Butler, 1964	—	—
Залив Аляска	до 11,1	Wathne a. Johnson, 1961	3,8—7,0	Данные автора
Берингово море	—1,4 — +5,12	Данные автора	1,8—3,0	Данные автора
Охотское море	—1,0 — +2,34	Виноградов, 1947	0—2,0	Виноградов, 1947

Как видно из табл. 2, северный шримс даже в районах своего преимущественного обитания встречается в довольно широком диапазоне температуры (от 1 до 8°С). В южных районах обитания (например, у Южной Норвегии) он, по-видимому, избегает вод температурой ниже 3°С, но в Гренландии, у Шпицбергена и в Беринговом море он образует промысловые скопления именно при такой температуре. В Аляскинском заливе промысловые концентрации креветок были отмечены нами при температуре от 3,8 до 7,1°С, однако можно было заметить, что креветки избегают вод температурой выше 6,5°С (Иванов, 1967), но именно этой температуры этот вид придерживается у Норвегии.

Создается впечатление, что сама по себе температура (разумеется, в определенном диапазоне, видимо, от 1 до 8—10°С) не определяет место образования скопления. Северный шримс как вид в целом тяготеет, видимо, не столько к какому-то температурному оптимуму, сколько к зоне трансформации двух водных масс<sup>1</sup> (Иванов, 1967, 1970; Ivanov, 1969; Брызгин, 1970). Поскольку в разных географических районах температура в этой зоне может колебаться в узких пределах, легко прийти к заключению, что вид приурочен именно к этому узкому диапазону. Однако связь с температурой в данном случае лишь косвенная.

Поскольку северный шримс не выносит в течение длительного времени отрицательной температуры, мелководные районы, охлаждающиеся зимой до дна, неблагоприятны для обитания этого вида, и те из них, где был найден *P. borealis*, следует считать стерильными зонами выселения. Такими районами являются, как нам кажется, Анадырский залив, северная часть Берингова и южная часть Чукотского морей, район у Земли Франца-Иосифа, Карское и Белое моря. Следовательно, мнение Аллена (1959) о том, что *P. borealis* является типичным арктическо-бореальным видом и не имеет или имеет небольшую зону стерильного выселения, вряд ли справедливо.

Хорстед и Смитт (1956) указывают и другие факторы, ограничивающие распространение вида к северу (короткий вегетационный период, малая продуктивность вод), но их влияние не было доказано, хотя правильность этой точки зрения кажется вероятной.

Кроме прямого летального воздействия на икру и взрослых особей (Horsted a. Smidt, 1956), неблагоприятное влияние низкой температуры на северные популяции *P. borealis* сказывается в замедлении темпа роста и созревания, поздней смене пола (Rasmussen, 1953; Allen, 1959). Естественно полагать, что на севере лишь небольшая часть креветок доживает до возраста, когда происходит смена пола, а при некоторой критической температуре все креветки должны погибать прежде, чем они станут самками и дадут потомство. Этому же мнению придерживается Сквайрс (1965). Действительно, в Ньюфаундлендских фьордах с температурой ниже 3°С число самок значительно меньше, чем самцов (Squires, 1965, 1967), а в таких холодных районах, как Карское и Чукотское моря, самки с икрой вообще не отмечались (Горбунов, 1946; MacGinitie, 1955; Sivertsen, 1932).

В суровых северных условиях для обеспечения выживания креветок особое значение имеет жизнестойкость потомства. Медленное созревание, поздняя смена пола приводят к тому, что в северных популяциях в размножении принимают участие особи, выдержавшие суровый естественный отбор на протяжении нескольких лет (прежде всего, по устойчивости к низкой температуре).

Как полагает Геодакян (1965), у раздельнополых особей генотип

<sup>1</sup> Это не исключает существования в разных районах физиологических рас, различающихся по их отношению к температуре.

самцов в среднем лучше приспособлен к условиям обитания в данном месте, чем генотип самок, поскольку обычно естественный отбор особенно жестко выбраковывает неприспособленных самцов. Самцы раздельнополых видов поэтому в большей мере, чем самки, влияют на образование жизнестойкого поколения. В отличие от раздельнополых видов, у которых естественный отбор «щадит» самок, у северного шримса самки проходят суровый отбор, так как в прошлом они сами были самцами. Поэтому самки протерандрических гермафродитов должны в гораздо большей степени способствовать жизнестойкости потомства, чем самки раздельнополых видов. Преобладание самцов в популяциях северного шримса, обитающих в холодноводных районах (Squires, 1965, 1967), должно способствовать участию в размножении наиболее крупных старых самцов, также выдержавших суровый отбор.

Нам кажется, что структура популяции *P. borealis* на севере (резкое преобладание самцов) и основная черта его биологии (протерандрический гермафродитизм) являются одной из причин, способствующих продвижению этого вида на север.

Вопрос о факторах, ограничивающих распространение северного шримса к югу, довольно сложен.

В литературе прямых указаний на летальное воздействие высокой температуры на икру, личинок и взрослых особей северного шримса в естественных условиях мы не встречали.

Возможно, *P. borealis* устойчив к еще более высокой температуре, чем  $11,1^{\circ}\text{C}$  (максимальная температура, при которой он найден в природе — Allen, 1959). Однако более или менее устойчивые скопления креветок редко встречаются при средней температуре выше  $8^{\circ}\text{C}$ . Интересно поэтому изучить механизм, препятствующий эффективному освоению этим видом более теплых районов. При этом опять следует учесть особенности полового развития креветок, их протерандрический гермафродитизм и зависимость скорости полового созревания от температуры.

Обращает внимание, что в изученных популяциях вблизи южных границ ареала северного шримса значительное число особей (30% — у Нортумберленда, Allen, 1959; 49% — у Британской Колумбии, Butler, 1964) составляют первичные и вторичные<sup>1</sup> самки. Таким образом, у южных границ обитания примерно от трети до половины особей в возрасте 1,5 года становятся самками, минуя стадию самца. Можно полагать, что южнее этих изученных районов первичные и вторичные самки среди полуторагодовалых особей резко преобладали бы над самцами, а в некотором месте практически все особи в возрасте 1,5 года должны были бы становиться самками. В этом случае, разумеется, доля самок была бы гораздо выше, чем доля самцов, не только среди 1,5-годовалых особей, но и во всей популяции.

Неизвестно, сколько самок может оплодотворить один самец в сезон спаривания, но можно полагать, что в подобных популяциях репродуктивная способность будет невысокой вследствие недостатка самцов. Ввиду быстрого созревания самки креветок в южных районах мельче и, следовательно, менее плодовиты, чем самки на севере (Allen, 1959). Более того, данные Аллена свидетельствуют о том, что даже при одних и тех же размерах самки из южных популяций несут меньше икры, чем из северных. Все это должно снижать репродуктивную способность южных популяций и ограничивать распространение северного шримса на юг.

<sup>1</sup> Вторичными Егерстен (Jägersten, 1936) называет таких самок, которые, как и первичные, ранее не участвовали в размножении в качестве самцов, что отличает их от «гермафродитных» самок.



Таким образом, одним из возможных факторов, лимитирующих распространение вида, может быть чрезмерно быстрое половое развитие (мы предлагаем его называть гиперакселерацией полового развития), приводящее к недостатку самцов и низкой плодовитости самок. Можно предположить, что гиперакселерация полового развития при повышении температуры делает для пандалид протерандрической гермафродитизм неблагоприятной биологической особенностью для жизни в субтропиках и тропиках. Во всяком случае, в тропических и субтропических районах пандалиды не только не образуют столь плотных концентраций, как на севере, но и не обитают обычно в самой верхней, хорошо прогреваемой зоне и вообще мало характерны для теплых вод.

Вывод о гиперакселерации полового развития как возможном факторе, лимитирующем распространение протерандрических гермафродитов, мы рассматриваем как гипотезу, правильность которой следовало бы проверить в дальнейших полевых и экспериментальных работах (включая другие группы беспозвоночных с протерандрическим гермафродитизмом).

Изучая пандалид Британской Колумбии, Батлер (1964) пришел к выводу, что количество первичных самок увеличивается в популяциях, обитающих при сильно отличающихся от оптимальных условиях, т. е. и у южных, и у северных границ их ареала. Появление таких самок, по мнению Батлера, является приспособлением для сохранения высокого темпа воспроизводства, необходимого для выживания популяций в неблагоприятных условиях. Батлер полагает, что не только температура, но и другие факторы (соленость, субстрат и внутривидовая конкуренция) могут вызвать раннее созревание и смену пола.

С этими выводами можно согласиться лишь частично. Во-первых, для процветания популяции пандалид ускорение созревания благоприятно, видимо, лишь до известного предела. Во-вторых, появление первичных и вторичных самок обусловлено прежде всего действием высокой температуры, а не вообще неблагоприятными условиями. Поэтому увеличение числа первичных и вторичных самок наблюдается только у южных границ ареала, но никак не у северных (Rasmussen, 1953; Allen, 1959; Squires, 1965).

Данные Батлера (1964) о том, что у Ванкувера в популяции *P. jordani* количество первичных и вторичных самок больше, чем в калифорнийской популяции, не кажутся нам достаточно убедительными, чтобы отказать от наших возражений, так как выводы Батлера противоречат всей сумме наших знаний по биологии размножения *P. borealis* в разных частях его громадного ареала. Северный шримс изучен гораздо лучше и имеет более широкий ареал, чем *P. jordani*, что дает хорошую возможность проверки предположений Батлера. Однако в северных популяциях *P. borealis*, обитающих в очень суровых условиях, первичные и вторичные самки никогда не наблюдались (Rasmussen, 1953; Horsted a. Smidt, 1956).

У сравнительно хорошо изученного вида *Pandalus montagui* в Атлантике первичные и вторичные самки также отмечались только в южных популяциях (Jägersten, 1936; Mistakidis, 1957). Если добавить, что о Ванкувер, где работал Батлер, расположен довольно далеко от северной границы ареала *P. jordani* и биология этого вида по всему его ареалу изучена еще недостаточно, становится ясным, что выводы, основанные на биологии *P. borealis*, предпочтительнее.

Изучение распространения северного шримса затрагивает вопрос о зоогеографической характеристике этого вида.

Несмотря на то что *P. borealis* изучен лучше, чем многие другие беспозвоночные, в определении его зоогеографической характеристики

нет единства: Хофстен (1916), Хейгорд (1941), Стефенсен (1935), Паленичко (1941), Аллен (1959) считают его арктическо-бореальным видом, другие исследователи — бореальным и, учитывая особенности его распределения, делают уточнение, называя его субарктическо-бореальным (Виноградов, 1947; Нейман, 1963) или бореальным батимальным (Несис, 1961). Отсутствие единого взгляда на зоогеографическую принадлежность северного шримса объясняется, в сущности, различным подходом указанных авторов к определению зоогеографической характеристики морских видов.

Те авторы, которые относят северного шримса к арктическо-бореальным видам, исходят в основном из его географического распространения, причем обычно всем местам его нахождения придается равное значение. Биологии вида при этом уделяется мало внимания. Если исходить из этих позиций, то обитание северного шримса и у Шпицбергена и в Северном море, безусловно, свидетельствует об арктическо-бореальной природе этого вида.

Однако биологические данные говорят о бореальной природе северного шримса (предпочтение самками вод с положительной температурой, гибель икры и даже всей популяции креветок при низкой температуре — Horsted a. Smidt, 1956). Авторы, рассматривающие северного шримса как бореальный вид, исходят преимущественно из его биологических особенностей, т. е. используют накопленные данные о его биологии и, таким образом, практически применяют иной подход к его зоогеографической характеристике, выдвигая на первый план биологию вида, а не его формально установленный ареал. Такая позиция нам кажется предпочтительней.

Один из недостатков зоогеографических исследований, игнорирующих биологию видов, заключается в том, что всем местам нахождения вида придается равное значение. Для зоогеографии же первостепенное значение имеют те части ареала, где возможно успешное размножение вида (Экман, 1953) и где обитают независимые и полузависимые популяции по В. Н. Беклемишеву (1960). Стерильные зоны выселения даже не включаются иногда в ареал вида (Беклемишев, 1966). Такой подход предусматривает знание биологии видов, используемых для зоогеографических построений, на всем их ареале.

В настоящее время еще не изучена эффективность размножения северного шримса в разных частях его ареала, но с некоторыми предположениями мы попытались составить схематическую карту распространения разных типов популяций этого вида (рис. 2) в соответствии с классификацией В. Н. Беклемишева (1960). В случае отсутствия прямых указаний на размножение северного шримса при составлении этой карты учитывалось количественное развитие вида (все районы с промысловыми концентрациями отнесены нами к основе ареала) и физико-географические особенности районов (наличие круговых течений, температура и т. п.).

Районы, где происходит успешное размножение северного шримса (независимые и полузависимые популяции), в большинстве случаев могут быть отнесены к Северобореальной подобласти или к зоне смешения фаун Арктической и Бореальной областей. Немногие случаи, когда независимые популяции северного шримса располагаются вне Северобореальной подобласти, объясняются далеким проникновением на север (Шпицберген<sup>1</sup>, Западная Гренландия) теплых вод или, напротив, холодных вод на юг (залив Петра Великого, Корея). Поэтому мы вполне согласны с теми авторами (Макаров, 1941; Виноградов, 1947;

<sup>1</sup> Экман (1953), однако, рассматривает воды у Шпицбергена как стерильную зону выселения для северного шримса.



Рис. 2. Размещение разных типов популяций северного шрима:  
 1 — независимые популяции; 2 — предположительно независимые популяции; 3 — предположительно полунезависимые популяции; 4 — предположительные зоны стерильного выселения; 5 — зоны стерильного выселения. (Популяции 1—3 названы по В. Н. Беклемишеву, 1960).

Несис, 1961; Нейман, 1963), которые относят северного шрима к бо-реальным видам.

Однако мы считаем, что уточняющие определения (субарктический, батнальный) не совсем удачны, так как они не уточняют зоогеографическую характеристику вида, а классифицируют его по другому, экологическому, признаку, нарушая стройность классификации. Кроме того, в некоторых частях своего ареала *P. borealis* обитает преимущественно на шельфе на глубине менее 100 м или чуть глубже (Берингово море), и поэтому определение «батнальный» может подходить лишь к некоторым частям его ареала. Нам кажется, что наиболее удачной зоогеографической характеристикой для этого вида является «северобореальный».

### Выводы

1. Северный шримс — амфибореальный вид тихоокеанского происхождения.
2. Благодаря сходству в системе течений и в Атлантическом и в



Тихом океанах вид проникает на юг вдоль западных берегов дальше, чем вдоль восточных. На север *P. borealis* проникает, наоборот, дальше вдоль восточных берегов океанов, хотя узкий Берингов пролив в Пацифике маскирует эту закономерность. Вследствие широкого водообмена между Атлантическим и Северным Ледовитым океанами в атлантическом секторе Арктики вид распространяется на север значительно дальше, чем в тихоокеанском секторе.

3. Приведена карта географического распространения и размещения разных типов популяций северного шримса, различающихся по репродуктивной способности.

4. Северный шримс обнаружен при температуре от минус 1,92 до плюс 11,13°С, но предпочитает температуру, видимо, от 1 до 8°С. В этом диапазоне северный шримс тяготеет не столько к какому-то узкому температурному оптимуму, сколько к зоне трансформации двух водных масс. Вследствие этого в разных районах креветки могут образовывать скопления при разной температуре.

5. Основным фактором, лимитирующим распространение северного шримса, является температура воды. Низкая температура на севере замедляет рост, созревание и смену пола и может оказывать летальное действие на икру и даже взрослых особей. Преобладание самцов в северных популяциях и поздняя смена пола способствуют, видимо, повышению холодостойкости потомства.

Одним из возможных путей вредного влияния высокой температуры на юге является гиперакселерация полового развития (развитие, минуя стадию самца), что может привести к недостатку самцов в южных популяциях. Вследствие гиперакселерации развития протерандрический гермафродитизм, возможно, неблагоприятен для обитания пандалид на субтропическом и тропическом мелководье.

6. Северный шримс с зоогеографической точки зрения является «северобореальным» видом, если устанавливать его характеристику не только по его распространению, но и с учетом биологических особенностей.

#### Список использованной литературы

- Беклемишев В. Н. Пространственная и функциональная структура популяций. Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический, 65 (2), 1960.
- Беклемишев К. В. Экологические основы биогеографии пелагиали. В сб. Экология водных организмов, изд-во «Наука», 1966.
- Берг Л. С. О причинах сходства фаун северных частей Атлантического и Тихого океанов. Известия Российской Академии наук, 1918.
- Броцкая В. А. и Зенкевич Л. А. Количественный учет донной фауны Баренцева моря. Труды ВНИРО. Т. 4, 1938.
- Виноградов Л. Г. Десятиногие ракообразные Охотского моря. Известия ТИНРО. Т. 25, 1947.
- Виноградов Л. Г. О зоогеографическом районировании дальневосточных морей. Известия ТИНРО. Т. 28, 1948.
- Виноградов Л. Г. Определитель креветок, раков и крабов Дальнего Востока. Известия ТИНРО. Т. 33, 1950.
- Геодакян В. А. О существовании обратной связи, регулирующей соотношение полов. «Проблемы кибернетики». Вып. 13, 1965.
- Горбунов Г. П. Материалы по фауне Decapoda Земли Франца-Иосифа. Труды Арктического института. Т. 2, 1932.
- Горбунов Г. П. Биологические индикаторы и их значение в исследовании Арктики. «Arctica», 1934, № 2.
- Горбунов Г. П. Донное население Новосибирского мелководья и центральной части Северного Ледовитого океана. Труды дрейфующей экспедиции Главсевморпути на ледокольном пароходе «Г. Седов», 1937—1940. М.—Л., 1946.
- Драгулин М. Г. и Щепаккина А. И. Материалы по экологии Decapoda залива Петра Великого. Ученые записки Ленинградского государственного университета, № 15, 1937.

- Заренков Н. А. Заметки о некоторых десятиногих ракообразных Охотского и Берингова морей. Труды Института океанологии. Т. 34, 1960а.
- Заренков Н. А. Материалы по сравнительной экологии десятиногих ракообразных дальневосточных морей. «Зоологический журнал», 39 (2), 1960б.
- Зенкевич Л. А. Биология морей СССР. Изд-во АН СССР, 1963.
- Зонтова Н. К. Некоторые материалы о бокоплавах (Amphipoda) и десятиногих раках (Decapoda) прибрежной зоны восточного Мурмана. Труды Мурманской биологической станции. Т. 4, 1958.
- Иванов Б. Г. Скопления креветок в западной части Аляскинского залива. «Рыбное хозяйство», 1962, № 1.
- Иванов Б. Г. Некоторые данные о биологии креветок западной части залива Аляска. Труды ВНИРО. Т. 48 (сокращенный перевод под названием Russians find shrimp on U. S. Doorstep в Western Fisheries, 68, N 1, 1964), 1963.
- Иванов Б. Г. Закономерности распределения северного шримса (*Pandalus borealis* Kr.) в Беринговом море и заливе Аляска. «Океанология». Вып. 5, 1967.
- Иванов Б. Г. Распределение северного шримса (*Pandalus borealis* Kr.) в Беринговом море и заливе Аляска. Труды ВНИРО. Т. 70, 1970.
- Кобякова З. И. Десятиногие раки (Decapoda) Охотского и Японского морей. Ученые записки Ленинградского университета. Т. 3. Вып. 5, 1937.
- Кобякова З. И. Закономерности распределения десятиногих раков в районе Южного Сахалина. Труды проблемных и тематических совещаний Зоологического института АН СССР. Вып. 6. Л., 1956.
- Кобякова З. И. Состав и распределение десятиногих раков (Decapoda) в прибрежных водах островов Шикотан и Кунашир. Исследования дальневосточных морей СССР. Вып. 5, 1958а.
- Кобякова З. И. Десятиногие раки района южных Курильских островов. Исследования дальневосточных морей СССР. Вып. 5, 1958б.
- Кобякова З. И. Материалы по фауне Decapoda из районов Земли Франца-Иосифа, Шпицбергена и Гренландского моря. Труды Арктического и Антарктического научно-исследовательского института. Т. 259, 1964.
- Кузнецов В. В. Биология массовых и наиболее обычных видов ракообразных Баренцева и Белого морей. Изд-во «Наука», 1964.
- Макаров В. В. Фауна Decapoda Берингова и Чукотского морей. Исследования дальневосточных морей. Т. 1, 1941.
- Михалкович В. И. О распределении креветок в районах Лабрадора и Ньюфаундленда. Материалы рыбохозяйственных исследований Северного бассейна. Вып. 2. Изд. ПИНРО, Мурманск, 1964.
- Нейман А. А. Количественное распределение бентоса и кормовая база донных рыб в восточной части Берингова моря. Труды ВНИРО. Т. 43, 1963.
- Несис К. Н. Пути и время формирования разорванного ареала у амфибореальных видов морских донных животных. «Океанология». Т. 1. Вып. 5, 1961.
- Несис К. Н. Тихоокеанские элементы в бентосе Северо-Западной Атлантики. В сб. ВНИРО «Советские рыбохозяйственные исследования в северо-западной части Атлантического океана», 1962.
- Несис К. Н. Биоценозы и биомасса бентоса Ньюфаундлендско-Лабрадорского района. Труды ВНИРО. Т. 57, 1965.
- Паленичко З. Г. Распределение и биология креветки *Pandalus borealis* Kr. в Баренцевом море. «Зоологический журнал», 1941, № 20 (3).
- Пахомова Н. А. Десятиногие раки (Decapoda, Crustacea) южной части Баренцева моря. Труды Кольского филиала им. С. М. Кирова, Мурманской биологической институт. Вып. 11 (15), 1966.
- Ратманов Г. Е. К гидрологии Берингова и Чукотского морей. Исследование морей СССР. Вып. 25, Гидрометеиздат, 1937.
- Ретовский Л. О. Фауна Crustacea Decapoda сибирских морей. Труды Арктического института. Т. 33, 1936.
- Солянкин Е. В. О водном балансе Северного Ледовитого океана (водообмен с Атлантическим и Тихим океанами). Труды ВНИРО. Т. 57, 1965.
- Ушаков П. В. Чукотское море и его донная фауна. В сб. «Крайний северо-восток СССР». Т. 2. Изд. АН СССР, 1952.
- Филатова З. А. Количественный учет донной фауны юго-западной части Баренцева моря. Труды ПИНРО. Т. 2, 1938.
- Aker E., Kühlmorgen-Hille G. and K. Tiews. Experimental *Pandalus* fishing in the Skagerrak and in the North Sea in 1964 and 1965. ICES, C. M., Shellfish Committee (mimeo.), 1966.
- Allen, J. A. On the biology of *Pandalus borealis* with reference to a population off the Northumberland Coast. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 38 (1), 1959.
- Bae, Dong Hwan. A summary report on some major marine fisheries resources of Korea. Proc. Indo — Pac. Fish. Council, 10<sup>th</sup> Sess., Sect. 2, 1963.
- Berkeley A. The post — embryonic development of the common pandalids of British Columbia. Contr. Canad. Biol. Fish., N. S., 6 (6), 1930.

- Bigelow H. B. Physical oceanography of the Gulf of Maine. Bull. U.S. Bur. Fish., v. 40, part 2, 1924.
- Bigelow H. B. and Schroeder W. C. Notes on the fauna above mud bottoms in deep water in the Gulf of Maine. Biol. Bull., 76 (3), 1939.
- Blackner R. W. Benthic animals as indicator of hydrographic conditions and climatic change in Swalgaard waters. Fish. Investig., Ser. 2, 20 (10), 1957.
- Brandt F. Crustacea. Middendorff's Reise in den äussersten Norden und Osten Sibiriens. St. Petersburg, II, pt. 1, 1851.
- Butler T. H. Growth, reproduction, and distribution of pandalid shrimps in British Columbia. J. Fish. Res. Bd. Canada, 21 (6), 1964.
- Coachman L. K. and K. Aagaard. On the water exchange through Bering Strait. Limnology and Oceanography, 11 (1), 1966.
- Dana J. D., Crustacea. U.S. Exploring expedition during the years 1838—42 under the command of Charles Wilkes. 1851.
- Dow R. L. Fluctuations in Maine shrimp landing. Comm. Fish. Rev., 25 (4), 1963.
- Dunbar M. J. Arctic and subarctic marine ecology: immediate problems. Arctic, 6 (2), 1953.
- Ekman S. Zoogeography of the Sea. 1953.
- Fontain B. La crevette profonde (*Pandalus borealis*) dans la région du Nord—Ouest Atlantique. Sci. et pêche, N 7, 1926.
- Grieg J. A. Decapoda Crustacea from the West Coast of Norway and in the North Atlantic. Bergens Mus. Aarb. N 7, 1926.
- Hansen H. J. Crustacea, Malacostraca (I). The Danish Ingolf—Expedition, v. 3, part 2, 1908.
- Havinga B. Krebse und Weichtiere. Handbuch der Seefischerei Nordeuropas, Bd. 3, H. 2, 1929.
- Haynes E. B. and Wigley R. Biology of the northern shrimp, *Pandalus borealis*, in the Gulf of Maine. Trans. Amer. Fish. Soc., 98 (1), 1969.
- Hedgpeth J. W. Marine biogeography. Geol. Soc. America, Mem. 1 (67), 1957.
- Heegaard P. E. The zoology of East Greenland. Decapod crustaceans. Medd. Grönland, 121 (6), 1941.
- Hjort J. and Ruud J. T. Deep—sea prawn fisheries and their problems. Hvalrådets Skrifter, Oslo, N 17, 1938.
- Hofsten N. Die Decapoden Crustaceen des Eisfjordes. Kgl. Svenska Vetensk. Akad. Handl., 54 (7), 1916.
- Horsted S. A. and Smidt E. The deep—sea prawn (*Pandalus borealis* Kr.) in Greenland waters. Medd. Danm. Fisk. Havundersög., N. S., 1 (11), 1956.
- Ivanov B. G. The biology and distribution of the northern shrimp (*Pandalus borealis* Kr.) in the Bering Sea and the Gulf of Alaska. FAO Fish. Rep., (57), v. 3, 1969.
- Jägersten G. Über die Geschlechtsverhältnisse und das Wachstum bei *Pandalus*. Arkiv för Zoologi. Bd. 28, H. 4, N 20, 1936.
- Kurata H. Biology of the prawn, *Pandalus borealis*. Hokusuisiki Geppo, (in Jap.), 14 (4), 1957.
- MacGinitie G. E. Distribution and ecology of the marine invertebrates of Point Barrow, Alaska. Smiths. Misc. Coll., 128 (9), 1955.
- Makarov W. W. Beschreibung neuer Decapoden—Formen aus den Meeren des Fernen Ostens. Zool. Anz., 109 (11/12), 1935.
- Mistakidis M. N. The biology of *Pandalus montagui* Leach. Fish. Investig., London, Ser. 2, 21 (4), 1957.
- Pérès J. M. Océanographie biologique et biologie marine. Tome I. La vie benthique. 1961.
- Poulsen E. M. Investigations on the Danish fishery for, and the biology of the Norway lobster and the deep—sea prawn. Rep. Danish Biol. Sta., N 48, 1946.
- Rasmussen B. On the geographical variation in growth and sexual development of the deep—sea prawn (*Pandalus borealis* Kr.). Fiskeridir. Skr., 10 (3), 1953.
- Rathbun M. J. Decapod crustaceans on the northwest coast of North America. Harriman Alaska Series, 10. Smithsonian Inst., Wash., D. C., 1904.
- Roncholt L. L. Distribution and relative abundance of commercially important Pandalid shrimps in the Northeastern Pacific Ocean. U. S. Fish and Wildl. Serv., Spec. Sci. Rep.—Fish., N 449, 1963.
- Senate. Fishery resources of the United States. Letter of the Secretary of the Interior. 79<sup>th</sup> Congress, 1<sup>st</sup> Sess., Doc. N 51, 1945.
- Sivertsen E. Crustacean Decapoda and Mysidacea from the East Siberia and Chukotsk Seas. Sci. Res. Norweg. N. Polar Exped. «Maud» 1918—1925, 5 (13), 1932.
- Smidt E. Deep—sea prawn and the prawn fishery in Greenland waters. Rapp. Proc.—Verb. Reun., v. 156, 1965.
- Squires H. J. Shrimp survey in the Newfoundland fishing area, 1957 and 1958. Bull. Fish. Res. Bd. Canada, N 129, 1961.
- Squires H. J. Decapod Crustaceans of Newfoundland, Labrador and the Canadian Eastern Arctic. Fish. Res. Bd. Canada, Manuscr. Rep. Ser. (Biol.), N 810, 1965.



- Squires H. J. Distribution of Decapod Crustacea in the Northwest Atlantic. Serial Atlas of the Marine Environment, Amer. Geographical Soc., Folio 12, N.Y., 1966.
- Squires H. J. Relation of temperature to growth and selfpropagation of *Pandalus borealis* in Newfoundland. FAO Fish. Rep., (57), v. 2, 1968.
- Stephensen K. Storkrebs, I. Skjoldkrebs, Danmarks Fauna, 1910.
- Stephensen K. The Godhåb Expedition, 1928. Crustacea, Decapoda. Medd. Grönland, 80 (1), 1935.
- Stephensen K. Crustacea, Decapoda. The Zoology of Iceland, 3 (25), 1939.
- Wathne F. and Johnson H. C. Shrimp exploration in central Alaskan waters by the M/V John N. Cobb, October—November 1959. Comm. Fish. Rev., 23 (1). 1961.
- Wedemeyer H. Die Carididen der Nordsee. Wiss. Meeresunters., N. F., Bd. 15, 1912.
- Wigley R. L. Note on the distribution of Pandalidae (Crustacea, Decapoda) in New England waters. Ecology, 41 (3), 1960.
- Wollebaek A. Ræker og rækefiske. Aarsberetning vedk. Norges Fiskerier, 2, 1903.
- Wollebaek A. Remarks on decapod crustaceans of the North Atlantic and the Norwegian fjords (I and II). Bergens Mus. Aarbog., N 12, 1908.
- Yokoya Y. On the distribution of Decapod Crustaceans inhabiting the continental shelf around Japan, chiefly based upon the materials collected by S. S. Soyo—Maru, during the year 1923—1930. J. Coll. Agriculture, Tokyo Imp. Univ., 12 (1), 1933.
- Yoshida H. Important marine shrimps and lobsters of Tyosen (Korea). Bull. Fish. Exp. Sta., Tyosen, N 7, Husan, 1941.

#### Summary

The northern shrimp, *Pandalus borealis* Kr. is an amphiboreal species of the Pacific origin. Due to the similarity in the system of currents in the Atlantic and Pacific *P. borealis* occurs farther south along the western and farther north along the eastern coasts than along the eastern and western coasts of both oceans, respectively.

Due to the extensive water exchange between the Atlantic and the Arctic Oceans *P. borealis* is distributed farther north in the Atlantic sector of the Arctic than in the Pacific sector.

*P. borealis* occurs at temperatures from  $-1.92$  to  $11.13^{\circ}\text{C}$ , but seems to prefer temperatures in the range from  $1$  to  $8^{\circ}\text{S}$ . Within this temperature range it tends to concentrate in the zone of mixing of two water masses. Water temperature is the decisive factor in the distribution of *P. borealis*. Low temperatures in the north inhibit the growth and maturation of the shrimp and may be lethal to the species. The adverse effect of high temperatures in the south may lead to a hyperaccelerated sexual development (the male phase is omitted), which results in a shortage of males in southern populations.

It seems likely that shallow waters in the tropics are unfavourable habitats for pandalids due to the hyperacceleration of sexual development.

Charts of the geographic distribution of *P. borealis* and localities of various types of its populations characterized by different reproductive capacities are presented.