

УДК 639.28:562/567 (265.53-17)

Изменения состояния северной креветки в северной части Охотского моря в ходе репродуктивного и линочного циклов

К. В. Бандурин¹, М. Г. Карпинский²

¹ Федеральное агентство по рыболовству (ФАР)

² Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «ВНИРО», г. Москва)

e-mail: karpinsky@vniro.ru

Рассматриваются изменения состояния стадий репродуктивного и линочного циклов и некоторые другие особенности биологии северной креветки (*Pandalus borealis eous*), полученные на основании данных ежедневных биологических анализов, собранных на протяжении 10 месяцев календарного года и сгруппированных по пятидневкам. Материал собирался в Притауйском районе северной части Охотского моря. Репродуктивный цикл у самок продолжается два года: в первый происходит развитие гонад, заканчивающееся нерестом, во второй — вынашивание яиц на плеоподах до выпуска личинок и начала нового цикла. Изменения прослеживаются по доле соответствующих стадий в общем количестве особей для трёх групп: самцов, самок первого и второго года. Самцы линяют дважды в течение года, а самки — трижды в течение двух лет репродуктивного цикла, все линьки продолжаются 2–3 месяца и расходятся по срокам. По изменениям в уловах доли самок первого и второго года выдвигается гипотеза о вертикальных миграциях. Доля самок со стермальными шипами, впервые принимающих участие в процессе размножения, составляет около 45%, что означает, что самки могут пройти до трёх репродуктивных циклов.

Ключевые слова: северная креветка *Pandalus borealis eous*, северная часть Охотского моря, репродуктивный цикл, линочный цикл, стерральные шипы.

ВВЕДЕНИЕ

Фауна креветок Охотского моря изучена достаточно хорошо. Первым исследователем был Ф. Ф. Брандт [Brandt, 1851], обработавший сборы А. Ф. Миддендорфа. Материалы экспедиции на «Альбатросе» были обработаны и опубликованы М. Рэтбен [Rathbun, 1904]. Сборы периода 1899–1932 гг. были использованы в работах В. К. Бражникова [1907], З. И. Кобяковой [1936], В. В. Макарова [1941]. Завершением работ довоенного периода стали труды Л. Г. Виноградова [1947, 1950], чей определитель до сих пор остаётся

основным при исследованиях десятиногих ракообразных Дальнего Востока. За несколько последних десятилетий появился ряд работ, большей частью японских исследователей, посвящённых ревизии родов и описанию новых видов [Hayashi, 1992; Komai, 1999; Соколов, 2001 и др.].

Биология креветок известна значительно хуже, причём не только в Охотском море. Основные исследования креветок связаны с промыслом, поэтому лучше других изучены массовые (промысловые) виды, первый среди которых — северная креветка *Pandalus*

borealis, важнейший объект промыслового рыболовства, представленная в Охотском море тихоокеанским подвидом, *P. borealis eous* Макагов, 1935¹. Биология этого вида изучалась и в северной Атлантике [Berkeley, 1930; Rasmussen, 1953; Allen, 1959], и в северной Пацифике [Butler, 1964; Иванов, 1969, Kurata, 1981]. В российских водах исследования распределения и особенностей биологии вида проводились в Баренцевом море [Беренбойм, 1992], в северо-западной части Берингова моря [Андронов, 2001], у побережья юго-западной Камчатки [Лысенко, 2000], в сахалинских водах [Букин, 2003].

С 1999 г., после многолетнего перерыва, возобновился промысел северной креветки и одновременно исследование её распределения и особенностей биологии в северной части Охотского моря, в основном в Притауйском районе [Бандурин, 2001]. На борту промысловых судов проводились сборы материалов по размерно-половому составу креветок, основным особенностям биологии и распределения вида, различным прикладным аспектам биологии креветок и промыслу [Михайлов и др., 2003; Бандурин, 2006]. Предварительные данные по срокам линьки, созревания гонад, по стадиям развития яиц на плеоподах и их взаимосвязь между собой были опубликованы ранее [Бандурин, Карпинский, 2007]. В предлагаемой работе нам удалось расширить период наблюдений, добавив материалы за март и начало апреля, провести более полный анализ полученных результатов, а также использовать дополнительные данные, позволяющие лучше понять особенности биологии вида.

В развитии северной креветки, как, впрочем, и всех ракообразных, наблюдается хорошо выраженная цикличность. В первую очередь это линочный цикл — сбрасывание старых покровов и последующий быстрый рост, после чего формируется новый жесткий панцирь. Второй цикл связан с размножением: развитием и созреванием гонад, откладкой яиц, их вынашиванием и выпуском личинок. Оба цикла связаны между собой: длительное

время ношения яиц делает невозможной в этот период линьку, вследствие чего она происходит до и после периода вынашивания. Такая связь позволила рассматривать два процесса вместе, тем более что материалом служат данные одних и тех же биологических анализов. Следует также учитывать, что северная креветка — протерандрический гермафродит, у которого происходит смена пола.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собирался в Притауйском районе в северной части Охотского моря на промысловых судах, выполнявших работы по научной программе. При проведении биологических анализов у креветок измеряли длину карапакса (ДК) и тела (ДТ), определяли пол, стадии эмбрионального развития яиц в кладке, стадии развития гонад, стадии линочного цикла, наличие или отсутствие стернальных шипов. Существует несколько методов и шкал оценки этих стадий, поэтому необходимо сказать, что мы пользовались методикой, приводимой Б. Г. Ивановым [2004], как наиболее адаптированной к массовым полевым исследованиям. За время нашей работы появились новые методы оценки, однако мы не сочли возможным их применение, чтобы сохранить преемственность материала.

Самок идентифицировали в первую очередь по наличию яиц на плеоподах и гонадам, а самцов — по размерам мелких особей (ДК = 14–24 мм). Определение пола у крупных самцов, мелких самок без яиц на плеоподах и переходных особей производили по строению эндоподита 1 пары плеоподов, так же, как и у особей с ДК менее 13–14 мм. Для оценки стадии эмбрионального развития яиц на плеоподах выделяли три стадии: 1 — свежееотложенные, ярко пигментированные, глазки не развиты; 2 — глазки имеются; 3 — яйца с развитыми эмбрионами и без желтка; 4 — личинки выпущены. Кроме того, выделяли промежуточную стадию 3–4: большая часть личинок выпущена, но остается 20–40% яиц. Всех самок без яиц и переходных особей подразделяли, в зависимости от размеров гонад, на четыре группы: 0 — гонады не просматриваются через карапакс; 1 — гонады слабо развиты, занимают в длину до 1/3 спинной части под кара-

¹ Многие авторы, напр. [Kotai, 1999] выделяют это вид как самостоятельный, *Pandalus eous* Макагов, 1935, но мы употребляем более традиционное на Дальнем Востоке название, позволяющее связать его с атлантическим подвидом.

паксом; 2 — гонады умеренно развиты, занимают в длину от $1/3$ до $1/2$ спинной стороны под карапаксом; 3 — гонады хорошо развиты, полностью заполняют спинную сторону под карапаксом. Здесь необходимо подчеркнуть, что говоря о развитии гонад, мы имеем в виду только их размеры, но не состояние. Стадии линочного цикла определяли по 3-бальной шкале: 1 — линочная (панцирь мягкий, как папиросная бумага; линяющие особи); 2 — послелинчная (панцирь неокрепший, прогибающийся при нажатии); 3 — межлиночная (панцирь плотный, твёрдый).

Чтобы проследить все стадии репродуктивного цикла, необходимы наблюдения в течение всего года. В идеальном случае такие наблюдения следовало бы провести без перерывов в течение одного года, однако на практике это выполнить нереально, поскольку требуются как чрезвычайные усилия от самих наблюдателей, так и непрерывное пребывание на промысле добывающего судна. Поэтому из материалов, собранных в 30 экспедициях, мы выбрали данные 7 из них так, чтобы наблюдения, проведённые пусть и в разные годы, но образовывали непрерывный ряд по календарным датам, с минимальным наложением друг на друга. Такой подход был обусловлен тем, что в зависимости от условий среды в каждый конкретный год, все процессы развития, оставляя без изменений скорость их прохождения, совершают флуктуации по времени, и если принять суммарные, обобщённые данные, время этих процессов, проходящих порой достаточно быстро, оказалось бы сильно размытым и растянутым. С другой стороны, при стыковке материалов, собранных в разные годы, возможны

небольшие отклонения в виде пиков, вызванных именно этими различиями в календарном времени этих процессов, что может помочь оценить и амплитуду флуктуаций в различные годы.

В нашем случае дело осложнялось тем, что в зимне-весенний период в Притауйском районе наблюдается сложная ледовая обстановка, лов возможен только в тёплые годы, и до 2005 г., когда собирался основной материал, все работы проводились летом и осенью, вплоть до декабря. И только в 2007 и 2008 гг. удалось провести первые весенние съёмки. В итоге в январе и феврале полноценный материал собрать не удалось, данные ограничились периодом с марта по декабрь (табл. 1), с небольшим перерывом в апреле, а о состоянии северной креветки в январе и феврале можно лишь строить предположения, экстраполируя наши данные об их состоянии на период с конца декабря до начала марта.

Чтобы проследить, как проходит линька, развитие гонад и эмбриональное развитие яиц в течение года, уточнить сроки и продолжительность нереста и момент выклева личинок, данные биологических анализов (150 и более особей ежедневно) были сгруппированы по временным отрезкам, равным 5 суткам, что составило от 750 до 900 особей за пятидневку. Затем для каждой пятидневки была определена доля каждой из стадий развития гонад и яиц, состояния панциря, а также количество особей со стермальными шипами и без, и по этим данным были построены графики (рис. 1–6). Как уже говорилось, репродуктивный и линочный циклы связаны между собой, причём линочный цикл зависит от

Таблица 1. Материалы для анализа биологических циклов

Год	Судно	Период работ	Кол-во экз.
2008	СТР «Александра», «Капитан Меламуд»	3 марта — 2 апреля	6670
2007	СТР «Александра», «Капитан Меламуд»	21 апреля — 11 июня	8633
2005	СРТМк «Полесск»	14 июня — 29 июня	2934
2001	СТР «Капитан Меламуд»	4 июля — 30 августа	9340
2007	СТР «Александра»	4 августа — 28 сентября	6322
2005	СТР «Александра»	2–16 октября	1699
2003	СРТМк «Полесск»	13 октября — 30 декабря	10036

репродуктивного, что и определило порядок изложения.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

РЕПРОДУКТИВНЫЙ ЦИКЛ. Начальной точкой его отсчёта следует считать начало развития гонад у впервые созревающих особей. Этот процесс начинается ещё у интерсексов, переходных особей, сохранивших морфологические элементы самцов. Затем следует период развития гонад, нерест (откладывание яиц на плеоподы) и вынашивание их с последующим выпуском личинок, после чего цикл повторяется, начинаясь с развития гонад.

В весенне-летний период доля переходных особей в уловах составляет менее 1%. Даже крупные креветки с ДТ 108–125 мм по строению первой и второй пары плеопод были отнесены к самцам. В августе ситуация изменилась: у части самцов отмечается изменение вторичных половых признаков, и к октябрю-ноябрю доля особей, меняющих пол, достигает 30% и более. Морфологически это выража-

лось в уменьшении внутреннего отростка эндоподита первой пары плеопод и в уменьшении щетинок на *appendix masculina* второй пары плеопод. Таких креветок в соответствии с признаками, подробно описанными Б. Г. Ивановым и В. И. Соколовым [1997], относили к переходным особям. В функциональном отношении это были креветки, которые летом текущего года последний раз принимали участие в размножении в качестве самцов; уже к середине осени у этой размерно-половой группы начинается развитие гонад, которые перед следующей, «брачной» линькой, достигают всей длины спинной части под карапаксом.

Развитие гонад у переходных особей и самок северной креветки Притауйского района начинается в конце октября и продолжается в декабре. С июля по сентябрь в уловах присутствуют особи с неразвитыми гонадами (стадия 0). В октябре начинают встречаться креветки со слабо развитыми гонадами на 1-й стадии зрелости, составляющие до 1/3 длины спинной части карапакса. В ноябре доля пере-

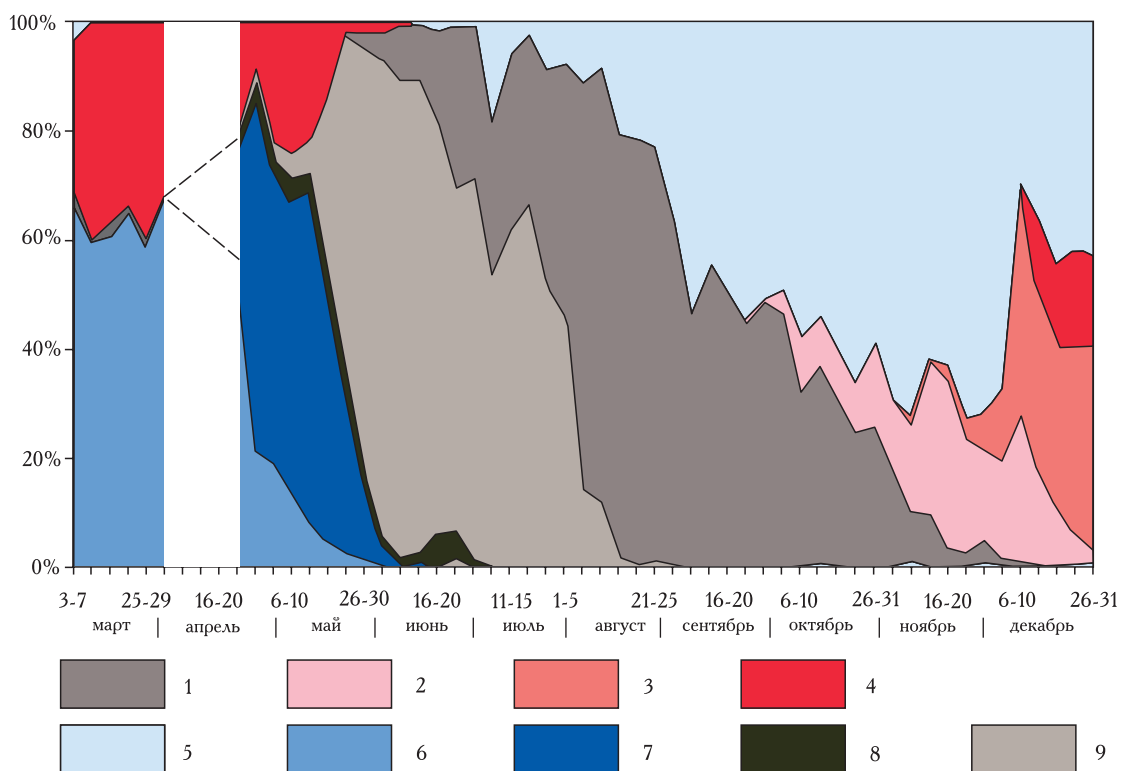


Рис. 1. Изменения долей самок северной креветки с различными стадиями зрелости гонад и развития яиц.

Обозначения: 1 — гонады не развиты (0); 2 — гонады развиты слабо (1); 3 — гонады развиты умеренно (2); 4 — гонады развиты хорошо (3); 5 — яйца свежееотложенные (1); 6 — яйца с глазками (2); 7 — яйца с развитыми личинками (3); 8 — выпущена часть личинок (3–4); 9 — все личинки выпущены (4)

ходных особей и самок с развитыми гонадами увеличивается в среднем до 80%, из них большую часть составляют креветки с умеренно развитыми гонадами (стадия 2). В декабре доля особей с развитыми гонадами составляет более 90%, и у значительной её части они полностью заполняют спинную часть карапакса (стадия 3). Следует отметить, что начинаясь одновременно, развитие гонад идёт быстрее у самок, чем у переходных особей, что, скорее всего, объясняется тем, что у интерсексов это первый репродуктивный цикл, тогда как у самок — по крайней мере второй.

За всё время наблюдений, просмотрев несколько десятков тысяч особей, мы встретили лишь шесть самок, у которых гонады находились на 1–2 стадии развития, что означало, что наиболее вероятно, они будут готовы к нересту где-то в середине лета (все находки были в марте-мае), и при этом имели яйца на 3-й или 4-й стадии развития. У всех остальных самок либо при развивающихся гонадах отсутствовала кладка, либо при наличии яиц на плеоподах гонады не были развиты (стадия 0), либо гонады находились в состоянии покоя, а яйца на плеоподах отсутствовали. Такое соотношение позволило заключить, что отмеченные шесть самок — отклонение от нормального состояния, при котором у самок либо созревают гонады, либо отложены яйца на плеоподах.

Анализ изменения доли самок с различными стадиями развития гонад и зрелости яиц (рис. 1) показал, что от марта к декабрю выделяются две последовательные линии: развитие (увеличение) гонад с последующим нерестом и вынашиванием зелёно-голубых яиц до конца декабря (рис. 1: 1–4, красный цвет) и вынашивание яиц последующих стадий развития, выпуск личинок, и, после некоторой паузы, начало развития гонад (рис. 1: 5–9, синий цвет). Это наблюдение продемонстрировало, что нормальный репродуктивный цикл в северной части Охотского моря составляет два года. Для того чтобы лучше проследить происходящие у самок процессы, а именно сроки прохождения отдельных этапов, длительность и скорость изменений, материалы для первого и второго года репродукционного цикла лучше рассматривать по отдельности. За начальную точку, как уже говорилось, наиболее

обоснованно принимать период начала развития гонад после паузы в конце лета — начале осени, и логичней было бы начать с этого момента. Но, с другой стороны, этот процесс непрерывный, а разделение по годам условно. И, поскольку наши материалы выстроены с марта по декабрь, мы оставили такую последовательность и выделили в качестве первого года репродукционного цикла последний период развития гонад, нерест и последующее вынашивание яиц, а второго года — завершение развития яиц, выпуск личинок, паузу и начало следующего цикла, созревание гонад.

Весной у самок, условно называемых нами «самками первого года развития репродуктивного цикла» (рис. 2), завершается развитие гонад, заполняющих к этому времени почти всё свободное пространство под карапаксом, в результате чего желудок оказывается стиснутым; скорее всего, креветки в этот период мало питаются. Несколько самок с небольшой задержкой в развитии имели гонады второй стадии, но эти случаи были немногочисленны. В пробе 10 мая (2007 г.) была в первый раз отмечена самка со свежееотложенными яйцами, резко отличавшимися ярким зелёно-голубым цветом. До конца мая такие самки встречались, но не очень часто, составляя 3–7%. В первой пятидневке июня отнерестившиеся самки составляли уже 18%, а во второй — уже 50%. К сожалению, в начале июня произошло резкое сокращение общего количества самок первого года, которое снизилось до 3–18 экз. за пятидневку, что ставит под сомнение достоверность этих результатов из-за столь малой выборки. До середины июля количество самок первого года не превышало 15 экз., а до середины августа — 100 экз., и лишь в более поздний период их доля и, соответственно, величина в общей выборке неизменно повышались. Возможные причины этого явления будут рассмотрены ниже. Прошедшие нерест самки, с зелёно-голубыми яйцами на плеоподах, до конца года не претерпевают никаких заметных изменений.

Изменения, происходящие у самок, условно определяемых как «самки второго года репродуктивного цикла» (рис. 3), более разнообразны. Весной, в начале марта, практически все самки имели яйца с глазками, хорошо види-

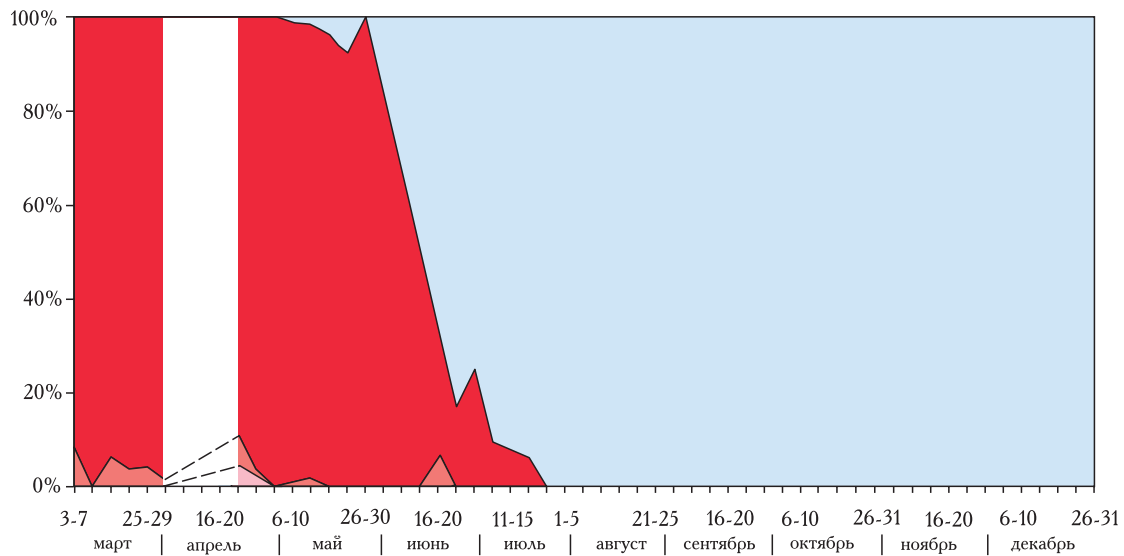


Рис. 2. Изменения стадий состояния зрелости гонад и развития яиц у самок первого года репродуктивного цикла. Обозначения те же, что на рис. 1

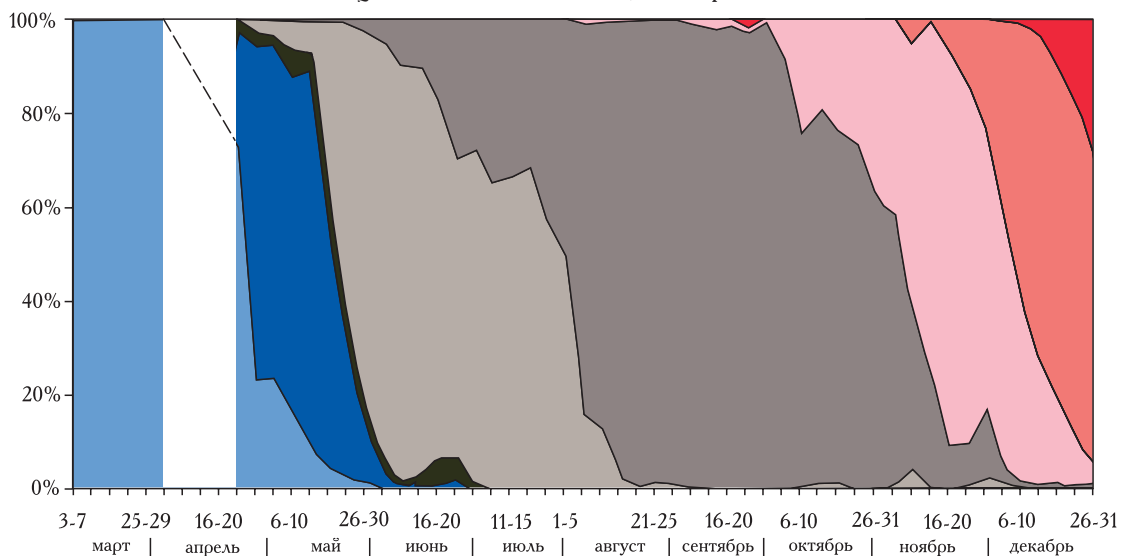


Рис. 3. Изменения состояния стадий зрелости гонад и развития яиц у самок второго года репродуктивного цикла. Обозначения те же, что на рис. 1

мыми на фоне желтка зелёно-голубого цвета. Лишь у очень небольшой части (1%, 4 экз.) глазки не просматривались, но такие особи наблюдались только в первой пятидневке. С 5 по 20 апреля появляются самки с яйцами, у сформированных эмбрионов которых полностью исчезает желток. Более точно сроки определить не удалось, поскольку в этот период наблюдения не проводились, но уже к третьей декаде апреля около 25% самок имели яйца с полностью исчезнувшим желтком, в которых просматривались эмбрионы. В следующей пятидневке их количество резко возросло, до

70%, тогда как яйца с глазками были у 23% самок. Дальнейшее снижение количества самок с яйцами с глазками происходило не столь стремительно, к концу мая их доля снизилась до 1%, но и далее, до конца июня, попадались единичные особи, составляя 0,31%. Самки с яйцами, в которых просматривались эмбрионы, преобладали в течение 20 дней, до третьей пятидневки мая их доля стабильно составляла около 70%. Затем, когда личинки стали вылупляться, произошло сокращение их доли сначала до 50, потом до 30, 12, 4%, и в начале июня она составляла менее 1%. Чтобы

детальной проследить процесс выпуска личинок, мы выделяли ещё одну, дополнительную, подстадию самок, у которых оставалось 20–40% кладки, но доля таких особей была стабильна и составляла 1–5%, что свидетельствовало лишь о том, что происходит постепенный выпуск личинок. После выпуска личинок у самок на плеоподах остаются хорошо различимые длинные волоски, которые исчезают после того, как самки совершают линьку и у них наступает новый цикл, начинающийся с развития гонад. Первые особи с развивающимися гонадами появились в начале августа, однако до конца сентября это лишь единичные случаи, составлявшие менее процента, и только в октябре их доля начинает увеличиваться, достигая 99% в начале декабря, но до конца декабря остаются единичные особи, развития гонад у которых не было видно. Завершается второй год репродуктивного цикла появлением самок, у которых гонады занимают от 1/3 до 1/2 длины карапакса.

Из изменений, произошедших в период отсутствия наблюдений, в январе-феврале, наиболее значимые были отмечены у самок с яйцами. Если в конце декабря не было ни одной самки с яйцами с глазками, то в первой пятнадцатидневке марта лишь у 4 особей (менее 1%) в яйцах не было видно глазков, далее глазки были видны в кладках всех креветок. У другой группы самок в марте около 95% особей имели гонады на последней стадии развития, когда они занимали почти все свободное пространство под карапаксом, тогда как в конце декабря таких самок было около 30%. Это позволяет заключить, что рост гонад проходил постепенно и растянулся более чем на три месяца, тогда как процесс появления глазков прошел значительно быстрее, начавшись и практически за-

вершившись в период, когда не было наблюдений.

Таким образом, такие чётко определяемые изменения состояния, как нерест, полная резорбция желтка, выклев личинок, начало развития гонад происходят у основной части креветок за 20–25 дней, но у оставшейся небольшой части (1–5%) наблюдаются отклонения от этих сроков на месяц, а в некоторых случаях и на два.

Кроме этих отклонений, как видно на рисунках 1–3, в некоторых случаях наблюдаются неожиданно, нелогично возникающие пики или наоборот вместо активных изменений показателей происходит их стабилизация, на рисунке это показано как плато.

Возникает это оттого, что материал был привлечён за пять разных лет (см. табл. 1) и эти пики и плато возникают в местах стыковки материалов разных годов. Дело в том, что годы различаются по температурному режиму, который определяет темпы биологического развития северной креветки [Squires, 1968]. Естественно, что биологические процессы в разные годы происходили в разные сроки, а поскольку стыковка материалов производилась по календарным датам, на графиках в местах стыковок возникали отклонения в биологических ритмах. Сравнение темпов развития креветок в разные по температурным характеристикам годы может быть темой отдельного исследования, здесь же мы ограничимся кратким сравнением с целью объяснения возникающих отклонений. Были привлечены литературные данные о температурном характере каждого из годов [Хен и др., 2009], по которым была составлена табл. 2. В ней для северной части Охотского моря приводится обобщённая температурная характеристика

Таблица 2. Температурная характеристика поверхностных и придонных вод и синоптический режим в северной части Охотского моря, по годам

Годы	2001	2003	2005	2007	2008
Поверхность	холодный	холодный	умеренный	тёплый	тёплый
Дно	холодный	умеренный	тёплый	тёплый	тёплый
Синоптический режим	зима	холодный	умеренный	тёплый	умеренный
	весна	умеренный	умеренный	тёплый	тёплый

каждого из годов для поверхностных и придонных вод, а также данные о синоптическом режиме зимы и весны.

Материалы 2007 и 2008 гг. разделены пропуском в ряду наблюдений (2–21 апреля). Первый неожиданный пик наблюдается 10–20 июня, в месте стыка материалов за 2005 и 2007 гг. Эти годы по температурному режиму характеризуются примерно одинаково, однако по биологическому развитию наблюдается отставание на 10–15 дней, в результате которого возникли пики: первый у самок с не выпущенными личинками (рис. 3) и второй, значительно менее достоверный по причине малого объема материала, — у самок, не прошедших нерест (рис. 2). Более детальное рассмотрение температурного режима показало, что 2005 г. был действительно холоднее, чем 2007, причём различия наблюдались в основном в поверхностных водах [Хен и др., 2009].

Второй стык образовал плато у стадии «личинки выпущены» в период с 16 июня по 20 июля (рис. 3): год 2005 г. характеризовался как тёплый, 2001 г. — как холодный, что вызвало стабилизацию перехода в следующую стадию. Впрочем, поскольку трансформация в стадию «гонады не развиты» происходит в результате линьки, а этот процесс не имеет жёсткой связи с репродуктивным циклом, в данном случае возможно двойное трактование. Однако, образование следующего плато,

в период с 1 по 20 октября у стадии «гонады не развиты» (рис. 3) можно объяснить только стыковкой двух материалов, тёплого 2005 г. и холодно-умеренного 2003 г. Наконец, стык материалов холодного 2001 г. и тёплого 2007 г. остался незаметным, поскольку в этот период каких-либо изменений биологического состояния у креветок не происходило. Таким образом, при использовании материалов за разные годы необходимо делать поправки на их температурный режим.

Соотношение в уловах самок первого и второго года развития репродуктивного цикла (рис. 4) дало интересные результаты для анализа. С марта по первую половину мая в уловах преобладали самки второго года, тогда как доля самок первого года постепенно снижалась, с 40% в марте до 20% к середине мая. С началом нереста количество самок первого года резко сокращается, до 1,7% 21–15 мая, и далее до конца июня их доля колеблется от 0,7 до 2,1%. С начала июля доля самок первого года, со свежееотложенными на плеоподы яйцами, постепенно возрастает, достигая к середине сентября 50% и 70% в ноябре, далее снижаясь до 40%.

Креветки образуют стабильное, мало перемещающееся скопление, в котором представлены и самки, и самцы, что позволяло полагать, что соотношение самок первого и второго года развития должно быть посто-

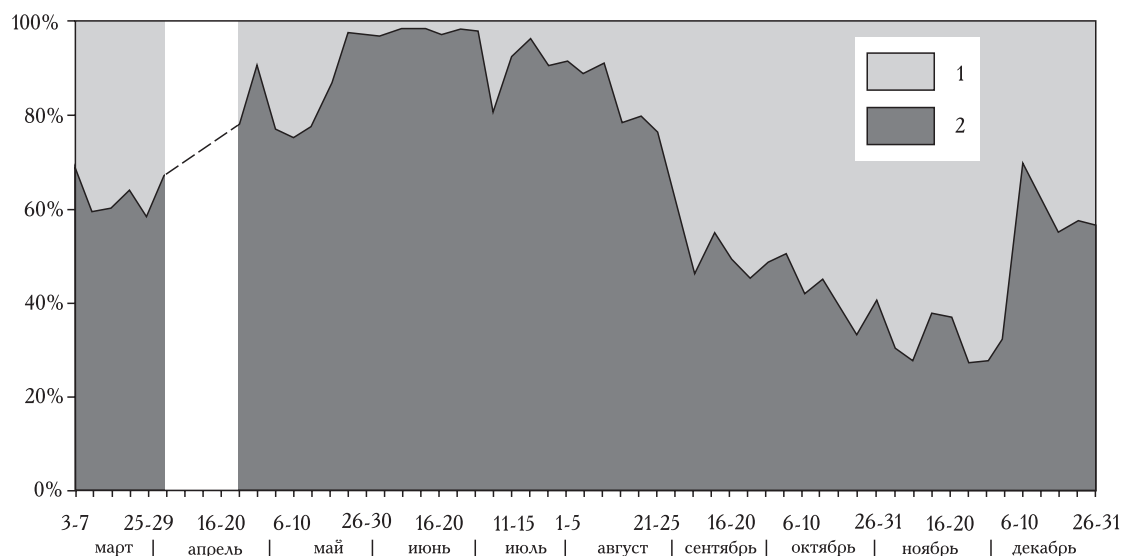


Рис. 4. Изменение соотношения самок первого (1) и второго (2) года развития репродуктивного цикла

янным, и количество тех и других — примерно равным. Поэтому тот факт, что соотношение самок в течение года изменялось, причём, несмотря на мелкие колебания, вполне закономерно и в связи со стадиями репродуктивного цикла, заставил искать объяснение этому явлению. Даже если принять, что самки первого и второго годов разделяются пространственно, образуя скопления в разных районах, сложно представить, чтобы за весь этот период, с 20 мая по конец июня, активно перемещающееся судно ни разу не встретило скопление самок первого года, неизбежно давшее бы на рисунке локальный пик, тем более что в этот период объединены материалы за два различных года, покрывающие значительную площадь. Гораздо логичнее и обоснованнее предположить, что разделение происходит, но заключается в том, что креветки уходят из зоны облова донного трала. Нерест креветок совпадает с линькой, и можно было бы предположить, что они, в поисках укрытия, оседают на дно. Но в таком случае они неизбежно попадали бы в донный трал, чего почти не происходит. Если же предположить, что они поднимаются в расположенные выше слои вод, становится понятным, почему их доля составляет около 1% — они попадают в трал только при его постановке и выборке. В пользу этого положения говорит и тот факт, что сокращение доли самок первого года произошло резко, оно было связано с нерестом, тогда как увеличение в июле-сентябре постепенно, по мере постепенного созревания яиц. Кроме того, креветки действительно всплывают в верхние слои [Барсуков, Иванов, 1979]. Всё это позволяет предполагать, что значительная часть самок с преднерестовыми гонадами находится в водах выше верхней подборы раскрытого креветочного трала, а с началом нереста и остальные креветки с яйцами на плеоподах поднимаются вверх. Постепенное их опускание в придонные слои начинается только по прошествии полутора месяцев. А то, что в сентябре-ноябре они по численности почти вдвое превосходят самок без яиц и с начавшимися развиваться гонадами, скорее всего, свидетельствует о том, что в этот период часть самок второго года репродуктивного развития, в свою очередь, также поднимается вверх. Впрочем, это только рабочая

гипотеза, требующая подтверждения сборами при помощи соответствующих орудий лова.

Линочный цикл. Линька — процесс смены наружных покровов у ракообразных и единственно возможный способ их роста. Знание сроков линьки креветок, когда покровы большинства особей мягкие, актуально для своевременного принятия мер по регулированию промысла в целях охраны и рационального использования этих промысловых объектов. Частота линек наиболее велика у молодых креветок. В течение первого года жизни северная креветка линяет около 15–20 раз (включая линьку личинок) [Беренбойм, 1992]. В дальнейшем промежутки между линьками возрастают, а у половозрелых особей линька синхронизирована с определёнными этапами репродуктивного цикла.

Перед линькой старый карапакс размягчается и становится хрупким, под ним формируется новый, что очень хорошо видно у особей с надломанным роостром: старый, травмированный, имеет вид прозрачной скорлупы, внутри которой просматривается новый, мягкий, формирующийся. Была отмечена интересная особенность — с плеопод старые покровы сходят последними. Поэтому довольно часто в период летней линьки среди самок второго года репродуктивного цикла встречались креветки с «новым», мягким, карапаксом и волосками на плеоподах. В равной степени встречались линяющие креветки и с «новыми» плеоподами. В дальнейшем у перелинявших креветок наружные покровы постепенно твердели и внешне эти креветки отличались от не линявших отсутствием волосков на плеоподах. Покровы креветок полностью отвердевают через 2–3 недели.

К анализу данных по линочному циклу был привлечён тот же материал, что и при рассмотрении репродуктивного цикла. И так же все самки были разделены на две группы (первого и второго года репродуктивного цикла), третьей группой были выделены самцы. Для каждой из групп построены свои графики динамики изменений доли числа особей различных линочных стадий по пятидневкам, представленные на рис. 5. Следует отметить, что поскольку период линьки достаточно продолжителен,

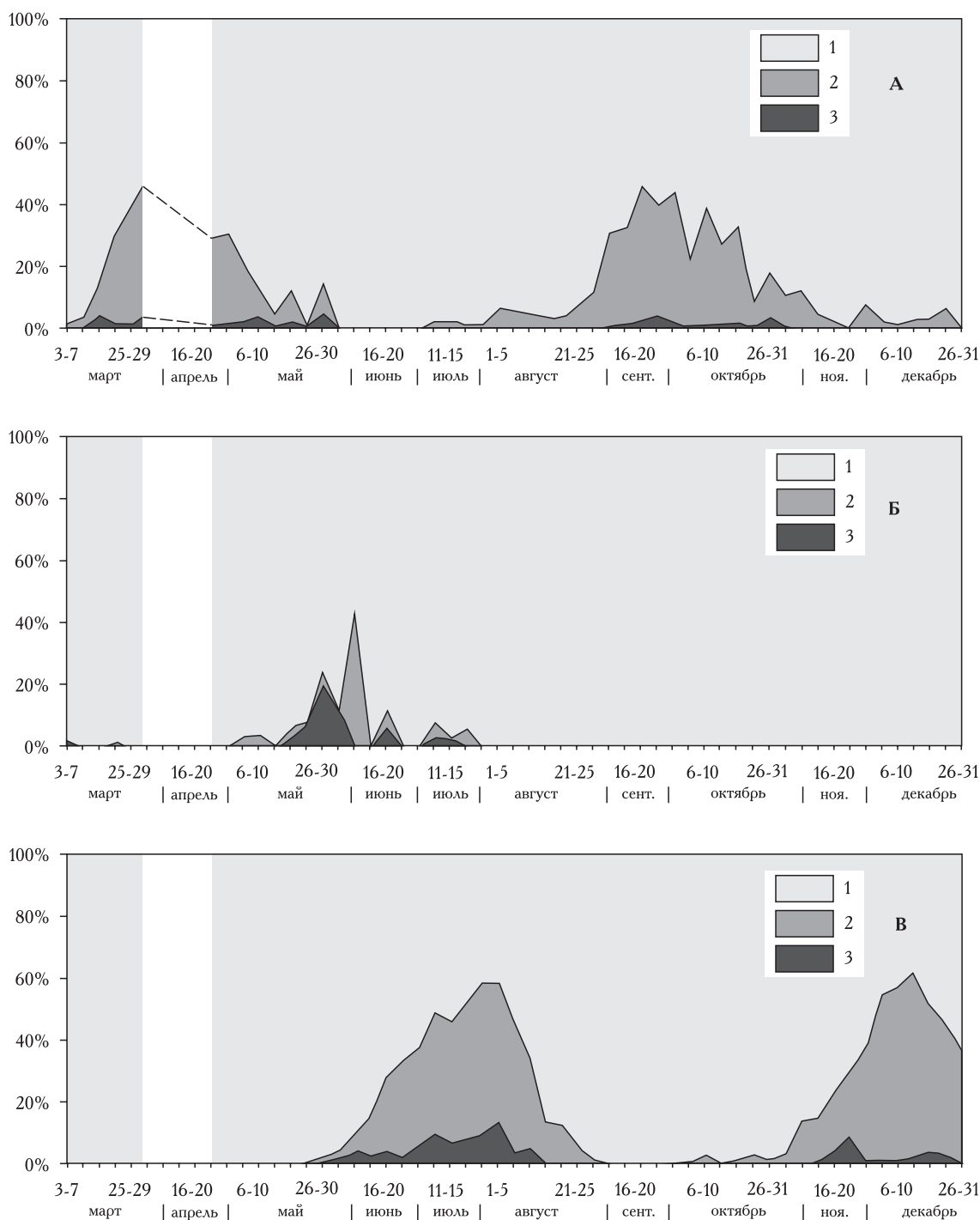


Рис. 5. Изменения доли первой (1), второй (2) и третьей (3) стадий личиночного цикла у самцов (А), самок первого (Б) и второго (В) годов репродуктивного цикла

сложностей при стыковке материалов разных по температуре годов не возникало.

Сопоставление полученных графиков рис. 5 показало, что периоды линьки в каждой из трёх выделенных групп достаточно чётко выражены и происходят с определённой циклич-

ностью, причём между пиками в одной группе всегда есть промежуток, а пики линек в разных группах расходятся во времени. Общая продолжительность периода каждой линьки составляет около трёх месяцев или чуть меньше, но наиболее интенсивный период линьки про-

должается около месяца, а процесс отвердения панциря длится около 2–3 недель.

В группе самцов наблюдаются два пика линьки (рис. 5, А). Начало первого из них совпадает с началом периода наблюдений, первой пятидневкой марта. И хотя период наиболее интенсивной линьки выпадает на 18 дней отсутствия наблюдений, очевидно, что это действительно один пик, один период линьки, интенсивность которого в мае постепенно снижается и в июне прекращается полностью. То, что это один пик, хорошо видно и при сравнении его с графиками осенней линькой у самцов, а также у самок второго года репродуктивного цикла (рис. 5, В). Второй пик линьки начинается в конце августа и заканчивается в середине ноября, хотя какое-то количество линяющих особей остается и в декабре. Сопоставляя общее количество линяющих особей и интенсивность затвердения панциря, можно уверенно утверждать, что за этот период перелиняли все особи данной группы.

Пик линьки в группе самок 1-го года репродуктивного цикла только один, выражен он не столь ярко, как пики в остальных группах, но при этом достаточно высока доля особей 1-й личинной стадии (рис. 5, Б). Происходит это оттого, что, как уже говорилось выше, выборка самок первого года репродуктивного цикла именно в этот период резко сокращается вследствие того, что подавляющее большинство особей уходят из зоны облова донным тралом. Первые линяющие особи из этой группы появляются в начале мая, последние — в конце июля. Однако то обстоятельство, что из 700–900 креветок, рассмотренных за пятидневку, к этой группе относилось лишь 5–15 особей, делает этот материал недостаточно репрезентативным и позволяет судить лишь о сроках прохождения линьки. Вместе с тем, то обстоятельство, что нерест (откладка яиц на плеоподы) блокирует возможность линьки до момента полного выпуска личинок, практически на год, есть все основания полагать, что линька происходит у всех особей перед нерестом, и в случае набора репрезентативного материала пик линьки на графике мало бы отличался от остальных. Эта линька квалифицируется как «брачная», после которой на плеоподах формируются волоски, на которые затем

происходит откладка яиц [Иванов, Соколов, 1997]. Следует отметить, что у некоторых особей линька происходила перед самым нерестом, вследствие чего в небольшом количестве встречались самки 2-й личинной стадии со свежееотложенными яйцами.

У самок второго года репродуктивного цикла наблюдаются два четких, хорошо выраженных пика, во время которых линяют, очевидно, все особи из этой группы (рис. 5, В). Первый из них начинается в начале июня и продолжается до конца августа, но наибольшая интенсивность линьки наблюдается с середины июня до середины августа. Перед линькой креветки заканчивают выпуск личинок но у них остаются длинные волоски на плеоподах, а у части особей на этих волосках и отдельные яйца с готовыми к вылуплению личинками. Собственно, эта линька — раздел, как двух этапов репродукционного цикла, «личинки выпущены» и «гонады не развиты», так и всего репродукционного цикла, конец старого и начало нового. Поскольку в этот период в придонных слоях, облавливаемых тралом, присутствуют в основном представители только этой группы, данная линька очень заметна. Второй пик линьки начинается в ноябре и продолжается, скорее всего, до середины или конца января, то есть до периода становления льда, когда работы прекращаются, и данных за этот период нет. Линяют самки с гонадами в различной стадии развития. Зимняя линька обусловлена исключительно ростом, и не связана с процессами предстоящего нереста. По своей интенсивности она не уступает летней, но не столь заметна, потому что в это время велика доля самок первого года репродуктивного цикла.

Изучение сроков линьки креветок имеет, помимо научного, также и важное практическое значение. У линяющих особей товарные кондиции резко падают, они не могут быть пущены технологическую обработку. Так, во время летней линьки северной креветки в Притайском районе значительное количество особей промыслового размера (до 54%) имели мягкие покровы, в результате чего для изготовления продукции использовалось менее половины улова, большая же часть выловленных креветок отсортировывалась и выбрасывалась за борт, где и погибала. Поэтому для рациональ-

ного ведения промысла необходимо знание сроков линьки.

У самок северных креветок, используемых промыслом, в течение года наблюдается три периода линьки. Первая из них происходит перед нерестом, однако, поскольку сразу после него креветки исчезают из зоны облова донного трала, эта линька не оказывает на промысел существенного влияния. Вторая линька происходит после выпуска личинок, основной её период приходится на середину июня — середину августа, и в это время некондиционные особи, имеющие незатвердевшие покровы, составляют более половины улова. По этим причинам, в целях рационального использования запаса северной креветки, одним из авторов, К. В. Бандуриным, было подготовлено обоснование на введение запрета на промысел северной креветки в Северо-Охотоморской подзоне с 15 июня по 15 августа, с возможностью корректировки сроков запрета в зависимости от фактических сроков наступления и окончания массовой линьки. Данный запрет отражён в пункте 15.4. Правил рыболовства для Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна (Приказ Минсельхоза России от 21.10.2013 года № 385 (ред. от 04.12.2014)) и действует с 2002 г. Наконец, третья линька принимает массовый характер с середины ноября и заканчивается в январе, а по своей интенсивности не уступает летней, однако в это

время в уловах велика доля не линяющих самок с яйцами, и потому относительное количество линяющих особей не очень велико.

Ещё одна характеристика самок — соотношение особей со **стерральными шипами** и без (рис. 6). Эти шипы хорошо выражены у достигших половозрелости самцов и самок, идущих на нерест в первый раз, потом они сглаживаются, и у повторно нерестящихся самок незаметны. Поскольку стерральные шипы находятся с брюшной стороны абдомена, разглядеть их можно только у самок без яиц на плеоподах. Доля самок со стерральными шипами, т. е. участвующих в процессе размножения в первый раз, колеблется в пределах 40–50%. Резкое сокращение в конце мая — начале июня вызвано линькой у самок первого года репродуктивного цикла, у которых из-за мягкости панциря, невозможно определить наличие этих шипов. Далее, 10–30 июня, следует пик, который образуют самки, только что выпустившие личинок, и благодаря отсутствию икры появляется возможность рассмотреть шипы. Но очень скоро, с начала июля, начинается интенсивная линька, когда вновь невозможно определить наличие шипов. Очень небольшое снижение количества самок со стерральными шипами в период линьки в ноябре-декабре явственно свидетельствует о том, что линяют только самки, завершившие по крайней мере один репродуктивный цикл, и, скорее

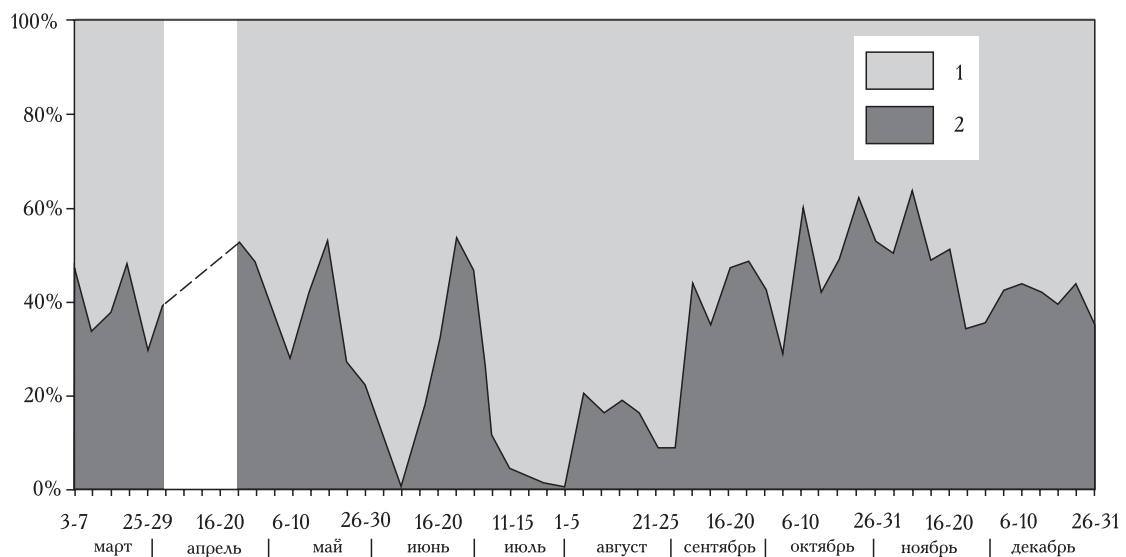


Рис. 6. Соотношение самок со стерральными шипами (2) и без них (1)

всего, до нереста они уже не линяют, а весной линяют только самки и переходные особи, идущие на первый нерест. Не принимая во внимание материалы периода первых двух линек, отметим, что количество самок, впервые принимающих участие в процессе размножения, составляет в среднем около 40–45%, что позволяет считать, что до своей гибели, с учётом естественной убыли, самки могут пройти до трёх репродуктивных циклов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Суммируя вышесказанное, можно составить достаточно полное описание изменений развития самцов и 2-летнего репродуктивного цикла самок северных креветок в северной части Охотского моря. После зимне-весенней линьки, завершающейся в мае-июне, даже относительно крупные особи остаются самцами, но при следующей линьке, проходящей с августа по ноябрь, у них изменяются вторичные половые признаки, а также начинают развиваться гонады. Развитие гонад у переходных особей и повторно нерестящихся самок происходит одновременно, но у первых немного отстает в темпе. Весной гонады достигают преднерестового состояния и заполняют всю полость под карапаксом. В апреле-июне переходные особи и самки проходят «брачную линьку», после чего нерестятся; самки со свежееотложенными яйцами часто имеют ещё мягкий панцирь. Количество самок, впервые принимающих участие в процессе размножения, составляет в среднем около 45%. После нереста самки исчезают из зоны облова донного трала, вероятнее всего, поднимаясь в толщу вод. Этот период продолжается около 2 месяцев, затем они опускаются в придонные слои воды, и их доля в уловах постепенно увеличивается. До конца года самки вынашивают зелёно-голубые яйца. В январе-феврале следующего года в них сначала появляются пигментированные глазки, затем происходит формирование личинки, завершающееся исчезновением желтка, а в мае-июне — выпуск личинок. Потом следует линька, по окончании которой начинается новый репродуктивный цикл. После достаточно длинной паузы у самок начинают развиваться гонады, происходит это после или одновременно с линькой. Весной

следующего года нерестящиеся впервые особи проходят линьку и вместе с повторно нерестящимися самками откладывают яйца на плеоподы.

ЛИТЕРАТУРА

- Андронов П. Ю. 2001. Условия формирования скопленных северной креветки *Pandalus borealis* (Crustacea, Decapoda, Pandalidae) в северо-западной части Берингова моря // Промыслово-биологические исследования морских беспозвоночных. Сб. науч. трудов. М.: Изд-во ВНИРО. С. 205–211.
- Бандурин К. В. 2001. Новый район промысла креветки *Pandalus borealis* в северной части Охотского моря // Исследования биологии промысловых ракообразных и водорослей морей России. Сб. науч. трудов. М.: ВНИРО. С. 211–216.
- Бандурин К. В. 2006. Креветки (Crustacea, Decapoda, Natantia) северной части Охотского моря: распространение, биология и перспективы промыслового использования. Дисс. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО. 221 с.
- Бандурин К. В., Карпинский М. Г. 2007. Изменения биологического состояния северной креветки в Притауйском районе Охотского моря // Труды ВНИРО. Т. 147. С. 173–180.
- Барсуков В. Н., Иванов Б. Г. 1979. О вертикальных суточных миграциях креветок в западной части Берингова моря (Crustacea, Decapoda) // Биология моря. Вып. 3. С. 18–23.
- Беренбойм Б. И. 1992. Северная креветка (*Pandalus borealis*) Баренцева моря (биология и промысел) // Мурманск: Изд-во ПИНРО. 135 с.
- Бражников В. К. 1907. Материалы по фауне русских восточных морей, собранные на шхуне «Сторож» в 1899–1902 гг. // Записки Импер. Акад. Наук. Т. 20. Вып. 6. 185 с.
- Букин С. Д. 2003. Северная креветка *Pandalus borealis* еоис сахалинских вод. М.: Изд-во ФГУП «Нацрыбресурсы». 137 с.
- Виноградов Л. Г. 1947. Десятиногие ракообразные Охотского моря // Известия ТИНРО. Т. 25. С. 67–124.
- Виноградов Л. Г. 1950. Определитель креветок, раков и крабов Дальнего востока // Известия ТИНРО. Т. 33. С. 179–358.
- Иванов Б. Г. 1969. Биология северного шримса (*Pandalus borealis* Кт.) в Беринговом море и заливе Аляска // Труды ВНИРО. Т. 65. С. 392–416.
- Иванов Б. Г. 2004. Изучение экосистем рыбохозяйственных водоёмов, сбор и обработка данных о водных биологических ресурсах, техника и технология их добычи и переработки. Вып. 2. Методическое пособие по промыслово-биологическим исследова-

- ниям морских креветок (съёмки запасов и полевые анализы). М.: Изд-во ВНИРО. 110 с.
- Иванов Б. Г., Соколов В. И. 1997. Аномалии в развитии вторичных половых признаков у северной креветки *Pandalus borealis* (Crustacea, Decapoda, Pandalidae) // Зоологический журнал. Т. 76. Вып. 2. С. 133–141.
- Кобякова Э. И. 1936. Зоогеографический обзор фауны Decapoda Охотского и Японского моря // Тр. Лен. общ-ва естествоиспытателей. Т. 65. Вып. 2. С. 185–228.
- Лысенко В. Н. 2000. Биология северной креветки *Pandalus borealis* у побережья юго-западной Камчатки // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. Вып. 5. С. 126–133.
- Макаров В. В. 1941. Фауна Decapoda Берингова и Чукотского морей // Исследования дальневосточных морей СССР. М. — Л.: Изд-во АН СССР. Т. 1. С. 111–163.
- Михайлов В. И., Бандурин К. В., Горничных А. В., Карасёв А. Н. 2003. Промысловые беспозвоночные шельфа и материкового склона северной части Охотского моря. Магадан: МагаданНИРО. 286 с.
- Соколов В. И. 2001. Замечания о распространении и морфологической изменчивости пяти видов рода *Argis* (Crustacea, Decapoda, Stomatopoda) в Охотском и Японском морях // Зоологический журнал. Т. 80. Вып. 9. С. 1050–1065.
- Хен Г. В., Басюк Е. О., Зуенко Ю. И., Устинова Е. И., Фигуркин А. Л., Шатулина Т. А. 2009. Особенности гидрологических условий в дальневосточных морях в 2008–2009 гг. // Вопросы промысловой океанологии. Вып. 6. № 2. С. 22–47.
- Allen J. A. 1959. On the Biology of *Pandalus borealis* with Reference to a Population off the Northumberland Coast // J. Mar. biol. Ass. UK. V. 38. № 1. P. 189–220.
- Berkeley A. A. 1930. The Post-Embryonic Development of the Common Pandalids of British Columbia // Contrib. Canadian Biol. N. S. V. 6. № 6. P. 79–163.
- Brandt J. F. 1851. Krebse. In: Middendorff, A. T. von, Reise in den äussersten Norden und Osten Sibiriens während der Jahre 1843 und 1844 mit allerhöchster Genehmigung auf Veranstaltung der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zu St. Petersburg ausgeführt und in Verbindung mit vielen Gelehrten herausgegeben, 2 (Theil 1). 77–148, Plates 5–6. St. Petersburg.
- Butler T. H. 1964. Growth, Reproduction, and Distribution of Pandalid Shrimps in British Columbia // J. Fish. Res. Bd. Canada. Vol. 21. № 6. P. 1403–1452.
- Hayashi K. I. 1992. Studies on the Hippolytid Shrimps from Japan-VIII. The Genus *Lebbeus* White // J. Shimonoseki Univ. Fish. V. 40. P. 107–138.
- Komai T. 1999. A Revision of the Genus *Pandalus* (Crustacea: Decapoda: Caridea: Pandalidae) // Journal of the Natural History Museum and Institute. Chiba. V. 33. P. 1265–1372.
- Kurata H. 1981. Pandalid Shrimp Fisheries of Japan // Proc. Internat. Pandalid Shrimp Symp. / Ed. T. Frady. Fairbanks, Alaska. Univ. of Alaska Sea Grant College Program Rep. 81–3. P. 89–159.
- Rasmussen B. 1953. On the Geographical Variation in Growth and Sexual Development of the Deep-Sea Prawn (*Pandalus borealis* Kr.) // Norweg. Fish. and Mar. Invest. Rep. Vol. 10. № 3. P. 1–160.
- Rathbun M. J. 1904. Decapod Crustaceans of the Northwest Coast of North America // Harriman Alaska Exp., Alaska. Vol. X. 149 p.
- Squires H. J. 1968. Relation of Temperature to Growth and Self-Propagation in *Pandalus borealis* from Newfoundland // FAO Fish. Rep. 57. P. 243–250.

Поступила в редакцию 12.01.15 г.
Принята после рецензии 02.02.15 г.

Changes of the Northern Shrimp's States in the Northern Part Sea of Okhotsk during Reproductive Cycle and Molting Cycle

K. V. Bandurin, M. G. Karpinsky

Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO, Moscow)

Changes of stages of reproductive cycle, molting cycle and some other features of biology of the northern shrimp (*Pandalus borealis eous*) were studied based on data of daily biological analysis, grouped to five days during 10 months (from March to December) of the calendar year. Materials were collected in Pritaujskiy area in northern part Sea of Okhotsk. Reproductive cycle of females lasts for two years: during first year gonads developed up to the spawning and in the second one females carried eggs on pleopods up to hatching of larvae and beginning a new cycle. Changes can be traced by the share of the relevant stages in the total number of individuals in three groups: males, females of first year reproductive cycle and females of second one. The males have two molts for the year and females, according to the spawning cycle have three molts during two years. All molts lasts 2–3 months and diverge in terms. By changes of share of females of first and second year of reproductive cycle hypothesis about vertical migrations was made. The share of females with sternal spines, that take part in process of reproduction first time, is about 45%, which means that females are able take part to three spawning cycles.

Key words: northern shrimp *Pandalus borealis*, the northern part of the Sea of Okhotsk, spawning cycle, molting cycle, sternal spines.